**Б.Є. Якубенко, П.М. Царенко, І.М. Алейніков,
С.І. Шабарова, С.П. Машковська,
Л.М. Дядюша, А.П. Тертишний**

БОТАНІКА З ОСНОВАМИ ГІДРОБОТАНІКИ (ВОДНІ РОСЛИНИ УКРАЇНИ)

2-е видання виправлене і доповнене.

За редакцією д.б.н., проф. Б. Є. Якубенка

*Схвалено Міністерством аграрної політики України
як підручник для вищих навчальних закладів
II – IV рівня акредитації*

Київ
Фітосоціоцентр
2011

ББК 28.5
Я49

Схвалено Міністерством аграрної політики України для використання в навчально-виховному процесі як підручник для підготовки фахівців ОКР «бакалавр» напрямок 6090201 «Водні біоресурси та аквакультура» у вищих навчальних закладах II –IV рівня акредитації (лист №18-28-13/922 від 25.12.2009 р.)

Рецензенти:
Григорюк І. П. – директор ННІ охорони природи та біотехнологій Національного університету біоресурсів і природокористування України, доктор біологічних наук, професор, заслужений діяч науки і техніки України, член-кореспондент НАН України;
Бойко А. Л. – професор Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, доктор біологічних наук, академік НААН України;
Клоченко П. Д. – завідувач відділу фізіології водяних рослин Інституту гідробіології НАН України, доктор біологічних наук, професор;
Паламар-Мордвинцева Г. М. – головний науковий співробітник Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, доктор біологічних наук, професор

Якубенко Б.Є., Царенко П.М., Алейніков І.М., Шабарова С.І., Машковська С.П., Дядюша Л.М., Тертишний А.П. Ботаніка з основами гідроботаніки (водні рослини України). Підручник для студентів класичних та аграрних університетів. – К.: Фітосоціоцентр, 2011. – 535 с.

У підручнику наведено принципи класифікації та характеристика фіторізноманіття водних рослин, висвітлюються питання їхнього формування й зростання, динаміки та розподілу за біоморфами в Україні, охорони водних рослин і їхніх угруповань та викладено інструментарій для дослідження водних рослин та методи гідроботанічних досліджень для вивчення формування біоресурсів водойм України.

Для студентів вищих навчальних закладів з напряму підготовки «Водні біоресурси», а також для аспірантів, викладачів і всіх спеціалістів водного господарства.

ISBN 978-966-306-151-9

© Якубенко Б. Є., Царенко П. М., Алейніков І. М., Шабарова С. І., Машковська С. П., Дядюша Л. М., Тертишний А. П., 2011
© Фітосоціоцентр, 2011

ЗМІСТ

ВСТУП..... 11
І. УМОВИ ФОРМУВАННЯ І ЗРОСТАННЯ ВОДНИХ РОСЛИН... 13
Екотопи та їхня роль у водних та перезволожених екосистемах 13
Вплив динаміки рівня води на мінливість водних рослин..... 13
Генезис і структура угруповань незакріплених ґрунтів..... 16
Типи екоклинів незакріплених ґрунтів та їхня характеристика 17
Замулювання та заростання водойм..... 19
ІІ. ЖИТТЄВІ ФОРМИ ВОДНИХ МАКРОФІТІВ ТА ЇХНЯ КЛАСИФІКАЦІЯ..... 25
ІІІ. ВОДА ТА ЇЇ ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ДЛЯ ВОДНИХ РОСЛИН..... 31
ІV. БУДОВА РОСЛИН 37
Молекулярний рівень організації рослинного світу..... 37
Органічні речовини первинного походження..... 37
Ліпіди..... 41
Стероїди..... 43
Пігменти, розчинні в жирах 43
Вітаміни..... 43
Білки 46
Нуклеїнові кислоти..... 48
Рослинні речовини вторинного походження 49
Органічні кислоти..... 49
Глікозиди..... 49
Дубильні речовини (таніни)..... 50
Ефірні олії та смоли..... 51
Алкалоїди 51
Фітогормони..... 52
Антибіотики 53
Фітонциди 54
Лікарські речовини рослинного походження 54
Отруйні речовини 56
Рівні організації живої матерії..... 59
V. ЦИТОЛОГІЯ. ПОНЯТТЯ ПРО КЛІТИНУ. 60
Будова рослинної клітини 60
Клітинна оболонка..... 60
Протопласт..... 62
Цитоплазма..... 62
Ядро 62
Мітохондрії 63

Пластиди 64
Ендоплазматична сітка (ретикулум) 67
Апарат Гольджі 67
Мікротільця 68
Сферосоми 69
Мікротрубочки 69
Лізосоми 70
Рибосоми 70
Вакуолі 71
Включення 71
Способи утворення нових клітин 73
Поділ клітини 73
Амітоз 74
Мітоз 74
Мейоз 75
Брунькування 76
Вільне утворення клітин 76
VI. СИСТЕМА РОСЛИННОГО СВІТУ 77
НИЖЧІ СПОРОВІ РОСЛИНИ 77
ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА ОСОБЛИВОСТІ 77
Різноманіття водоростей та їхній розподіл в Україні 84
Екологічні особливості водоростей водних місцезростань та фактори їхнього розвитку 91
Водорості водних місцезростань 92
«Цвітіння» води 96
Обростання суден та гідротехнічних споруд 102
Відділ Ціанопрокаріоти (Синьозелені водорості) – *Cyanoprokaryota* (*Cyanophyta, Cyanobacteria*) 103
Порядок Хроококові – *Chroococcales* 107
Порядок Осциляторієві – *Oscillatoriales* 109
Порядок Ностокові – *Nostocales* 110
Відділ Червоні водорості – *Rhodophyta* 112
Клас Бангієві – *Bangiophyceae* 114
Порядок Порфіридієві – *Porphyridiales* 114
Порядок Компсопогонієві – *Compsopogonales* 115
Порядок Бангієві – *Bangiales* 115
Клас Флоридеєві – *Florideophyceae* 117
Порядок Батрахоспермові – *Batrachospermatales* 117
Відділ Бурі водорості – *Phaeophyta* 119
Порядок ламінарієві – *Laminariales* 122
Порядок фукусових – *Fucales* 125
Відділ зелені водорості – *Chlorophyta* 127

Клас празинофіцієві - *Prasinophyceae* 131
Клас Хлорофіцієві - *Chlorophyceae* 132
Порядок вольвоксові – *Volvocales* 133
Порядок хлорококові – *Chlorococcales* 136
Порядок сфероплеєві – *Sphaeropleales* 137
Порядок Хетофорові – *Chaetophorales* 141
Клас Требуксієві – *Trebouxiophyceae* 143
Порядок хлорелові – *Chlorellales* 144
Відділ Стрептофітові водорості – Streptophyta 145
Клас Зигнемові – *Zygnematophyceae* 147
Порядок зигнемові - *Zygnematales* 148
Клас харові *Charophyceae* 150
Порядок харові – *Charales* 151
VII. РОСЛИННІ ТКАНИНИ 156
Твірні тканини 156
Покривні тканини 158
Епідерміс 158
Епіблема 161
Корок 161
Кірка 162
Основні тканини 163
Асиміляційна паренхіма (хлорофілоносна паренхіма, ... 163
або хлоренхіма) 163
Запасаюча паренхіма 163
Повітроносна паренхіма (аеренхіма) 163
Водоносна паренхіма 164
Механічні тканини 164
Коленхіма 164
Склеренхіма 165
Склереїди, або кам'янисті клітини 166
Провідні тканини 166
Судини (трахеї) 168
Трахеїди 168
Ситоподібні клітини 169
Провідні пучки 169
Видільні (секреторні) тканини 170
Видільні тканини зовнішньої секреції 171
Видільні тканини внутрішньої секреції 173
VIII. ОСНОВИ МОРФОЛОГІЇ І АНАТОМІЇ РОСЛИН 176
Вегетативні органи рослин 176
Морфологія і анатомія кореня 178
Типи кореневих систем 178

Ріст кореня ... 179
Апікальна меристема ... 180
Зони кореня ... 180
Видозміни кореня ... 181
Анатомічна будова кореня ... 183
Первинна анатомічна будова кореня ... 185
Вторинна анатомічна будова кореня ... 187
Морфологія і анатомія стебла та пагона ... 189
Різноманітність стебла ... 193
Форма стебла ... 194
Життєві форми рослин ... 194
Галуження стебла ... 195
Видозміни пагонів ... 197
Анатомічна будова стебла ... 199
Анатомічна будова стебла односім′ядольних рослин ... 201
Будова стебла двосім'ядольних трав’янистих рослин ... 205
Морфологія і анатомія листка ... 206
Функції листка ... 206
Формації листків ... 207
Типи листків ... 207
Складні листки ... 211
Метаморфози листка ... 212
Анатомічна будова листка ... 214
Особливості розмноження покритонасінних рослин. ... 220
Генеративні або репродуктивні органи ... 220
Морфологія та анатомія квітки ... 220
Морфологія суцвіть. Типи суцвіть ... 223
Походження квітки ... 225
Будова пиляка, мікроспорогенез, утворення чоловічого гаметофіта та гаметогенез ... 226
Розвиток чоловічого гаметофіту ... 227
Будова насіннєвого зачатка, мегаспорогенез ... 228
Розвиток жіночого гаметофіту ... 228
Жіночий гаметофіт (зародковий мішок) ... 229
Запилення у квіткових ... 229
Типи запилення ... 229
Способи перенесення пилку ... 230
Пристосування у двостатевих квітках, що запобігають самозапиленню ... 231
Подвійне запліднення у покритонасінних рослин ... 232
Розвиток ендосперму і перисперму ... 233

Ендосперм. 233
Перисперм. 233
Розвиток зародка. Амфіміксис. Апоміксис 234
Амфіміксис 234
Апоміксис. 234
Подвійне запліднення 235
Насінина 235
Утворення насінини 235
Типи насінин 235
Плоди та їхня класифікація 237
ІХ. ВИЩІ СПОРОВІ РОСЛИНИ 242
Відділ Ринієфіти, Ринієподібні (*Rhyniophyta*) 243
Відділ Мохоподібні (*Bryophyta*) 243
Клас Печіночники (*Hepaticopsida, Marchantiopsida*) 244
Родина Річчієві (*Ricciaceae)* 244
Клас Листостеблові, або справжні мохи *(Bryopsida)* 245
Підклас Сфагнові мохи *(Sphagnidae).* 246
Підклас Зелені, або Брієві мохи (*Bryidae*) 248
Родина Цинклідотові (*Cinclidotaceae*) 249
Родина Бартрамієві (*Bartramiaceae*) 249
Родина Фонтіналієві (*Fontinalaceae*) 249
Родина Амблістегієві (*Amblystegiaceae*) 250
Родина Брахітецієві (*Brachyteciaceae*) 250
Екологія мохоподібних 251
Відділ Плауноподібні (*Lycopodiophyta*) 252
Клас Молодильникові *(Isoëtopsida)* 253
Відділ Хвощеподібні (*Equisetophyta*) 254
Клас Хвощевидні (*Equisetopsida*) 255
Відділ Папоротеподібні (*Polypodiophyta*) 256
Клас Папоротевидні (*Polipodsopsida*) 257
Підклас Сальвініїди (*Salviniidae*). 258
Родина Сальвінієві (*Salviniaceae*). 258
Х. НАСІННІ РОСЛИНИ 261
Відділ Голонасінні (*Pinophyta*) 261
Відділ Покритонасінні (*Magnoliophyta*) 262
Клас Магноліопсиди, Двосім'ядольні (*Magnoliopsida, Dicotyledones*). 262
Підклас Магноліїди (*Magnoliidae*) 262
Порядок Лататтєцвіті (*Nymphaeales*) 263
Родина Лататтєві (*Nymphaeaceae*) 263
Порядок Кушироцвіті (*Ceratophyllales*) 268
Родина Куширові (*Ceratophyllaceae*) 269
Порядок Лотосоцвіті (*Nelumbonales*) 272

Родина Лотосові (*Nelumbonaceae*) 272
Підклас Ранункуліди (*Ranunculidae*) 275
Порядок Жовтецевоцвіті (*Ranunculales*) 275
Родина Жовтецеві (*Ranunculaceae*) 276
Підклас Каріофіліди або Гвоздикоподібні (*Caryophyllidae*) 284
Порядок Гвоздикоцвіті (*Caryophyllales*) 284
Родина Гвоздичні (*Caryophyllaceae*) 284
Порядок Гречкоцвіті (*Polygonales*) 286
Родина Гречкові (*Polygonaceae*) 287
Підклас Діленіїди (*Dilleniidae*) 290
Порядок Чайоцвіті (*Theales*) 291
Родина Руслицеві (*Elatinaceae*) 291
Порядок Первоцвіті (*Primulales*) 293
Родина Первоцвіті (*Primulaceae*) 293
Порядок Фіалкоцвіті (*Violales*) 296
Родина Фіалкові (*Violaceae*) 296
Порядок Каперцевоцвіті (*Capparales*) 297
Родина Капустяні або Хрестоцвіті (*Brassicaceae*) 298
Порядок Вербоцвіті (*Salicales*) 302
Родина Вербові (*Salicaceae*) 303
Порядок Молочаєцвіті *(Euphorbiales)* 304
Родина Молочайні (*Euphorbiaceae*) 304
Підклас Розиди (*Rosidae*) 306
Порядок Ломикаменевоцвіті (*Saxifragales*) 306
Родина Товстолисті (*Crassulaceae*) 306
Родина Ломикаменеві (*Saxifragaceae*) 307
Порядок Росичкоцвіті (*Droserales*) 308
Родина Росичкові (*Droseraceae*) 308
Порядок Розоцвіті (*Rosales*) 309
Родина Розові (*Rosaceae*) 310
Порядок Миртоцвіті (*Myrtales*) 312
Родина Плакунові (*Lythraceae*) 313
Родина Онагрові (*Onagraceae*) 314
Родина Водяногоріхові (*Trapaceae*) 317
Порядок Бобоцвіті (*Fabales*) 320
Родина Бобові (*Fabaceae, Leguminosae*) 320
Порядок Водянососонкоцвіті (*Hippuridales*) 321
Родина Столисникові (*Haloragaceae*) 321
Родина Водянососонкові (*Hippuridaceae*) 324
Порядок Геранієцвіті (*Geraniales*) 324
Родина Геранієві (*Geraniaceae*) 325
Порядок Селероцвіті або Аралієцвіті (*Apiales, Araliales*) 325

Родина Селерові або Зонтичні (*Apiaceae, Umbelliferae*) 326
Порядок Черсакоцвіті (*Dipsacales*)..... 333
Родина Валеріанові (*Valerianaceae*) 334
Підклас Ламіїди або Губоцвітоподібні (*Lamiidae*) 335
Порядок Тирличецвіті *(Gentianales)*..... 335
Родина Маренові (*Rubiaceae*)..... 335
Родина Тирличеві (*Gentianaceae*) 337
Родина Бобівникові (*Menyanthaceae*) 338
Порядок Пасльоноцвіті (*Solanales*)..... 339
Родина Пасльонові (*Solanaceae*)..... 340
Порядок Шорстколистоцвіті (*Boraginales*) 341
Родина Шорстколисті (*Boraginaceae*) 341
Порядок Ранникоцвіті (*Scrophulariales*)..... 343
Родина Ранникові (*Scrophulariaceae*) 344
Родина Пухирникові (*Lentibulariaceae*)..... 347
Порядок Губоцвіті (*Lamiales*) 350
Родина Губоцвіті (*Lamiaceae*)..... 351
Родина Вириницеві (*Callitrichaceae*)..... 354
Підклас Айстериди (*Asteridae*)..... 356
Порядок Айстроцвіті (*Asterales*)..... 356
Родина Айстрові або Складноцвіті (*Asteraceae, Compositae*) 357
Клас Односім'ядольні (*Monocotiledones*) або Ліліопсиди (*Liliopsida*) . 364
Підклас Алісматиди (*Alismatidae*) 365
Порядок Сусакоцвіті (*Butomales*) 365
Родина Сусакові (*Butomaceae*)..... 365
Порядок Жабурникоцвіті (*Hydrochariales*) 366
Родина Жабурникові (*Hydrochariaceae*)..... 366
Порядок Частухоцвіті (*Alismatales*)..... 369
Родина Частухові (*Alismataceae*). 369
Порядок Шейхцерієвоцвіті (*Scheuchzeriales*)..... 372
Родина Шейхцерієві (*Scheuchzeriaceae*)..... 373
Порядок Рдесникоцвіті (*Potamogetonales*)..... 373
Родина Рдесникові (*Potamogetonaceae*). 373
Родина Рупієві (*Ruppiaceae*)..... 379
Порядок Камкоцвіті (*Zosterales*)..... 380
Родина Камкові (*Zosteraceae*). 380
Порядок Наядоцвіті (*Najadales*)..... 381
Родина Різухові (*Najadaceae*)..... 381
Родина Цанікелієві (*Zannichelliaceae*). 382
Підклас лілії (*Liliidae*) 383
Порядок Лілієцвіті (*Liliales*)..... 383
Родина Понтедерієві (*Pontederiaceae*)..... 383

Родина Півникові (*Iridaceae*) 384
Порядок Зозулинцецвіті (*Orchidales*) 385
Родина Зозулинцеві (*Orchidaceae*) 385
Порядок Ситникоцвіті (*Juncales*) 388
Родина Ситникові (*Juncaceae*) 388
Порядок Осокоцвіті (*Cyperales*) 389
Родина Осокові (*Cyperaceae*). 389
Порядок Тонконогоцвіті (*Poales*) 400
Родина Злакові, Тонконогові (*Poaceae*) 401
Підклас Арециди, або пальміди (*Arecidae,. Palmidae*) 408
Порядок Ароїдноцвіті (*Arales*) 409
Родина Ароїдні (*Araceae*). 409
Родина Ряскові (*Lemnaceae*) 411
Порядок Рогозоцвіті (*Typhales*) 413
Родина Рогозові (*Typhaceae*) 413
Родина Їжачоголівкові (*Sparganiaceae*) 415
XI. МІСЦЕЗРОСТАННЯ ВОДНИХ МАКРОФІТІВ І РОЗПОДІЛ ЇХНІХ УГРУПОВАНЬ В УКРАЇНІ 420
XII. ОХОРОНА РОСЛИН ТА ЇХНІХ УГРУПОВАНЬ 433
Стан та охорона вищої водної рослинності України 436
Рідкісні види водних та прибережно-водних рослин 440
XIII. РОСЛИННІ ІНДИКАТОРИ ПОВЕРХНЕВИХ ВОД 444
Приливні зони морського узбережжя 448
Періодично затоплювальні зниження 450
XIV. ІНСТРУМЕНТАРІЙ ТА МЕТОДИ ДЛЯ ДОСЛІДЖЕННЯ ВОДНОЇ РОСЛИННОСТІ 452
Описування і картування водної рослинності 456
Бланки опису водної рослинності 461
Особливості гербаризації водних рослин 465
Методи визначення характеристик головних угруповань макрофітів водних екосистем 467
Методи відбору та опрацювання проб фітопланктону 467
Визначення видового складу і структури рослинних угруповань 471
Вивчення характеру заростання і розподілу рослинності 472
ДОДАТКИ 484
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ 509
ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ ПОКАЖЧИК 516
АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК УКРАЇНСЬКИХ НАЗВ РОСЛИН . 522
АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ РОСЛИН .. 529

ВСТУП

Курс «Ботаніка з основами гідроботаніки», викладений у підручнику, опрацьований за програмними засадами, відповідає затвердженим галузевим стандартам вищої освіти України з напряму підготовки «Водні біоресурси та аквакультура» ОКР бакалавр 6.090201, який присвячений водним рослинам України, орієнтований на студентів аграрних вузів. Автори намагалися наблизити основні розділи підручника до сучасного рівня ботанічної науки, акцентувати увагу студентів на осмисленні формування структури рослини залежно від впливу тих чи інших чинників довкілля, необхідність застосування ботанічних знань за умов розв'язання фундаментальних запитів суміжних наук і рибогосподарської практики.

Метою підручника є ознайомлення студентів із системою органічного світу, зокрема водними рослинами, їхньою класифікацією, життєвими формами, умовами місцезростання, динамікою водної рослинності, охороною, методами гідроботанічних досліджень та інструментарієм, який використовується за умов вивчення формування біоресурсів водойм України.

У першому розділі подано умови формування і зростання водних рослин. У другому розділі дається класифікація життєвих форм водних рослин. Третій розділ присвячено еколого-ценотичному значенню води для водних макрофітів. У четвертому розділі подано будову рослинної клітини та визначено роль окремих органоїдів. У наступному розділі розглядається характеристика нижчих рослин, зокрема розглядаються групи відділів водоростей, їхня екологія та цикли розвитку основних представників. Шостий, сьомий розділи присвячено гістології, морфології і анатомії вегетативних і генеративних органів. Наступні розділи – вищим водним рослинам, а саме вищим споровим, голонасінним і квітковим рослинам. Поданий матеріал супроводжується чисельними оригінальними ілюстраціями, що сприятиме засвоєнню матеріалу.

Значна увага приділена розділам у яких висвітлюються питання формування і зростання водних рослин, їхньої динаміки та розподілу за біоморфами в Україні. Оригінальними є розділи, які присвячені охороні водних рослин і їхніх угруповань, та інформація про інструментарій для вивчення водних рослин і методи гідроботанічних досліджень, що з практичної точки зору є важливими елементами для вивчення формування біоресурсів водойм України. Латинські назви систематичних одиниць або таксонів подано відповідно до чинних правил міжнародної ботанічної номенклатури.

У характеристиках систематичних груп наведено матеріал із цитології, гістології, анатомії і морфології водних рослин. Зауважимо, що є

значна кількість навчальної ботанічної літератури, де можливо познайомитися з такими даними.

В основу підручника покладено курси лекцій з ботаніки і ботаніки з основами гідроботаніки, які автори читали протягом тривалого періоду на факультетах водні біоресурси, агробіологічному, лісогосподарському, захисту рослин, садово-паркового господарства, екології та біотехнології Національного університету біоресурсів і природокористування України.

У підручнику розглядається характеристика місцезростань судинних видів водних рослин та особливості територіального розподілу в Україні. Грунтовно розглянуто склад, будову, формування і функціональну роль екотопів як складових екосистем перезволожених територій, генезис та структуру рослинних угруповань. Подається класифікація життєвих форм водних рослин помірних широт та зміни морфологічних і біологічних ознак видів під вливом чинників довкілля. Велика увага приділяється організації охорони перезволожених територій і охорона їх гено- і ценофонду. Подана фітосозологічна оцінка стану видів і угруповань, які потрібно охороняти. Розглянуті питання відновлення водних рослин у природних місцезростаннях. Наведені списки водних рослин, які потребують охорони.

Водні рослини розглядаються як види, які мають схожі екобіоморфи, вирізняються біологічними й анатомо-морфологічними ознаками, що сформувалися в процесі адаптації до умов зростання у водному, водно-повітряному і водно-повітряно-наземному середовищах. Детально описано методи гідроботанічних досліджень, що з практичної точки зору є важливим елементом для дослідження формування біоресурсів водойм України.

Автори висловлюють щиру подяку рецензентам: директору ННІ охорони природи та біотехнологій Національного університету біоресурсів і природокористування України, доктору біологічних наук, професору, член-кореспонденту НАН України І. П. Григорюку; професору Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, доктору біологічних наук, академіку НААН України А. Л. Бойку; завідувачу відділу фізіології водяних рослин Інституту гідробіології НАН України, доктору біологічних наук, професору П. Д. Клоченку, головному науковому співробітнику Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, доктору біологічних наук, професору Г. М. Паламар-Мордвинцевой.

Їхні слушні зауваження й поради були враховані авторами під час доопрацювання рукопису.

Щиру вдячність колектив авторів висловлює працівникам кафедри ботаніки Національного університету біоресурсів і природокористування України та студенту факультету біотехнології Є.Р. Канарському за сприяння виходу в світ цього підручника.

І. УМОВИ ФОРМУВАННЯ І ЗРОСТАННЯ ВОДНИХ РОСЛИН

Екотопи та їхня роль у водних та перезволожених екосистемах

Екотоп – сукупність абіотичних умов місцезростання конкретного біотичного угруповання чи певної однорідної ділянки земної поверхні.Тут більше видів і екологічних ніш, ніж у кожнім із сусідніх біоценозів і значно більше різноманіття.

Екотопи характеризуються мікроумовами, які визначають межу між біоценозами та формаціями (наприклад, кущовий і трав'яний яруси). З підвищеннням структури біоценозу збільшується різноманіття у межах ярусів і еконіш.

Особливе значення мають екотопи вторинного походження. До них можна віднести прибережні смуги. Їх зміна у часі й просторі відіграє суттєву роль у еволюції організмів. Екотопи літоралей (ділянка між водою і сушею) відрізняються динамічністю, у цих умовах проходить два основні процеси еволюції організмів: вихід на сушу і пристосування до життя на суші та перехід до життя у воді. Це зумовлює значущі пристосувальні процеси, які ведуть до формування різноманітних життєвих форм і їхнього росту. Еволюційні процеси організмів екотопів рівнинних, гірських і низинних геосистем відбувалися значно пізніше.

Екотопи відрізняються і за функціями. Виділяють комплекси приморських екотопів (прилив і відлив в океанів, прибій у невеликих морів), прісноводних (системи протічних і непротічних водойм, комплекси дельт рік і лиманів тощо).

Для вирішення питань біоіндикації значна увага має приділятися характеристиці прибережної смуги прісноводних непротічних і протічних водойм (мілких озер, ставків, берегів русел річок і тимчасово заливних річкових долин) та екобіологію прісноводних рослин.

Основним фактором змін розвитку макрофітів у проточній і непроточній водах є стрибки рівня води. Відомі такі форми змін товщі води: неритмічні (дія вітру або заповнення чи спускання води у ставках), ритмічні й пульсаційні.

Вплив динаміки рівня води на мінливість водних рослин

Коливання рівня води визначає характер і структурну мінливість виду й угруповань (біоценозів) у просторі і часі. Воно здійснюється з певною регулярністю в часі (екофаза) і протягом вегетації (екоперіоди). Чергування можливих екоперіодів, наприклад, від одного спуску води з водойми до іншого проходить протягом тривалішого часу, ніж один вегетаційний період,

і це буде екоцикл. Екофаза це динамічне життєве середовище, яке діє на морфогенез популяцій видів і на синморфологію рослинних угруповань.

У залежності від висоти рівня води вирізняють лімнічну екофазу (ЛФ) із глибоким затопленням; прибережну екофазу з неглибоким затопленням (10–50 *см* глибини), яку позначають ЛіЕФ; болотну екофазу із незначною глибиною води до виступаючих на поверхню донних відкладів (БЕФ) і наземну екофазу при відсутності поверхневого підтоплення (НЕФ). Окрім того використовуються поняття агро-прибережна, агро-болотна і агро-наземна екофази.

Екоперіод об'єднує всі екофази, які змінюються протягом року (вегетаційного періоду).

Екоцикл це послідовна зміна екоперіодів на протязі декількох років. Тривалість екоциклу обмежена прибережно-наземним періодом.

У залежності від амплітуди коливань рівня води за характером дії на водні макрофіти вирізняють такі можливі послідовні зміни екофаз у екоперіоді:

– з постійним рівнем води – водно-прибережна послідовність змін екофаз;

– з явним зниженням рівня води до оголення берегової полоси або дна водойми – прибережно-наземна послідовність;

– з поступовим (або раптовим) підвищенням рівня води після попереднього зниження (оголення, осушення) – наземно-прибережна послідовність.

У температній кліматичній зоні екоперіод практично збігається з вегетаційним періодом. У тропічній кліматичній зоні він співпадає з календарним роком.

Лімітуючим чинником для селективної дії на розвиток видів і деяких угруповань макрофітів є послідовна зміна екоперіодів у часі від прибережно-наземної до наземно-прибережної, затоплених водою, на незатоплені (оголені, наземні) і навпаки. У місцезростаннях цьому відповідає чергування всіх потенційно можливих життєвих форм і форм росту трав'яних видів – від гідрофільних до гігромезофільних.

Кожне місцезростання можна розташувати в ряду екофаз у певному часовому інтервалі й різним чином аналізувати окремі варіанти водного режиму як у часі, так і в просторі за кількостю екофаз та їх тривалості, що має певне значення для оцінки динаміки рівня води у конкретних водоймах і характер розвитку заростей макрофітів. Це дає можливість для об'єктивної оцінки якісних характеристик місцезростань, які використовують з метою вивчення рослинності. Але коливання рівня води не може безпосередньо діяти на селективний процес розвитку видів ні в екофазі, ні в екоперіоді. Визначальним чинником є час, або тривалість окремих екофаз в екоперіоді. Обмежувальним чинником селективної дії на онтогенез видів і розмаїття

біоценозів є прибережно-наземна і наземно-прибережна послідовності змін екофаз [136]. З екологічної точки зору, це потребує переходу екотопів затоплених донних відкладів в оголені й відкриті та їх послідовного затоплення згодом. Відповідний відрізок часу, називають критичним екоперіодом, він є характерним для екотопів берегів річок [138]. У цьому випадку критичний період по суті є пусковим моментом нового екоциклу і конструктивно та деструктивно діє на розвиток усього ланцюга екосистем і групи асоціацій протягом трансгресії й регресії прибережних смуг мілководних морів і великих озер. Прибережна смуга з її можливістю тривалого розвитку створює екогенетичний вплив на диференціацію життєвих форм і форм росту видів та на розмаїття біоценозів [34]. Критичний екоперіод, із урахуванням того, як часто він проявляється, може слугувати критерієм тривалості екоциклу і, отже, критерієм класифікації певних екотопів, на яких проходить флуктуація рівня води (за винятком пульсаційних ефектів на межі суша – море (океан).

Екотопи, які висихають у посушливий вегетаційний період, коли екоцикли не тривають більше року, типові для тропічних і субтропічних регіонів з чергуванням посушливого періоду та періоду дощів. У помірній зоні вони можуть постійно спостерігатися у невеликих, з рівною поверхнею дна водойм, які щорічно заповнюються водою і протягом вегетаційного періоду висихають. Екоперіод може збігатися з екоциклом.

Екотопи, які висихають протягом періоду, коли екоцикли тривають декілька років, властиві для ставків, якщо не вирощується риба і заповнення водою не проходить. Екоцикли тривають 3 роки, менше 5 років і більше 10 років. Трирічний цикл трапляється в ставках при трирічному способі вирощування риби. Екоцикл тривалістю не менше п’яти років характерний для алювіальних вод із посушливим періодом. Екоцикл тривалістю більше 10 років є критичним періодом з осушенням усієї водойми.

Коливання рівня води впливає на характер прибережних місцезростань, гідрологічні, гідроґрунтові й екологічні умови, що відображається на різноманітності і почленованості екосистем та її складових. На цих ділянках спостерігається щорічна рівновага між відкритою і закритою екосистемами: при підвищенні рівня води проходить заливання наземних екосистем і обмеження проростання зачатків рослин; з пониженням рівня води відбувається оголення великих територій, що дає можливість проростанню перших зачатків насіння чи діаспор. Чим регулярніша ритміка коливань рівня води, тим екологічно больш врівноважена екосистема, і навпаки.

Отже, порушення рівноваги в гідрологічно врівноваженій екосистемі, призводить до нагромадження органічної речовини і заповнення нею водойми.

Різноманітність екосистем починається з поверхні води у напрямку від зовнішнього краю прибережного поясу до середини водойми. Для них характерні тривалі динамічні процеси. Їх швидкість залежить від кліматичних та

біологічних факторів, що впливає на хід нагромадження відкладів. У відношенні до природних чинників цей процес незворотній, а замулювання продовжується поступовим заповненням простору першопочаткової водойми наземними угрупованнями. У випадку замулювання і заростання водойми мова йде про просторову будову екосистем, а у випадку відсутності замулювання й заростання водойми – про явище зональності з гомогенними, відносно вузькими поясами, де різноманітність екосистеми викликана частотою фаз, яка проявляється у більшій чи меншій частоті рослинних поясів у певнім просторі водойми. У гідрологічно неврівноваженій системі потрібно враховувати терміни коливань екофаз, які поступово спрямовані на перетворення ценозів у мозаїку прибережних смуг водосховища [19]. Це зумовлює мозаїку рослинності, пригнічення сформованих фітоценозів та завдяки зміні водного режиму розповсюдження в угрупованнях адвентивних видів.

У тропіках через коливання рівня води у прирусловій частині та регіонах великих озер і боліт, відбуваються регулярні річні зміни. У помірній зоні такі коливання пов'язані лише з вегетаційним періодом. У тропічній зоні зміна видів, синузій і фітоценозів відбувається протягом двох екологічно виразних періодів року.

Отже, коливання рівня води є визначальним чинником, який суттєво впливає на формування екотопів перезволожених екосистем, на мінливість водних рослин та їхніх угруповань, які також впливають на екотопи, з участю яких формуються незакріплені ґрунти-сплавини.

Генезис і структура угруповань незакріплених ґрунтів

Фітоценози незакріплених ґрунтів сплавин водойм складаються з двох структурних елементів – основи і власне незакріплених ґрунтів (поле). Основою є щільна структура у вигляді маленького острівця, на якому закріплюються вегетативні пагони, насіння та діаспори видів, які приносить вода. Вона може виникнути із залишків дерев (стовбурців, пеньків, коренів), що є прототипом субстрату із незакріплених відкладів; живих, відмираючих чи відмерлих кореневищ, очеретяних заростей (скелету незакріплених ґрунтів), утворених очеретом звичайним *(Phragmites australis*), рогізом вузьколистим *(Tyhpa angustifolia),* рогізом широколистий (*T. latifolia*), комишем озерний (*Scirpus lacustris*), лепешняком звичайним (*Glyceria aquatica*), аїром тростиновим (*Acorus calamus*) та ін.; тканин живих чи відмерлих купин осок, зокрема: осока висока (*Carex elata*), о. гостра (*C. acuta*), о. двотичинкова (*C. diandra*), о. видовжена (*C. elongata*), о. побережна (*C. riparia*) та ін.

Щільна структура формується лише за участю водних макрофітів. Власне незакріплені ґрунти (поле) на перших етапах їх розвитку є стартом форму-

вання ядра сформованої сплавини. Поле складається із залишків клітковини стебел, листків, коріння, цілих дрібних рослин, нагромаджень насіння, сапропеля. Поле закріплюється на скелеті, на якому розвивається рослинність.

В озерах часто типом поля є залишки гідроморфної рослинності та дрібні уламки сплавин, у дельтах річок – залишки геломорфної рослинності, а у водоймах – скошена гідро- і геломорфна рослинність та залишки угруповань тенагофітів, які відірвалися від дна (ситняг голчастий (*Eleocharis acicularis*), руслиця звивистонасінна (*Elatine hydropiper*)).

Характер поєднання основи поля залежить від типу синекоклинів і кількості матеріалу. Дрібні острівки з'єднуються у більші, які ще плавають, утворюючи закріплений масив. Потрібно відрізняти декілька варіантів виникнення синекоклинів незакріплених ґрунтів:

1. Типова форма розвитку – регенераційна, характерна для акумулятивної зони. Поступове встановлення рівноваги основних елементів у просторі, які спричиняють об'єднання в єдиний комплекс. Типовою формою є виникнення угруповань союзу *Cicution* безпосередньо у сапропельній зоні озерного затону, для прикладу комплекс кушир (*Ceratophyllum*) - водяний різак (*Stratiotes*) -цикута (*Cicuta*).

2. Додаткова форма (апозиційна), властива дрейфовій зоні окраїн очеретяних заростей. Комплекс калюжниця (*Calla*) - цикута (*Cicuta*) - теліптерис болотяний (*Thelypteris palustris*).

3. Деструктивна форма характерна для полів окраїн очеретяних заростей або заростей крупних осок. Вона виникає внаслідок поступового відривання очерету (при підвищенні рівня води чи сильного вітру) і частин островців, які утворюють нові масиви, де розвивається комплекс цикута отруйна (*Cicuta virosa*) - осока волотиста (*Carex paniculata*).

Типи екоклинів незакріплених ґрунтів та їхня характеристика

Сапропельний тип обумовлений затопленням водойми, підняттям рівня ґрунтових вод та акумуляцією гідатофітів чи алохтонним осіданням ферного матеріалу. Типовим є для місцезростань очеретяних заростей голландських озер. Відрізняються розміром коренів, які проникають у глибину сапропеля чи в сторони (столонами, паростками).

Сплавинний тип виникає внаслідок нагромадження скелетних уламків з рослинного матеріалу, утворюючи гомогенну дисперсну фазу у підвітровій зоні водойм, зазвичай з очеретяними заростями. Часто можна спостерігати у ставках, озерах тощо. Трапляється у водоймах спільно з річковим типом і характеризується найбільшим видовим фіторізноманіттям за рахунок присутності гідатофітів і тенагофітів. Сплавинний тип має міцніший опорний скелет із видів очеретяних угруповань, таких як рогіз

вузьколистий *(Tyhpa angustifolia),* рогіз широколистий *(T. latifolia),* очерет звичайний (*Phragmites australis*), комиш озерний (*Scirpus lacustris*).

Струмковий тип вирізняється заселенням водної поверхні поодинокими екземплярами видів союзу *Glycerio-Sparganion,* а в подальшому повним домінуванням. Реофільні види характерні для ділянок з турбулентним рухом води. У подальшому внаслідок занесення течією збільшується кількість особин союзу *Cicution.* Характерним є тип, у якому обмін рослинного матеріалу здійснюється за рахунок руху човнів і перетікання води із озер. В екоклинах такого типу переважають біоморфи з горизонтальними пагонами (незабудка болотна (*Myosotis palustris*), сієла пряма (сієла пряма (*Siella erecta*) та ін.) або з великими горизонтальними підземними кореневищами (образки болотні (*Calla palustris*), бобівник трилистий (*Menyanthes trifoliate*) та ін.). Для такого типу характерно пристосування видів із вертикальними пагонами, які полягають, займаючи горизонтальне положення, а потім переходять у слабковисхідне положення (м'ята водяна (*Mentha aquatica*), вероніка струмкова (*Veronica beccabunga*), вероніка джерельна (*Veronica anagallis-aquatica*) та ін.). Для життєдіяльності названих видів велике значення мають горизонтальні та бокові пагони, коренева система знаходиться у верхніх шарах ґрунту.

Острівковий тип формується внаслідок відривання цілих полів очеретяних заростей, які недовго рухаються, а потім закріплюються на підвітровому боці або в щільних заростях гідатофітів і очерету звичайного. Характерний для всіх водойм. Існують певні відмінності між рослинністю екоклинів острівкового типу великих водойм (озер) і невеликих водойм, в яких зарості очеретяних угруповань відриваються або піднімаються після підвищення рівня води, такі екоклини утворюються за рахунок видів: рогізу вузьколистого *(Tyhpa angustifolia),* комиша озерного (*Scirpus lacustris*), очерету звичайного *(Phragmites australis)* та інші види в угрупованнях *Scirpo-Phragmitetum.* У невеликих водоймах, переважно ставках, ценобіонтами є рогіз широколистий (*Typha latifolia*), лепешняк звичайний (*Glyceria aquatica*), аїр тростиновий (*Acorus calamus*) інші види угруповань *Glycerietum aoquaticae*.

Джерельний тип виникає внаслідок турбулентного руху води знизу до гори, який унеможливлює утворення щільного субстрату. Цей тип пов'язаний з літоральною зоною і створює дисконтинуальні екоклини у суцільних заростях угруповань союзу *Phragmition* або *Magnocaricion* і має острівковий характер.

Канавний тип виникає внаслідок наростання рослин від берегів водної поверхні каналу. За рахунок цього формується субстрат із рослинності прямо на поверхні води. У результаті формування угруповань водних макрофітів на незакріплених ґрунтах і формуються передумови для розвитку процесів замулювання та заростання водойм.

Замулювання та заростання водойм

Замулювання і заростання є частиною акумулятивного процесу безперервного відкладання мулу й зміни глибини водойми. Замулювання змінює глибину водойми і відбувається внаслідок взаємодії мінерально-органічної речовини із залишками водних макрофітів, які приносять течії, прискорюючи замулювання. У дельтових озерах цю роль виконує переважно очерет звичайний (*Phragmites australis*). В озерах, старорічищах, ізолюючих рукавах, ставках акумуляція відбувається за рахунок видів з високою річною продуктивністю та безперервним автохтонним осадом рослинних залишків. До них відносимо кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*), водопериця колосиста *(Myriophyllum spilatum),* елодея канадська (*Elodea canadensis).*

Заповнення водойми відбувається переважно за рахунок рослинних решток (уламки стебел, корені, кореневища), які залишаються на поверхні води у вигляді плаваючих ковдр чи острівців. Наступною умовою утворення таких масивів є проростання насіння геломорфних видів, які утворюють ювенільні особини і розвиваються у нові клони рослин, формується скопичення решток – острівець – як підвалина для подальшого заселення рослинами.

У помірній зоні північної півкулі, у водоймах тундри й тайги основним матеріалом формування сплавин є плаваючі субстрати, які відриваються від основної маси торфу, що розташовані на дні. Обов'язковими є наявність живих рослин (мохи, переважно сфагнові). У середніх широтах і особливо у південних, основним матеріалом слугують очеретяні зарості та купини крупних осок.

Між острівцем (скупчуванням) і полем є ряд відмінностей. Острівець це відірваний суцільний субстрат, який досягає 30–60 *см* глибини або складається із коренів, кореневищ скелету очеретяників, який заростає видами союзу *Cicution virosae* або видами крупних осок.

Поле – це суцільний субстрат, який досягає глибини 10–20 *см*, гомогенний у відношенні субстрату і гетерогенний у відношенні формувальної рослинності. Утворюється суцільна «ковдра», яка не може утримувати предмети важчі за 50 *кг*. Виникає автохтонно й алохтонно.

У разі з’єднання поля з острівцем виникає основний синекоклин незакріплених ґрунтів, який функціонує як екологічно окреслене місцезростання з видами фітоценозів союзу *Cicution virosae*. З біоценологічної точки зору ці угруповання стенотипічні, бо коренева система розташована у донному і плаваючому субстратах. Діагностичними видами будуть *Cicution virosae* і *Oenanthion aquation* (вузької екологічної амплітуди) до видів порядку *Phragmitetalia, Magnocaricetalia* (широкої амплітуди). У зв’язку з тим, що деякі макрофіти мають здатність проростати на таких субстратах, то у такому випадку острівець і поле з’єднуються.

За проростанням насіння видів на незакріплених субстратах виділяють 4 типи:

тип ферн – переплетіння коренів і кореневищ та маси надземних пагонів, що розкладаються (осока волотиста (*Carex paniculata*), осока двотичинкова (*C. diandra*), о. висока *(C. omsciana),* лепешняк звичайний (*Glyceria aquatica*) та ін);

Целюлозний тип – проростання обумовлено закріпленням насіння та діаспор у міжклітинниках стебел і в тріщинах деревини (рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia),* р. широколистий (*T. latifolia*), їжача голівка пряма *(Sparganium ramosum))*;

Комбінований тип – поєднання типу ферн і целюлозного типу *(Phragmites australis)*;

Скелетний тип – проростання обумовлено попаданням насіння і діаспор в сапропель на поверхні скелету, скупченням кореневищ (*Scirpus lacustris*)

Основу дрібних острівців формують багато видів, але частіше (осока несправжньосмикавцева (*Carex pseudocyperus),* цикута отруйна (*Cicuta virosa*), щавель прибережний *(Rumex hydrolapathum),* шоломниця звичайна (*Scutellaria galericulata*) та родів видів *череда (Bidens),* зніт *(Epilobium).*

Поява острівців характерна для місцезростань, де формуються угруповання союза *Cicution* для сапропельного типу. У таких умовах вони можуть виникати як автохтонно так і алохтонно на основі відмерлої підкладки з видів формації *Caricetum paniculatae.* Острівці формуються переважно на каналах шляхом закріплення дрібних острівців, відірваних від очеретяних сплавин по берегах озер і заток (рухом дрібних острівців з очеретяних заростей). Основою для закріплення острівця слугує скелет із кореневищ очерету, або із колонії видів фітоценозів союзу *Spargonio- Glycerion.* Виникнення острівців характерно для розвитку мігрувального типу.

У сапропельного типу незакріплених ґрунтів поля формуються у тому випадку, коли види розростаються плагіотропними кореневищами, створюючи субстрат для закріплення інших видів (образки болотні (*Calla palustris))* і в подальшому проникненню інших. У мігруючому типі виникнення полів проходить тоді, коли в сплавині є відносно гомогенний скелет, який складається переважно зі стебел, чим із кореневищ або опорний скелет занурений у воду неглибоко.

У канавах поля утворюються тоді, коли переважають види з плагіотропними кореневищами, розвиток яких спрямовується течією (образки болотні (*Calla palustris*) + паслін солодко-гіркий *(Solanum dulcamara)* + м'ята водяна (*Mentha aquatica*)). Вони характерні і для острівцевого типу формування сплавин після відмирання очеретяних частин. Цей процес характерніший для ставків, ніж для озер.

У канавах поля зазвичай формуються безпосередньо заростанням поверхневого шару води і є основним елементом рослинного покриву. Питанням закріплення, заростання й формування рослинності сплавин присвячено значну кількість досліджень [21, 29, 82, 86], які виконані переважно в дельтах південних річок. Початковою стадією формування сплавин у водоймах дельт річок Північного Причорномор'я є утворення з кореневищ очерет звичайний (*Phragmites australis*), рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia)* та інших представників водних макрофітів, таких як водяний перець (*Polygonum hydropiper*), м'ята водяна (*Mentha aquatica*), *вовконіг європейський (Lycopus europeus),* чистець болотний (*Stachys palustris),* омег водяний *(Oenanthe aquatica)* та ін. За даними Д.В. Дубини, Ю.Р Шеляг-Сосонко (1989) у плавнях Кілійської дельти Дунаю виявлено 96 видів квіткових рослин, дельти Дністра – 86, Дніпра – 81, Кубані – 51, Дону – 54, Південного Бугу – 24. Завершальною стадією формування сплавин є їх закріплення. У подальшому на цих субстратах проходить формування рослинних угруповань, які протікають паралельно з процесами замулювання водойм та їх заростанням.

Процес заростання заплавних евтрофних водойм відбувається інтенсивніше і проходить на більших площах. Основними компонентами заростання у водоймах Українського Полісся серед повітряно-водних видів є лепешняк великий (*Glyceria maxima),* комиш озерний (*Scirpus lacustris*), справжніх водних – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*), рдесник пронизанолистий (*Potamogeton perfoliatus),* р. блискучий (*Potamogetom lucens*), водопериця кільчаста (*Myriophyllum verticillatum),* Лісостепу – названі види та очерет звичайний (*Phragmites australis*), рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia),* рогіз широколистий (*Typha latifolia*), їжача голівка зринувша *(Sparganium emersum),* рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus),* водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum),* водяний жовтець фенхелевидний *(Batrachium foeniculaceum)* та ін. У заростанні водойм степової зони серед повітряно-водних видів переважають очерет звичайний (*Phragmites australis*), рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia),* куга Табернемонтана (*Scirpus tabemaemontani*), лепешняк тростиновий (*Glyceria arundinaceae*), справжніх водних – рдесник гребінчастий (*Potagometon pectinatus*), водяний жовтець Ріона (*Batrachium rionii),* цанікелія болотна *(Zannichellia palustris),* кушир плоскоостий (*Ceratophyllum plathyancanthum).* Найтиповіший узагальнений екологічний ряд для водойм північно-західної частини Українського Полісся (від берега до центра водойми) можна зобразити такою схемою: **осока висока (*Carex omskiana)* – осока гостра (*Carex acuta*) – лепешняк великий (*Glyceria maxima)* – їжача голівка пряма (*Sparganium erectum*) – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*) – рдесник**

пронизанолистий (*Potamogeton perfoliatus)* – глечики жовті (*Nuphar lutea)*. У південних районах і на лівобережній частині Українського Полісся характерніші такі екологічні ряди: **осока гостра (*Carex acuta*) – лепешняк великий (*Glyceria maxima*) – очерет звичайний (*Phragmites australis*) – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*); рдесник блискучий (*Potamogeton lucens)* – рдесник пронизанолистий (*Potamogeton perfoliatus)* – глечики жовті (*Nuphar lutea)***.

Найтиповіший узагальнений екологічний ряд заростання для заплавних водойм Лівобережного Лісостепу є такий: **осока гостра (*Carex acuta*)– лепешняк великий (*Glyceria maxima)* – їжача голівка зринувша *(Sparganium emersum)* – елодея канадська (*Elodea canadensis*) – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*) – рдесник блискучий (*Potamogeton lucens*);** Правобережного Лісостепу: **осока гостра (*Carex acuta*) – омег водяний *(Oenanthe aqutica)* – стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia*) – елодея канадська (*Elodea canadensis*) – рдесник плаваючий (*Potamogeton natans*) – глечики жовті *(Nuphar lutea).*** У південних районах Лісостепу є характерним наступний екологічний ряд: **очерет звичайний (*Phragmytes australis*) (рогіз широколистий (*Typha latifolia*)) – сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*) (стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia*)) – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*) – рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus)* – водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum*).**

Найтиповішим і узагальненим екологічним рядом заростання для заплавних водойм Степу відображається такою схемою: **очерет звичайний (*Phragmites australis*) – рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia)* – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*) – водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum)* – рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus).***

Заростання мілководдя великих водосховищ починається з одновидових угруповань із мітлиця повзуча (*Agrostis stolonifera)*, лепешняк великий (*Glyceria maxima*), їжача голівка пряма (*Sparganium erectum*), рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia)*, гірчак земноводний (*Polygonum amphibium)*, рдесник плаваючий (*Potamogeton natans*) (Українське Полісся); лепешняк великий (*Glyceria maxima)*, рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia)*, сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*), стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia*), рдесник пронизанолистий (*Potamogeton perfoliatus)* (Лісостеп); очерет звичайний (*Phragmites australis*), водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum*), рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus)* (Степ). За 4–5 років майже всі мілководні ділянки заростають повітряно-водними та водними угрупованнями.

Узагальнені ряди заростання крупних водосховищ відображають такими схемами: **очерет звичайний *(Phragmites australis)* – рогіз**

вузьколистий *(Typha angustifolia)* – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*) – глечики жовті *(Nuphar lutea)* (Українське Полісся); **очерет звичайний (*Phragmites australis*) – рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia)* – рдесник пронизанолистий (*Potamogeton perfoliatus)* – латаття біле (*Nymphaea alba)*** (Лісостеп); **очерет звичайний (*Phragmites australis*) – *Ceratophyllum plathyacanthum* – водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum)* – рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus)* – латаття біле (*Nymphaea alba)*** (Степ).

Заростання штучних водойм зі зміненими (для потреб рибного господарства) берегами відзначається своєрідністю. У водоймах з мулисто-піщаними донними відкладами (Полісся) у заростанні переважають лепешняк великий (*Glyceria maxima),* рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia),* кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*)*;* з піщано-мулистими (Лісостеп) – очерет звичайний (*Phragmites australis*), гірчак земноводний (*Polygonum amphibium),* рдесник Берхтольда *(Potamogeton berchtoldii);* з мулистими (Степ) – рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus),* плавун щитолистий (*Nymphoides peltata)* та водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum*).

Заростання мілководдя лиманів має свої особливості, зокрема ступінь мінералізації води та зв'язок з морем. У солонуватоводних лиманах, ізольованих від моря, екологічний ряд на мілководді середньої частини можна зобразити так: **рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus)* – цанікелія болотна *(Zannichellia palustris)* – рупія великовусикова *(Ruppia cirrhoza)* – камка мала (*Zostera noltii)* камка морська *(Zostera marina);* очерет звичайний (очерет звичайний (*Phragmites australis*)) – бульбокомиш морський (*Bolboschoenus maritimus)* – куга Тебернемонтана (*Scirpus tabernaemontani*) – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*) – рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus)* – цанікелія болотна *(Zannichellia palustris);* очерет звичайний *(Phragmites australis)* – бульбокомиш морський (*Bolboschoenus maritimus)* – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*) – рдесник пронизанолистий (*Potamogeton perfoliatus);*** на ділянках примоської частини: **очерет звичайний *(Phragmites australis)* – бульбокомиш морський (*Bolboschoenus maritimus)* – кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*) – рупія великовусикова *(Ruppia cirrhoza)* – цанікелія болотна *(Zannichellia palustris).***

Отже, провідними чинниками сукцесій водної рослинності виступають гідрологічні, геологічні (алювіальні) і антропогенні. Виразлішими є сукцесії, що відбуваються під впливом зміни рівня води, її мінералізації (південні регіони), трофності водойм, складу і потужності донних відкладів.

Контрольні запитання до розділу.

1. Охарактеризуйте поняття екотоп?
2. Як впливає рівень води у водоймах на мінливість водних рослин?
3. Що таке екофаза?
4. Що таке екоцикл?
5. Назвіть послідовність змін екофаз у екоперіоді?
6. Назвіть форми розвитку синекоклинів?
7. Назвіть типи екоклинів незакріплених ґрунтів?
8. Що характерно для сплавинного типу екоклину?
9. Якими чинниками обумовлено замулювання і заростання водойми?
10. Назвіть типи проростання насіння на незакріплених субстратах?
11. Назвіть найтиповіший екологічний ряд заростання водойм для Правобережного Лісостепу ?

ІІ. ЖИТТЄВІ ФОРМИ ВОДНИХ МАКРОФІТІВ ТА ЇХНЯ КЛАСИФІКАЦІЯ

Чинники довкілля суттєво впливають на морфологічну структуру водних рослин, на особливості сезонного і різновікового розвитку.

Дослідження цих особливостей важливо для фітодіагностики процесів, які відбуваються у перезволожених субстратах під впливом природних і антропогенних чинників. Суттєве значення має вивчення життєвих форм водних макрофітів та їхні адаптивні зміни. Життєвим формам і формам розвитку водних та болотних рослин присвячено значну кількість досліджень [134, 137, 140,]

Класифікація життєвих форм водних макрофітів побудована на ознаках різноманітності органів, які сформувалися під впливом навколишнього середовища.

У цьому посібнику розглядається класифікація життєвих форм водних і болотних макрофітів помірних широт за Д. В. Дубиною (1993).

Створюючи класифікації груп біоморф водних і болотних рослин потрібно враховувати умови місцезростань, морфологічні особливості водних і болотних рослин, еколого-біологічні і еколо-морфологічні особливості видів у процесі онтогенетичного розвитку в озерних і річкових системах великих комплексів із незначним або значним коливанням води для природних водойм помірного поясу, а також водойм зі штучним регулюванням рівня води (ставки).

Враховуючи функції екофаз, екоперіодів і екоциклів у розвитку водних і болотних рослин та методичні підходи Еленберга [122] групи біоморф водних макрофітів об’єднують у такі типи:

Гідроморфні	Еугідатофіти
	Аерогідатофіти
	Плейстофіти
Гідрогеломорфні	Теганофіти
	Плейстогелофіти
	Гідроохтофіти
	Охтогідрофіти
Геломорфні	Евохтофіти
	Улігінозофіти
Гігроморфні	Тріхогігрофіти
Гігромезоморфні	Пелохтофіти
	Пелохтотерофіти

Еугідатофіти. Рослини проходять увесь життєвий цикл у водному середовищі у лімнофазі і прибережній екофазі. Лише генеративні органи

можуть підніматися над поверхнею води під час цвітіння та запилення на нетривалий період. Вони здатні до обміну речовин з водним середовищем. Корені й кореневища розташовані у земноводнім шарі до 20 *см*. У болотній екофазі наземних форм не утворюють. Відрізняються значною репродуктивною здатністю. Ця група біоморф відіграє значну роль в утворенні основної органічної маси сплавин у ставках і озерах.

Еугідатофіти є домінантними видами (едифікаторами) асоціацій союзів *Potamion lucentis* (крім *Myriophyllo-Potametum*), *Potamion pusilli*. Рідше утворюють синузії в інших угрупованнях.

Представники: роди – різуха *(Najas), Zannichellia, Ruppia, Zostera,* рдесник гребінчастий *(Potamogeton pectinatus), P. lucens, P. perfoliatus*.

Аерогідатофіти (гідатоаерофіти). Життєвий цикл проходить у лімнофазі й прибережній екофазі. Коли наступає мімозна екофаза формуються наземні форми, які здатні до вегетації протягом перехідного періоду. Генеративне розмноження часто завершується у болотній екофазі. Генеративні органи розташовуються на 5–10 см над поверхнею води. У деяких видів їх розміри досягають понад 20 см (латаття біле (*Nymphaea alba), Nelumbo*). Розмножуються вегетативно (кореневищами) і насінням (гідрохорія). Зазвичай переважає вегетативне відтворення. Аерогідатофіти у заростях виділяються по габітусу, часто утворюють наземні форми. Кореневища потужні й надзвичайно розгалужені. Коренева система глибоко проникає в субстрат, значна фітомаса на поверхні й частково над поверхнею води дозволяє аерогідатофітам успішно вегетувати і в ерозійній зоні. Представник водяний горіх плаваючий (*Trapa natans* s.l.) у зв’язку з однорічним життєвим циклом належать до гідротерофітів.

Функції в угрупованнях: аерогідатофіти є едифікаторами домінантами або співдомінантами в угрупованнях союзу *Nymphaeion albae*. Може траплятися в синузіях по межах очеретяних заростей. До них відносяться й угруповання союзів *Batrachion aquatilis* і *Batrachion fluitantis*.

Представники: *Nymphaea, Numphoides,* гірчак земноводний (*Polygonum amphibium),* рдесник плаваючий (*Potamogeton natans*), *P. gramineus* та ін.

Плейстофіти. Життєвий цикл пов'язаний з лімнофазою, прибережною і болотною екофазами. У наземній екофазі особини відмирають. Коренева система водних рослин, які живуть у поверхневих шарах води, не розвинута або слабко розвинута. Мінеральні речовини рослини поглинають із води. На поверхні води рухаються за допомогою вітру й хвиль. Здатність до вегетативного розмноження (діленням клонів) висока.

Найоптимальніші умови для розвитку знаходять в акумулятивній зоні водойм. Виділяють топічні (статистичні) і динамічні форми [135]. Топічні форми: пелагіальні, субліторальні, евліторальні, наземні, затонні; динамічні: дифузні (рослини розповсюджуються колоніями розсіяно по всій

водоймі), експлозійні (швидко розповсюджуються після появи сприятливих умов і формують суцільні зарості на поверхні води); пульсаційні (рослини розповсюджуються колоніями у сприятливих умовах і зникають – у несприятливих (похолодання та сильний вітер).

Фунції в угрупованнях: характерні види союзів *Lemnion minoris, Utricularion vulgaris* і *Hydrocharition morsus-ranae*; є едифікаторами, домінантами у самостійних асоціаціях і в синузіях інших ценотичних рангів.

Представники: роди – сальвінія (*Salvinia),* азола (*Azolla),* ряска мала (*Lemna minor),* спіродела багатокоренева (*Spirodela polyrrhiza*).

Теганофіти. Більша частина життєвого циклу, включаючи генеративне відтворення, проходить у прибережній і болотній екофазах. Генеративне розмноження менш характерне, ніж вегетативне. У лімнофазі та наземній екофазі рослини знаходяться нетривалий час, але відбуваються важливі морфологічні зміни. У лімнофазі розміри рослини збільшуються. Під впливом гідростатичного тиску і слабким закріпленням кореневої системи особини відриваються й стають тимчасово плаваючими. Вони здатні вегетувати триваліший час при умові закріплення у прибережних сплавинах (наприклад, ситняг голчастий (*Eleocharis acicularis*)).

Плейстогелофіти. Більша частина життєвого циклу проходить у болотній і прибережній екофазах. У наземній екофазі здатні вегетувати лише нетривалий час.

Це багаторічні рослини середнього розміру з потужною мичкуватою кореневою системою (кореневища плагіотропні). Стебла й листки мають повітряні порожнини, які забезпечують стійкість рослин у воді на незакріплених донних відкладах. Більшу частину вегетаційного періоду коренева система розташована у поверхневих шарах донних відкладів або в товщі води. Рослини інколи відриваються від субстрату і плавають у товщі води як плейстофіти. Більшість видів розмножуються вегетативно – паростками, а осока несправжньосмикавцева *(Carex pseudocyperus)* і цикута отруйна (*Cicuta virosa*) утворюють велику кількість насіння.

Функції в угрупованнях: види пов’язані з угрупованнями союзів *Cicution virosae, Alnion glutinosae.*

Представники*:* цикута отруйна (*Cicuta virosa*), образки болотні (*Calla palustris*), бобівник трилистий (*Menyanthes trifoliate*), осока несправжньосмикавцева *(Carex pseudocyperus).*

Гідроохтофіти. Види, які здатні зростати у болотній і наземній екофазі в перший рік вегетації, у наземно-прибережній з повною генеративною репродукцією – у другий. На третій рік вегетації вони здатні зростати в умовах прибережно-болотного екоперіоду, який завершується поступовим відмиранням вегетативних органів. Наявність цієї групи видів є ознакою критичного екоперіоду і чергування екоциклів.

Види цієї групи по габітусу менш вразливіші, ніж попередні. Коренева система слабко розвинута і досягає 25–30 см глибини. У більшості ці види дво-трирічні. Їхній життєвий цикл зазвичай розпочинається з прибережно-наземного періоду. Переважає генеративне розмноження (види роду частуха (*Alisma),* омег водяний (*Oenanthe aquatica*), лепешняк плаваючий *(Glyceria fluitans*), але доволі часто і вегетативне (комиш укорінливий (*Scirpus radicans*), бульбокомиш морський (*Bolboschoenus maritimus*). В акумулятивному процесі гідроохтофіти беруть участь в утворені донних відкладів.

Функції в угрупованнях: види формують угруповання союзів *Oenanthion aquaticae* і *Sparganio-Glycerion fluitantis.*

Представники: омег водяний (*Oenanthe aquatica*), комиш укорінливий (*Scirpus radicans*), бульбокомиш морський (*Bolboschoenus maritimus),* лепешняк плаваючий *(Glyceria fluitans*).

Охтогідрофіти. Більшу частину вегетаційного періоду види пов'язані з прибережною, болотною й наземною екофазами і лише нетривалий час – з лімнофазою. Життєвий цикл тривалий.

Це велика група, переважно з очеретяних угруповань із великими і потужними надземними органами і розвинутою кореневою системою. Вони відрізняються від інших груп розмірами й фізіономічністю. Коренева система розташована на значній глибині, завдячуючи цьому ця група видів виконує берегозакріплювальну функцію й бере участь у процесах заростання водойм у разі знижені її рівня, сприяючи змілінню водойм. Функція видів в акумулятивній і ерозійній зонах однакова. Розмноження вегетативне і, зрідка, – генеративне (анемохорія, гідрохорія).

Функції в угрупованнях: габітус видів визначає їхнє положення в літоралі як едифікаторів угруповань союзів *Phragmition communis, Sparganio-Glycerion fluitans, Phalaridion urundinaceae* (частково).

Представники: рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia),* рогіз широколистий (*T. latifolia*), очерет звичайний (*Phragmites australis*), комиш озерний (*Scirpus lacustris*), аїр тростиновий (*Acorus calamus*) та ін.

Евохтофіти. Життєвий цикл пов'язаний із прибережною і болотною екофазами, в яких триває повний розвиток кореневищних пагонів. Гідрофаза й наземна екофаза складає лише короткий період річного циклу розвитку. Представники цієї групи – крупні прибережні осоки, дернинні та кореневищні, з розвинутою кореневою системою, яка розташована на значній глибині. Займають місцезростання у прибережній зоні після очеретяних угруповань (евліторальне положення). Відрізняються високою генеративною і вегетативною (кореневищні паростки) здатністю до розмноження.

Функції в угрупованнях: едифікатори і домінанти в літоральних угрупованнях союзів *Salicion albae* і *Alnion glutinosae*.

Представники: осока гостра (*Carex acuta*), о. пухирчаста (*C. vesicaria),* о. побережна (*C. riparia)* та ін.

Улігінозофіти. Види, які короткочасно пов'язані з прибережною екофазою і тривалий період – з болотною та наземною. Види болотних місцьзростань – середньовисокі трав'янисті рослини з розгалуженою кореневою системою. Переважають багаторічники. Вони є важливими компонентами акумуляційного процесу, але не відіграють провідної ролі у формуванні відкладів. Тривалий період життєвого циклу проходить у прибережній, болотній і наземній екофазах. Види улігінозофітів є виповнюючими в угрупованнях і визначають їх видове багатство. Вони характеризуються різноманітними вегетативними органами. Переважає вегетативне розмноження.

Функція в угрупованнях: зазвичай види зустрічаються як супутні в угрупованнях очеретяних заростей до заплавних лісів і вільшняків, мають широку амплітуду трапляння в угрупованнях класів *Phragmiti-Magnocaricetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Salicetea purpurea, Alnetea glutinosae* і порядку *Agrostietalia stoloniferae*.

Представники: молочай болотний (*Euphorbia palustris),* вех широколистий (*Sium latifolium),* вербозілля звичайне (*Lysimachia vulgaris*), плакун верболистий (*Lythrum salicaria*).

Тріхогігрофіти. Більша частина вегетаційного періоду проходить у болотній і наземній екофазах. Після висихання поверхневого шару грунту проходить інтенсивний розвиток кореневої системи й утворюються столони. Здатні розвиватися в умовах короткочасного затоплення та повного висихання екотопів. Це багаторічні види невеликих розмірів, здебільшого зі столоноподібними пагонами і розгалуженою кореневою системою. Відрізняються інтенсивною репродуктивною здатністю за рахунок пагонів. Здатність формування насіння слабка.

Функції в угрупованнях: домінанти й едифікатори переважно союзу *Agropyro-Rumicion crispi*.

Представники: перстач гусячий (*Potentilla anserina),* жовтець повзучий (*Ranunculus repens),* мітлиця велетенська (*Agrostis gigantea*).

Пелохтофіти. Зростають у болотній екофазі, де проходять повний цикл розвитку. У наземній екофазі зазвичай розвиваються на ділянках після оголення грунтів, пов'язаних зі зниженням рівня ґрунтових вод. У гідрофазі рослини знаходяться в стані анабіозу (насіння). Прибережну екофазу переносять нетривалий час. Повний розвиток видів пов'язано з критичним екоперіодом, які характеризують прибережно-наземній зміні екофаз. Після проростання насіння на незакріплених ґрунтах вони бувають індикаторами акумулятивної зони і співдомінантами або синузіями рослинних угруповань. Розвиток видів нетривалий, зазвичай 3–4 місяці з

кінця весни до кінця літа. За своїм розвитком схожі на терофіти. Відрізняються переважанням генеративного розмноженням. Насіннєва продуктивність висока.

Функції в угрупованнях: види є домінантами і співдомінантами в угрупованнях класів *Isoeto-Nanojuncetea* і *Crypsietea aculeatae*.

Представники: ситняг яйцевидний (*Eleocharis ovata*), осока богемська (*Carex bohemica*), *Coleanthus subtilis*.

Пелохтотерофіти. Життєвий цикл проходить переважно у болотній і наземній екофазах. Тривалість періоду розвитку припадає на наземну екофазу. Це пов'язано з розташуванням кореневої системи на значній глибині (30–40 *см*) і більше. Можуть деякий час зростать в умовах прибережної екофази. Цим і відрізняються від групи пелохтофітів. Види мають великі розміри (50–100 *см*) і формують значну кількість квіток та насіння. За будовою екзоаеренхіми і наявністю потужної системи додаткових коренів схожі з групою улігонозофітів.

Функції в угрупованнях: виступають у ролі домінантів або співдомінантів в угрупованнях класу *Bidentea tripartite,* серед яких багато синантропів в угрупованнях класу *Oryzetea* (рисові поля).

Представники: череда трироздільна *(Bidens tripartita),* ч. променева (*B. radiata*), гірчак волотистий (*Polygonum lapathifolium*), щавель морський (*Rumex maritimus*).

Контрольні запитання до розділу

1. Назвіть групи біоморф водних рослин.
2. Дайте характеристику біоморф групи гідроморфні.
3. Дайте характеристику біоморф групи гідрогеломорфні.
4. Дайте характеристику біоморф групи геломорфні.
5. Дайте характеристику біоморф групи гігроморфні.
6. Дайте характеристику біоморф групи гігромезоморфні.
7. Назвіть види рослин що належать до групи еугідатофіти.
8. Назвіть види рослин що належать до групи аерогідатофіти.
9. Назвіть види рослин що належать до групи плейстофіти.
10. Назвіть види рослин, що належать до групи теганофіти.
11. Назвіть види рослин, які належать до групи плейстогелофіти.
12. Назвіть види рослин, що належать до групи тріхогігрофіти.
13. Назвіть види рослин що належать до групи гідроохтофіти.
14. Назвіть види рослин що належать до групи охтогідрофіти.
15. Назвіть види рослин що належать до групи евохтофіти.
16. Назвіть види рослин що належать до групи улігінозофіти.

ІІІ. ВОДА ТА ЇЇ ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ДЛЯ ВОДНИХ РОСЛИН

Для рослин вода має виняткове значення. Вона є необхідним компонентом цитоплазми та займає до 80–90% маси тіла рослин. Мало її у спорах, плодах і насінні. Вода необхідна для ферментативної активності, поглинання та переміщення мінеральних солей і пластичних речовин, фотосинтезу, дихання, транспірації, запліднення. Рослини вимагають великої кількості води. На біосинтез 1 *г* сухої речовини кукурудзи потрібно для транспірації 350–550 *г*.

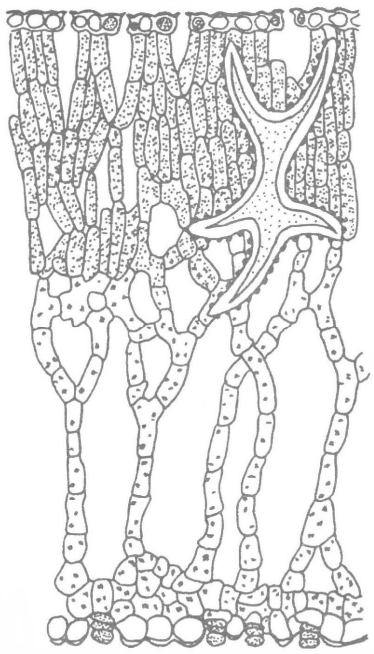

Рис. 1. Поперечний зріз через плаваючий листок глечиків жовтих

Основну масу води рослини поглинають з ґрунту, джерелом якої є опади і туман.

Важливе екологічне значення в забезпеченні рослин водою і мінеральними солями, елементами біосу має едафотоп. У ньому міститься основна кількість вологи, яку поглинають рослини для здійснення метаболічних процесів.

Оскільки едафотопи неоднорідні за своєю структурою, то і рослини розвивають відповідну кореневу систему.

Едафотопо-екологічні умови обумовлюють розвиток кореневих систем. У заплавних лучних угрупованнях з неглибоким рівнем ґрунтових вод рослини мають мичкувату і стрижневу кореневі системи. На болотах і заболочених ділянках у рослин формується поверхнева коренева система. Тут сосна має недорозвинений головний корінь і багато бічних, які розташовані на глибині 0–20 *см*.

Для вбирання води велике екологічне значення має осмотичний тиск клітинного соку рослин. З едафотопу вода поглинається рослиною тоді, коли внутрішньоклітинний осмотичний тиск вище осмотичного тиску едафотопового розчину. Завдяки цьому вода поглинається з глибоких горизонтів.

Перехід рослин від водного до наземного способу життя супроводжувався перебудовою природи організму до мінімального водозабезпечення. Водорості залишилися у воді, інші – мохи й папороті – частково занурюються у воду, а голонасінні й квіткові пристосувалися до життя в умовах недостатнього водозабезпечення.

За потребою до води рослини діляться на 4 екологічні типи (екологізми): гідрофіти, гігрофіти, мезофіти, ксерофіти. Між ними є й

проміжні екологізми – мезоксерофіти, мезогігрофіти, гідромезофіти та ін. Ми розглянемо тільки гідрофіти і гігрофіти, які характерні для водних рослин.

Гідрофіти – це рослини, які повністю або більшою частиною свого тіла занурені у воду. Своєрідні умови водного середовища сприяли появі у рослин особливих ознак у будові та життєдіяльності. У них розвинулась відносно велика поверхня (особливо поверхня листків зі зменшенням їх товщини). Усі органи водних рослин покриті слизом, який вироблюють видільні клітини й волоски. Слиз захищає тканини від вимивання солей і запобігає поїданню їх тваринами. Велика щільність води обумовлює слабкий розвиток механічних тканин. Якщо і є такі елементи, то вони розташовані у центральних частинах стебла й листків, забезпечуючи їх гнучкість і міцність. У вегетативних органах рослин (листки, стебла, корені) надзвичайно розвинуті міжклітинники, часто розвивається аеренхіма. Зазвичай слабко розвинуті кутикула й епідерміс, що дозволяє поглинати гази і поживні речовини всією поверхнею листка прямо з води. Листя, яке знаходиться у воді, має типову тіньову структуру, тоді як плаваюче й підняте на водою має чітко виражену світлову. У листків, занурених у воду, відсутня диференціація мезофілу на стовпчасту і губчасту паренхіми. У гідрофітів слабко розвинута коренева система, а у деяких видів відсутня. Надзвичайно широко розповсюджено вегетативне розмноження. Насіннєве розмноження у більшості видів має другорядний характер. У багатьох видів органи вегетативного розмноження у вигляді зимуючих бруньок, які називають туріонами (від лат. «туріо» – проросток). Осінні бруньки важкі від поживних речовин і спускаються на дно водойми. Зимою запасні речовини витрачаються на процеси життєдіяльності клітин, а гази, які утворилися у вигляді пухирців нагромаджуються у міжклітинниках. Завдяки чому на весні вони спливають на поверхню [67].

Серед гідрофітів є дві групи: занурені рослини прикріплені до дна ґрунту (тіліоріз, валіснерія) і рослини, зважені у товщі води (пухирник, планктонні водорості). Ці рослини надзвичайно вимогливі до води та населяють моря, озера й річки.

Водне середовище помітно вигідно відрізняється від повітряного. Вода має високу стабільність температури. Зміни її починаються з глибини 5–10 *м* у річках і озерах та 20–30, рідше 50 *м* у морях та океанах. Для гідрофітів екологічне значення має поверхневий шар водойм, оскільки в ньому поселяються планктонні рослини, а бентосні містять у ньому здебільшого листки й генеративні органи.

Водне середовище помітно впливає на розвиток гідрофітів через його освітленість і спектральний склад. Червоні промені фактично поглинаються в одному метровому шарі води, а синьо-фіолетові проникають

на глибину 30–40 *м*. У результаті відбувається глибинний розподіл гідрофітів у морях, озерах і літоральній смузі (рис. 2, 3, 4).

Анатомо-морфологічні екологізми гідрофітів. Оскільки у воді менший вміст кисню й CO_2, то гідрофіти пристосувались до поглинання їх шляхом збільшення поверхні за рахунок розчленованості їх тіла (тіліріз,

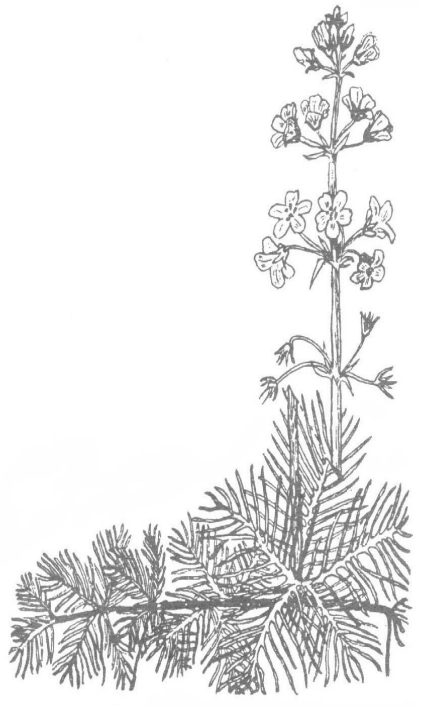

Рис. 2. Загальний вигляд типового гідрофіта плавушника болотного з розсіченими листками

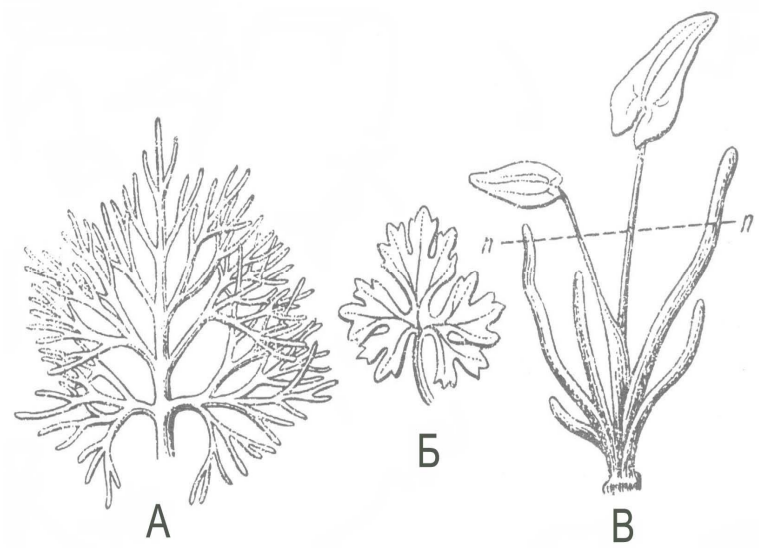

Рис. 3. Гетерофілія. На рисунку видно: А – підводні листки водяного жовтецю; Б – надводні листки того ж виду; В – тасьмоподібні підводні листки і стрілоподібні надводні – стрілолиста стрілолистого

гідрохаріс, рдесники, пухирники). Для гідрофітів властива різнолистість (гетерофілія), зумовлена розміщенням їх у двох середовищах: листки, які розміщені у повітряному середовищі – цілісні, а ті, що містяться у воді – розсічені (сальвінія плаваюча, жовтець водяний, череда трироздільна) (рис. 3). Листок плаваючих рослин диференційований на стовпчасту й губчасту паренхіму, має кутикулу і велику кількість продихів (400–600 на 1 $мм^2$) у верхньому епідермісі. Гідрофіти утворюють гідатоди, за допомогою яких виділяється надлишок краплиннорідкої вологи. Стебла цих рослин не мають пристосувань для захисту від зайвого випаровування, бо завжди забезпечені достатньою кількістю вологи.

Гідрофіти в однорідному середовищі мають слабкорозвинену механічну тканину, широку сітку міжклітинників і повітряних ходів, на які припадає до 60–70% загального об’єму рослини (рис. 4).

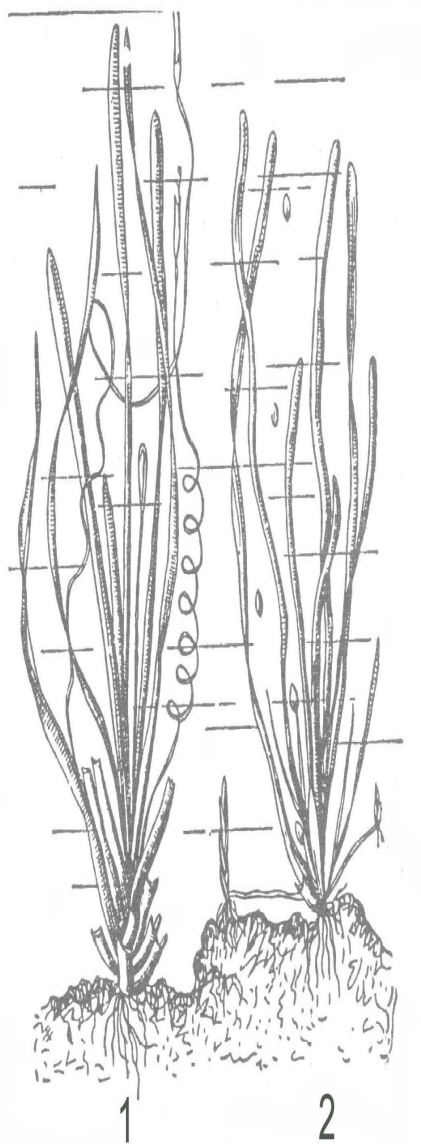

Рис. 4. Валіснерія (Vallisneria spiralis): 1 – жіноча рослина із спірально закрученими квітконіжками; 2 – чоловіча рослина з чоловічими квітками, що відриваються і плавають по поверхні води

Гідрофіти мають слабкорозвинену кореневу систему або ж вона редукована. За даними В. П. Горбика, Ш. Гусака [18] до групи гідрофітів, тобто рослин, занурених у воду, Київського водосховища, належать: плавушник болотний (*Hottonia palustris*), ряска триборозенчаста (*Lemna trisulca)*, рдесник гостролистий (*Potamogeton acutifolius*), р. Берхтольда *(P. berchtoldii)*, р. стиснутий (*P. compressus*), р. кучерявий *(P. crispus)*, р. Фріса (*P. friesii)*, рдесник туполистий *(P. obtusifolius)*, р. маленький *(P. pusillus)*, водяний різак алоєвидний *(Statiotes aloides)*, пухирник малий (*Utricularia minor*), п. звичайний (*U. vulgaris)*, цанікелія болотна (*Zannichelia palustris)* та ін.

Гігрофіти – це рослини постійно або тимчасово обводнених місцезростань, більша частина тіла яких знаходиться у повітряному середовищі. Вони не зазнають нестачі вологи. Гігрофіти характерні для боліт і заболочених земель, високогір'я, приозерних та прирічкових місцезростань**.** В. П. Горбик, Ш. Гусак (1983) наводять дані, що до цієї групи рослин Київського водосховища належать: китник рівний *(Alopecurus aequalis*), образки болотні (*Calla palustris*), плетуха звичайна (*Calystegia sepium*), смикавець бурий (*Cyperus fuscus*), дихостиліс Мікелі (*Dichostylis micheliana*), ситняг голчастий (*Eleocharis acicularis*), зніт шорсткий (*Epilobium hisrutum*), з. Ламі (*E. lamyi)*, з. болотний (*E. palustris)*, з. дрібноквітковий (*E. parviflorum)*, молочай болотний (*Euphorbia palustris)*, підмаренник болотний (*Galium palustris*), ситник скупчений (*Juncus conglomerates*), м'ята колосовидна (*Mentha spicata*), слабник водяний (*Myosoton aquaticum*), водяний перець (*Polygonum hydropiper*), гірчак волотистий (*P. lapathifolium*), г. малий (*P. minus*), г. м'який (*P. mite)*, водяний хрін земноводний (*Roripa amphibia)*, в.х. болотний (*R. palustris)*, щавель морський (*Rumex maritimus*), щавель український (*R. ucrainicus)*, шоломниця звичайна (*Scutellaria galericulata*), чистець болотний (*Stachys palustris*), зірочник болотний (*Stellaria palustris)*, з. багновий (*S. uliginosa), Teucrium scordium*, вероніка

джерельна (*Veronica anagallis-aquatica*), в. струмкова (*V. beccabunga*), в. щиткова (*V. scutellata*) та ін.

Анатомо-морфологічні екологізми гігрофітів. Рослини мають інтенсивний ріст пагонів і стовбурів, листки ніжні й великих розмірів. Листки із слабкорозвиненою кутикулою або вона відсутня. Гігрофіти мають оптимально розвинену паренхіму, повітряні ходи, систему міжклітинників. Провідних пучків мало. Коренева система розвинена слабко. Всмоктувальна сила їхніх клітин вища, ніж у гідрофітів.

Екологія гелофітів. *Гелофіти* – це рослини боліт і заболочених або надмірно зволожених ґрунтів. Вони мають свою екологічну специфіку, яка забезпечує їхню життєдіяльність у гідрологічно екстремальних умовах. Лімітуючими ознаками у них є надмірне зволоження та нестача кисню. За високої вологоємності й недоступності кисню відмерлі рештки повністю не розкладаються і консервуються у вигляді природного біогенного тіла – торфу. Його наростання протягом тисячоліть обумовило нагромадження у формі торфових покладів боліт, запаси яких використовують у сільському господарстві у вигляді добрив, підстилки, торфоперегнійних горщечків.

Серед гелофітів істотне значення мають мохи, які поглинають вологи більше за власну масу. На 100 вагових часток повітряно-сухої маси сфагнума магеланського припадає 2016 часток води. Сфагни швидко всмоктують атмосферну вологу і повільно віддають її. Тому на осушених болотах рослини більше потерпають не від надлишку, а від її нестачі. Трав'янисті гелофіти характеризують такі екоморфні ознаки: переважання кореневищних і купинястих видів з розвиненою системою аеренхіми та повітряних ходів, листки з ксероморфною структурою (згорнуті трубочкою, покриті волосками, епідерміс з кутикулою). Типовими видами є: пухівка піхвова, очерет звичайний, комиш лісовий, осока пухнатоплода, очеретник білий.

Специфічну екологічну групу утворюють комахоїдні рослини (росички круглолиста, англійська і середня). Останні дві є рідкісними для боліт України. Рідко трапляються також альдрованда пухирчаста, жировик Лозеля. Їхньою особливістю є травні залозки, вміст яких, переливаючись у сонячних променях, приваблює комах, а торкнувшись залозок, комаха прилипає до них, перетравлюється ферментами, які виділяють рослини. Так рослини добувають необхідні для їх розвитку азотисті сполуки.

Іншу групу становлять види роду пухирник, на розсічених листках якого виникають ловчі апарати для уловлювання і перетравлювання дрібних водних членистоногих. Завдяки одержаних продуктів перетравлювання рослина живиться.

У складі болотної флори важливе значення займають види чагарничків. Своєрідну екологічну групу являють чагарнички з плоскими листками

(хамедафна чашкова, багно болотне, андромеда багатолиста, журавлина болотна і ж. дрібноплода). Остання з них рідкісна для флори України і занесена до «Червоної книги України». За своєю природою це психрофіти. Їхньою особливістю є: тверді й шкірясті листки, підгорнутість країв, епідерміс покритий кутикулою, заглибленість продихів у тканину мезофіла.

Окрему групу становлять вічнозелені ксероморфні кущики з прямостоячою будовою листків (верес звичайний, водянка чорна). Вони мають чисельні дрібні листочки із загорнутими краями до низу, вистелені волосками, продихи відкриваються у трубчасту порожнину, утворену листками. Саме завдяки цим ознакам ксероморфної будови, рослини переносять несприятливі умови надмірного зволоження.

Відзначимо, що до гелофітів верхньої частини Київського водосховища належать: аїр тростиновий (*Acorus calamus*), бульбокомиш морський (*Bolboschoenus maritimus)*, смовдь болотна (*Calestania palustris*), ситняг болотний *(Eleocharis palustris)*, омег водяний *(Oenanthe aquatica)*, очеретянка звичайна *(Phalaroides arundinaceae)*, очерет звичайний (*Phragmites australis*), стрілолист стрілолистий (*Sagittaria sagittifolia*), комиш озерний (*Scirpus lacustris*), вех широколистий (*Sium latifolium)*, їжача голівка зринувша *(Sparganium emersum)*, ї. г. пряма (*S. erectum)*, теліптерис болотяний (*Thelypteris palustris*), рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia)* та інші види [18].

Контрольні запитання

1. Яке значення води для водних рослин?
2. Назвіть анатомо-морфологічні особливості будови гідрофітів.
3. Назвіть анатомо-морфологічні екологізми гідрофітів?
4. Наведіть характеристику гігрофітів?
5. Охарактеризуйте групу гелофітів та назвіть їхніх представників?

IV. БУДОВА РОСЛИН

За сучасними уявленнями рослинний світ має такі рівні організації живої матерії: молекулярний, клітинний, тканинний, органний, організмовий, популяційний, біоценотичний і біосферний.

Молекулярний рівень організації рослинного світу

У живій рослині міститься 8–95% води, 5–60% білків, 1–2% – нуклеїнових кислот, 3–50% – ліпідів, 0,2–90% – вуглеводів, 0,4% – інших органічних речовин, 0,5–1,5% неорганічних речовин.

Органічні речовини, що містяться в рослинних організмах, за своїм походженням поділяються на дві групи – первинного і вторинного синтезу, або походження. До першої групи належать вуглеводи, ліпіди, білки, нуклеїнові кислоти і вітаміни, до другої – органічні кислоти, фенольні сполуки, глікозиди, ефірні олії, смоли, алкалоїди тощо.

Органічні речовини первинного походження

Вуглеводи.На вуглеводи припадає від 1–2 до 85–90% сухої речовини, з якої побудований рослинний організм або його окремі органи. Вони є головним поживним та опорним матеріалом для рослинних клітин, тканин і органів. Молекули вуглеводів складаються з вуглецю, водню й кисню переважно у співвідношенні 1:2:1. За своєю будовою вони поділяються на моносахариди, або монози, і полісахариди, або поліози. Останні поділяються на полісахариди першого і другого порядків.

Полісахариди першого порядку – це дисахариди (сахароза, мальтоза, целобіоза), трисахариди (рафіноза), тетрасахариди (стахіоза).

Полісахариди другого порядку – складні полімерні речовини з великою молекулярною масою. До них належать слизи, крохмаль, глікоген, інулін, клітковина (целюлоза), геміцелюлоза, пектинові речовини, агар-агар та ін.

М о н о с а х а р и д и – це похідні багатоатомних спиртів. За кількістю вуглецевих атомів, що входять до складу їхніх молекул, вони поділяються на тріози – $C_3H_6O_3$ (гліцериновий альдегід і диоксиацетон), тетрози – $C_4H_8O_4$ (еритроза), пентози – $C_5H_{10}O_5$ (ксилоза, арабіноза, рибульоза, рибоза), гексози – $C_6H_{12}O_6$ (глюкоза, фруктоза, галактоза, маноза), гептози – $C_7H_{14}O_7$ (моногептульоза, седогептульоза).

Глюкоза, або виноградний цукор, у вільному стані міститься в зелених частинах рослин, у насінні, плодах, меду. Вона входить до складу

крохмалю, целюлози, геміцелюлози, глікогену, декстринів, сахарози, мальтози, рафінози, багатьох глікозидів.

Фруктоза, або фруктовий цукор, міститься в зелених частинах рослин, нектарі квіток, фруктах, є складовою частиною меду. Разом з глюкозою входить до складу сахарози, а також високомолекулярного полісахариду інуліну, який у великій кількості накопичується в рослинах з родини айстрових, зокрема в коренях оману, цикорію, бульбах топінамбуру.

Галактоза є складовою частиною молекул дисахаридів – лактози (молочний цукор), мелібіози, трисахариду рафінози, а також високомолекулярних полісахаридів – агар-агару, геміцелюлози, слизу. У вільному стані кристалізується на плодах плюща.

Маноза в рослинах входить до складу високомолекулярних полісахаридів – слизу і геміцелюлози. Отримують манозу у процесі кислотного гідролізу геміцелюлози горіхової шкаралупи.

Сорбоза утворюється внаслідок бактеріального бродіння соку плодів горобини, є важливим проміжним продуктом у синтезі вітаміну С (аскорбінової кислоти).

Арабіноза належить до пентоз. Вона міститься в рослинах як складова слизу, гумі (камеді), пектинових речовин і геміцелюлоз. Отримують арабінозу під час кислотного гідролізу вишневого клею або бурякового жому.

Ксилоза (деревний цукор) є складовою рослинного слизу, гумі, геміцелюлоз. Отримують її у процесі кислотного гідролізу висівок, соломи, деревини, кукурудзяних качанів.

Рибульоза є первинним акцептором CO_2 у процесі фотосинтезу.

Рибоза і дезоксирибоза входять до складу нуклеїнових кислот, а похідний рибози рибіт – до деяких вітамінів і ферментів.

Сорбіт ($C_6H_{12}O_6$) – шестиатомний спирт, що міститься в плодах горобини, сливи, персика, яблуні, груші, вишні, абрикосу. За окислення може утворювати, залежно від умов, у яких протікає цей процес, глюкозу, фруктозу або сорбозу. Є замінником цукру для хворих на цукровий діабет.

Маніт – шестиатомний спирт, що виділяється на поверхні кори ясеня, а також міститься в коренях моркви, цибулі, маслинах, ананасах, грибах, найбільше його в бурих водоростях з родини ламінарієвих. За окислення маніту утворюється маноза або фруктоза.

Д и с а х а р и д и складаються із залишків молекул двох моносахаридів. Найважливіші дисахариди – сахароза, лактоза, мальтоза, трегалоза, гентибіоза, целобіоза.

Сахароза ($C_{12}H_{22}O_{11}$) – тростинний цукор, буряковий цукор – міститься в листках, стеблах, коренях, бульбах, насінні, плодах. Під час її гідролізу утворюється суміш глюкози та фруктози.

Лактоза, або молочний цукор ($C_{12}H_{22}O_{11}$), міститься в молоці і пилкових трубках деяких рослин. Під час гідролізу лактози утворюється галактоза і глюкоза.

Мальтоза, або солодовий цукор ($C_{12}H_{22}O_{11}$), утворюється у процесі гідролізу крохмалю ферментом діастазою (амілазою). Фермент мальтаза розщеплює мальтозу на дві молекули глюкози.

Трегалоза, або грибний цукор ($C_{12}H_{22}O_{11}$), міститься в грибах – дріжджах, склероціях клавіцепса (ріжки жита). Під час її гідролізу утворюється дві молекули глюкози.

Гентибіоза ($C_{12}H_{22}O_{11}$) – дисахарид, містить дві молекули глюкози. Входить до складу багатьох глікозидів, зокрема амігдаліну та кроцину. У зв'язаному стані гентибіоза міститься в коренях тирлича.

Целобіоза ($C_{12}H_{22}O_{11}$) є основною будівельною одиницею целюлози. У вільному стані трапляється в пасоці деяких дерев. Розщеплюється на дві молекули глюкози.

Т р и с а х а р и д и представлені рафінозою ($C_{18}H_{32}O_{16}$). Вона міститься в коренеплодах цукрового буряка, мелясі, насінні бавовнику. У процесі гідролізу рафінози утворюється глюкоза, фруктоза і галактоза.

До т е т р а с а х а р и д і в належить стахіоза ($C_{24}H_{42}O_{21}$), яка міститься в коренях чистецю, насінні люпину жовтого, сої, гороху, сочевиці. Розщеплюється на дві галактози, глюкозу і фруктозу.

П о л і с а х а р и д и – широко представлені серед вуглеводів. До них належить зокрема крохмаль $(C_6H_{10}O_5)_n$. У клітинах він знаходиться у вигляді зерен, що відрізняються за своїми властивостями і хімічним складом у різних частинах тіла однієї рослини, а особливо в різних рослинах. Крохмальні зерна мають концентричну або ексцентричну форму і просту, складну або напівскладну будову. У воді крохмаль не розчиняється, а лише набрякає. Крохмаль на 96–98% складається з полісахаридів, які у процесі кислотного гідролізу утворюють глюкозу; на 0,2–0,7% – із мінеральних речовин, головним чином фосфорної кислоти; на 0,6% – з високомолекулярних жирних кислот (пальмітинова, стеаринова та інші). Вуглеводна частина крохмалю складається з двох полісахаридів – амілози й амілопектину. Під час ферментативного гідролізу крохмалю спочатку утворюються декстрини, які мало чим вирізняються від крохмалю за розмірами молекули і властивостями. У подальшому розщепленні з них утворюються мальтоза, а потім глюкоза. Крохмаль і декстрини сприяють холестериновому обміну, поліпшують травлення. Їхні колоїдні розчини є основою для багатьох лікарських сумішей.

Інулін – високомолекулярний запасний полісахарид, який розчиняється у воді. Міститься у великій кількості в бульбах топінамбура, жоржини, коренях кульбаби і цикорію. Фермент інулаза, який міститься в дріжджах та деяких рослинах, розщеплює інулін з утворенням фруктози.

Глікоген – запасний полісахарид, що міститься в тканинах тіла тварин і людини, в грибах, а також у зерні цукрової кукурудзи. У процесі кислотного гідролізу утворює глюкозу. За своєю будовою глікоген схожий на амілопектин, але вирізняється від нього більшою молекулярною масою.

Ліхенін – запасний полісахарид лишайників, вміст якого в них може становити до 50% від сухої речовини. У разі гідролізу розщеплюється до глюкози.

Целюлоза (клітковина) – структурний полісахарид, який є головною складовою частиною оболонок рослинних клітин. У воді клітковина не розчиняється, а лише набрякає. Під час гідролізу спочатку утворюється дисахарид целобіоза, яка потім розщеплюється на дві молекули глюкози. Молекули целюлози містять 1400–10000 глюкозних залишків. На відміну від розгалужених молекул полімерів глюкози – крохмалю і глікогену, целюлоза має ниткоподібну нерозгалужену молекулу. За допомогою водневих зв'язків по 50–100 молекули целюлози об'єднуються в міцели, а останні – формують волокна мікрофібрил. Целюлоза (клітковина) не розщеплюється в травному каналі людини. Вона перетравлюється жуйними тваринами, шлунок яких містить мікроорганізми, що гідролізують клітковину за допомогою властивого їм ферменту целюлази. Целюлоза стимулює перистальтику кишечника, сприяє виведенню холестерину, позитивно впливає на артеріальний тиск та обмінні процеси в печінці, бере участь у синтезі вітамінів групи В.

Геміцелюлози (напівклітковина) – це група високомолекулярних полісахаридів, які не розчиняються у воді, але розчиняються в лужних розчинах. Їх багато в здерев'янілих частинах рослин – деревині, кукурудзяних качанах, соломі, насіннєвих шкірках, шкаралупі горіхів, висівках. Під час кислотного гідролізу з геміцелюлози утворюються маноза, галактоза, арабіноза або ксилоза, тому вони мають відповідні назви – манани, галактани, арабани, ксилани.

Слиз і гумі – це група колоїдних водорозчинних полісахаридів, що утворюють в'язкі і липкі розчини. Гумі можна побачити у вигляді "клею" на пошкоджених гілках вишні, абрикоса, сливи. До складу гумі входять залишки галактози, манози, арабінози, ксилози, глюкуронової кислоти. Слизу багато в насінні льону й жита, корені алтеї, листках підбілу тощо. До його складу входять залишки ксилози, арабінози і галактози. Слизисті речовини використовують для лікування запалень верхніх дихальних шляхів, травного каналу, бо вони сприяють епітелізації ушкоджених слизових оболонок.

Пектинові речовини – високомолекулярні сполуки вуглеводної природи, які входять до складу оболонок рослинних клітин. Особливо багато їх в оплодні соковитих плодів, бульбах, коренеплодах і стеблах рослин. У рослинах пектинові речовини знаходяться у двох формах:

нерозчинного протопектину і розчинного пектину. Так, під час формування плодів яблук, груш, слив у клітинних стінках відкладається протопектин, який по достиганні плодів під дією ферменту протопектинази перетворюється на пектин. У рослинах пектинові речовини (протопектин) у складі серединних пластинок склеюють між собою клітинні оболонки і клітини, які вони оточують.

У процесі гідролізу пектинових речовин відбувається мацерація – роз'єднання рослинних клітин у рослинних тканинах унаслідок руйнування міжклітинної речовини. Розчинний пектин – полісахарид, побудований із залишків галактуронової кислоти. Пектин у присутності кислоти (pH 3,1–3,5) і цукру (65–70%) утворює желе, що використовується в кондитерському виробництві. У кишечнику пектини здатні адсорбувати й виводити з організму отруйні речовини, радіонукліди, солі важких металів, посилювати процес травлення. Пектин зменшує вміст холестерину в крові.

Агар-агар – високомолекулярний полісахарид матриксу клітинних оболонок червоних водоростей. Він не розчиняється у холодній воді, але добре розчиняється при нагріванні, перетворюючись на желе при охолодженні. Агар-агар – полімер переважно галактози. Він застосовується для приготування поживного середовища лабораторних культур бактерій, грибів, водоростей, спор і пилку рослин, а також у медицині, кондитерському і харчовому виробництвах

Альгінова кислота – полісахарид клітинних стінок бурих водоростей є аналогом пектинових кислот. Складається із залишків мануронової кислоти. У водоростях альгінова кислота присутня у вигляді солей, на неї припадає 30% їхньої сухої речовини. Альгінат натрію – добрий емульгатор, тому застосовується як стабілізатор у виробництві морозива, фарб для тканин і технічних емульсій.

Хітин – полімер, складається із декількох сот залишків ацетилглюкозоаміну. Він не розчиняється у воді й органічних розчинниках. Гідролізується концентрованою соляною кислотою. З хітину побудовані мікрофібрили в оболонці грибної клітини. Гриби містять фермент хітиназу, який розщеплює хітин до глюкозоаміну.

Ліпіди

Жири і жироподібні речовини (ліпоїди) називаються ліпідами. Їхнею загальною властивістю є гідрофобність, тобто нерозчинність у воді і розчинність в органічних розчинниках.

Ліпіди беруть участь у регуляції проникності речовин до клітини і адсорбційних процесів у протопласті живої клітини. Завдяки полярності молекул ліпідів у цитоплазмі і на поверхні її структурних компонентів створюється певна орієнтація молекул.

За будовою і функціями в живій клітині розрізняють такі групи ліпідів – жири, кутин, суберин, віск і ліпоїди.

Жири. Частина запасних речовини, що накопичуються в насінні і плодах багатьох рослин, представлені жирами. За хімічною будовою вони являють собою суміш складних ефірів триатомного спирту гліцерину і високомолекулярних жирних кислот. Жирні кислоти поділяються на насичені (пальмітинова, стеаринова, арахінова, бегенова) і ненасичені (олеїнова, лінолева, ліноленова). Молекули останніх мають подвійні зв'язки. Рослинні жири (олії) багаті на ненасичені жирні кислоти і є рідинами при кімнатній температурі. Твердими жирами є кокосове масло та масло бобів какао.

Віск – жироподібна речовина, тверда за кімнатної температури. Його компоненти є складними ефірами високомолекулярних одноатомних спиртів і жирних кислот. До складу воску входять також вільні жирні кислоти, високомолекулярні спирти і вуглеводні парафінового ряду. Віск вкриває тонким шаром листки, стебла, плоди рослин, захищаючи їх від висихання і проникнення мікроорганізмів. Серед восків тваринного походження найвідоміший бджолиний віск, котрий знаходить застосування в медицині.

Кутин – це складна суміш жирних гідроксикислот, з'єднаних ефірними зв'язками. Кутин вкриває епідермальні клітини.

Суберин – жироподібна речовина, яка просякає оболонки клітин, спричиняючи їхнє скорковіння. За хімічною природою це гліцерид фенолової та інших ненасичених жирних кислот.

Ліпоїди – жироподібні речовини, в яких одна або декілька гідроксильних груп гліцерину сполучені не з жирною кислотою, а з іншими речовинами. До них належать фосфоліпіди та гліколіпіди.

Фосфоліпіди є гліцеридами, що сполучені з двома залишками жирних кислот і одним залишком фосфорної кислоти, з'єднаної з азотистою основою. Молекули фосфоліпідів полярні і поділяються на гідрофобну та гідрофільну ділянки. Разом з білками фосфоліпіди утворюють ліпопротеїдні мембрани, які регулюють надходження до клітини та її органоїдів різних речовин. Фосфоліпід лецитин покращує в організмі людини і тварин засвоєння білків і сприяє накопиченню фосфору, тому його застосовують за анемії, неврастенії, повільного росту кісток.

Гліколіпіди – це гліцериди, що сполучені з жирними кислотами одним або декількома моносахаридними залишками (наприклад, галактозилгліцериди хлоропластів і мітохондрій).

Стероїди

Похідні циклопентанонпергідрофенантрену називаються стероїдами. До них належать високомолекулярні спирти (стероли), їх складні ефіри з жирною кислотою (стериди), складові сапонинів (сапогеніни), серцеві глікозиди й аглікони деяких алкалоїдів, гормони тварин (зокрема, тестостерон та екстроген). До стеролів належить ергостерол, який зустрічається в клітинах дріжджів, ріжків жита, цвільових грибів, зернівок кукурудзи і пшениці. З нього у тваринних організмах під дією ультрафіолетових променів утворюється вітамін D.

Пігменти, розчинні в жирах

До цієї групи пігментів належать каротиноїди і хлорофіли.

Каротиноїди – це пігменти, що мають забарвлення від жовтого до червоного і містяться не тільки в рослинних клітинах, але й у клітинах тварин. Вони поділяються на вуглеводні каротини ($C_{40}H_{56}$) і кисеньвмісні сполуки ксантофіли (наприклад, $C_{40}H_{56}O_2$). У рослинних клітинах каротиноїди трапляються у складі хлоропластів і хромопластів та поза ними, наприклад у краплинах олії. В організмі людини і тварин каротиноїди є джерелом вітаміну А і зорового пурпуру, що входить до складу світлочутливих клітин ока. У клітинах рослин і тварин каротиноїди захищають їх від фотоіндукованого і перекисного окислення.

Хлорофіли – це пігменти рослин, які мають зелене забарвлення і входять до складу мембранних структур – тилакоїдів. Відомі такі хлорофіли: хлорофіл *a* ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$), хлорофіл *b* ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$), бактеріохлорофіл ($C_{55}H_{74}O_6N_4Mg$). У клітинах водоростей трапляються ще хлорофіли *c, d, e*. Основна функція хлорофілів у рослинах – фотосинтез. В організмі тварин і людини хлорофіл сприяє підвищенню вмісту гемоглобіну в крові, оскільки є його гомологом, а фітольна частина молекули хлорофілу близька за своєю будовою до фактора зсідання крові – вітаміну К.

Вітаміни

До цієї групи належать низькомолекулярні біологічно активні органічні сполуки, які синтезують переважно рослини. Вітаміни життєвонеобхідні для організму людини й тварин. Причому, на відміну від основних поживних речовин, вони необхідні в невеликій кількості. Нестача або відсутність вітамінів у їжі є причиною гіповітамінозу та авітамінозу, на фоні яких розвиваються такі захворювання як цинга, куряча сліпота, поліневрит тощо.

За розчинністю в різних розчинниках вітаміни поділяються на жиророзчинні (D, E, K і вітаміни групи A) та водорозчинні (C, P, PP, H і групи B, пантотенова кислота, інозит, фолієва кислота та ін.).

Вітаміни групи А – це похідні каротину, які утворюються з нього лише тканинами тварин і тому трапляються тільки в продуктах тваринного походження. Відсутність цих вітамінів в організмі людини затримує ріст, знижує стійкість до захворювань, спричиняє послаблення зору, відоме під назвою "куряча сліпота". Відомо дві форми цього вітаміну – A_1 та A_2.

Вітаміни групи D є похідними рослинних стероїдів, вони утворюються з них при опромінюванні ультрафіолетовими променями лише тканинами тварин. Багаті на провітамін D клітини дріжджів, цвільових грибів, зернівки пшениці та кукурудзи. У разі нестачі в їжі цих вітамінів погіршується метаболізм кальцію і фосфору, внаслідок чого діти, а також молодняк ряду тварин хворіють рахітом. Найактивнішими формами цього вітаміну є D_2 і D_3.

Вітамін Е (токоферол) його синтезуєть клітини і тканини рослин. Найбільше його міститься в зародках злаків, висівках, зелених листках рослин, соняшниковій та інших харчових оліях рослинного походження. Нестача вітаміну Е в кормах та їжі спричиняє порушення статевих функцій у людини і тварин.

Вітаміни групи К за своєю хімічною природою є похідними нафтохінону. Вони синтезуються і накопичуються в тканинах рослин. Особливо багаті на вітамін К зелені листки шпинату, грициків, кропиви, капусти, люцерни та інших рослин, оскільки до складу молекули вітаміну К входить фітол – складова частина молекули хлорофілу. В організмі людини й тварин вітамін К впливає на вміст протромбіну, з якого утворюється тромбін, який зумовлює зсідання крові. Відомі дві форми цього вітаміну – K_1 і K_2. Останній продукується мікрофлорою кишечника.

Вітамін С (аскорбінова кислота) не синтезується організмом людини і надходить до нього разом з рослинною та тваринною їжею. Нестача цього вітаміну спричиняє захворювання на цингу, а також знижує стійкість організму до зовнішніх негативних впливів та інфекційних захворювань. Багаті на вітамін С плоди шипшини, оплодні (екзокарпи) недозрілих волоських горіхів, капуста, стручковий перець, плоди чорної смородини, журавлини і актинидії, молода картопля, лимони, мандарини тощо.

Вітаміни групи В включають B_1, B_2, B_6, B_{12} та інші.

Вітамін B_1 (тіамін) у великій кількості накопичується в пшеничних і рисових висівках, дріжджах. Він входить до складу ферменту піруватдекарбоксилази, що бере участь у процесі окислення вуглеводів. Нестача його в організмі є причиною порушень діяльності нервової системи, множинного ураження нервів у людини і тварин (поліневрит). Уперше описана в Південно-Східній Азії хвороба бері-бері.

Вітамін B_2 (рибофлавін) входить до складу ряду ферментів, що беруть участь в окисних процесах в орагнізмі. Найбагатші на рибофлавін молоко,

дріжджі, печінка, нирки, серце, гречана крупа, зелений горошок, шпинат, морква, картопля тощо. Нестача цього вітаміну спричиняє зниження гостроти зору, трофічної функції центральної нервової системи, погіршує стан шкіри та слизових оболонок і кровотворну функцію кісткового мозку.

Вітамін B_3 (пантотенова кислота) у вигляді коферменту А входить до складу ацетилкоензиму А, який бере участь у біосинтезі холестерину, жирних кислот, стероїдних гормонів та інших сполук. Він міститься майже в усіх харчових продуктах, а також синтезується мікрофлорою кишечника. Нестача цього вітаміну є причиною затримки росту, ураження шкіри, порушення діяльності нервової системи і кишечника.

Вітамін B_6 (піридоксин) є складовою частиною молекул ферментів, які впливають на білковий обмін. За його нестачі виникають дерматити, анемія, м'язові корчі, порушується білковий обмін і синтез жирів у тваринному організмі. Багаті на цей вітамін дріжджі, пшеничні й рисові висівки, зародки пшениці, печінка.

Вітамін B_{12} (ціанокобаламін) – протианемічний вітамін, забезпечує процес кровотворення, беручи участь у синтезі гемоглобіну. За нестачі вітаміну B_{12} порушується дозрівання еритроцитів у кістковому мозку, тому він надзвичайно ефективний для лікування різних форм анемії, зокрема злоякісного недокрів'я. Цей вітамін відсутній у рослинних продуктах і дріжджах, але його багато в продуктах тваринного походження – яловичій печінці, нирках, серці, менше – у м'ясі й молоці.

Вітамін РР (нікотинамід) є складовою частиною окисно-відновних ферментів дегідрогеназ. Відсутність або нестача нікотинаміду в орагнізмі є причиною захворювання на пелагру, що супроводжується ураженнями шкіри, проносами, психічними розладами (тому його ще називають протиалергічним вітаміном). У великій кількості він міститься в дріжджах, висівках, пшениці і зародках пшениці, кукурудзі, картоплі, хлібі, молоці, м’ясі, рибі.

Вітамін Н (біотин) є складовою частиною ферментів карбоксилаз, що беруть участь у синтезі жирних кислот. Нестача біотину в їжі спричиняє ураження шкіри й нігтів, випадання волосся, м'язову кволість, сонливість тощо. Він міститься майже в усіх продуктах, але особливо багато його в печінці та нирках, помідорах, дріжджах, яєчному жовтку. Ймовірно, головним джерелом біотину для тварин і людини є бактеріальна мікрофлора кишечника.

Інозит – циклічний шестиатомний спирт, що знаходиться в тканинах людини й більшості тварин та рослин у вигляді фітину або фітинової кислоти. Він є важливим фактором росту дріжджів. У разі його нестачі у тварин затримується ріст і випадає шерсть. Міститься у всіх продуктах рослинного й тваринного походження. На фітин багаті висівки і бавовникова макуха.

Фолієва кислота має антианемічну дію. Вона сприяє збільшенню числа еритроцитів, лейкоцитів і тромбоцитів, підвищує вміст гемоглобіну в крові, сприяє омолодженню клітин, а, отже, й організму людини. Нестача цього вітаміну в кормах є причиною затримки росту й недостатнього оперення у свійської птиці. Фолієва кислота входить до складу ферментів, які беруть участь у синтезі пуринових і піримідинових основ та деяких амінокислот. Джерелом фолієвої кислоти є листкові овочі, дріжджі, печінка, цвітна капуста, гарбузи, боби і особливо вишні й суниці.

Білки

Білки – високомолекулярні азотовмісні органічні сполуки, біополімери, які складаються з амінокислотних залишків. Елементарний склад амінокислот представлений вуглецем, воднем, киснем, азотом, а у деяких випадках і сіркою.

Зараз відомо близько 150 амінокислот, але тільки 20 з них входять до складу білкових молекул. За хімічною будовою амінокислоти поділяються на моноаміномонокарбонові (гліцин, аланін, валін, лейцин, ізолейцин, серин, треонін, цистеїн, цистин, метіонін, фенілаланін, тирозин); моноамінодикарбонові (аспарагінова, глютамінова кислота); диаміномонокарбонові (аргінін, лізин); гетероциклічні (пролін, оксипролін, триптофан, гістидин).

Зелені рослини можуть синтезувати всі амінокислоти, а організм людини й тварин не може синтезувати вісім амінокислот – триптофан, фенілаланін, метіонін, лізин, валін, треонін, ізолейцин, лейцин. Оскільки ці амінокислоти життєво необхідні, їх називають незамінними, або есенціальними, або обов’язковими і стежать за тим, щоб організм їх одержував у потрібній кількості.

Білкова молекула має строго визначену структуру, порушення якої спричиняє денатурацію білка та втрату його властивостей і функцій. За формою білкові молекули бувають фібрилярні (ниткоподібні) і глобулярні (кулясті). Більшість рослинних білків мають глобулярну форму молекули.

Білки поділяються на протеїни (прості білки), молекули яких містять лише залишки амінокислот, і протеїди (складні білки), що мають крім білкової частини, ще й небілкову. У рослинах протеїни представлені запасними і опорними (структурними) білками. Протеїди мають особливе значення у здійсненні життєвих функцій клітини.

До протеїнів належать альбуміни (лейкозин зародку пшениці, легумелін насіння гороху), глобуліни насіння бобових та олійних рослин (фазеолін квасолі, едестин конопель, гліцинін сої, рицин рицини), проламіни – білки насіння злаків (гліадин пшениці, гордеїн ячменю, авенін вівса), глютеліни (глютенін пшениці, оризенін рису, глютелін кукурудзи),

протеїноїди – фібрилярні білки (фіброїн шовку, кератин волосся, ріг, копит, сухожиль).

Протеїди залежно від природи небілкової простетичної групи, поділяються на ліпопротеїди (складові цитоплазматичних мембранних структур, зокрема хлоропластів), глікопротеїди (сполуки білків з високомолекулярними вуглеводами), нуклеопротеїди (сполуки білків з нуклеїновими кислотами).

У рослинному організмі білки виконують структурну (мембрани), каталітичну (ферменти) і запасну функції.

Білки містяться майже в усіх харчових продуктах, крім цукру та олії а також у кормах. Їхня біологічна цінність визначається вмістом незамінних амінокислот. Білки їжі, які містять усі амінокислоти, а це переважно тваринні білки, називаються повноцінними, на відміну від неповноцінних, головним чином рослинних білків.

Амінокислоти застосовуються переважно в медицині (препарати цистину, метіоніну, гістидину, глютамінової кислоти) та мікробіології. Вони позитивно впливають на імунохімічні реакції.

Ферменти або ензими – специфічні білкові речовини, які зумовлюють хімічні перетворення в організмах у процесі обміну речовин. За своїм складом ферменти поділяють на дві групи: однокомпонентні (прості) ферменти, які складаються з білків каталізаторів та двокомпонентні (складні) ферменти, які складаються з білкової (апоферменту) і небілкової (коферменту, або простетичної групи) частин. Коферментами багатьох ферментів є вітаміни.

Каталітичну функцію у складі молекули ферменту виконує її ділянка – активний центр.

Зараз відомо понад 1000 різних ферментів, які за характером їхньої дії поділяються на шість класів – оксидоредуктази, трансферази, гідролази, ліази, ізомерази та лігази.

Ферменти, які входять до складу клітин кормів і їжі рослинного походження, можуть спричинювати їх псування. Так, ліпаза при підвищеній температурі і вологості зберігання борошна, круп та інших продуктів з високим вмістом жиру, може бути причиною їх згірклості.

Фермент тирозиназа окислює амінокислоту тирозин до темнозабарвленої сполуки меланіну, що є причиною темного кольору житнього хліба та потемніння макаронів у процесі їх сушки. Потемніння розрізаного яблука або бульби картоплі спричинюється поліфенолоксидазою.

Фермент ліпоксигеназа каталізує окислення киснем повітря ненасичених жирних кислот у молекулах жирів, унаслідок чого згіркають крупи, борошно та інші харчові продукти.

Фермент пектаза здійснює гідролітичне розщеплення пектинових речовин. На неї багаті цвільові гриби, люцерна, картопля, цитрусові.

Амілази, одержані з висушеного пророслого зерна (солоду), розщеплюють крохмаль і глікоген (тваринний крохмаль) з утворенням декстринів, мальтози і глюкози. Фермент целюлаза гідролізує целюлозу, при цьому утворюється дисахарид целобіоза. Цей фермент притаманний грибам, які розкладають деревину, та бактеріям з кишечника травоїдних тварин.

У медичній практиці застосовуються ферменти тваринного походження (пепсин, трипсин, панкреатин, лідазу), а також із висушеної культури цвільових грибів з роду аспергіл (амілоризин, глюкаваморин, пектаваморин, ксилаваморин). З мікроорганізмів отримують амілази, декстринази, мальтази, целюлази, геміцелюлази, пектинази, протеази, ліпази тощо, які використовують у тваринництві для підвищення приросту маси тварин і профілактики захворювань.

Нуклеїнові кислоти

Високомолекулярні сполуки, які складаються з нуклеотидів, називаються нуклеїновими кислотами. Це біополімери, які можна назвати полінуклеотидами. Багато нуклеїнових кислот міститься в зародках насіння, бруньках, конусі наростання кореня й пагона.

Нуклеотиди – складні органічні сполуки. Вони мають у своєму складі пентози, рибозу або дезоксирибозу, пуринові (аденін і гуанін) та піримідинові (цитозин, урацил, тимін) азотисті основи, а також фосфорну кислоту. Існує два види нуклеїнових кислот – рибонуклеїнова кислота (РНК) і дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК). Біологічна роль їх полягає в тому, що ДНК відповідає за збереження і відтворення спадкової інформації, а РНК – за передачу її в процесі біосинтезу білків.

Як компоненти вірусів нуклеїнові кислоти мають важливе значення для відтворення цих форм життя.

Пуринові і піримідинові основи є стимуляторами росту рослин і мікроорганізмів. Пуринові основи (аденін, гуанін) і продукти їхнього розпаду (гіпоксантин, ксантин, сечова кислота, алантоїн) дуже поширені в природі. Крім нуклеїнових кислот, вони є компонентами ряду важливих сполук, ферментів, аденазинтрифосфорної кислоти (АТФ).

Ряд рослин містить вільні пуринові основи і продукти їх розпаду. У листках чаю, конюшини, кормових бобів та дріжджах були виявлені аденін і гуанін. У насінні гірчиці й люпину знайдено гіпоксантин. Сечова кислота міститься в насінні кормових бобів. Алантоїн трапляється в насінні тютюну і дурману, коренях цукрового буряка, кореневищах живокосту лікарського тощо. У кормових бобах виявлені вільні урацил, тимін і

цитозин. До похідних пурину належить алкалоїд кофеїн (теїн), який отримують із листків чайного куща та насіння кавового дерева. Похідне аденіну – зеатин – є стимулятором поділу клітин.

Рослинні речовини вторинного походження

Органічні кислоти

Органічні кислоти аліфатичного ряду поділяються на дві великі групи – леткі і нелеткі. Вони містяться в рослинах у вільному стані та у вигляді солей або ефірів. Із летких органічних кислот відомими є мурашина кислота яблук і малини, оцтова кислота різних плодів і соків, а особливо продуктів оцтовокислого розщеплення, масляна кислота, що у великій кількості міститься в різних рослинах, а також у продуктах маслянокислого бродіння.

До нелетких належать кислоти, що містять гідроксильні або карбонільні групи, а саме: гліколева, молочна, піровиноградна, гліоксилова, щавлева, малонова, янтарна, щавлевооцтова, альфа-кетоглютарова, яблучна, винна, фумарова, лимонна, ізолимонна, цис-аконітова. Відомі також органічні кислоти, що є продуктами окислення цукрів. Це глюконова, глюкуронова та аскорбінова кислоти.

Органічні кислоти є проміжними сполуками в процесі окислення вуглеводів, ліпідів, амінокислот тощо. Окрім того, будучи переважно продуктами перетворення цукрів, органічні кислоти використовують у синтезі амінокислот, алкалоїдів та інших сполук і є, таким чином, сполучною ланкою між обміном вуглеводів, білків, жирів тощо.

У медицині оцтову й молочну кислоти використовують як антисептичний і протибродильний засіб. Щавлева, еуфорбінова, хелідонова, кротонова, філіксова й аконітова кислоти належать до отруйних речовин.

Глікозиди

Сполуки, в яких молекула цукру сполучається з речовиною невуглеводної природи. Вони легко розщеплюються на цукор (глікон) і різні невуглеводні сполуки (аглікон). Зв’язок між гліконом і аглiконом може здійснюватись через атоми кисню (О-глікозиди), азоту (N-глікозиди), сірки (S-, або тіоглікозиди), вуглецю (С-глікозиди).

Класифікація глікозидів базується на хімічній будові аглікону. Вирізняють такі групи глікозидів – монотерпенові (бобівник, кульбаба), карденоліди і буфадієноліди (наперстянка, адоніс, конвалія), тритерпенові глікозиди-сапоніни (солодка, синюха, женьшень, хвощ польовий), стероїдні глікозиди-сапоніни (діоскорея, заманиха), фенолглікозиди, фенолоксикислоти і фенолоспирти (мучниця, брусниця, родіола),

антрахінонові (алое, жостер, крушина, ревінь, щавель кінський), флавоноїди (глід, собача кропива, пижмо, гірчак перцевий, спориш), кумарини і кумаринові глікозиди (пастернак, кріп, смовдь гірська), таніди (скумпія, сумах дубильний, бадан товстолистий, дуб звичайний, родовик лікарський, перстач прямостоячий, черемха звичайна, чорниці, вільха сіра), різні фенольні сполуки (папороть чоловіча, гриб чага), тіоглікозиди (гірчиця сарептська і чорна), ціаногенні (нітрильні) глікозиди (гіркий мигдаль, насіння абрикоса, яблунь, оливи).

Серед глікозидів слід виділити флавоноїди і таніди (дубильні речовини).

Флавоноїди мають сполучену з цукром молекулу, що складається з двох бензольних і одного кисеньвмісного гетероциклічних ядер. Більшість флавоноїдів яскраво забарвлені в синій, червоний або жовтий кольори. Вони переважно водорозчинні і містяться в клітинному соці вакуолей. Флавоноїди зумовлюють забарвлення рослин. До них належать антоціанідини, флавоноли, халкони та аурони.

Антоціанідини змінюють своє забарвлення залежно від pH – у кислих розчинах їхнє забарвлення змінюється від оранжево-червоного через синювато-червоне до рожево-лілового; в нейтральних розчинах (pH 7,0) вони фіолетові, а в лужних (pH 7,3–8,0) – сині.

Флавоноли, халкони та аурони складають групу жовтих пігментів рослин. Флавонол сиренгетин надає жовтого забарвлення пелюсткам чини лучної; ізорамнетин – пелюсткам нагідків, госипетин – бавовника і примули, кверцетагетин – чорнобривців.

Халкони й аурони називають ще антохлорними пігментами. Вони надають жовтого забарвлення пелюсткам гвоздики, садових ротиків.

Дубильні речовини (таніни)

Це полімери фенольної природи, які застосовують як протраву за фарбування, як дубителі у шкіряній промисловості.

Дубильні речовини поділяються на конденсовані, і такі, що піддаються гідролізу.

Останні поділяються на галові та елагові дубильні речовини. Галові дубильні речовини містяться в листках і листкових галах сумаху дубильного. Галотанін розпадається під час гідролізу на глюкозу й галову кислоту.

Елагові таніни у процесі гідролізу утворюють нерозчинну елагову кислоту. Вони містяться в шкірці гранату, шкаралупі недозрілих волоських горіхів.

Конденсовані дубильні речовини не гідролізуються. Вони є полімерами катехінів та лейкоантоцианів. Джерелом конденсованих дубильних

речовин є кора верби, сосни, ялини, модрини, акації, гіркокаштана, дуба тощо. У медицині вони мають значення як в'яжучий засіб.

За виготовлення чорного чаю внаслідок ферментативного окислення катехінів утворюються димерні, а не полімерні продукти конденсації. Вони є типовими “харчовими” дубильними речовинами.

Ефірні олії та смоли

До цієї групи належать речовини, які не розчиняються у воді, але добре розчиняються в органічних розчинниках. Вони утворюються і накопичуються в особливих органах рослин – масляні ходи (плоди представників родини зонтичних), залозисті волоски і лусочки (ефірні олії) та в смоляних ходах (смоли – сосна).

Ефірні олії окислюються внаслідок контакту з киснем повітря і перетворюються в бальзами, тому лікарську сировину, яка містить еферні олії, слід зберігати у скляному посуді з притертими пробками.

Ефірні олії за своєю хімічною природою є сумішшю різних речовин, серед яких, однак, переважають терпени та їхні кисеньвмісні похідні.

Терпени – це вуглеводні із загальною формулою $C_{10}H_{16}$. До цієї групи речовин належать: мірцен, якого в ефірній олії хмелю міститься 30–50%; ліналол – квітки конвалії, гераніол – листки евкаліпта, цитронелол – трояндова й геранієва олії, лимонен – плоди кмину й кропу, ментол – листки м’яти перцевої. Сумішшю терпенів є скипидар. Відомою ефірною олією є камфора, що міститься в деревині і листках камфорного лавру і в траві полину астраханського.

Дитерпени ($C_{20}H_{32}$), що містяться у виділеннях рослин, називаються бальзамами і смолами. Прикладом смол є живиця з хвойних рослин. За перегонки живиці одержують рідку фракцію – скипидар і твердий залишок – каніфоль. До складу рослинних смол входять смоляні кислоти, смоляні спирти, дубильні речовини і вуглеводні.

Скипидар широко використовують у медицині у вигляді скипидарних ванн (поліпшують капілярний кровообіг), а також скипидарної мазі (застуда, радикуліт тощо).

Алкалоїди

До цієї групи належать гетероциклічні сполуки. Алкалоїди є органічними азотовмісними речовинами, переважно рослинного походження. У рослинах вони містяться у вигляді солей яблучної, винної, лимонної та інших кислот. Алкалоїди не розчинняються у воді, а їхні солі – водорозчинні.

Алкалоїди виявляють сильну фізіологічну дію на організм людини й тварин. Більшість із них діє на різні відділи нервової системи. Так, кокаїн є

наркотичним засобом, він діє на чутливі закінчення периферійної нервової системи і його використовують для поверхневого знеболювання; кураре є отруйною речовиною, яка діє на рухові закінчення нервової системи і спричиняє параліч. Морфін, діючи на центральну нервову систему, зумовлює сон. Його хлористоводневу сіль застосовують у медицині як загальний болезаспокійливий засіб.

Вплив алкалоїдів на центральну нервову систему залежить від дозування: малі дози їх збуджують нервову систему, а великі – пригнічують. Нині відомо понад 1000 рослинних алкалоїдів.

За природою азотовмісного гетероциклу виділяють такі групи алкалоїдів – похідні піридину (рицинін), похідні піролідину (стахідрин), похідні хіноліну (хінін) і ізохіноліну (морфін), похідні індолу (ерготамін, стрихнін, ергозин, ергокристин).

Багаті на алкалоїди представники родин барвінкових, макових, бобових, жовтецевих, маренових, пасльонових, зонтичних. Дуже рідко вони трапляються у видів з родин розових, губоцвітих, зозулинцевих.

Фітогормони

Фізіологічно активні речовини, які виробляються в одному з органів рослини і транспортуються в інші частини, де вони активують або пригнічують ті чи інші процеси і функції, називаються фітогормонами. Серед них є стимулятори (ауксини, гібереліни, цитокініни) та інгібітори (абсцизова кислота, етилен). Перші здатні пришвидшувати або підсилювати певні процеси в організмі (наприклад, ростові процеси в рослин), інші – сповільнюють перебіг хімічних реакцій, а також біохімічних і фізіологічних процесів (наприклад, інгібітори росту рослин пригнічують перебіг у них ростових процесів).

Ауксини продукують верхівки пагонів і коренів. Вони стимулюють розтягнення клітин і ріст органів, сприяють утворенню коренів на живцях.

Гібереліни виробляються клітинами гриба з роду гіберела, і в меншій кількості вищими рослинами. Стимулюють і пришвидшують ріст і цвітіння рослин, партенокарпію (розвиток безнасіннєвих плодів).

Цитокініни активують поділ клітин. За хімічною природою вони є похідними пуринів.

Абсцизова кислота гальмує ріст, пришвидшує листопад, затримує проростання насіння. Багато абсцизової кислоти міститься в старих листках, стиглих плодах, бруньках і насінні, які перебувають у стані спокою. Вона затримує поділ і розтягання клітин. Етилен пришвидшує дозрівання і старіння всіх частин рослин.

Деякі речовини рослинного походження діють на людський і тваринний організми подібно до гормонів тваринного походження. Так, у

листках цикорію, кульбаби, золототисячника, волоського горіха, омели, кропиви дводомної, приймочках кукурудзи виявлено інсуліноподібні речовини; у листках шавлії лікарської, талабану польового, суріпиці звичайної – гормоноподібні речовини статевих залоз.

Складовою частиною гормону щитоподібної залози тироксину є дийодтирозин, який виявлений в ісландському лишайнику, дроку красильному, нетребі колючій. Цей гормон стимулює обмін речовин, ріст і диференціацію тканин в організмі людини й тварин.

Антибіотики

Речовини, які виробляють клітини мікроорганізмів і вбивають або пригнічують ріст інших мікроорганізмів, називаються антибіотиками. Серед мікроорганізмів відомі численні випадки антагонізму, які супроводжуються знищенням або пригніченням одного мікроорганізму іншим внаслідок виділення в середовище певного антибіотика.

На лікарське значення зеленої цвілі (*Penicillium sp.*) звернули увагу ще у 1871 році російські лікарі В. Манасеїн і А. Полотебнов. Однак, ця подія не привернула увагу вчених і лише у 1929 році англієць А. Флемінг звернув увагу на здатність *Penicillium notatum* пригнічувати ріст і розмноження збудника нагноєння. А під час Другої світової війни спільними зусиллями Флемінга, Флорі, Чейна та інших було організовано промислове виробництво ”Пеніциліну“.

Отже, пріоритет цього відкриття належить А. Флемінгу. Воно стало однією із найвизначніших подій у науці XX ст. Лікувальні властивості добутого із гриба антибіотика пеніциліну виправдали сподівання вченого. Пеніцилін був добрим засобом для боротьби з рядом мікроорганізмів, що спричиняють такі тяжкі захворювання, як пневмонія та газова гангрена. Його застосовували для лікування гнійно-септичних та запальних процесів. Вплив пеніциліну на клітину мікроорганізмів пов’язаний з порушенням процесу утворення клітинної стінки у мікроорганізмів. Пеніцилін добувають лише з деяких видів і штамів грибів роду пеніцил, наприклад, із *Penicillium chrysogenum*.

За останні 50 років відкрито тисячі природних, синтетичних і напівсинтетичних антибіотиків із різними спектрами дії, проте в клініці застосовують обмежену кількість препаратів. Це можна пояснити головним чином тим, що більшість антибіотиків не задовольняють вимоги практичної медицини. Якоїсь хімічної закономірності в їхній будові немає.

Найбагатшою групою за вмістом антибіотиків є актиноміцети із роду Actinomyces. Стрептоміцин продукують ґрунтові актиноміцети *Actinomyces streptomycini*. Його застосовують для лікування туберкульозу (особливо туберкульозного менінгіту), бруцельозу, туляремії, коклюшу тощо.

Левоміцетин виділений з культури актиноміцету *Actinomyces venezuelae*. У клітинах мікроорганізмів він пригнічує біосинтез білка. Його застосовують для боротьби з висипним і черевним тифом, гострими кишковими інфекціями.

Тетрацикліни є продуктом життєдіяльності актиноміцетів: окситетрациклін – *Streptomyces rimosus*, хлортетрациклін – *Streptomyces aureofaciens*. Антибіотики тетрациклінової групи використовують як стимулятори росту в кормових добавках у тваринництві.

За десятиріччя застосування в медицині пеніциліну виникли стійкі штами мікроорганізмів до антибіотиків ”першого покоління“ (бензилпеніцилін, стрептоміцин, левоміцетин, тетрациклін). Це стосується у першу чергу стафілококів і грамнегативних бактерій, які набули високого ступеня антибіотикорезистентності внаслідок мутагенної дії на них антибіотиків.

Зважаючи на ці обставини, потрібно диференційовано підходити до призначення антибіотиків, використовуючи їхній арсенал “другого покоління” (нові аміноглікозиди, макроліди, напівсинтетичні пеніциліни, цефалоспорини, лінкоміцин, фузидин, напівсинтетичні аміноглікозиди і тетрацикліни та інші). За ефективністю ці антибіотики у двічі–тричі перевищують ефективність антибіотиків ”першого покоління“.

Антибіотики застосовують і в рослинництві. Так, антиміцин, який пригнічує ріст деяких грибів, застосовують в сільському господарстві для боротьби з грибними захворюваннями цибулі, гороху, рису, винограду.

Фітонциди

Органічні речовини, що утворюються клітинами вищих рослин і пригнічують розвиток мікроорганізмів або згубно діють на них, називаються фітонцидами. Відкрив цю групу речовин Б. Токін у 1928 році. Відомими фітонцидами є аліцини часнику та цибулі. Фітонциди редьки, часнику, цибулі, хрону, сосни, ялини, лимону, деревію використовують для лікування респіраторних захворювань, гнійних ран, для профілактики грипу, захворювань травного каналу. Ці речовини захищають вищі рослини від ураження їх мікроорганізмами. Так, жито виділяє бензоксазолінон, який захищає його від ураження грибом фузаріумом, горох виділяє пізатин, який також згубно діє на ряд грибів, які спричиняють грибкові захворювання.

Лікарські речовини рослинного походження

Алкалоїди діють в організмі переважно на центральну або периферійну нервову систему, збуджуючи або гальмуючи фізіологічні процеси. Ця дія залежить від виду алкалоїду та його концентрації.

Алкалоїди женьшеню, заманихи високої, аралії маньчжурської, лимонника китайського, елеутерокока виявляють тонізуючу дію.

Протизапальну дію проявляють алкалоїди блекоти чорної, белладонни звичайної, дурману звичайного. Під їхнім впливом знижується також секреція залоз. Знеболювальна дія притаманна алкалоїдам маку снодійного.

Глікозиди виявляють різноманітну дію залежно від хімічної природи. Так, монотерпенові (гіркі) глікозиди кульбаби лікарської, бобівника трилистого діють жовчогінно, збуджують апетит.

Серцеві глікозиди наперстянки великоцвітної, наперстянки пурпурової, горицвіту весняного, конвалії, жовтушника розлогого полегшують стан хворих у разі серцевої недостатності.

Тритерпенові глікозиди женьшеню, аралії маньчжурської, елеутерокока зумовлюють тонізуючу дію цих рослин.

Стероїдні глікозиди (сапоніни) діоскореї кавказької та якірців сланких виявляють антисклеротичну дію.

Фенолглікозиди, фенолоксикислоти і фенолоспирти листків мучниці звичайної і брусниці спричинюють сечогінну та дезинфікуючу дію.

Антроценпохідні та їхні глікозиди (антроглікозиди), що містяться в рослинах крушини ламкої, жостеру проносного, ревеню, щавлю кінського, марени красильної, мають проносні властивості.

Глікозиди – флавоноїди мають широкий спектр дії. Так, глід кривавочервоний і собача кропива п’ятилопатева, які містять ці речовини, застосовуються у разі тахікардії, вегетоневрозів і гіпертонії; гірчак перцевий є кровоспинним засобом, його призначають у разі маткових кровотеч; цмин пісковий, пижмо звичайне діють як жовчогінні засоби.

Кумарини – глікозиди, в основі яких лежить лактон ортооксикоричної кислоти. Кумарини і фурокумарини, екстраговані з листків смоковниці, плодів пастернака, амі зубної, застосовують у терапії вітиліго (нечутливості шкіри до ультрафіолетових променів).

Глікозиди, що містять різні фенольні сполуки із щитника чоловічого – протиглисний засіб, а з чаги (березовий трутовик) – протипухлинний.

Тіоглікозид синігрин гірчиці сарептської проявляє подразливу дію.

Таніди (дубильні речовини) перстачу прямостоячого, родовика лікарського, дуба звичайного, скумпії звичайної – в’яжучий засіб для лікування проносів, а також виявляють протизапальну дію.

Ефірні олії проявляють антисептичну, дезинфікуючу та подразливу дію. Заспокійливо діють ефірні олії валеріани лікарської, меліси лікарської, полину звичайного, собачої кропиви серцевої, хмелю звичайного; відхаркувальну та відкашлювальну – ефірні олії алтеї лікарської, багна звичайного, оману високого, материнки звичайної, підбілу звичайного, парила звичайного, синюхи голубої, солодки голої, евкаліпта, чебрецю звичайного. Покращують

виділення травних соків і збуджують апетит ефірні олії лепехи звичайної, золототисячника звичайного. Подразливу дію виявляють ефірні олії гірчиці сарептської і перцю стручкового. Жовчогінну дію мають ефірні олії, що містять цмин пісковий, дягель лікарський, м'ята перцева, редька посівна, кмин звичайний. Подразлива і сечогінна дія властива ефірним оліям берези бородавчастої, остудника голого, лопуха великого, ялівцю звичайного, петрушки кучерявої, мучниці звичайної, кропу городнього, череди трироздільної.

Полісахариди застосовують з лікувальною метою завдяки їхнім колоїдно-хімічним властивостям. Пудрою з крохмалю рисового зерна присипають уражені місця у разі запалення шкіри і мокрих екзем. Інулін замість цукру використовують діабетики.

Слизисті речовини (колоїдні розчини водорозчинних полісахаридів) – це пом'якшувальний у разі кашлю і захисний засіб у разі проносів та запалень слизової оболонки шлунка й кишок.

Смолисті речовини мають бактерицидні та бактеріостатичні властивості, тому їх використовують для виготовлення настоянок, мазей та пластирів, які застосовують для лікування гнійних ран, інгаляції верхніх дихальних шляхів.

Знаходять застосування в медицині вітаміни, ферменти антибіотики і фітонциди.

Отруйні речовини

Рослинні отрути поділяють на 12 груп.

Алкалоїди – в рослинах знаходяться переважно у вигляді солей органічних кислот, вони добре розчиняються у воді, що й робить їх токсичними. Щоправда, не всі алкалоїди (а їх відомо понад 1000) токсичні. У більшості своїй алкалоїди діють на нервову систему. Одні з них пригнічують центральну нервову систему (опій, морфін, пантопон, скополамін), а інші, навпаки, збуджують її (кофеїн, стрихнін). Деякі алкалоїди діють на різні відділи нервової системи, а також на окремі органи. Смерть від отруєнь алкалоїдами настає внаслідок паралічу.

До алкалоїдоносних належать такі рослини: аконіти, пізньоцвіти, плоскухи, маки, чемериці, тютюн, чистотіл великий, болиголов плямистий, блекота чорна, гармала звичайна, бутень п'янкий, дурман, геліотропи і багато інших видів.

Глікозиди – найпоширеніші рослинні отрути. Серед глікозидів отруйні властивості виявляють:

а) нітрил-, або ціанглікозиди, при ферментативному розщепленні яких утворюється дуже отруйна синильна кислота (бобівник трилистий, лядвенець український (рогатий), льон, тризубець морський, лепешняк, люцерна, конюшина, просо, сорго та ін.);

б) тіоглікозиди, або гірчичні глікозиди, які під дією ферментів розщеплюються з утворенням ефірної гірчичної олії (гірчиця, ріпак, водяний хрін, редька, суріпиця, талабан та інші рослини, переважно з родини капустяних – хрестоцвітих);

в) корденоліди і буфадієноліди (серцеві глікозиди), які діють на серцево-судинну систему (горицвіт, наперстянки, конвалія, олеандр, кендир коноплевий, жовтушник, чемерник);

г) тритерпенові глікозиди (сапоніни);

д) стероїдні глікозиди (сапоніни).

Серед сапонінів переважають тритерпенові глікозиди. Вони виявляють дуже сильну гемолітичну дію. Найбільший гемолітичний індекс мають калюжниця, воронець, лобода остиста, ломиніс, пухироплідник, курячі очки польові, синюха голуба, лещиця волотиста. Окрім гемолітичної дії, сапонінам властива діуретична дія (лещиця волотиста), вони також впливають на процеси збудження і гальмування центральної нервової системи.

Глікоалкалоїди – це глікозиди, аглікони яких утворені алкалоїдами, головним чином соланідином. Вони характерні для родини пасльонових. У картоплі, наприклад, знайдені два глікоалколоїди – соланін і (токсичніший) чаконін. Багато соланіну і чаконіну в ростках, пуп'янках, квітках і молодих листках картоплі. У бульбах вони зосереджені переважно в шкірці. Кількість глікоалкалоїдів у бульбах збільшується у процесі проростання і позеленінні під дією світла. У дикої картоплі (*Solanum demissum*) міститься глікоалкалоїд демісин, через що вона не поїдається личинками колорадського жука. Знайдено соланін і в рослинах пасльону чорного та пасльону солодко-гіркого.

Токсичні альбуміни – отруйні речовини, що містять білок. До них належать рицин із насіння рицини, робін з кори білої акації, фазин з насіння квасолі.

Лактони являють собою складні ефіри циклічних органічних гамма- і дельтакислот. До них належать кумарин із буркуну, чаполочі, протанемонін із жовтецю, таурицин із полину.

Ефірні олії – це леткі речовини. Прикладом їх може бути аліловогірчична олія. Вона є в представників родини хрестоцвітих (гірчиця польова, гірчиця біла, ріпак, грицики, хрін, талабан, сухоребрик, хрінниця) і цибулевих (цибуля, часник).

Органічні кислоти та їхні солі. Причиною отруєнь можуть бути такі кислоти: щавлева (щавель, квасениця, гичка буряка), еуфорбінова (молочай), філіксова (щитник чоловічий), аконітова (хвощі).

Нітрати і нітрити – це солі азотної та азотистої кислот. На них традиційно багаті кукурудза й буряк. Накопичення речовин цієї групи у культивованих і дикорослих рослинах відбуваються у разі надлишку

азотних добрив у грунті, а також під впливом несприятливих факторів зовнішнього середовища (посуха, тривалі зливи, великі перепади температур, приморозки, витоптування, градобій). Носіями нітратів є такі кормові і харчові культури – кавун, диня, горох посівний, кабачки, огірки, картопля, кукурудза, овес посівний, пшениця, жито, ячмінь, сорго, просо, райграс, буряк, конюшина, люцерна, ріпак, капуста, турнепс. З дикорослих рослин багаті на нітрати амброзія полинолиста, буркун, осот, дурман, зірочник злаковидний, кропива жалка, латук, лобода, лутига, молочай, паслін, портулак городній, розторопша, щавель кислий, щириця, якірці.

Мінеральні солі. Відомі отруєння мінеральними сполуками, до яких належать хлориди та карбонати натрію і калію, сульфати магнію, калію, натрію. Чутливими до цієї групи отруйних речовин є вівці, а особливо ягнята. Багаті на мінеральні солі лобода, лутига, устели-поле піскове, курай, солонець.

Пігменти – фотосенсибілізатори. Після поїдання рослин, які містять такі пігменти, спостерігаються запальні процеси на непігментованих ділянках шкіри і підшкірної клітковини. Причиною цього є підвищення чутливості організму до ультрафіолетових променів сонячного спектра – фотосенсибілізація. Такі пігменти є в гречці (фагопіризм), конюшині, просі, звіробої, сухоребрику високому, нетребі звичайній, жовтеці.

Смолисті речовини спричинюють різку місцеву дію і запалення шкіри (дерматити) та слизової оболонки травного каналу (ентерити). Вони виявлені в корі вовчого лика, берізках, цикуті отруйній.

Рослинні отрути невідомої природи містять гіркуша нечуйвітрова, залізниця гірська, зірочник злаковидний, лобода, латук татарський, вех, сідач, хміль, чина.

Речовини рослинних клітин умовно поділяються на дві великі групи: конституційні та ергастичні. Перші – функціонально активні речовини. Серед них можна відзначити структурні, фізіологічно активні й метаболічні речовини. До структурних речовин відносять целюлозу, геміцелюлозу і пектин клітинних оболонок, білки та ліпіди мембран. Фізіологічно активні речовини у клітині представлені вітамінами, ферментами, фітогормонами, антибіотиками і фітонцидами. Метаболічно активні речовини – це вихідні або проміжні речовини, які використовуються в метаболічних циклах клітини.

Ергастичні речовини – речовини, які виключені з обміну речовин. Їх поділяють на запасні речовини, які тимчасово виключені з метаболізму, і кінцеві продукти обміну. До запасних речовин належать вуглеводи (моносахариди і полісахариди – крохмаль, інулін, глікоген), жири у вигляді краплинок олії та алейронові зерна, або глобули білка. Кінцевими продуктами обміну є алкалоїди, глікозиди, ефірні олії, смоли тощо.

Рівні організації живої матерії

Організми, які являють собою дуже складний полімолекулярний конгломерат, представлені такими формами життя:

Доклітинні, або передклітинні, форми життя – віруси, бактеріофаги, пріони, віроїди;

***Клітинні* форми життя**, які поділяють на прокаріоти і еукаріоти. Прокаріоти представлені одноклітинними (бактерії), а також колоніальними і багатоклітинними формами (ціанобактерії). Серед еукаріот є одноклітинні, колоніальні, неклітинні та багатоклітинні форми. Останні поділяють на таломні й органні (листкостеблові) форми – кормофіти.

Прокаріоти – це організми, які не мають сформованого ядра, оточеного мембраною, і внутрішньоклітинних мембранних структур.

Еукаріоти – рослинні організми, в яких є оточене мембраною ядро і внутрішньоклітинні мембранні структури – органоїди.

Одноклітинні рослини побудовані з клітини, яка виконує всі функції організму – розмноження, живлення, ріст тощо (хлорела, хламідомонада).

Колоніальні організми – це групи з'єднаних між собою клітин, що утворилися внаслідок вегетативного розмноження – шляхом поділу або брунькуванням материнської клітини (деякі синьозелені, діатомові, зелені, червоні водорості).

Неклітинні організми – це таломні форми, слань яких являє собою одну багатоядерну клітину, неподілену перегородками на окремі клітини. Це сифонові зелені і жовтозелені водорості, хітридіомікоти, оомікоти, зигомікоти.

Багатоклітинні таломні організми, або талофіти – це багатоклітинні організми, тіло яких не диференційовано на справжні органи і тканини (зелені, бурі і червоні водорості, аскомікоти, базидіомікоти, дейтеромікоти, лишайники).

Багатоклітинні листкостеблові, або органні, рослини – кормофіти, які мають багатоклітинне тіло, диференційоване на справжні органи і тканини (вищі рослини).

Контрольні запитання

1. Назвіть рівні організації живої матерії ?
2. Назвіть органічні речовини первинного походження ?
3. Назвіть органічні речовини вторинного походження ?
4. Назвіть лікарські речовини рослинного походження ?
5. Назвіть отруйні речовини рослинного походження ?
6. Які є вітаміни за розчинністю?
7. Назвіть типи нуклеїнових кислот та вкажіть на їхні відмінності ?

V. ЦИТОЛОГІЯ. ПОНЯТТЯ ПРО КЛІТИНУ.

Будова рослинної клітини

Клітина – це морфологічно і фізіологічно диференційована біологічно активна одиниця, яка обмежована напівпроникною мембраною і здатна до самооновлення, саморегуляції та самовідтворення в неживому середовищі.

Рослинна клітина складається (рис. 5) з чотирьох основних структурних компонентів – клітинної оболонки, протопласту, вакуоль і включень.

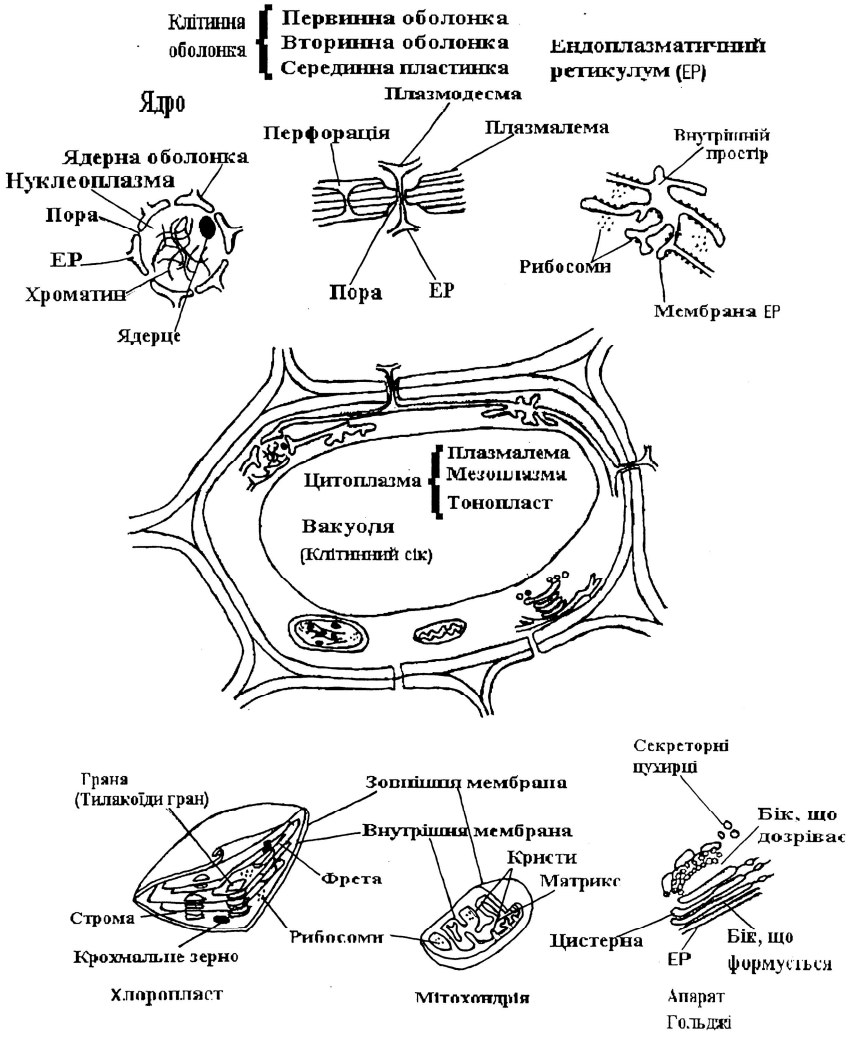

Рис. 5. Будова рослинної клітини

Клітинна оболонка

Вона захищає вміст клітини від пошкодження, надає їй певної форми. Крім того, клітинна оболонка бере участь у поглинанні і проведенні речовин, транспірації та виділенні речовин з клітини.

У вищих рослин клітинна оболонка складається з серединної пластинки, первинної і вторинної оболонок. В оболонці клітини є пори, плазмодесми і перфорації.

Серединна пластинка – це аморфний міжклітинний шар між первинними оболонками сусідніх клітин. Вона утворюється першою під час поділу клітин. Складається з пектинових полісахаридів, які за хімічною природою є поліуроновими кислотами. З клітинної оболонки вони екстрагуються водою при тривалому кип'ятінні.

Первинна оболонка відкладається із середини клітини на серединну пластинку. Вона здатна до росту і потовщення. Складається з целюлозних полімолекулярних волокон – мікрофібрил, занурених у полісахаридний матрикс, основним компонентом якого є пектин.

Вторинна оболонка – це додаткові шари, що відкладаються на первинну оболонку з боку цитоплазми. Вона складається з мікрофібрил целюлози, розташованих у полісахаридному матриксі. Матрикс побудований із геміцелюлози і невеликої кількості пектину.

У деяких клітин (луб'яні і деревні волокна, склереїди) вторинна оболонка потовщується так, що заповнює майже весь внутрішньоклітинний простір, що може спричинитися до відмирання протопласта й автолізу клітини.

Пори – це непотовщені ділянки первинної оболонки (порові поля), на які не відкладається вторинна оболонка. Через них здійснюється зв'язок між сусідніми клітинами. Крізь пори проходять плазмодесми – тонкі тяжі, що зв'язують протопласти сусідніх клітин.

Перфорації – суцільні отвори в оболонках рослинних клітин, які сполучають порожнини сусідніх клітин (наприклад, порожнини між члениками судин, ситоподібних трубок).

У складі клітинної оболонки, крім полісахаридів, містяться білки (зокрема, ферменти) вода. У процесі спеціалізації клітин оболонки просякають різними речовинами, внаслідок чого відбуваються їхні видозміни – здерев'яніння (лігнин), зкорковіння (суберин), кутинізація (кутин, віск), мінералізація (мінеральні солі). Особливою формою видозміни є ослизнення клітинної оболонки – перетворення її полісахаридів у водному середовищі у високомолекулярну сполуку – слиз. Це можна спостерігати в насінній шкірці льону, гарбуза, периферійних клітинах кореневого чохлика.

Клітинні оболонки мають велике значення для людини і біосфери. Щорічно утворюється і руйнується близько одного триліона тонн матеріалу клітинних стінок, з яких 100 мільярдів тон становить целюлоза. Стебла і листки, коренеплоди та бульби багаті на клітинні оболонки, які є важливими компонентами кормів.

Ділова деревина, луб'яні волокна – це майже цілком клітинні оболонки. Пектинові речовини, слизисті речовини мають важливе значення як лікувальні засоби.

Протопласт

Це живий вміст клітини. Він складається з цитоплазми та її органоїдів. Це метаболічно активний компонент живої клітини. Він є тільки в живих клітинах, які становлять близько 80% усіх клітин вищих рослин.

Цитоплазма

У рослинній клітині цитоплазма оточена клітинною оболонкою, і сама ж вона, у свою чергу, оточує одну або декілька вакуоль заповнених клітинним соком. Від зовнішнього середовища цитоплазма відмежована цитоплазматичною мембраною – плазмалемою, а від клітинного соку вакуолі – мембраною тонопластом.

Частина цитоплазми, розміщена між плазмалемою і тонопластом, називається мезоплазмою. Вона складається з основної речовини – матриксу (гіалоплазма) і численних молекулярних і мембранних структур – ядра, пластид, мітохондрій, ендоплазматичного ретикулума, апарата Гольджі, мікротілець, сферосом, лізосом. Немембранну будову мають мікротрубочки та рибосоми.

Ядро

Ядро має розміри близько 2–8 *мкм*. У робочій клітині воно складається з двомембранної оболонки, нуклеоплазми (ядерний сік, каріолімфа, каріоплазма), хроматину й одного або декількох ядерець. Ядерна оболонка має дві мембрани завтовшки 8 *нм*, розділених перинуклеарним простором, завширшки близько 15 *нм*. В ядерній оболонці є пори діаметром 30–100 *нм*, які забезпечують перенос речовин між гіалоплазмою і нуклеоплазмою. Ядерна мембрана з'єднана з мембранами ендоплазматичного ретикулума й утворює разом з ним безперервну систему.

Під час непрямого поділу ядра і клітини ядерна оболонка перетворюється на цистерни ендоплазматичного ретикулума, а після поділу вона відтворюється з них. У нуклеоплазмі знаходяться ядерце й хромосоми. Останні добре помітні під час непрямого поділу ядра і клітини. У період між поділами хромосоми деспіралізовані і складають так звану хроматинову сітку.

Хромосоми містять більшу частину інформації, за допомогою якої регулюється клітинна активність. Для кожного виду характерна стала кількість і структура хромосом – каріотип. Хромосоми складаються з однієї довгої молекули ДНК і кількох мільйонів молекул білків гістонів.

На початку непрямого поділу клітини кожна хромосома складається з двох поздовжніх хроматид, які в кінці поділу стають однохроматидними.

Ядерце – структура ядра, яка бере участь в утворенні рибосомних субчастинок. Воно має кулясту форму. Центральна частина його щільніша,

представлена фібрилярним матеріалом хромосомної природи. Це ділянки хромосом, які називаються ядерцевим організатором. Центральна частина ядерця оточена менш щільною областю, що складається з рибосомних субодиниць.

У клітині вирізняють три стани ядра, які відповідають трьом його функціям.

1. Інтерфазне ядро, в якому відбувається реплікація ДНК з утворенням другої хроматиди і перетворенням однохроматидної хромосоми в двохроматидну.

2. Ядро, що ділиться, в якому відбувається розрив двохроматидної хромосоми на однохроматидні і розподіл їх між дочірніми ядрами. Це забезпечує передачу спадкової інформації.

3. Робоче ядро, в якому гени, локалізовані в хромосомах, регулюють клітинну активність.

Мітохондрії

Цитоплазматичні двомембранні органоїди, які є центрами внутрішньоклітинного окислення і містять ферменти циклу ди- і трикарбонових кислот, дихального ланцюга переносу електронів, окислювального фосфорилювання, називаються мітохондріями.

Вони мають кулясту, циліндричну або розгалужену форму. Діаметр мітохондрії становить 0,5–1,5 *мкм*, довжина – 6 *мкм*. У молодих клітинах конуса наростання кореня кукурудзи є близько 200 мітохондрій, а у всисній зоні – близько 2500. У клітинах хлорели і дріжджів міститься лише по одній розгалуженій мітохондрії.

Мітохондрія має двомембранну оболонку, яка оточує дрібнозернистий матрикс з високим вмістом білка. Зовнішня мембрана оболонки завтовшки 6 *нм* має гладеньку поверхню і відрізняється високим вмістом ліпідів. Вона вільно проникна для низькомолекулярних сполук і деяких білків.

Внутрішня мембрана (6 *нм*) утворює багато складок, або вигинів, що називаються кристами. Кристи мітохондрій вищих рослин починаються вузькою шийкою і закінчуються кулькою або пластиною. Між зовнішньою і внутрішньою мембранами і всередині крист знаходиться міжмембранний простір завширшки 6–8 *нм*. Внутрішня мембрана на оберненій до матрикса поверхні має паличкоподібні частки, що складаються з короткої ніжки і кулястої голівки. До їх складу входить фермент АТФ-аза, яка каталізує утворення АТФ з АДФ і ортофосфату. У внутрішню мембрану вбудовані компоненти дихального ланцюга переносу електронів. Внутрішня мембрана служить бар'єром для багатьох іонів і має специфічні трансмембранні транспортні системи.

У матриксі мітохондрій знаходяться частки двох типів, а саме рибосоми і кальцієві гранули, а також фібрилярні частки – нуклеоїди. Кальцієві гранули складаються переважно з фосфату кальцію. Фібрилярний матеріал нуклеоїдів містить ДНК, яка на відміну від хромосом не зв'язана з білками гістонами. ДНК мітохондрій містить 15–75 тисяч пар нуклеотидів і може кодувати біосинтез 15–80 низькомолекулярних білків з 300 амінокислотних залишків у кожному, тому більша частина мітохондріальних білків кодується ядерною ДНК. Матрикс містить також усі ферменти циклу трикарбонових кислот, за винятком сукцинатдегідрогенази, яка вбудована в мембрану крист.

Нові мітохондрії утворюються поділом. При цьому спочатку внутрішні мембрани вгинаються всередину і розділяють матрикс на дві частини, оточені зовнішньою мембраною. Через деякий час відокремлюються і зовнішні мембрани, і мітохондрія розділяється на дві. У процесі еволюції мітохондрії виникли з прокаріотичних клітин, ймовірно, бактерій.

Пластиди

Група двомембранних органоїдів виключно рослинних клітин. Є такі пластиди: пропластиди, хлоропласти, хромопласти, амілопласти і етіопласти. Усі рослинні клітини мають пластиди якогось одного типу.

Пластиди усіх типів оточені двомембранною оболонкою, під якою знаходиться строма, або матрикс. Окрім того, в пластидах є система внутрішніх мембран (пухирці, тилакоїди, фрети), нуклеоїди у вигляді ДНК і рибосоми.

Пропластиди – це дрібні (1–1,5 *мкм*) безбарвні або блідо-зелені недиференційовані пластиди меристематичних клітин конусів наростання пагонів та коренів. Вони кулястої або еліпсоїдної форми. Структура пропластид слаборозвинена. Внутрішня мембрана оболонки місцями вгинається, вклинюючись у гомогенну строму. У місцях вгинання можуть знаходитись один або два ізольовані пухирці і тилакоїди.

Хлоропласти. У вищих рослин хлоропласти знаходяться в клітинах мезофілу листка, замикаючих клітинах епідермісу та інших клітинах зелених тканин. У клітинах стовпчастої та губчастої паренхіми мезофілу листків міститься по 20–40 хлоропластів.

У вищих рослин хлоропласти мають зелений колір і форму двоопуклої, плоско-опуклої або вигнуто-опуклої лінз з круглим або еліпсоїдним контуром. Розмір коливається в межах 3–10 *мкм*.

Внутрішня структура усіх хлоропластів представлена парами паралельних мембран, які, сполучаючись своїми кінцями, утворюють дископодібні мішечки – тилакоїди гран. Тилакоїди (по 5–20 штук), накладаючись один на одного, утворюють грани. У хлоропласті міститься

по 40–60 гран. Порожнини тилакоїдів однієї грани і сусідніх гран сполучені трубочками – фретами (тилакоїдами строми), стінки яких також мають мембранну будову. Таким чином, тилакоїдна система являє собою суцільну систему сполучених між собою порожнин, відмежованих від строми тилакоїдною мембранною системою.

Розвиток хлоропласта з пропластиди може відбуватися прямим способом (на світлі) і непрямим – через етіопласт (в темряві).

На світлі внутрішня мембрана двомембранної оболонки пропластиди вгинається в строму в декількох місцях. Потім ці вгинання відшнуровуються і перетворюються на плоскі круглі пухирці – тилакоїди. В подальшому тилакоїди об'єднуються в грани.

У другому випадку мембранні трубочки проламелярного тіла етіопластів, що утворилися з пропластид у темряві, реорганізуються в тилакоїдну систему лише на світлі.

Хлоропласти можуть утворюватись із хлоропластів шляхом поділу, як це має місце у водоростей (хлорела, хламідомонада тощо).

У тилакоїдних мембранах хлоропластів містяться жиророзчинні пігменти (хлорофіл *a*, хлорофіл *b* і каротиноїди), а також електронтранспортний ланцюг, що здійснює світлові реакції фотосинтезу.

У стромі хлоропласта містяться пластоглобули, крохмальні зерна, рибосоми, нуклеоїди.

Пластоглобули – це багаті на ліпіди краплинки, які розміщуються поряд з тилакоїдами. Кількість пластоглобул збільшується в процесі старіння хлоропластів.

Крохмальні зерна в хлоропластах (1–5 штук) розміщуються поруч з тилакоїдами. Вони утворюються в хлоропластах на світлі і зникають через 12–24 *год* у темряві.

Рибосоми знаходяться в хлоропласті у вільному стані або адсорбовані на поверхні мембран тилакоїдів. Вони дрібніші від цитоплазматичних рибосом.

ДНК хлоропластів має довжину первинної структури майже 40–46 *мкм* і здатна кодувати біосинтез близько 120 білків з молекулярною масою 40000 (близько 300 амінокислотних залишків). Хлоропластна ДНК самовідтворюється способом реплікації. Отже, в хлоропластах є механізм для біосинтезу білка, але, незважаючи на це, багато білків хлоропластів кодуються ядерними генами і синтезуються на цитоплазматичних рибосомах, а потім переносяться до хлоропластів. У хлоропластах відбувається також біосинтез хлорофілів, каротиноїдів, жирних кислот, гліколіпідів та інших речовин.

Функцією хлоропластів є фотосинтез – первинний синтез органічного вуглецю з неорганічного за рахунок світлової енергії.

Етіопласти – це пластиди рослин, що виросли в темряві. Їх можна побачити в сім'ядольних і зародкових листочках, які ще знаходяться під землею. У них є пігменти каротиноїди і протохлорофіл, рибосоми та ДНК. Етіопласт має двомембранну оболонку, в якій міститься 1–4 проламелярних тіла. Останні складаються з чотирьох трубочок, сполучених між собою в одній точці за типом тетраедра. На світлі в клітинах етіольованих рослин етіопласти швидко перетворюються на хлоропласти, а проламелярні тіла трансформуються в систему тилакоїдних мембран.

Хромопласти – пластиди, мембрани тилакоїдів яких містять каротиноїди, завдяки чому жовтого або червоного забарвлення набувають оплодні соковитих плодів (шипшина, горобина, томати), пелюстки квіток, коренеплоди (морква). Хромопласти найчастіше розвиваються з хлоропластів і тому за розмірами, формою та будовою подібні до них. За внутрішньою будовою розрізняють п'ять видів хромопластів: глобулярні, які складаються з краплинок пластоглобул, що містять каротиноїди (пелюстки квіток соняшника, череди, пижма, мати-й-мачухи); мембранні, які мають до 25 наборів концентричних мембран з каротиноїдами (пелюстки нарциса жовтого); трубчасті, що характеризуються наявністю волокон, які містять каротиноїди (плоди стручкового перцю); сітчасто-трубчасті – утворені густою сіткою розгалужених непаралельних трубочок (покривало початків деяких ароїдних); кристалічні – містять каротиноїди у вигляді кристалів (плоди томатів, горобини, шипшини).

Амілопласти – це безбарвні пластиди, заповнені крохмальними зернами. Містяться в запасаючих тканинах ендосперму або сім'ядолей насіння, бульб тощо. Амілопласти оточені подвійною мембраною, під якою знаходиться строма. У ній може бути одне велике крохмальне зерно (амілопласти бульби картоплі) або декілька дрібних (амілопласти клітин кореневого чохлика), а також нуклеоїд у вигляді ДНК і рибосоми. В запасаючих тканинах амілопласти синтезують крохмаль із сахарози, яка надходить до них від фотосинтезуючих тканин, запасають і зберігають його до наступної мобілізації під час проростанні.

У кореневому чохлику і крохмалоносній піхві первинної кори стебла амілопласти відіграють суттєву роль у сприйнятті сили земного тяжіння і явищ геотропізму.

Пластиди здатні до взаємоперетворень. Хлоропласти, етіопласти, хромопласти і амілопласти можуть розвиватися безпосередньо з пропластид. Перетворення пластид у пропластиди можна спостерігати у разі трансформації клітин диференційованої тканини в клітини меристеми. Етіопласти розвиваються в хлоропласти на світлі. Амілопласти утворюються з хлоропластів або етіопластів. Амілопласти на світлі здатні трансформуватися в хлоропласти. У коренеплодах моркви амілопласти перетворюються на хромопласти.

У клітинах меристематичних тканин число пластид збільшується за рахунок поділу останніх, який збігається з поділом клітини. Але в клітинах молодих листків поділ пластид триває і після припинення поділу клітин. Окрім пропластид, до поділу здатні і хлоропласти.

Своїм походженням у процесі еволюції хлоропласти найімовірніше зобов'язані ціанобактеріям.

Ендоплазматична сітка (ретикулум)

Густа, дуже розгалужена по всій цитоплазмі сітка взаємопов'язаних, обмежованих мембраною канальців, трубочок, цистерн і пухирців, утворює ендоплазматичну сітку. Мембрани ендоплазматичної сітки утворюють єдину систему з мембраною ядерної оболонки, в той же час вони не сполучаються ні з плазмалемою, ні з тонопластом. Мембрани ендоплазматичної сітки сусідніх клітин з'єднуються між собою трубочками, що проходять по плазмодесмах крізь пори у клітинній оболонці.

Вирізняють два види ендоплазматичної сітки – гранулярна (шорстка) і агранулярна (гладка). На поверхні гранулярної сітки, що утворена переважно цистернами, знаходяться рибосоми. Тут відбувається біосинтез білка, поліпептидний ланцюг якого переноситься до внутрішнього простору структур ендоплазматичної сітки. Агранулярна ендоплазматична сітка утворена переважно трубочками, на зовнішній поверхні яких немає рибосом. У них відбувається біосинтез вуглеводів (полісахаридів, зокрема целюлози), а також ліпідів.

У мембранах ендоплазматичної сітки міститься багато різних ферментних систем, що має важливе значення для обміну речовин у клітині. Для молодих і багатих на білки клітин характерна переважно гранулярна ендоплазматична сітка, а для старих і багатих на вуглеводи і ліпіди – агранулярна. Під час поділу клітин ендоплазматична сітка піддається частковій фрагментації, а потім утворюється гранулярна сітка, яка трансформується в агранулярну, а можливо, і в структури апарата Гольджі – пухирці, що перетворюються на цистерни диктіосом.

З функціональної точки зору ендоплазматична сітка забезпечує внутрішньоклітинний і міжклітинний транспорт, синтез білків, ліпідів, полісахаридів і перенесення їх у різні частини клітини, зборку клітинних мембран.

Апарат Гольджі

Являє собою систему, що складається з окремих елементів – диктіосом, (тілець Гольджі). Кожна диктіосома побудована з 4–8 дископодібних мішечків – цистерн завтовшки 1–2 *мкм*. Між цистернами диктіосоми знаходиться плівка завтовшки 10 *нм*. Цистерни можуть мати

форму диска з гладенькими здутими краями або мати по краю диска сітку розгалужених трубочок із здуттям на кінцях. Цистерни оточені численними пухірцями, що відшнуровуються від периферичних ділянок.

Цистерни диктіосоми розміщуються в цитоплазмі поруч із ендоплазматичною сіткою так, що ближня із стопки цистерна розташовується паралельно ділянці мембрани ендоплазматичної сітки. У міру віддалення від ендоплазматичної сітки помітнішим стає вміст цистерн, збільшується кількість і розміри розташованих по краю їх периферійних пухирців.

Між мембраною ендоплазматичної сітки і найближчою до неї цистерною диктіосоми знаходиться ряд дрібних пухирців, які називаються перехідними. Найімовірніше перехідні пухирці утворюються ендоплазматичною сіткою. Врешті-решт перехідні пухирці зливаються і утворюють цистерни диктіосом. Найвіддаленіша від ендоплазматичної сітки цистерна поступово розпадається на дрібні пухирці. Вони проходять крізь цитоплазму в різних напрямках, а потім їхні мембрани вбудовуються в цитоплазматичні мембрани плазмалеми або тонопласта.

У процесі цих перетворень цистерни диктіосом диференціюються і стають метаболічно активними завдяки ферментам, які містяться в них. Ферменти апарата Гольджі синтезуються рибосомами гранулярної ендоплазматичної сітки і по її внутрішньому простору переміщуються в перехідні пухирці, а потім у цистерни диктіосом апарата Гольджі. За допомогою цих ферментів у цистернах диктіосом синтезуються речовини, які переходять у пухирці Гольджі. Останні проходять крізь цитоплазму і зливаються з плазмалемою або тонопластом, виливаючи свій вміст з протопласту назовні або в вакуолю.

Таким чином, апарат Гольджі синтезує певні речовини і переносить їх із клітини назовні або всередину вакуолі. Це можуть бути найрізноманітніші речовини: алкалоїди, глікозиди, ефірні олії, смоли та інші отруйні і лікарські речовини. Аппарат Гольджі бере участь в утворенні цитоплазматичних мембран – плазмалеми і тонопласта, а також полісахаридів клітинної оболонки.

Мікротільця

Особливі внутрішньоклітинні органоїди. Вони мають кулясту форму з діаметром 0,2–1,5 *мкм*, оточені мембраною. Їхній матрикс містить ферменти каталазу і різні оксидази. Відомі два види мікротілець – пероксисоми і гліоксисоми.

Пероксисоми знаходяться у фотосинтезуючих клітинах вищих рослин у тісному контакті з хлоропластами і мітохондріями, що пов’язано з їхньою участю у фотодиханні.

Гліоксисоми містяться в клітинах ендосперму чи сім’ядолей жиронакопичуючого насіння рицини, соняшнику або в клітинах багатого на жири

алейронового шару в насінні ячменю, пшениці, а також у зародковому щитку насіння кукурудзи. У клітині гліоксисоми концентруються навколо жирозапасаючих органоїдів – сферосом. Це зумовлює їхню функцію – перетворення жирів на вуглеводи.

Розвиток мікротілець, ймовірно, пов'язаний з роботою ендоплазматичної сітки, а саме пухирців.

Сферосоми

Клітини тканин, що запасають жири (соняшник, рицина), містять сферосоми. Вони мають кулясту або сплющену форму, діаметр їх становить 0,4–3 *мкм*. Сферосоми оточені одинарною мембраною, під якою розміщений матрикс. Вони походять від ендоплазматичної сітки, відшнуровуючись у вигляді пухирців. У матриксі містяться ферменти, які синтезують жири з речовин, що надходять до сферосоми з цитоплазми. Жири, накопичуючись, поступово заповнюють сферосому. Вони утворюються в процесі розвитку насінини. Ліпіди, що синтезовані і запасені в них, використовуються під час проростання насінини для підтримки росту кореня й пагона, поки вони не досягнуть належного рівня фотосинтезу.

Мікротрубочки

Прямі циліндри завдовжки до декількох мікрометрів і діаметром 24–25 *нм*. Стінка мікротрубочки складається з 13 циліндричних структурних одиниць діаметром 5 *нм* кожна. Мікротрубочки утворені молекулами глобулярного білка тубуліну, що побудований із двох субодиниць.

У рослинних клітинах трапляється три типи мікротрубочок: мікротрубочки, що утворюють ядерне веретено поділу в мітозі; мікротрубочки, що зустрічаються в цитоплазмі; мікротрубочки, що є структурними компонентами джгутиків і війок.

Мікротрубочки можуть руйнуватися до білка тубуліну і утворюватись знову за схемою: тубулін мікротрубочок вільні молекули тубуліну. Ця рівновага може змінюватись під дією алкалоїдів колхіцину, вінбластину і вінкристину. Так, колхіцин, перешкоджаючи утворенню з тубуліну мікротрубочок ядерного веретена, руйнує веретено мітотичного поділу, що є причиною поліплоїдії. Аналогічна дія характерна також для вінбластину і вінкристину, які блокують клітинний поділ і їх використовують для лікування швидкоплинного росту ракових пухлин.

Цитоплазматичні трубочки беруть участь в орієнтації мікрофібрил целюлози під час їх відкладання в клітинній оболонці. Руйнування цитоплазматичних мікротрубочок колхіцином призводить до безладного розміщення мікрофібрил целюлози й утворення аномальної структури клітинної стінки.

Лізосоми

Кулясті одномембранні органоїди (0,2–0,8 *мкм*), утворюються з елементів ендоплазматичної сітки і апарата Гольджі. У матриксі лізосом міститься комплекс гідролітичних ферментів. Вони каталізують розщеплення нуклеїнових кислот, білків, вуглеводів, ліпідів. Продукти розщеплення виходять у цитоплазматичний матрикс, де й використовуються, або разом з пухирцями надходять до вакуолей.

Основна функція лізосом – локальний автоліз тобто руйнування (перетравлення) ділянок власної цитоплазми. Локальний автоліз – захисне явище: у разі тимчасової нестачі поживних речовин клітина використовує конституційні речовини. Коли ж клітина голодує тривалий час, то завдяки роботі лізосом усі органоїди будуть розщеплені і клітина врешті-решт загине.

Інша функція – видалення зношених або зайвих чи надлишкових органел.

Рибосоми

Це мікроскопічні кулясто-видовжені органоїди завдовжки до 26 *нм* і завширшки до 19 *нм*. Вони не мають мембранної будови. У рослинній клітині три групи рибосом – цитоплазматичні, хлоропластні і мітохондріальні.

Цитоплазматичні рибосоми мають більші розміри (80S), ніж пластидні і мітохондріальні (70S), які за цією властивістю більш схожі на рибосоми прокаріот. Рибосоми з цитоплазми складаються з двох різновеликих субодиниць (60S і 40S), сполучених іонами Mg^{2+}. Менша субодиниця містить одну молекулу р-РНК і близько 30 молекул білка. Більша субодиниця побудована з трьох молекул р-РНК і 45-50 молекул білка. Між субодиницями є канал, в якому можуть розміщуватись і-РНК та сполучена з амінокислотою т-РНК.

Молекули р-РНК цитоплазматичних рибосом утворюються ядерцем, а мітохондріальні і пластидні р-РНК є результатом транскрипції з генів ДНК нуклеоїдів, що знаходяться в цих органоїдах. Білки цитоплазматичних рибосом закодовані в генах ядерної ДНК, а синтезуються в цитоплазмі. Білки мітохондріальних і пластидних рибосом закодовані в ДНК власних нуклеоїдів, а також у ДНК хромосом ядра, але синтезуються теж у цитоплазмі.

Цитоплазматичні рибосоми трапляються в матриксі цитоплазми у вільному стані або розміщуються на поверхні мембран ґранулярної ендоплазматичної сітки. Вони можуть бути поодинокими або зібраними в полісоми.

Функція рибосом – біосинтез білка.

Вакуолі

Ендогенні структури, властиві рослинній еукаріотичній клітині. Вони відмежовані від цитоплазматичного матрикса внутрішньою цитоплазматичною мембраною – тонопластом. Вміст вакуоль називають клітинним соком. Основним компонентом його є вода з розчиненими в ній речовинами. Концентрація розчинених речовин досить висока (0,4–0,6 М). Серед мінеральних речовин переважають іони Na^+, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Cl^-, SO_4^{2-}, PO_4^{3-}.

Органічні речовини представлені цукрами, слизовими речовинами, органічними кислотами, фенольними сполуками, зокрема флавоноїдами (антоціан, антохлор) і танінами. Серед азотистих сполук клітинного соку є амінокислоти, аміди, пептиди, білки (зокрема, ферменти) і алкалоїди. У вакуолях містяться і нерозчинні речовини у вигляді суспензій або кристалів (наприклад, щавлевокислого кальцію або білка).

Число і розмір вакуоль у клітині змінюється з її віком. Так, у молодих меристематичних клітинах багато дрібних вакуоль, а в зрілих клітинах одна або декілька вакуоль можуть становити до 90% об'єму клітини.

Вода до вакуолі надходить крізь тонопласт, завдяки осмосу, що спричинений вищою концентрацією розчину клітинного соку. Речовини до вакуолі надходять шляхом активного транспорту або ж в мембранних пухирцях, які найчастіше є похідними апарата Гольджі.

У клітині вакуолі виконують ***три головні функції***. По-перше, вони, утримуючи клітину в стані **тургору**, виконують разом з клітинною оболонкою опорну функцію в рослинних клітинах.

По-друге, вакуолі ***накопичують*** у собі певні речовини. Серед них є ***запасні речовини*** клітин насіння, які можуть знову після певних перетворень надходити до цитоплазми. Це можуть бути алейронові зерна білка та інші речовини, які приваблюють тварин до рослин та сприяють запиленню квіток і поширенню плодів і насіння. Речовини з неприємним смаком або отруйні, такі, як алкалоїди або глікозиди, відлякують тварин і захищають рослини від поїдання.

Третя функція вакуоль пов'язана з наявними в них переважно гідролітичними ферментами, які виконують ***функцію розщеплення*** полімерів і складних речовин до мономерів чи складових.

Включення

Речовини, які утворює рослинна клітина, можуть накопичуватись у великій кількості в матриксі цитоплазми, органоїдів, вакуолях, клітинній оболонці в аморфному або кристалічному стані. Ці тверді речовини або рідини, що мають певну будову, називають включеннями. Включення – це ергастичні речовини, до яких належать запасні речовини і кінцеві продукти обміну речовин.

До включень, утворених запасними речовинами, можна віднести крохмальні зерна, ліпідні краплини й алейронові зерна або глобули білка. Кінцеві продукти обміну представлені кристалами, що утворені деякими речовинами.

Крохмальні зерна - це включення у вигляді запасного крохмалю. Крохмальні зерна утворюються лише в пластидах. У процесі фотосинтезу на світлі в хлоропластах листків утворюються осмотично активні цукри. Потім вони перетворюються на нерозчинний асиміляційний (первинний) крохмаль. Вночі він гідролізується до розчинних і транспортабельних форм вуглеводів, які переноситься до запасаючих органів, де і перетворюється амілопластами у запасний (вторинний) крохмаль. Спочатку в стромі амілопласта формується утворювальний центр, на який потім накладаються нові шари крохмалю.

За формою крохмальні зерна бувають (рис. 6) концентричні (кулястої форми) і ексцентричні (неправильної форми). За кількістю утворювальних центрів крохмальні зерна поділяються на прості, складні і напівскладні. Прості мають один утворювальний центр, у результаті чого в амілопласті утворюється одне крохмальне зерно. Складні і напівскладні – це зерна з д-екількома утворювальним центрами. Складне крохмальне зерно формується в одному амілопласті з декількох простих зерен, які щільно стикаються одне з одним. Напівскладне зерно формується в результаті відкладання спільних шарів крохмалю на групу простих крохмальних зерен в амілопласті.

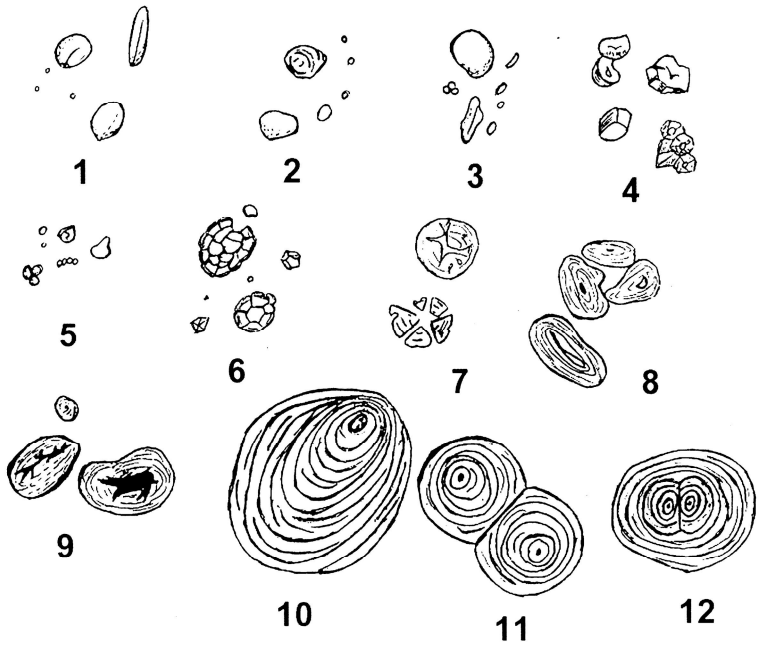

Рис. 6. Крохмальні зерна:
1 – пшениці, 2 – жита, 3 – ячменю, 4 – кукурудзи, 5 – гречки,6 – вівса,
7 – в пророслих зернівках пшениці, 8 – гороху, 9 – квасолі,10 – просте картоплі,
11 – складне картоплі, 12 – напівскладне картоплі.

Ліпідні краплі трапляються в матриксі цитоплазми клітин насіння і плодів, а також деревної паренхіми хвойних рослин, липи, берези, дуба. Тут вони містяться найчастіше у сферосомах.

Запасний білок формує запасні відкладення або кристалічні структури у вигляді так званих алейронових зерен. Запасні білки синтезуються в рибосомах і відкладаються у вакуолях клітин запасаючих органів насіння та плодів. По дозріванні насіння вакуолі зневоднюються, а їхні запасні білки кристалізуються в алейронові зерна.

Кристали оксалату кальцію відкладаються у вакуолях. Вони можуть бути простими (поодинокі) і складними – друзи та рафіди (рис. 7). Групи кристалів кулястої форми – друзи, а видовжений пучок голчастих кристалів – рафіди. Кристали можуть утворювати також карбонати і кремнезем.

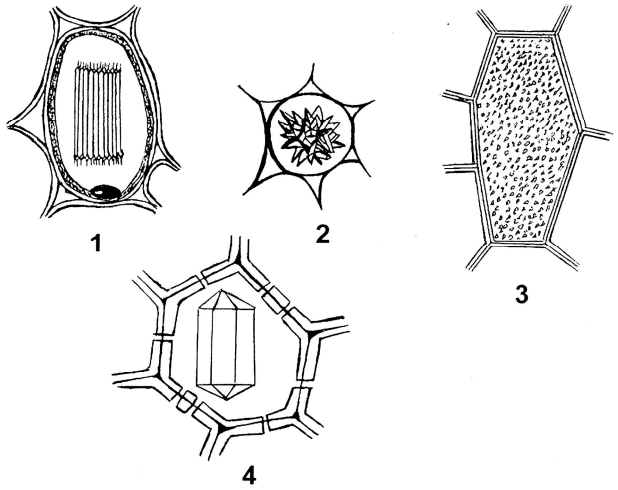

Рис. 7. Форма кристалів оксалату кальцію в клітинах:
1 – рафіда (розрив-трава), 2 – друза (опунція), 3 – кристалічний пісок (картопля), 4 – одиничний кристал (ваніль).

Способи утворення нових клітин

Нові клітини рослин утворюються такими способами – поділом клітин, злиттям двох і більше клітин, брунькуванням і так званим вільним утворенням. В онтогенезі кожної клітини виділяють такі фази: ембріональну, або фазу поділу; фазу росту; фазу диференціації; фазу зрілості та фазу старіння і відмирання. Деякі рослинні клітини продовжують своє існування після відмирання їхнього протопласта у вигляді клітинних оболонок і оточених ними порожнин. Це клітини корку, кірки, трахеїд, трахей, деревинних і луб'яних волокон тощо.

Поділ клітини

Це найпоширеніший спосіб утворення нових клітин рослинними організмами. Розрізняють прямий поділ ядра і клітини (амітоз) та непрямий (мітоз і мейоз) (рис. 8).

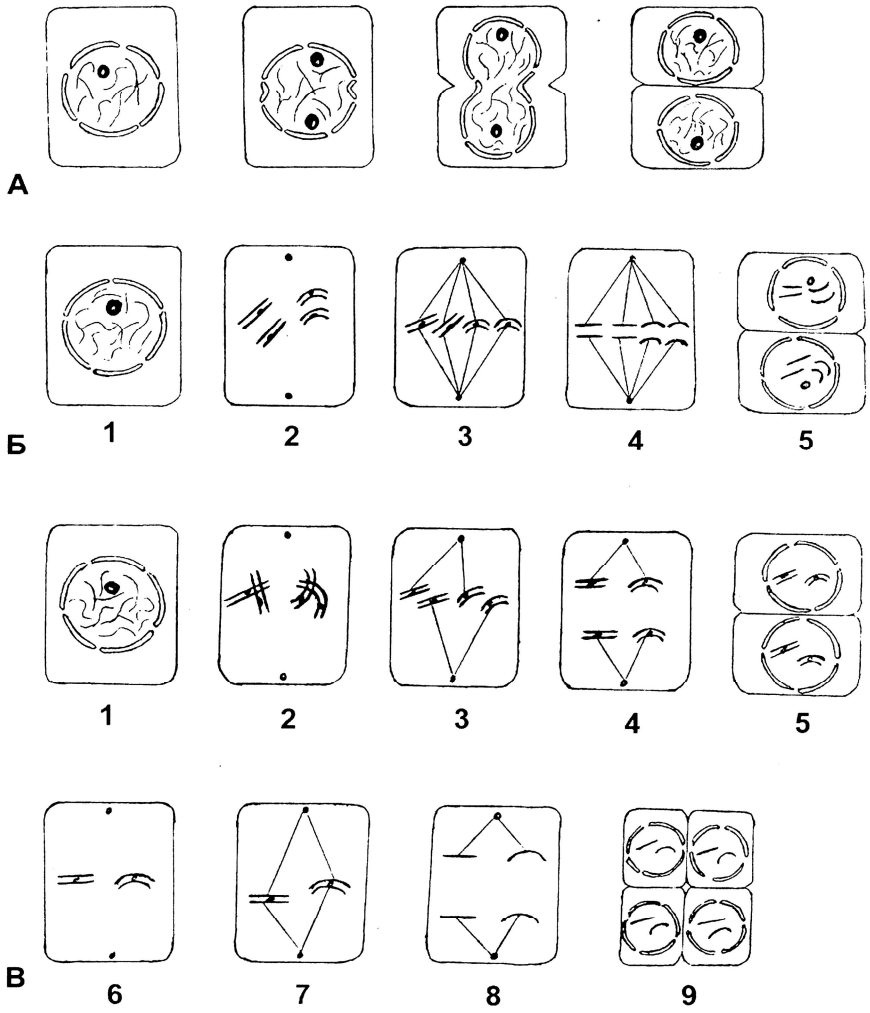

Рис. 8. Схеми поділу клітини:
А – амітоз; Б – мітоз: 1 – інтерфаза, 2 –профаза, 3 – метафаза, 4 – анафаза, 5 – телофаза; В – мейоз: 1 – інтерфаза; 2 – профаза I, 3 – метафаза I, 4 – анафаза I, 5 – телофаза I; 6 – профаза II, 7 – метафаза II, 8 – анафаза II, 9 – телофаза II.

Амітоз

Прямий поділ ядра і клітини називається амітозом. При цьому спочатку в ядрі відбувається поділ ядерця, а потім утворюються перетяжка ядра і клітини. Ядерна оболонка під час такого поділу не розходиться, хромосоми залишаються в деспіралізованому стані і не утворюється веретено поділу. У такий спосіб діляться клітини запасаючих тканин бульби картоплі, ендосперму, міжвузля талома харових водоростей.

Мітоз

Непрямий поділ ядра і клітини, при якому з однієї материнської клітини утворюються дві дочірні клітини з тим же числом і тією ж структурою хромосом, що й у материнської клітини, називається мітозом.

Період повного відтворення клітини від поділу до поділу називається мітотичним циклом. Він включає інтерфазу і власне мітоз.

Інтерфаза (інтеркінез) починається в ядрі, що містить однохроматидні хромосоми. Під час інтерфази відбувається подвоєння (реплікація) ДНК, і однохроматидні хромосоми перетворюються на двохроматидні, хроматиди в яких з'єднані центромерою. Тривалість інтерфази 10–20 *год*.

Власне мітоз поділяється на чотири фази: профазу, метафазу, анафазу і телофазу. Під час поділу розходиться ядерна оболонка, зникає ядерце, утворюється веретено поділу, двохроматидні хромосоми розділяються на однохроматидні, які розходяться до різних ядер (каріокінез), а самі ядра, пластиди, мітохондрії, диктіосоми тощо – до різних клітин (цитокінез). Власне мітоз триває 1–2 *год*.

Мітоз забезпечує перерозподіл ідентичної інформації, що закодована в нуклеїнових кислотах ядра.

Мітотичним поділом розмножуються одноклітинні рослини. У багатоклітинних рослин мітоз забезпечує здатність до необмеженого росту їхнього вегетативного тіла, новоутворення і ріст органів. Статеві клітини у вищих рослин утворюються в результаті мітотичного поділу.

Мейоз

Непрямий поділ клітини, при якому з однієї материнської клітини утворюються чотири дочірні, з удвічі меншим числом хромосом, ніж у материнській клітині, називається мейозом. Він складається з двох поділів: гетеротипного, або редукційного, і гомеотипного, або екваційного. Кожний з цих поділів має чотири фази: профазу I, метафазу I, анафазу I, телофазу I, профазу II, метафазу II, анафазу II, телофазу II. Перший (редукційний, гетеротипний) поділ завершується розходженням гомологічних хромосом до різних клітин і зменшенням (редукцією) числа хромосом удвічі.

Під час другого (екваційного) поділу двохроматидні хромосоми за типом мітозу розділяються на однохроматидні. Дуже важливі процеси мейотичного поділу відбуваються в профазі I, тому її поділяють на п'ять стадій: лептонему, зигонему, пахінему, диплонему, діакінез. Саме в профазі I відбувається кросинговер, який порушує зчеплене успадкування генів.

Мейоз властивий лише рослинам, які розмножуються статевим способом. Під час статевого процесу число хромосом подвоюється, а під час мейозу зменшується вдвічі, що забезпечує сталість числа хромосом. Мейоз відбувається лише в диплоїдних або тетраплоїдних клітинах і неможливий у триплоїдних та гаплоїдних клітинах. Він проходить одноразово, після чого клітини багаторазово розмножуються мітотичним поділом. Під час мейозу хромосоми і гени, розташовані в них, розподіляються між дочірніми клітинами за принципом випадковості.

У водоростей мейотичному поділу піддаються зигота або клітини статевих органів. У першому випадку із зиготи утворюються гаплоїдні клітини, з яких розвиваються гаплоїдні рослини (зиготний мейоз), у другому – на диплоїдній рослині мейоз відбувається в її статевих органах і утворюються гаплоїдні гамети (гаметний мейоз).

У вищих рослин мейоз відбувається в спорангіях (споровий мейоз). Диплоїдні клітини спорогенної тканини внаслідок мейозу розвиваються в гаплоїдні спори. У гаметангіях під час гаметогенезу статеві клітини утворюються внаслідок мітотичного поділу.

Брунькування

Цей спосіб розмноження характерний для одноклітинних організмів, зокрема дріжджів. Спочатку на поверхні материнської клітини з'являється вигін, який поступово збільшується, і до нього переходить частина цитоплазми та ядра материнської клітини. Після цього дочірня клітина відокремлюється від материнської.

Утворення нової клітини в результаті злиття двох клітин відбувається під час статевого процесу. Така клітина називається зиготою.

Вільне утворення клітин

У випадку ядерного типу розвитку ендосперма після поділу ядер клітинні перетинки не утворюються, тому з'являється велика кількість ядер, які вільно плавають у плазмі. Пізніше утворюються клітинні оболонки (вільне утворення клітин). Ядерний тип ендосперму властивий родинам макових, лаврових, розоцвітих, гречкових тощо.

Контрольні запитання

1. Назвіть одномембранні органоїди рослинної клітини ?
2. Назвіть двомембранні органоїди рослинної клітини ?
3. Які є типи пластид ?
4. Назвіть хімічні сполуки, які входять до клітинної оболонки?
5. Назвіть складові ядра та його функції ?
6. У яких органоїдах відбувається біосинтиз білку ?
7. У яких органоїдах відбувається розщеплення органічних сполук ?
8. Які сполуки входять у вакуолю ?
9. Назвіть видозміни клітинної оболонки та якими сполуками вона просочується
10. Назвіть складові частини клітини ?
11. Назвіть типи утворення нових клітин ?
12. Назвіть способи поділу клітини ?
13. Назвіть послідовно фази поділу ядра за мітозу ?
14. Який набір хромосом буде у дочірніх клітинах за мейозу ?

VI. СИСТЕМА РОСЛИННОГО СВІТУ

Рослини – це одноклітинні, колоніальні, неклітинні або багатоклітинні, еукаріотні, фототрофні організми.

Царство Рослини поділяють на два підцарства: Нижчі рослини і Вищі рослини.

НИЖЧІ СПОРОВІ РОСЛИНИ

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА ОСОБЛИВОСТІ ВОДОРОСТІ

Водорості – основні компоненти фітогідробіонтів наших водойм, завдячуючи яким формується їхнє видове різноманіття та фітопродуктивність. Водорості – не систематична, а біологічна чи екологічна група організмів. Загальна кількість відомих нині видів становить понад 40 тисяч, а дійсна їх кількість у 4–8 разів, а за даними деяких дослідників, навіть, до 250 разів більша. Лише кількість однієї з груп водоростей, а саме – діатомових, за думкою окремих авторів, досягає 10 млн. видів.

Різноманіття водоростей України налічує біля 5 тисяч видів, представлених понад 6 тисячами внутрішньовидових таксонів. Водорості – древні представники рослинного світу, які виникли близько 3,5 млрд. років тому. Завдяки сталим умовам існування у водному середовищі, до нас дійшли водорості у майже первісному вигляді. Для них характерні такі спільні риси: а) тип живлення (фотоавтотрофне – містять у собі фотосинтезуючі пігменти, тобто живляться переважно автотрофно); б) характер будови слані (тіла) – відсутність диференціації на корінь, стебло й листки; в) структура жіночих статевих органів – одноклітинні (за винятком харових).

З екологічної точки зору – це організми, для більшості яких, характерне існування, пов’язане з водою (про що говорить сама їхня назва – «водоріст») – чи повний життєвий цикл, чи лише період розмноження, зокрема для форм, які живуть на ґрунті чи в ґрунті (ґрунтові водорості), в повітряному середовищі чи серед обростань різних споруд. Проте, все це вторинні угруповання, тому що розмноження, представлених у них водоростей, відбувається у воді.

Отже, водорості – це збірна група нижчих таломних (сланевих) рослин, що об’єднує організми, позбавлені чіткого розмежування на корінь, стебло й листки, розмножуються за допомогою спор та характеризуються автотрофним типом живлення, тобто, як правило, є хлорофілоносними рослинами і містять у своїх клітинах зелений пігмент хлорофіл та інші фотосинтезуючі пігменти і живуть переважно у воді.

Водорості – одноклітинні, колоніальні, рідше багатоклітинні та лише інколи – неклітині (позбавлені клітинних перетинок) організми, які

представлені прокаріотичними та еукаріотичними формами. Їхні розміри знаходяться в межах від декількох мікрометрів до десятків, а інколи сотень метрів.

Прокаріотичні водорості (ціанопрокаріоти – синьозелені водорості) позбавлені сформованого ядра (відсутня ядерна оболонка), ендоплазматичної сітки, тілець Гольджі, мікротрубочок, вкритих мембранами органел – мітохондрій та пластид, комплексів ДНК з ядерними білками в хромосомах, мітозу та справжнього статевого процесу.

Клітина еукаріотичних водоростей подібна за своєю будовою до клітини вищих рослин з усіма її компонентами, але має деякі особливості та специфіку будови (різноманіття типу та будови хлоропластів, клітинної оболонки та зовнішньоклітинних мембран і покривів тощо). Наявність різних пігментів спричинює різнобарвність водоростей та призводить до строкатості у забарвленні (зелене, синьо-зелене, жовто-зелене, червоне, буре тощо).

Виникнення різноманітних фотосинтезуючих пігментів у водоростей стало значною подією в еволюції рослин і створило можливість для розвитку і живлення цих організмів у різноманітних умовах. Основним пігментом водоростей є хлорофіл *a*, проте в деяких груп водоростей виявлені інші форми хлорофілу – *b*, *c*, *d*, а також ряд інших пігментів – каротиноїди та фікобіліни. Поєднання різних пігментів зумовлює фотосинтез за різних екологічних умов, зокрема на різній глибині та ступеня каламутностні води. Таким чином, за способом живлення водорості переважно автотрофи, проте вони можуть живитися і гетеротрофно, використовуючи для живлення в темноті вуглеводи як джерело вуглецю. Крім вуглецю деякі водорості здатні засвоювати також азот не з мінеральних сполук (нітратний), а з органічних – амінів, амінокислот, а інколи – навіть із повітря (синьозелені). Як виняток, у водоростей спостерігається здатність до голозойного (тваринного), сапрофітного та інколи паразитичного типу живлення, проте, це вторинні ознаки, які проявляються при наявності основного типу.

Для водоростей характерний як статевий, так і нестатевий тип розмноження, які принципово відрізняються як особливостями організації конкретних форм, так і в еволюційному плані. Тобто, нестатеве розмноження – це такий тип розмноження, що призводить до утворення вже існуючої форми життя; а статеве розмноження – це процес, в основі якого є перекомбінація генів, що призводить до утворення нових форм. Тому серед нестатевого типу розмноження розрізняють: 1) вегетативне розмноження – за допомогою вегетативних клітин або вегетативного поділу талома (поділом одноклітинних водоростей пополам, шматочками талома – акінети, гормогонії, гонідії, планококи, виводкові бульбочки); 2)

нестатеве розмноження відбувається за допомогою спеціалізованих клітин, які відрізняються від вегетативних та утворюються всередині материнської клітини – зооспори, автоспори, екзо- та ендоспори.

У водоростей відомі усі форми статевого процесу:

а) без утворення гамет – ***хологамія*** («холос» – цілий, «гамос» – шлюб (грец.) – злиття двох клітин, що не відрізняються від вегетативних клітин. Вона властива найпростішим водоростям, без клітинної оболонки - *Dunaliella Teod*. (зелені водорості), *Dinobryon Ehrenb*. (золотисті). ***Коньюгація*** – відома серед зелених (зигнемових) та діатомових – злиття лише двох протопластів, а клітинна оболонка не включається в процес формування нової особини;

б) з утворенням гамет (гаметогамія чи мерогамія) – ***ізогамія*** (копуляція двох морфологічно подібних гамет), ***гетерогамія*** (копуляція двох гамет різних за формою, розмірами та рухливістю), ***оогамія*** (копуляція двох гамет різних за розмірами і одна з них нерухлива: жіночі гамети – великі, нерухливі, а чоловічі – дрібні, рухливі – наприклад, зелені, червоні водорості). Статевий процес, як правило, відбувається у несприятливих умовах існування.

Залежно від того, чи розмножуються водорості статево чи ні розрізняють два типи циклу розвитку:

1) якщо статевий процес відсутній (*Chlorella* Beijer.), то немає зміни ядерних фаз; 2) якщо водорість розмножується статево, то цикл розвитку містить дві фази – диплоїдну (2n) і гаплоїдну (n).

У водоростей відомі три типи зміни фаз розвитку – диплоїднй (безстатевй) і гаплоїднй (статевй): – ***гаплоїдний тип*** – вегетативне тіло завжди гаплоїдне, диплоїдна лише зигота (*Chlamydomonas* Ehrenb., *Spirogyra* Link). Редукційний поділ відбувається під час проростання зиготи; – ***диплоїдний тип*** – вегетативне тіло завжди диплоїдне. Внаслідок мейозу на материнському диплоїдному організмі утворюються гаплоїдні гамети, після запліднення, із диплоїдної зиготи (без періоду спокою) виростає одразу ж материнська особина, а на ній знову утворюються гамети. Редукційний поділ відбувається в гаметангіях. Цей тип розвитку властивий, наприклад, для представників зелених сифонових водоростей – роди *Caulerpa* Lamouroux і *Codium* Stakh.; – ***дипло-гаплофазний тип*** – диплоїдний спорофіт (де формуються органи нестатевого розмноження – безстатеве покоління) і гаплоїдний гаметофіт (статеве покоління). На гаметофіті внаслідок мітозу формуються гаплоїдні гамети, потім відбувається запліднення і з диплоїдної зиготи виростає спорофіт. На спорофіті в результаті мейозу утворюються гаплоїдні спори, а з них формуються гаметофіти. Цей тип розвитку характерний для бурих водоростей, зокрема ламінарії цукрової (*Laminaria saccharina* (L.) Lamouroux).

У водоростей спостерігається два типи зміни життєвих фаз (чергування поколінь): а) ізоморфний тип: гаметофіт не відрізняється за зовнішнім виглядом від спорофіту (*Volvox* L., *Cladophora* Kutz., *Ulva* L., *Oedogoniales*, *Charales*, *Dictyota*); б) гетероморфний тип: спорофіт великий, гаметофіт мікроскопічний – у бурої водорості ламінарії цукрової, у зелених – сифонових.

Водорості, за традиційною системою рослин, належать до нижчих спорових рослин і об'єднують рослинні організми, що перебувають на різних рівнях розвитку і морфологічної диференціації тіла та представлені наступними типами морфологічних структур: ***монадна (джгутикова)*** – рухливі одноклітинні і колоніальні організми, завдяки наявності активного джгутика; ***амебоїдна (ризоподіальна)*** – виключно одноклітинні організми, без міцної клітинної оболонки, які мають лише цитоплазматичну мембрану та здатні до активного пересування за допомогою виростів цитоплазми – ризоподій; ***пальмелоїдна (гемімонадна, капсальна)*** – нерухомі організми, клітини яких вкриті загальним слизом та не зв'язані між собою, зберігають вічко і пульсуючі вакуолі (нерідко також нерухливі чи малорухливі джгутики) і можуть ділитись у різних напрямках; ***кокоїдна*** – нерухомі одноклітинні і колоніальні організми, з міцною клітинною оболонкою, без джгутиків та здатності до активного руху; ***сарциноїдна*** – ускладнена кокоїдна структура, де поділ клітин відбувається в декількох площинах у результаті, так званого, вегетативного клітинного ділення з подальшим формуванням пакетоподібних багатоклітинних скупчень; ***нитчаста*** – ниткоподібне розміщення нерухомих клітин та їхній поділ переважно в одній площині з формуванням поперечних перетинок у результаті вегетативного клітинного ділення; ***різнонитчаста (гетеротрихальна)*** – ускладнена нитчаста структура з наявністю двох систем ниток: одна – горизонтальна, яка стелиться по субстрату, а інша – вертикальна, що відходить від першої, піднімаючись над субстратом; ***тканинна (пластинчаста)*** – багатоклітинна слань у вигляді пластинки з одного–двох чи багатьох шарів клітин, ділення яких відбувається не лише в поперечному, але й у поздовжніх напрямках; ***сифональна (неклітинна)*** – відсутність поперечних клітинних перетинок в таломі при наявності великої кількості органел; ***сифонокладальна*** – ускладнена сифональна структура з подальшим формуванням із первинно неклітинного складного сегментованого багатоядерного талому.

Зростають водорості у найрізноманітних біотопах і середовищах: вони розвиваються у воді, формуючи ***гідрофітон.*** Як рослинні організми вони утворюють фітопланктон – рослинне населення товщі води. У солоній морській воді домінантами є діатомові водорості і надзвичайно різноманітні – динофітові, а у прісних водах основу планктону становлять зелені,

синьозелені, жовто-зелені водорості. Фітобентос – водорості, що розвиваються біля дна чи на дні (бурі, червоні, зелені тощо). Перифітон – водорості, які живуть на твердому субстраті серед обростанн, на занурених у воду предметах, що не є продуктом живлення – діатомові, зелені, синьозелені та ін.). Нейстон (поверхнева плівка води – зелені, золотисті, евгленові). **Едафон** (водорості, що живуть у ґрунті чи на його поверхні – 0–2–*3 см* до 1,5 *м* завглибшки – зелені, жовтозелені, синьозелені). **Аерофітон** (живуть в повітрі, на стовбурах дерев, кущів, на каменях, скелях тощо – так звані, аерофільні види – зелені, синьозелені та ін.).

Живуть водорості як у звичайних умовах, так і в гарячих джерелах за температури від –52 ^{O}C до +84 ^{O}C, на снігу, на льоду (синьозелені, діатомові, деякі зелені).

Водорості вступають у співжиття з іншими організмами – з бактеріями, одноклітинними й багатоклітинними тваринами (синьозелена водорість *Socolovia* розвивається на ніжках водяного кліща, а *Prochloron* – на поверхні чи всередині асцидій, зелена водорість *Chlorangiopsis* – на тілі олігохет, коловерток, «стебельцях» інфузорій, а *Chlorella* – в порожнині губок); грибами (синьозелена водорість – *Nostoc*, зелені водорості – *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Trebouxia*, *Myrmecia*, *Trentepohlia*, *Cladophora* – в тілі лишайників); мохами (жовто-зелена водорість *Myxochloris* - у водоносних клітинах сфагнуму, а зелена водорість *Porochloris* – на листках сфагнуму та дрепанокладуса); папоротями (синьозелена водорість *Anabaena* розвивається в порожнині водяної папороті *Azolla*); голонасінними і покритонасінними (зелена водорість *Chlorochytrium* – в міжклітинних проміжках підепідермальної паренхіми ряски).

З метою пізнання цих організмів та вивчення їхніх особливостей використовують такі методи альгологічних досліджень: флористичний та систематичний (флористико-систематичний) – довготриваліший і давній, який об’єднує процес вивчення різноманіття водоростей, їхньої таксономічної приналежності і систематичної підпорядкованності; морфологічний – опис зовнішнього вигляду, форми, забарвлення тощо; онтогенетичний – дослідження історії розвитку організму протягом його життєваого циклу; цитологічний – дослідження внутрішньоклітинних структур за допомогою спеціальних барвників і фіксаторів з використанням світлової та електронної мікроскопії; екологічний – дослідження потреб організму в умовах навколишнього середовища: а) описові спостереження в природі та б) експериментальні дослідження в лабораторії; фізіологічний – дослідження фізіологічних процесів, що відбуваються в живих організмах; молекулярно-генетичний – вивчення спадковості та мінливості живих організмів та їхньої молекулярної будови і структури.

Пізнання водоростей неможливе без групування, систематизації за певними діагностичними ознаками. Проте, систематика водоростей перебуває нині в нестабільному стані. Класифікаційні схеми на рівні вищих таксонів (відділ, клас) є багаточисельними і нерідко суперечливими. В останній час внаслідок електоронно-мікроскопічних, фізіолого-біохімічних та молекулярно-біологічних досліджень, одержано нові відомості, які не завжди узгоджуються з даними у диференціації таксонів за класичними морфолого-фізіологічними ознаками. Разом з цим, типи фотосинтезуючих пігментів та їхнє поєднання (комплекси), а також морфолого-репродуктивні, ультраструктурні та деякі молекулярно-біологічні особливості типових представників покладені в основу нинішньої класифікації водоростей на відділи. За сучасної системи органічного світу водорості розподіляються між 16 відділами, які належать до двох надцарств:

I. Надцарство – *Procaryota*

1. Відділ Синьозелені водорості – *Cyanophyta (Cyanoprocaryota)*

II. Надцарство – *Eucaryota*

2. Відділ Евгленофітові водорості – *Euglenophyta*
3. Відділ Хлорарахніофітові водорості – *Chlorarachniophyta*
4. Відділ Рафідофітові водорості – *Raphidophyta*
5. Відділ Золотисті водорості – *Chrysophyta*
6. Відділ Евстигматофітові водорості – *Eustigmatophyta*
7. Відділ Жовтозелені водорості – *Xanthophyta*
8. Відділ Бурі водорості – *Phaeophyta*
9. Відділ Діатомові водорості – *Bacillariophyta*
10. Відділ Диктіохофітові водорості – *Dictyochophyta*
11. Відділ Динофітові водорості – *Dinophyta*
12. Відділ Гаптофітові водорості – *Haptophyta*
13. Відділ Криптофітові водорості – *Cryptophyta*
14. Відділ Глаукоцисофітові водорості – *Glaucocystophyta*
15. Відділ Червоні водорості – *Rhodophyta*
16. Відділ Зелені водорості – *Chlorophyta*

Водорості відіграють суттєву роль у природі та житті людини, оскільки вони є первинними фототрофними організмами, які збагачують атмосферу і воду киснем; їх використовують для очистки стічних вод; вони безпосередньо беруть участь у розкладанні органічних сполук; їх використовують як індикаторні організми у біологічному аналізі води у комплексі з іншими організмами (бактеріями та безхребетними); водорості беруть участь у процесах самоочищення води; ряд видів використовують як індикатори забрудненості води органічними речовинами; за допомогою них визначають вік осадових порід та утворення первинного гумусу,

формування якого вони обумовлюють, оселяючись на неродючих субстратах; в юридичній практиці, як допоміжний засіб для встановлення причини смерті людини; є сировиною для промисловості (морські форми для одержання йоду, брому, агар-агару та ін.), зокрема нитчасті прісноводні водорості – для одержання деяких хімічних сполук (спиртів, ефірів, органічних кислот, а також як джерело вітамінів (спіруліна), антибіотиків і стимуляторів росту; їх використовують (макрофіти і одноклітинні форми), як продукт харчування людини на Землі та в закритих екосистемах у космічних подорожах (разом з продукуванням кисню). У сільському господарстві на корм худобі; при штучному внесенні водоростей в ґрунт (морські, деякі прісноводні – зелені та синьозелені (нитчасті), харові та біомаса водоростей, що спричиняє «цвітіння» води); спеціально вирощують синьозелені азотфіксуючі водорості для внесення в ґрунт (Японія, Китай, Узбекистан), де вони фіксують азот повітря, нагромаджують органічні там речовини, закріплюють мінеральні добрива (вони не вимиваються дощовими чи поливними водами), діють позитивно на фізичні властивості ґрунту; ведуться дослідження водоростей з метою створення комплексу агротехнічних заходів, які б сприяли інтенсивному розвитку рослин; водорості використовують для промислового вилучення з породи деяких рідкісних елементів (наприклад золота, срібла та ін.).

Синьозелені й червоні водорості разом з коралами створили і нині створюють підводні скелі – рифи. Із стародавніми рифами пов’язані поклади бокситових руд у східних Саянах і біля східних схилів Уралу (Росія), а особливо з покладами нафти в Ірані, Росії (Башкирії), на Україні (Прикарпатті). Добре відома гряда високих (до 70 *м*) пагорбів, що тягнеться від м. Броди до Кам’янця-Подільського та вкриті лісом – Медобори. По обидва боки гряди розташовані скелясті Товтри. Це стародавній риф, побудований в основному червоними водоростями у прибережній смузі теплого моря другої половини третинного періоду.

Харові водорості мають важливе значення для поліпшення гідрологічного режиму водойми і створюють особливий біоценоз, у якому на них добре розвиваються епіфітні водорості, бактерії, личинки комах, що є прекрасним кормом для риб. Разом з тим помічено, що у водоймах, де активно розростаються харові, відсутні або мало розвиваються личинки комарів. Ооспори харових водоростей є кормом для перелітних птахів, зокрема для качок.

Проте проявляється й негативна роль водоростей, зокрема, це – «цвітіння» води; вони спричиняють токсикози та загибель риби чи відмирання зоопланктону внаслідок дії метаболітів водоростей та у разі використання забрудненої таким чином води; у біологічній корозії металів та пошкодженні різних матеріалів, особливо в умовах вологого тропічного клімату.

Різноманіття водоростей та їхній розподіл в Україні

Різноманіття описаних видів водоростей Землі становить, як уже зазначалось, понад 40 тисяч. Проте передбачуване їхня кількість з урахуванням багатства форм малодосліджених територій може збільшитись в 4–8 разів чи навіть у 250 у раз і може нараховувати близько 10 млн. видів. Нині відомо, ймовірно, лише близько 15% від загальної кількості видів водоростей.

Вивчення різноманіття водоростей України триває понад півтора століття, а її альгофлора розглядається як одна із найбагатших в Європі. Перші відомості щодо окремих видів водоростей Чорного моря наводять в роботах К. Агарда та Д. Левальє в 30–40-х роках XIX ст., проте цілеспрямоване вивчення різноманіття видового складу водоростей як морських акваторій, так і прісноводних водойм нашої країни розпочате лише в 60–70-ті роки XIX ст. Подальші дослідження мали спрямування на вивчення багатства водоростей різних типів водойм та ґрунтів України.

У кінці XX ст. вчені-альгологи України завершили видання 12-томного (16 книг) „Визначника прісноводних водоростей Української РСР» (1938-1993), присвяченого основним відділам водоростей та їхньому різноманіттю у прісноводних місцезростаннях. Крім цього, видове багатство водоростей України відображене також у низці позасерійних визначників та окремих публікаціях щодо загальних відомостей про водорості (наприклад „Водоросли. Справочник.» – К.: Наук. думка, 1989), а також у виданні „Флора водорослей континентальных водоемов Украинской ССР», „Флора водорослей континентальных водоемов Украины», „Флора континентальних водойм України» (1996–2007) та розпочатому в останній час виданні "Флора водоростей України" (2009) і узагальнюючому номенклатурно-таксономічному та флористико-географічному зведенні "Algae of Ukraine" (2006, 2009). Проте ступінь вивчення окремих груп водоростей та певних територій України далекі від завершення і такі роботи є актуальними до нині.

Альгофлора України (з урахуванням прісноводних, морських, ґрунтових та аерофітних форм водоростей) налічує нині понад 5000 видів, представлених близько 6000 внутрішньовидових таксонів (вн. такс.), які належать до 967 родів та 14 відділів водоростей. Ці відомості засвідчують, що альгофлора України охоплює понад 42% видового складу загальносвітової континентальної флори водоростей та близько 10% альгофлори Землі. Обмеженість морських акваторій та відсутність океанічних басейнів і незавершеність вивчення альгофлори морських водоростей України (особливо різноманіття її мікроскопічних представників) різко знижують уявлення щодо внеску регіональної флори в загальнопланетарне різноманіття водоростей.

Основу видового багатства альгофлори України формують зелені, стрептофітові, діатомові, синьозелені та евгленові водорості. Перелічені групи водоростей об'єднують близько 83% видів (86% вн. такс.) континентальних місцезростань або близько 89% (79,6% вн. такс.) загального видового складу водоростей флори України.

Зелені водорості (*Chlorophyta*, виключаючи *Streptophyta*), нараховують понад 1300 видів (біля 1460 вн. такс.) – 22,4% загального видового різноманіття континентальних водойм країни чи 24,3%, включаючи морські форми. Зелені водорості є провідною групою за своїм видовим різноманіттям, яке сформоване, в основному, за рахунок справжніх зелених (*Chlorophyceae*), требуксієвих (*Trebouxiophyceae*) та едогонієвих (*Oedogoniophyceae*) водоростей. Ці групи водоростей (в обсязі класів) об’єднують близько 80% видового різноманіття зелених водоростей України та 23% альгофлори континентальних водойм або 23,2% загальної кількості видів водоростей нашої країни.

Інші відділи водоростей у флорі України також досить різноманітні. Зокрема, стрептофітові (*Streptophyta*) водорості належать до багатої за видами групи та становлять понад 1100 таксонів видового і внутрішньовидового рангу (775 видів). Це різноманіття сформоване за рахунок зигнемових (коньюгатів – *Zygnematophyceae* (*Conjugatophyceae*)), що є найбагатшими за видовим різноманіттям і представлені у нашій флорі понад 700 видами (близько 950 вн. такс.). Основою цього класу є десмідієві водорості (порядок *Desmidiales*) – понад 600 видів (820 вн. такс.). Харові водорості, які належать до цього ж відділу є малочисельними та налічують лише біля 60 видів, проте це становить понад 19% видового різноманіття світової флори.

Діатомові водорості (відділ *Bacillariophyta*) представлені біля 950 видами – понад 1160 вн. такс.), які зростають в континентальних біотопах та морських акваторіях України. Солоноватоводні форми об’єднують понад 36 % виявлених діатомових водоростей альгофлори України. Основу видового складу цього відділу формують представники бацилярієвих (*Bacillariophyceae*) (біля 600 видів – 800 вн. такс.). Центричні діатомові у флорі України мають низьке видове різноманіття (біля 100 видів).

Видове різноманіття синьозелених та евгленофітових водоростей менше за попередньо вказані групи. Зокрема, синьозелені водорості – *Cyanoprocaryota* (*Cyanophyta*) представлені біля 580 видами (понад 680 вн. такс.) в континентальних водоймах та 650 видами (770 вн. такс.) з урахуванням морських форм, а *Euglenophyta* – 370 видами (біля 520 вн. такс.).

Видове різноманіття червоних (*Rhodophyta*) та бурих (*Phaeophyta*) водоростей складає біля 150 видів (понад 160 вн. такс.) та біля 80 видів

(біля 90 вн. такс.) відповідно, що становить 3,1% та 1,6% загального складу альгофлори України. Переважна більшість видів цих двох відділів водоростей належить до морських форм і лише 37 видів червоних та 7 видів бурих водоростей відомі із прісноводних біотопів флори України.

Низьке видове різноманіття в альгофлорі України властиве для криптофітових (*Cryptophyta* – 25 видів) та рафідофітових (*Raphidophyta* – 7 видів) водоростей, а також евстигматофітових (*Eustigmatophyta* – 9 видів) та глаукоцистофітових (*Glaucocystophyta* – 3 види). Проте, ці групи характеризуються загальною малочисельністю видового складу в світовій флорі та недостатнім рівнем вивчення.

За період вивчення альгофлори України описані та визнані за самостійні 53 роди та 552 таксони видового і внутрішньовидового рангу, серед яких найбільша кількість нових для науки таксонів описана серед зелених, евгленофітових, золотистих, синьозелених та стрептофітових водоростей.

Розподіл видового складу водоростей України за природно-кліматичними зонами та географічними регіонами України є нерівномірним. Найбагатше представлені водорості у біотопах Лісостепу, де виявлено понад 2700 видів (3300 вн. такс.). Їхнє різноманіття в інших рівнинних регіонах України – Українське Полісся та Степ дещо нижче та налічує 2400 видів (біля 3100 вн. такс.) та 2300 види (понад 2700 вн. такс.), відповідно. Набагато біднішими виявились гірські регіони України, із яких для альгофлори Українських Карпат відомо близько 1200 видів (1700 вн. такс.), а для Гірського Криму – лише біля 700 видів (850 вн. такс.). Фізико-географічні особливості кожного із регіонів України, генезис регіональної флори, екологічні властивості таксономічної групи та ступінь її вивченості, обумовлюють виявлені відмінності у флористичному і систематичному різноманітті водоростей. Разом з цим, у систематичному співвідношенні провідних груп порівнюваних флор відзначається певна постійність та відповідність загальній систематичній структурі альгофлори України, а саме: формування основи видового різноманіття більшості регіонів представниками відділів *Chlorophyta, Streptophyta, Bacillariophyta, Cyanophyta та Euglenophyta* (відповідна послідовність). Найрізноманітніше в усіх регіонах України представлені зелені водорості (*Chlorophyta*), серед конкретних таксономічних груп яких проявляються певні відміни чи відповідні закономірності за кількістю форм, властивих конкретному регіону. Проте відзначена послідовність вищих таксонів порушується у флорі Гірського Криму, для якої відзначене найбільше різноманіття діатомових водоростей і ця група займає перше місце за кількістю форм. Крім цього, простежується також еколого-систематичні особливості регіональних альгофлор України та відміни в різноманітті, а відповідно, і

місці конкретної групи водоростей у загальному систематичному ряду провідних таксономічних груп. Зокрема, найрізноманітніше (становлять понад половину видового складу стрептофітових водоростей) у лісовій та лісостеповій зонах, а також Українських Карпатах представлені десмідієві (*Desmidiales*), в той час як в лісостеповій – високе різноманіття характерне для зелених (джгутикових та кокоїдних) водоростей, яке різко зменшується в гірських регіонах, а для лісової зони відзначений найбагатший видовий склад нитчастих (едогонієвих), на противагу тому, що синьозелені й діатомові є провідними групами за своїм різноманіттям у степовій зоні та Гірському Криму.

Вказані таксономічні особливості є віддзеркаленням певних еколого-флористичних закономірностей в розподілі видового складу окремих груп водоростей, а водночас за цих умов потрібно враховувати також рівень проведених у конкретних регіонах спеціальних досліджень видового складу окремих груп водоростей регіональних альгофлор, наприклад, діатомових, золотистих та синьозелених у водоймах Гірського Криму чи едогонієвих водоростей Українського Полісся. Саме ці дані різко контраструють на загальному фоні відносно інших регіонів або з іншими групами конкретного регіону.

Разом з цим, проведені цілеспрямовані монографічні дослідження певних таксономічних груп водоростей усієї території України та відповідні аналізи одержаних даних дозволяють зробити деякі висновки щодо загальних закономірностей та особливостей в їх поширенні і розподілі на території України, а також відзначити загальні властивості альгофлори конкретних територій (або зональні характеристики) на прикладі окремих груп водоростей, відзначити їхні специфічні риси.

Розподіл конкретних груп водоростей проявляє певні закономірності та специфіку. В цілому, альгофлора України є багатою та різноманітною сукупністю видів різних таксономічних груп, домінуючою із яких за видовим складом є відділ зелених (*Chlorophyta*) та стрептофітових водоростей (*Streptophyta*). Основу видового різноманіття цих відділів формують десмідієві (порядок *Desmidiales*) та хламідомонадні (порядок *Chlamydomonadales*) і сфероплеєві (порядок *Sphaeropleales*) водорості. Провідну роль у систематичній структурі вказаних груп відіграє родина *Desmidiaceae* (86% загального складу *Desmidiales* України), що є не лише особливістю флори десмідієвих України, але й відображенням систематичного співвідношення в цих групах водоростей. Гірські регіони України різко відрізняються за родовою структурою флор між собою, а також флор рівнинної території. Флора десмідієвих Гірського Криму характеризується надзвичайною бідністю видового складу та обмеженим числом родин і родів, тобто «простотою» систематичної структури, що

обумовлено, ймовірно, екстремальними умовами розвитку цих водоростей на вказаній території України. Родова структура флори десмідієвих Українських Карпат значно відрізняється від такої Гірського Криму відносною «складністю» та різноманіттям і більш близька з флорами рівнинних частин України. Загалом, спостерігається тенденція до зменшення видового різноманіття десмідієвих водоростей з півночі на південь.

Флора кокоїдних зелених водоростей України характеризується високим рівнем видового різноманіття, провідною значимістю обмеженого числа родин. Ця флора об'єднує понад половину складу флори кокоїдних Голарктики (54% загального видового та 80% родового складу). Видове різноманіття кокоїдних зелених водоростей водойм України зменшується у напрямку від Лісостепу на південь (за рахунок підвищення ступеню мінералізації природних вод), і від Лісостепу на північ та в гірських регіонах (Українські Карпати, Гірський Крим) за рахунок зниження ступеню мінералізації та рівня трофності водойм.

Основними факторами, що обумовлюють розвиток кокоїдних зелених водоростей у водоймах України є відсутність пришвидшеного стоку, помірна мінералізація води та підвищений вміст біогенних елементів. Кокоїдні водорості мають надзвичайно низьку чисельність та видове різноманіття в оліготрофних водоймах бореальної та неморальної зон, які зростають у напрямку від оліготрофних до евтрофних водойм, від слабко та сильно до помірно мінералізованих (3–6 тис. *мг/л*). Лише в евтрофних непроточних водоймах або водоймах із сповільненим стоком вони досягають нерідко високих показників та відіграють провідну роль, як основна група організмів фітопланктону.

Основну роль у формуванні флори десмідієвих водоростей України відіграють 3 географічні елементи: бореальний, мультизональний та неморальний, а серед флори кокоїдних зелених водоростей України – мультизональний, неморальний та евриголарктичний. Високий відсоток бореальних, а також бореально-арктичних елементів у флорі десмідієвих дозволяє припустити алохтонне походження цієї флори, яка сформувалась у результаті проникнення більш північних міграційних елементів. Разом з цим, підвищений вміст неморальних, а також евриголарктичних видів у флорі кокоїдних зелених водоростей України засвідчує про міграційно-автохтонне походження цієї флори, яка сформувалась на основі залишків третинної флори та міграційного поширення бореально-неморального комплексу видів.

Рівень ендемічності (за умовно ендемічними таксонами) становить лише 4,6% загального складу кокоїдних зелених водоростей цієї території, а серед флори десмідіальних – 3,2% (загального складу *Desmidiales* цієї

території). Порівняно невисокий відсоток ендемічних таксонів десмідієвих водоростей в альгофлорі України вказує на відносну молодість цієї флори, яка сформувалась, ймовірно, в післяльодовиковий період у результаті проникнення на територію елементів географічно суміжних територій, особливо в рівнинну частину.

Флора десмідієвих та кокоїдних зелених водоростей України характеризується «однобокістю» розвитку, що проявляється в домінуванні обмеженого числа родин та родів в її систематичному складі та засвідчує, очевидно, про значні перетворення цієї флори в недалекому геологічному минулому, а також про її відносну молодість.

Характерною рисою систематичної структури флори евгленофітових водоростей (*Euglenophyta*) України є домінуюче положення типової родини *Euglenaceae* та окремих родів – *Trachellomonas* Ehrenb., *Phacus* Duj., *Euglena* Ehrenb. Для цієї групи водоростей характерна така ж закономірність в розподілі видового складу на території України, як і для кокоїдних зелених та десмідієвих водоростей, тобто поступове збіднення складу та зниження чисельності у водоймах рівнинної частини України в напрямку з півночі на південь. Така закономірність обумовлена, переважно, підвищенням ступеню мінералізації природних вод у цьому напрямку.

Збіднення видового складу в гірських регіонах України пов’язано із зростанням висоти розміщення водойм над рівнем моря. Загалом, евгленофітові водорості флори України найінтенсивніше розвиваються в товщі води та біля дна у водоймах та водотоках із сповільненим стоком (ефемерні водойми, ставки та малі річки), з помірною мінералізацією води (до 700 *мг/л*) та підвищеним вмістом органічних речовин і біогенних елементів.

Видовий склад синьозелених водоростей (*Cyanophyta*) України становить 650 видів (800 вн. такс.) із 89 родів. Найбільше різноманіття цих водоростей відзначене в літньо-осінній, найбільш теплий період року, а з настанням осінньої прохолоди їхнє різноманіття зменшується та група втрачає своє домінуюче положення у комплексі провідних таксонів. Основу флористичного багатства складають представники класу гормогонієвих – *Hormogoniophyceae* (понад 60%), в той час як роль інших двох класів (*Chroococcophyceae* і *Chamaesiphonophyceae*) в загальному складі цієї групи водоростей значно нижча. Водночас, відзначена наявність певних географічних закономірностей щодо розподілу синьозелених водоростей на території України чи схильність окремих таксонів до конкретних природних зон України. Зокрема, представники порядку *Stigonematales*, родини *Stigonemataceae* та *Scytonemataceae*, очевидно, проявляють схильність до водойм Українського Полісся, в той час як

співвідношення між порядками *Oscillatoriales* та *Nostocales* змінюється в напрямку підвищення питомої ваги *Oscillatoriales* в степовій зоні України та характерне часте трапляння форм, які проявляють схильність до солонуватих та солоних водойм.

Ретельне флористичне вивчення синьозелених водоростей окремих регіонів України показало, що вони належать до провідних груп водоростей альгофлори Гірського Криму. Найбагатше вони розвиваються у водотоках (джерела, водоспади, канали-арики) на твердих неорганічних субстратах чи домінують в угрупованнях водоростей на поверхні зрошуваних скель. У річках, джерелах та водоспадах відзначене максимальне різноманіття *Cyanoprokaryota*, а у басейнах та фонтанах їх різноманіття є мінімальним. Перифітонні та бентосно-перифітонні форми становлять основу видового складу цієї групи водоростей Гірського Криму, а найбільше їхнє різноманіття відзначено в обростаннях каміння.

Основними лімітуючими факторами розвитку синьозелених водоростей Гірського Криму є температура води, рівень освітлення, швидкість течії та ступінь водозабезпечення ефемерних місцезростань.

Досить детально (на регіональному рівні) вивчене різноманіття діатомових водоростей (*Bacillariophyta*) Гірського Криму. Флора діатомових водойм Гірського Криму представлена в основному космополітними видами, проте містить монтанні елементи, що підкреслює її своєрідність порівняно з іншими флорами. Провідне місце за числом видів у цій флорі належить класу *Bacillariophyceae*. У річках та джерелах діатомові представлені найрізноманітніше, а у водоспадах та басейнах вони представлені незначно. Основу флористичного розмаїття окремих угруповань та флори діатомових водоростей водойм Гірського Криму в цілому становлять бентосні та перифітонні види.

Наведені відомості засвідчують наявність багатої альгофлори України та нерівномірність розподілу видового складу водоростей на цій території. Основу різноманіття водоростей України формують представники зелених, стрептофітових, діатомових, синьозелених та евгленофітових водоростей. Ступінь вивчення конкретних груп водоростей та їхнього флористичного складу відрізняються. Лише деякі таксономічні групи водоростей флори України характеризуються задовільним рівнем флористичного вивчення. Недостатність вивчення окремих груп водоростей нівелює загальні закономірності розподілу видового різноманіття, проте цілеспрямовані дослідження евгленофітових, десмідієвих, кокоїдних зелених водоростей флори України демонструють значне їх різноманіття та зменшення його з північного заходу на південний схід і з півночі на південь чи від лісостепової зони на південь та північ. Проведення подальшого поглибленого вивчення альгофлори України та виявлення характерних

регіональних чи загальних закономірностей чи особливостей або корегування існуючих флористичних поглядів щодо різноманіття водоростей України є необхідним.

Водорості, як і інші живі об'єкти та зокрема рослини, зростають у середовищі, що зазнає антропогенного пресу під дією якого втрачається видове різноманіття і потребують охорони та збереження. До другого видання Червоної книги України (1996) занесені 18 видів водоростей, а до нового видання 2009 року – їх кількість зросла до 60 видів (червоних – 18, бурих – 11, жовтозелених – 1, зелених – 13, стрептофітових – 17). Ось чому доцільним та актуальним за нинішніх умов є подальше проведення не лише флористико-таксономічних, але і альгосозологічних заходів щодо розробки принципів та підходів збереження існуючого різноманіття водоростей України. Цій проблемі присвячені активні роботи альгологів різних країн та України, зокрема щодо підготовки регіональних зведень, чек-листів, «червоних» книг та списків.

Екологічні особливості водоростей водних місцезростань та фактори їхнього розвитку

Водорості належать до фотоавтотрофних організмів, а тому провідними факторами, що впливають на їхній розвиток, є світло, температура, наявність краплинно-рідкого водного середовища, а також джерел кисню, мінеральних та органічних речовин. Ці організми, як рослини, населяють практично усі можливі місця існування у гідросфері, атмосфері та літосфері Землі. На їх можна натрапити у воді, ґрунті та на його поверхні, на корі дерев, стінах дерев'яних та кам'яних будівель, виробах зі сталі та епоксидної смоли чи тканин тощо.

Розвиток та ріст водоростей обумовлений низкою чинників, різної природи. Фактори, що впливають на розвиток водоростей, поділяють на абіотичні, не пов'язані із діяльністю живих організмів, та біотичні, обумовлені їхньою діяльністю. До абіотичних факторів відносять: температуру, світло, фізичні та хімічні властивості води та субстрату, стан та склад повітряних мас (що особливо важливо для аерофітних водоростей, які живуть поза водним середовищем) та деякі інші. До біотичних факторів належать трофічні, алелопатичні взаємовідносини, конкуренція, симбіоз тощо.

Особливе місце в існуванні водоростей належить антропогенним факторам (антропогенне евтрофування, викиди токсичних промислових відходів у водне та повітряне середовище тощо). Більшість факторів, особливо абіотичних є лімітуючими, тобто такими, що мають можливість обмежувати розвиток водоростей. Розвиток організмів, у тім числі й водоростей, залежить від складу необхідних речовин у середовищі існування,

значення фізичних факторів, а також від діапазону толерантності (стійкості) самих організмів до змін цих чи інших умов середовища.

Рівень, при якому певний фактор може виступати як лімітуючим, неоднаковий для різних таксономічних груп та конкретних таксонів водоростей. У водних екосистемах до лімітуючих факторів належать: температура, прозорість, сольовий та мінеральний склад води, наявність течії, концентрація кисню, вуглекислого газу, а також біогенних факторів. У наземних місцезростаннях серед основних лімітуючих факторів треба відзначити кліматичні – температуру, вологість, світло тощо, а також склад та структуру субстрату. Ці дві групи факторів разом із популяційними взаємодіями визначають характер наземних угропувань та екосистем.

Водорості водних місцезростань

Водорості поширені на усій земній кулі трапляються у різних типах водойм, наземних та ґрунтових біотопах. Відомі різноманітні екологічні групи цих організмів: 1) планктонні водорості; 2) бентосні; 3) наземні водорості; 4) ґрунтові водорості; 5) водорості гарячих джерел; 6) водорості снігу та льоду; 7) водорості солоних водойм; 8) водорості вапнякових субстратів.

Планктонні водорості – це організми, що знаходяться у воді в завислому стані, разом з представниками поверхневої плівки води (т.з. нейстон). Сукупність вільно плаваючих в товщі води водоростей та інших рослин називають фітопланктоном. Це основний, а у деяких випадках і єдиний продуцент первинної органічної речовини, на базі якого існує усе живе у водоймі. Планктонні водорості існують у різноманітних водоймах від моря, океану до калюжі. Різноманіття видового складу та екологічних комплексів континентального (переважно прісноводного) планктону є значно більшим, ніж морського, що зумовлене більшою відміною екологічних умов у внутрішніх водоймах, порівняно із морями. Видовий склад планктонних водоростей у різних водоймах (навіть у одній і тій же водоймі, але у різний період року) неоднаковий. Він залежить від фізичного та хімічного режиму у водоймі, сезонності розвитку та біологічної специфіки конкретної групи водоростей.

Кожного сезону переважаючого розвитку досягає одна із груп водоростей (діатомові, синьозелені, золотисті, евгленові, зелені тощо), а у періоди інтенсивного розвитку переважає нерідко один лише вид, що досягає інколи масового розвитку. Особливо це виражено у прісноводних водоймах. Так, взимку під кіркою льоду (особливо коли лід вкритий снігом) фітопланктон дуже бідний або майже відсутній головним чином через нестаток світла.

Вегетаційний розвиток водоростей фітопланктону як сукупності починається у березні–квітні, коли рівень сонячного випромінення стає

достатнім для фотосинтезу водоростей навіть під льодом. В цей час з'являються дрібні джгутикові – евгленові, динофітові, золотисті, а також холодолюбні діатомові водорості. Коли верхній шар води прогрівся до 10–12°С, починається бурхливий розвиток холодолюбного комплексу діатомових. Влітку, при температурі води лише 15°С, спостерігається максимум продуктивності синьозелених, евгленових та зелених водоростей. Залежно від типу водойми в цей час може відбуватися «цвітіння» води, спричинене розвитком синьозелених та зелених водоростей.

Морський фітопланктон складається в основному з діатомових та дінофітових водоростей. Численні у морському фітопланктоні вапнякові джгутикові – коколітофоридові, які представлені у прісних водах і виключно у морському планктоні силікофлагеляти. Хоча морське середовище на значних просторах відносно однорідне, у розподілі морського фітопланктону такої однорідності не спостерігається. Відмінності за видовим складом та чисельністю нерідко виражені навіть на порівняно невеликих акваторіях морських вод, але особливо чітко вони відрізняються у крупномасштабній географічній зональності розподілу. Тут проявляється екологічна дія основних факторів середовища: солоності води, температури, освітленості та складу поживних речовин.

Планктонні водорості зазвичай мають спеціальні пристосування до перебування у завислому стані. В одних видів це різноманітні придатки тіла – шипи, щетинки, роговині відростки, перетинки, парашутики, а інші просто утворюють пустотілі чи сплющені колонії та виділяють слиз, інші накопичують у тілі речовини, питома вага яких менше одиниці (краплі жиру у діатомових та деяких зелених водоростей, газові вакуолі у синьозелених тощо). Ці утворення краще розвинені у морських форм, ніж у прісноводних. Одним із пристосувань до існування у товщі води у завислому стані є дрібні розміри тіла планктонних водоростей.

Бентосні (донні) водорості – представлені сукупністю організмів, пристосованих до існування у прикріпленому чи не прикріпленому стані на дні водойм (чи біля дна) та на різноманітних предметах, живих та мертвих організмах, що знаходяться у воді.

Можливість існування бентосних водоростей у конкретних місцезростаннях визначається як біотичними, так і абіотичними факторами. Серед біотичних істотну роль відіграє конкуренція з іншими водоростями та наявність консументів. Це призводить до того, що окремі види бентосних водоростей ростуть далеко не на всякій глибині та не в усіх водоймах із необхідним світловим та гідрохімічним режимом. Для росту бентосних водоростей як фотосинтезуючих рослин особливо важлива роль належить світлу. Але ступінь його використання залежить від інших екологічних факторів: температури, вмісту біогенних та біологічно-

активних речовин, кисню та неорганічних джерел кисню, а головне – від темпів надходження цих речовин у шари, що знаходяться залежно від концентрації речовин та швидкості руху води. Зазвичай, бурхливий розвиток бентосних водоростей характерний для місць які відрізняються інтенсивним рухом води.

Бентосні водорості, що живуть в умовах руху води, мають переваги порівняно із водоростями, що розвиваються у малорухомих водах. Один і той же рівень фотосинтезу може бути досягнутий організмами фітобентосу в умовах течії при меншій освітленості, що сприяє росту крупніших таломів із більшим складом білку та вуглеводів. Рух води до того ж запобігає осіданню на скелі та каміння мулистих часточок, які заважають закріпленню ділянок водоростей, сприятливих для росту бентосних водоростей, змиваючи з поверхні ґрунту тварин, що харчуються водоростями.

Вплив руху води на розвиток бентосних водоростей особливо помітно у річках, струмках, та гірських потоках. У цих водоймах виділяється група бентосних реофільних організмів, що полюбляють місця із постійною течією. В озерах, де не буває сильної течії, основне значення має рух хвилі. У морях хвилі також проявляють значний вплив на життя бентосних водоростей, зокрема на їх вертикальний розподіл.

Температура справляє різноманітний вплив на життя бентосних водоростей. Разом із іншими факторами вона визначає швидкість їхнього росту, темп та його напрямок, момент закладання у них органів розмноження, географічну зональність поширення тощо.

Інтенсивному розвиткові бентосних водоростей сприяє також помірний вміст у воді біогенних речовин. У прісних водах такі умови створюються у неглибоких ставках, прибережній ділянці озер, річкових заводях, морях – мілких заплавах.

Якщо у таких місцях існування наявне достатнє освітлення, тверді ґрунти та слабкий рух води, то створюються оптимальні умови для життя фітобентосу. За відсутності руху води та її недостатнього збагачення біогенними речовинами, бентосні водорості мають уповільнений ріст. Такі умови існують у скелястих бухтах із великим нахилом дна та значними заглибинами в центрі, оскільки біогенні речовини із придонних відкладів не виносяться у верхні горизонти. До того ж, макроскопічні морські водорості, що слугують субстратом для низки бентосних водоростей, у подібних місцезростаннях можуть бути відсутні.

Крім світла, руху води, температури та складу біогенних речовин, ріст бентосних водоростей залежить від присутності рослиноїдних водних тварин – ракоподібних, риб, черевоногих молюсків, морських їжаків. Це особливо помітно по заростях ламінарієвих водоростей, що різняться

великими розмірами. У тропічних морях, у деяких місцях риби повністю виїдають зелені, бурі та червоні водорості із м'якими таломами. Черевоногі молюски, повзаючи по дну, поїдають мікроскопічні водорості та дрібні проростки макроскопічних видів.

Переважаючими бентосними водоростями континентальних водойм є діатомові, зелені, синьозелені та жовто-зелені нитчасті водорості, що прикріплені або ж не прикріплені до субстрату (види родів *Navicula*, *Nitzschia*, *Diatoma*, *Rhoicosphenia*, *Gynosigma* тощо)

Основні бентосні водорості морів та океанів – бурі та червоні, інколи зелені макроскопічні прикріплені кулясті форми (види родів *Bangia* Lyngb., *Fucus*, *Porphyra*, *Phyllophora*, *Laminaria* та ін.). Усі вони можуть обростати дрібними діатомовими, синьозеленими та іншими водоростями.

Залежно від місця проростання, серед бентосних водоростей виділяють такі екологічні групи: епіліти, які ростуть на поверхні твердого ґрунту (скалах, камінні тощо), епіпеліти, що населяють поверхню пухких ґрунтів (пісок), епіфіти, що ростуть на поверхні інших рослин, енеоліти (або сверлячі водорості), що занурюються у вапняковий субстрат (скелі, мушлі молюсків, панцирі ракоподібних), ендофіти які поселяються у таломах інших рослин, проте на відміну від інших паразитичних видів мають нормальні хлоропласти, паразити, що живуть у таломах інших рослин та не мають хлоропластів.

Своєрідною екологічною групою є ендосимбіонти (або внутрішньоклітинні симбіонти), що існують у клітинах інших організмів, безхребетних та водоростей. Окрему цікаву групу становлять епізоіти, що існують на ракоподібних, коловертках, зрідка на водяних комахах чи личинках, червах тощо. До епізоітів належать: деякі види зелених кокоїдних водоростей (*Chlorangiella* De Toni, *Korschikoviella* P. Silva, *Characiochloris* Pascher. тощо). Більшість епізоітів не може існувати ізольовано від субстрату на мертвих тваринах чи на їхніх оболонках, залишених під час линяння, тоді водорості звичайно гинуть.

Інколи виділяють групу організмів обростання – перифітон. Виділення цієї групи обумовлене тим, що організми (водорості чи тварини), які належать до її складу, живуть на предметах більшою мірою рухомих чи омиваючих водою. Водночас, ці організми віддалені від дна та знаходяться в умовах іншого світлового, харчового та температурного режимів, ніж організми донних місцезростань. Виділення перифітону обумовлено ще й шкодою, яку вони завдають: ці обростання можуть спричиняти господарські збитки – зменшувати швидкість руху суден, засмічувати водогінні отвори та трубопроводи.

Водорості гарячих джерел – вегетують за температури 35–52°С, а у окремих випадках до 84°С і вище, нерідко при підвищеному вмісту солей

чи органічних речовин (сильно забруднені гарячі стічні води заводів, фабрик, електростанцій та атомних станцій). Типовими мешканцями гарячих вод є синьозелені, та у меншій мірі – діатомові, а також деякі зелені водорості. Специфічних термофільних видів небагато.

Водорості снігу та льоду – формують групу кріофільних організмів, до складу якої належать окремі представники зелених, синьозелених та діатомових водоростей. Розвиваючись у масовій кількості, вони можуть викликати зелене, жовте, голубе, червоне, коричневе, буре чи чорне «цвітіння» снігу чи льоду. Зелене забарвлення снігу викликає *Raphidonema nivale* Lagerh., червоне – *Chlamydomonas nivalis* Wille, коричневе – *Ancylonema nordenskioeldii* Berg. Ці водорості знаходяться у поверхневих шарах снігу та льоду та інтенсивно розмножуються у талій воді при температурі біля 0° С. Лише небагато з них мають стадії спокою, більшість без будь яких особливих морфологічних пристосувань для витривалості до низьких температур.

Водорості солоних водойм – отримали назву галобіонти, оскільки вегетують при підвищених концентраціях солей у воді, що досягає 285 *г/л* в озерах з переважанням хлориду натрію та 347 *г/л* у глауберових озерах з переважанням сульфату натрію. Різноманіття водоростей проявляє обернену функцію до показника солоності води. Зі збільшенням солоності кількість видів водоростей зменшується, надзвичайно високу солоність переносять лише небагато з них. У пересолених (гіпергалінних) водоймах переважають одноклітинні рухомі зелені водорості – гіпергалоби, клітини яких позбавлені оболонки та оточені лише плазмалемою (види родів *Dunaniella* Teod., *Asteromonas* Artari, *Pedinomonas* Korschikov).

Ці водорості різняться підвищеним вмістом хлористого натрію у цитоплазмі, високим внутрішньоклітинним осмотичним тиском (до 250 10^3 ГПА), накопиченням у клітинах каротоноїдів та гліцерину, великою лабільністю ферментних систем та обмінних процесів. У солоних водоймах півдня України та інших країн вони нерідко розвиваються у масовій кількості, спричиняючи червоне та зелене «цвітіння» солоних водойм. Дно гіпергалінних водойм інколи повністю вкрите синьозеленими водоростями, серед яких переважають *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur., *Aphanothece salina* Elenkin et Danilov тощо. В деяких озерах домінують *Chlorogloea sarcinoides* (Elenkin) Troitzk., що утворює потужні підводні та берегові вали синювато-зеленого кольору. У разі зменшення солоності спостерігається збільшення видового різноманіття водоростей.

«Цвітіння» води

Останнім часом у багатьох континентальних водоймах (з уповільненим стоком), а також у морях та океанах почастішали випадки

«цвітіння» води, коли від значного нагромадження водоростей середовище чи субстрат набувають зеленого, червоного, блакитного або жовтого забарвлення, що виникає через масовий розвиток одного чи декількох найпристосованіших до цих умов видів водоростей.

«Цвітіння» води, що викликається масовим розвитком мікроскопічних рослин, – явище надзвичайно розповсюджене на нашій планеті. У результаті «цвітіння» вода може набувати різноманітного кольору від синьозеленого, яскраво червоного, цеглинно-червоного, до червоно-бурого та коричневого (залежно від забарвлення організмів, що спричинили цвітіння). Воно спостерігається у всіх типах водойм, природних та штучних, морських чи континентальних, гіпер-, ев-, мезо- та олігогалінних, полі-, мезо- та олігосапробних. Цьому сприяє збільшення евтрофування водойм, яке відбувається під впливом природних факторів (за тисячі та десятки тисяч років), так і у значно більшій кількості під впливом антропогенних факторів (за роки, десятки років).

«Цвітіння» води спостерігається як у континентальних водоймах так і у морях та океанах (переважно в прибережних районах). У морях та океанах «цвітіння» води викликане переважно діатомовими (*Centrophyceae*) та дінофітовими (*Dinophyta*), а також синьозеленими водоростями.

В арктичних морях відзначено весняно-літнє «цвітіння» води, що спричинене інтенсивним розвитком діатомових із родів *Fragilaria* Lyngb., *Amphiprora* Ehr., *Achnanthes* Bory, *Bacterosira* Gran., *Chaetoceros* Ehr. У морях північної півкулі (Балтійське, Чорне, Азовське) «цвітіння» води влітку спричиняють синьозелені, а весною та восени – діатомові водорості. Так, у Балтійському морі влітку відбувається масовий розвиток *Aphanizomenon flos-aqae* (L.) Ralf ex Born. et Flah., *Nodularia spumigena* Mert., видів роду *Anabaena* Bory.

Для морів тропічних та субтропічних широт найхарактерніші так звані червоні припливи, обумовлені інтенсивним розвитком дінофітових водоростей, що часто спостерігається у прибережній частині Південної Америки та Африки, а також біля берегів Індії та Японії. Червоне море свою назву одержало через надмірний розвиток у ньому синьозеленої водорості *Oscillatoria erythraea* Kütz.

У морях помірних широт описані випадки червоного «цвітіння», обумовлене інтенсивним розвитком діатомових водоростей: *Sceletonema costatum* (Grev.) Cl., *Eutreptiella pascheri*, *Aulacodius kitttonii* Arn. var. *africana* (Cottan) Rattr., *Pyramimonas cruciata*. Дуже небезпечне «цвітіння» води, спричинене токсичними видами пірофітних водоростей (види родів *Gonyaulax* Diesing, *Gymnodinium* Stein).

У світі відзначено понад 200 видів-збудників «цвітіння» води у морі, із них 20% утворюють токсичні «червоні припливи» (Рябушко, 2003).

Червоне «цвітіння» спостерігається і в континентальних водоймах. Так, у Японії нерідко надмірно розвивається прісноводна золотиста водорість *Prymnesium parvum* Cart., спричинюючи «цвітіння» в озерах, гірських басейнах та естуаріях Західної Європи й Близького Сходу. Калюжеподібні прісні водойми Середньої Європи нерідко забарвлює у червоний колір *Haematococcus pluvialis* Flotow, а солоні водойми півдня – у цегляниcто-червоний - *Dunaliella salina* Teod. із зелених водоростей.

Причиною почервоніння вод біля узбережжя Фукуями (Японія) у 1966 році виявився масовий розвиток дінофлагеляти *Entomosigma* sp. «Цвітінню» води передували дощі. Вивчаючи вплив солоності (в діапазоні 5-40%), концентрації фосфатів, нітратів, органічних речовин, мікроелементів та зміни pH середовища, японські вчені отримали максимальний ріст цієї водорості при pH 7,5 та солоності 16%. Ріст клітин значно посилюється внаслідок додавання у середовище мікроелементів, слабких хелатів, вітаміну B_{12} чи його аналогів.

Із прісноводних водойм, що «цвітуть», в першу чергу слід відзначити великі рівнинні ріки та побудовані на них водосховища, а також ставки різноманітного призначення (біологічні, технічні, риборозплідні, найрізноманітніші відстійники), озера, водойми-охолоджувачі.

У прісних водоймах влітку «цвітіння» води найчастіше спричиняють синьозелені та дінофітові водорості, весною та восени – діатомові. Рідше «цвітіння» води зумовлюють зелені та жовто-зелені водорості. Із синьозелених водоростей, що є причиною «цвітіння» у Дніпровських водосховищах, трапляються *Microcystis aeruginosa* Kütz. em. Elenk., *M. wesenbergii* Koarek, *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk., *Anabaena flos-aquae* Breb., *A. lemmermannii* P. Richt., *A. circinalis* (Kütz.) Hansg., *A. spiroides* Klebs., *A. affinis* Lemm., *A. scheremetievi* Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Born. et Flah. (Кондратьева, 1972).

У період «цвітіння» прісноводних водойм біомаса водоростей досягає 1,5–2,0 *кг/м*³, а у місцях їх накопичення – 5–7 *кг/м*³. У штильову погоду водорості збираються в поверхневих шарах води у так званих плямах «цвітіння», де їхня біомаса досягає 40–50 *кг/м*³ (в перерахунку на суху речовину, представлену сестоном). Для порівняння можна вказати, що у арктичних морях у випадку «цвітіння» води біомаса фітопланктону досягає 6–14 *г/м*³, у Каспійському морі 1–3, а у Азовському 270 *г/м*³.

Вважають, що помірна вегетація синьозелених водоростей, до 250 *г/м*³ (у сирій масі), не позначається негативно на екосистемі водойм та навіть впливає на неї позитивно. При значному збільшенні біомаси водоростей (до 500 *г/м*³ та вище), починають проявлятися наслідки біологічного забруднення – погіршується якість води, зокрема, змінюється її колір, pH, в’язкість, знижується прозорість, змінюється спектральний

склад проникаючиої у водну товщу сонячної радіації в результаті розсіювання та поглинання водоростями світлових променів. У воді проявляються токсичні сполуки (продукти життєдіяльності водоростей та супроводжуючі їх бактерії) та більша кількість органічних речовин, що слугує поживним середовищем для бактерій, у тому числі й патогенних. Вода набуває неприємного затхлого запаху (наприклад, при великому розвиткові *Anabaena lemmermannii* P. Richt.), виникає дефіцит розчиненого кисню, який використовується на дихання водоростей та розкладення відмерлої органічної маси. Інтенсивність «цвітіння» буває настільки великою, що виникають навіть певні проблеми для судноплавства. Берег стає непридатним для відпочинку внаслідок нагону водоростей, що розкладаючись, поширюють неприємний сірко-водневий запах. Нестача кисню призводить до літніх задух риб та інших гідробіонтів, а також гальмує процеси самоочищення та мінералізації органічної речовини. Все це сприяє накопиченню у воді все більшої кількості різноманітних шкідливих речовин, багато з яких небезпечні для людини (токсини, канцерогенні сполуки, алергени).

Під час бродіння та розкладання водоростей у воді накопичується ацетон, масляна та оцтова кислоти, бутиловий спирт, феноли, аміни типу трупних отрут та ін. У штиль море набуває непривабливого естетичного вигляду. Воно нібито схоже на темно-зелені луки, а восени, коли починається активна вегетація діатомей, – болота із темно-коричневою водою та відповідним запахом (Жизнь растений, 1978).

Звичайно, найбільше зло це погіршення якості води. В «плямах цвітіння» вміст амонійного азоту зростає до 3,5 *мг/л*, фосфору – до 0,55 *мг/л*, органічного азоту – до 125 *мг/л*, що в кілька разів більше, ніж у чистій річковій воді. Через велику кількість сумішей у воді, що «цвіте» її фільтрування під час очистки ускладнене, а підвищена концентрація солей призводить до утворення накипів та осаду у системі технічного водопостачання.

Процес «цвітіння» спричинюють понад 130 видів водоростей, які належать до 110 родів та 8 відділів (синьозелених, зелених, евгленових, дінофітових, діатомових, золотистих, рафідофітових та жовтозелених) водоростей.

Представники синьозелених водоростей (*Microcystis, Anabaena, Aphanizomenon*) є основними формами, які трапляються масово у прісних водоймах переважно стоячого типу та наґрунтових скупченнях; а також є аерофільними формами, що зумовлюють «цвітіння» будівельних матеріалів, споруд, пам’ятників та кори дерев. Дінофітові (*Ceratium, Alexandrium*) та діатомові водорості (*Dinophysis, Chaetoceras*) є збудниками «цвітіння» води у морях, океанах та опріснених ділянках лиманів чи

осолоненій придельтовій частині річок. Поряд з тим, серед діатомових водоростей відомі ще й аерофільні форми (*Diatoma, Nitzschia*).

Зелені водорості (*Scenedesmus, Coelastrum, Chlamomydomonas*) звичні представники прісних водойм і нерідко активно вегетують у ставках (рибних та сільських), ефемерних водоймах (калюжах) – *Topaczevskiella*, а також є домінантами серед аерофітних обростань (*Chlorella, Ulothrix*) різноманітних споруд та кори дерев (будівлі, паркани, стовбури дерев, промислові матеріали) чи ґрунтових скупчень. Евгленові водорості (*Euglena, Trachelomonas*) виявлені в масовій кількості у надмірно забруднених водоймах ставкового типу й калюжах, у комунальних стічних водах багатих на органічні сполуки та в азотовмісних промислових стічних водах. Жовтозелені водорості (*Pedinomonadopsis, Monodus*) виявлені серед обростань стін будівель.

Боротьба із «цвітінням» має бути спрямована передовсім на ліквідацію вже існуючих негативних наслідків «цвітіння», подолання антропогенного евтрофування водойм. Для профілактики евтрофування штучних водойм рекомендовано чітко виконувати комплекс водоохоронних заходів, який включає прибирання території майбутнього ложа водосховища, надійне захоронення торф'яників, створення навколо водойм водоохоронної зони, тобто насадження наземної та водної рослинності. Вважають, що із водних рослин найкращі для цієї мети рогіз та очерет, які поглинають із води величезну кількість хімічних елементів та детоксикують різноманітні отруйні сполуки. Рогіз, Водночас, пригнічує розвиток синьозелених водоростей (Рябушко, 2003).

Заходи профілактики евтрофування різноманітних водойм передбачають також обмеження території водозбору водойми, розвитку тваринницьких комплексів, зміна технології сільськогосподарських робіт (використання гранульованих добрив, збільшення глибини їх загортання, дотримання термінів внесення їх у ґрунт) та здійснення заходів щодо захисту ґрунту від ерозії.

Заслуговують на увагу такі водоохоронні заходи, як припинення скидання стічних вод чи відведення їх за межі водних об'єктів; будівництво буферних водойм та передводосховищ, що не допускають стічні води в основну водойму; покращення очистки стічних вод, зв'язування та осадження фосфору у водоймах; використання штучної аерації водойм за допомогою повітря чи кисню; скидання з озер чи водосховищ збагаченого поживними речовинами природного шару води; використання альгіцидів для припинення розвитку водоростей, та, нарешті, видалення із водойм збиткової органічної речовини. Ця біомаса є цінною природною органічною речовиною, що може знайти найрізноманітніше використання у народному господарстві.

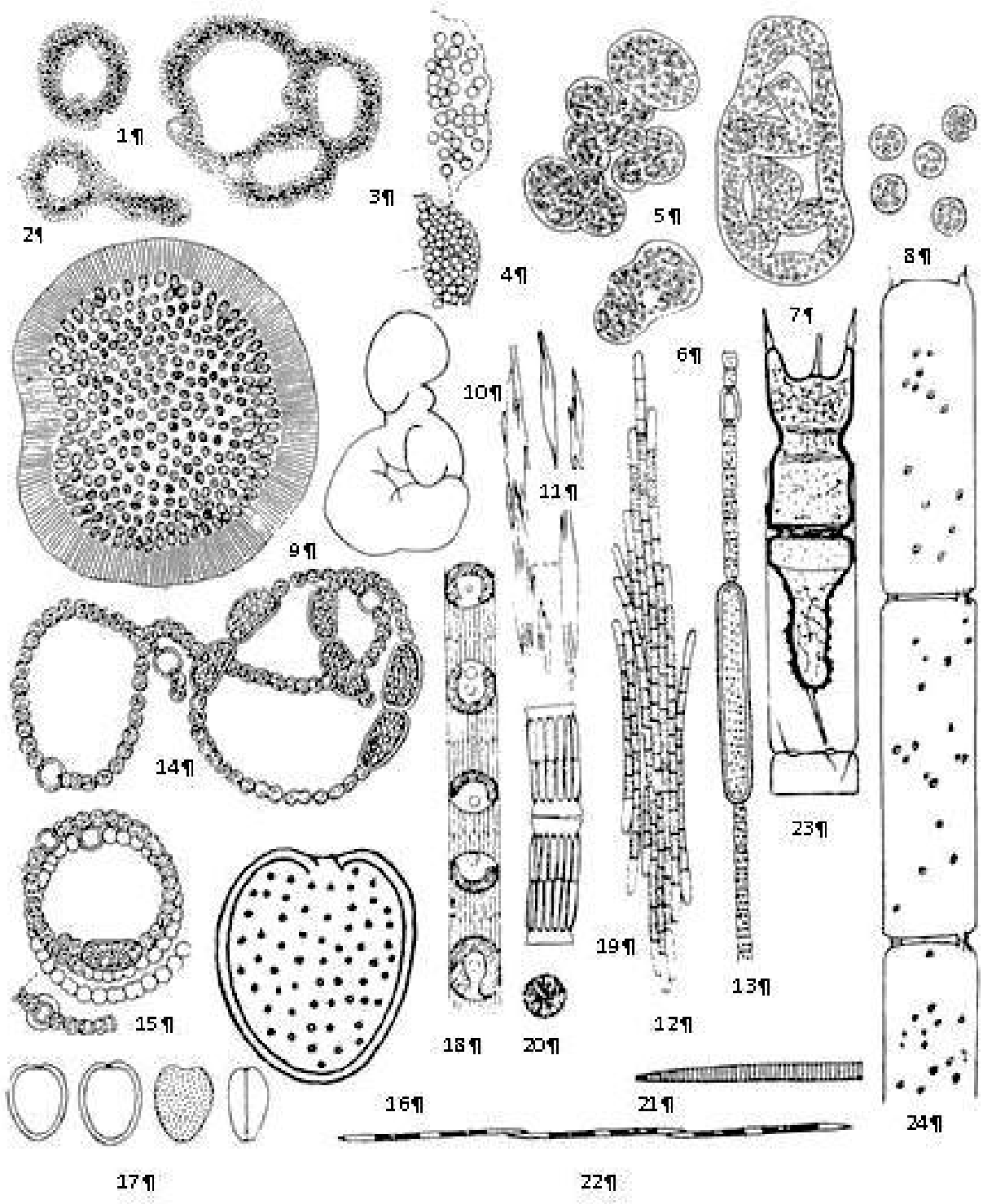

Рис. 9. Деякі види водоростей – збудники "цвітіння" води: 1–4 – Мікроцистіс синювато-зелений, 5–8 – М. Везенберга, 9–10 – Вороніхінія Негелі, 11–13 – Афанізоменон цвітіння води, 14–15 – Анабена цвітіння води, 16–17 – Пророцентрум серцеподібний, 18–20 – Скелетонема ребриста, 21–22 – Псевдонітцшія найніжніша, 23–24 – Цератауліна морська.

Відзначена позитивна роль рослиноїдних риб (наприклад білого товстолобика) в очищенні водойм, що «цвітуть». Водночас товстолобик не отруюється токсинами та не накопичує їх у своєму тілі, якщо «цвітіння» води не переважає певних меж; потрапляючи ж у масові скупчення синьозелених водоростей, особливо, тих, що знаходяться на стадії розкладу, білий товстолобик, також як і інші риби, гине. У деяких країнах для деевтрофікації водосховищ із успіхом використовують теплолюбну тиляпію. В озері Чад (Африка) тиляпії виїдають синьозелені водорості, надаючи їм перевагу серед зелених та діатомових.

Проте, до цього часу в Україні та й в інших країнах, зокрема Азово-Чорноморського басейну, немає служб, що контролюють шкідливе «цвітіння» води.

Обростання суден та гідротехнічних споруд

Організми обростань можуть існувати не лише у водному середовищі (перфітоні), а й у повітряному (аерофітоні). Серед водяних обростань зустрічаються бактерії, водорості, актиноміцети, гриби, губки, корали, ракоподібні. У Чорному морі ця своєрідна група організмів представлена виключно з діатомовими водоростями: *Melosira moniliformis* (O. Mill.) Ag., *Navicula pennata* var. *pontica* Mert., *Amphora angustata* (Greg.) Cl., *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun., *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz., *Achnanthes longipes* Ag., *Hyalodiscus* (Kütz.) Grun., *Pleurosigma elongatum* W. Sm.

Діатомові водорості разом із бактеріями утворюють слизову бактеріально-діатомову-детритну плівку, яка для одних організмів є необхідною умовою існування, а для інших – необов'язковим субстратом, для третіх – навіть фактором, що перешкоджає їхньому розвиткові. Ця плівка, разом із організмами, що поселяються на ній, створюють серйозні перешкоди у господарській діяльності людини. Через неї знижується швидкість руху суден, збільшується використання палива, знижується ефективність роботи гідроакустичних приладів, відбувається корозія відтак з'являються різноманітні пошкодження на металевих конструкціях. Водночас, слизова плівка, яку утворюють обростачі, може руйнувати (корозія) водоводи, порушувати процеси теплообміну у холодильних устаткуваннях.

Основний захід захисту від таких обростань – використання фарб, що містять у своєму складі різноманітні отрути, переважно (бажано) окис міді (I), оксид ртуті (II). Для боротьби із обростаннями труб їх також роблять із металів (в основному з міді), на яких організми не оселяються. Організми, що осіли в трубах, знищують за допомогою гарячої чи хлорованої води, ультразвуку, електричного струму, електромагнітного поля тощо.

Відділ Ціанопрокаріоти (Синьозелені водорості) – *Cyanoprokaryota* (*Cyanophyta, Cyanobacteria*)

Ціанопрокаріоти (синьозелені водорості) – об'єднують прокаріотичні фотоавтотрофні рослинні організми та налічують близько 2000 видів. Це одна з найдавніших груп організмів **на Землі, їхній вік становить близько** 3,5–3,8 млрд. років. Вони подібні за своєю будовою до фотосинтезуючих бактерій, проте мають низку характерних особливостей чи відмінностей: 1) облігатні фототрофи, які не здатні (за винятком окремих видів) засвоювати екзогенні органічні сполуки; 2) вирізняються наявністю двох фотосистем, розміщених на мембранах спеціалізованих фотосинтезуючих структур – тилакоїдів, переважно не з'єднаних з плазмалемою; 3) продукування кисню пов'язано з фотолізом води, який здійснюється за рахунок енергії сонячного світла; 4) відсутність дихання на світлі; 5) можливість проходження в клітині двох процесів – оксигенного фотосинтезу та анаеробної азотфіксації в мембранах тилакоїдів, які виконують функції пластид та мітохондрій почергово, а також 6)відсутність джгутиків та рухливих стадій.

Зовнішня морфологічна подібність до бактерій, прокаріотична клітинна організація та подібність геномного складу надають підставу деяким вченим віднести ці організми до царства бактерій як ціанобактерії та підпорядкувати їхньому кодексу бактеріальної номенклатури. Проте, враховуючи зазначені раніше особливості та специфіку цих організмів, доцільно їх розглядати серед інших рослин царства *Plantae* як прокаріотичних представників і відповідно номенклатурним принципам Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури.

Ціанопрокаріоти (синьозелені водорості) надзвичайно поширені у різноманітних водних та позаводних біотопах і мають широку екологічну амплітуду та пристосування до існування за різних умов зростання. Спектр їхнього забарвлення охоплює діапазон від синьо-зеленого (властивого для більшості представників) до жовто-зеленого, зеленого, сіро-сталевого, червоного чи чорного.

Характер забарвлення обумовлений умовами зростання та проявом пігментного складу, до якого входить хлорофіл *a* (як виняток – хлорофіл *b*), фікобілінові пігменти – фікоціанін, алофікоціанін, фікоеритроціанін та фікоеритрин (червоний пігмент); каротиноїди – *β*-каротин, ксантофіли лютеїнового циклу (лютеїн та зеаксантин) і специфічні ксантофіли – осцилоксантин, міксоксантин, афаніцин та афанізофіл).

Хлорофіл *b* (хлорофілоподібний пігмент – дивініл-хлорофіл *a*-подібний *Mg*-порфірин), а інколи також *ά*-каротин властиві для групи зелених прокаріотичних водоростей (її розглядали раніше в ранзі

Prochlorophyta), приналежність яких до ціанопрокаріот доведена молекулярно-генетичними дослідженнями.

Основним продуктом асиміляції ціанопрокаріот є глікогеноподібний полісахарид – крохмаль синьозелених водоростей, а також ціанофіцин та волютин.

Синьозелені водорості – одноклітинні, колоніальні або багатоклітинні організми, нерідко оточені слизом, формуючи пухкі слизисті угруповання. Для одноклітинних та колоніальних форм характерний кокоїдний тип тіла, а для багатоклітинних – нитчастий, інколи спостерігається тенденція до пластинчастого чи об'ємного розміщення клітин.

Сукупність фізіологічно пов'язаних клітин в нитчасту структуру (розгалужену чи не нерозгалужену) називають трихомом. Ці клітини поєднані між собою за допомогою плазмодесм, які проходять через пори поперечних перетинок клітин. Окремі трихоми чи їхня сукупність можуть знаходитись в слизовому утворі – піхві.

Трихоми бувають нерозгалуженими (клітини діляться лише в одній площині) та розгалуженими (клітини здатні до поділу в кількох площинах). Останній тип галуження трихом називають справжнім, а якщо галузяться нитки, а самі трихоми лишаються нерозгалуженими, то такий тип галуження вважають несправжнім. Трихоми розрізняються також за функціями та формою клітин: гомоцитні – сформовані однотипними не диференційованими вегетативними клітинами та гетероцитні – клітини різні за формою та своїми функціями. До складу гетероцитних трихомів входять вегетативні клітини, гетероцисти (виконують функцію фіксації атмосферного азоту в аеробних умовах) та акінети (спочиваючі клітини, за допомогою яких водорості переносять несприятливі умови). Інколи у нитчастих форм присутні верхівкові клітини, за рахунок ділення яких відбувається ріст таломів.

Форма клітин ціанопрокаріот – різноманітна, але найчастіше трапляється сферична чи напівсферична та еліпсоїдна, менш поширена – веретеноподібна, видовжена, грушоподібна тощо. Розміри вегетативних клітин від 0,2 до 10 *мкм*.

Вегетативні клітини, що здійснюють фотосинтез та здатні до поділу, містять протопласт, оточений особливими оболонками – клітинна оболонка, капсули, слизові обгортки.

Клітини ціанопрокаріот мають типову прокаріотичну будову: вони позбавлені морфологічно оформленого ядра, мітохондрій, хлоропластів, ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, лізосом, а також джгутиків. Ці водорості не здатні до мітозу, мейозу та статевого процесу.

Оболонка клітин – двошарова, з яких зовнішній шар побудований переважно з пектинових речовин та мікрофібрил, а внутрішній – утворений

муреїном. Назовні від клітинної оболонки у більшості видів виділяються пектинові речовини, що утворюють колоніальний слиз або слизові піхви (рис. 10). Усі клітинні оболонки (разом зі слизом) є похідними протопласта, що відповідає цитоплазмі, оточеній цитоплазматичною мембраною – плазмалемою, з різноманітними складками.

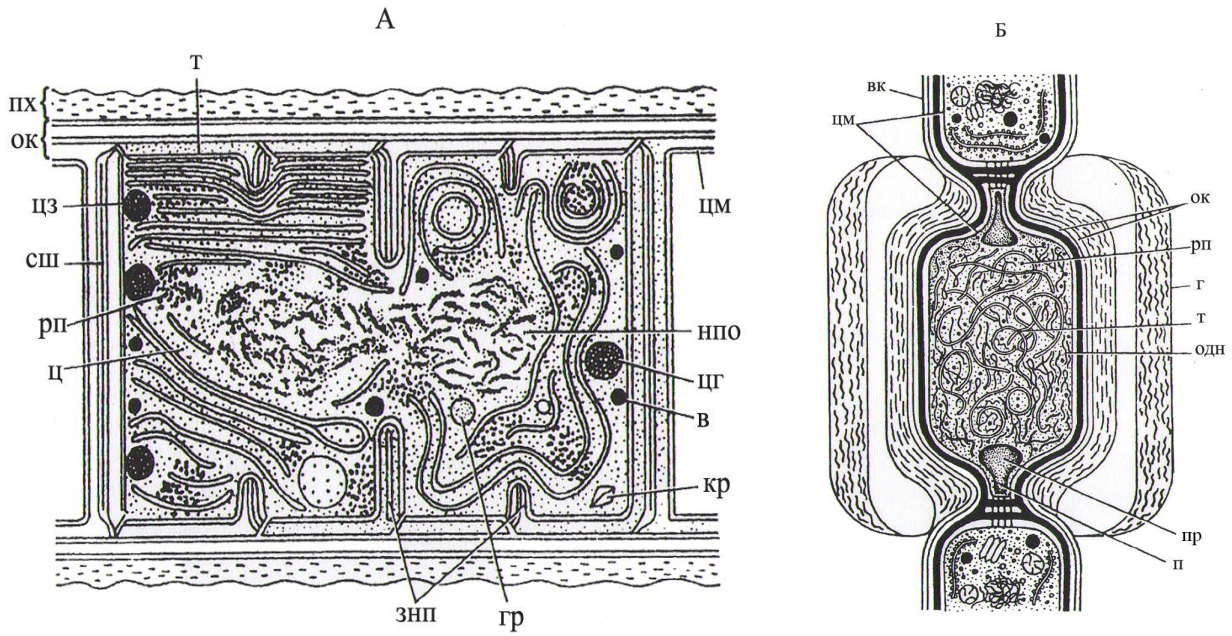

Рис. 10. Схематичне зображення будови вегетативної клітини (А) та гетероцисти (Б) синьозелених водоростей: в – *поліфосфатна гранула (волютин);* вк – *вегетативна клітина;* пх – *піхва;* г – *гетероциста;* гр - *гранула невідомого складу;* знп – *зачатки нових клітинних поперечних перетинок – септ;* ок – *оболонка клітини;* кр – *кристал;* нпо – *нуклеоплазматична область (нуклеоплазма);* п – *пора гетероцисти;* к – *коркоподібний утвір, що замикає канал пори гетероцисти;* одн – *окремі нитки ДНК;* рп – *рибосоми та полісоми;* сш – *середній шар поперечної частини клітинної стінки (поперечна перетинка);* т – *тилакоїд;* ц – *цитоплазма;* цм – *цитоплазматична мембрана;* цз – *ціанофізоване зерно (структурована гранула).*

Сформоване ядро (а також ядерце) відсутнє, а його функції виконує нуклеоїд. Основна маса нуклеоїду зосереджується в центрі клітини, через що цю зону цитоплазми називають нукпеоплазмою або центроплазмою. У цій частині клітини вирізняють особливі структури – хроматинові елементи, які крім ДНК містять основні білки. Фотосинтетичний апарат не організований у вигляді пластид, а представлений тилакоїдами, що є похідними інвагінацій плазмалеми, які не відокремлюються від цитоплазми двомембранною оболонкою. Тилакоїди розташовані поодиноко у оптичному мікроскопі ця зона має інтенсивне забарвлення. На поверхні тилакоїдів є

особливі структури – фікобілісоми, що містять фікобілінові пігменти. До елементів фотосинтетичного апарата опосередковано належать також поліедральні тіла, які є попередниками піреноїду еукаріотичних водоростей.

У цитоплазмі ціанопрокаріот знаходяться також рибосоми, газові вакуолі та включення, які представлені гранулами специфічного крохмалю синьозелених водоростей, ціанофіцину та поліфосфатними гранулами. Ймовірно, що великі гранули ціанофіцину (понад 1 *мкм*) слугують джерелом азоту в разі його дефіциту в середовищі та можуть використовуватись як джерело енергії в період перебування клітини в темноті за анаеробних умов.

Газові вакуолі (псевдовакуолі) відіграють роль «плаваючого міхура» та підтримання клітин в ширяючому стані у воді, а також під час осідання на дно водойми (за несприятливих умов). Типові вакуолі (з клітинним соком) у синьозелених водоростей відсутні, але для окремих видів властива своєрідна зворотня форма вакуолізації (керитомія), в разі відмирання чи паталогічного стану клітин.

В основі процесів розмноження усіх синьозелених водоростей лежить клітинний поділ. За клітинного поділу спочатку плазмалема, а за нею і муреїновий шар клітинної оболонки доцентрово вростають у протопласт, розділяючи клітину на дві (зрідка – більше) рівні або нерівні частини. Цей поділ може бути повним або неповним. За повного поділу плазмалема та клітинна перетинка повністю виокремлюють дочірні клітини одну від одної. У даному разі пори та плазмодесми не утворюються і кожна дочірня клітина представляє собою фізіологічно самостійний індивід. Повний поділ властивий одноклітинним ціанопрокаріотам.

У разі неповного поділу поперечна перетинка не повністю розділяє дочірні клітини і вони лишаються з'єднаними плазмодесмами. Внаслідок такого поділу утворюються багатоклітинні нитчасті трихоми. Короткі рухливі фрагменти трихом, що складаються з 2–50 клітин, називають гормогоніями, а нерухомі – гормоцитами. Гормогонії та гормоцити є спеціалізованими репродуктивними структурами багатоклітинних синьозелених водоростей. Деякі види ціанопрокаріот розмножуються за допомогою гонідій або сформованими всередині клітини ендоспорами чи відшнурованими від верхівки материнської клітини екзоспорами. Колоніальні одно- та багатоклітинні ціанопрокаріоти здатні розмножуватися також шляхом фрагментації колоній.

Розмноження синьозелених водоростей потрібно вважати як вегетативне та безстатеве. Типовий статевий процес відсутній, але виявлені парасексуальні процеси, в результаті яких спостерігається часткове об’єднання геномів різних клітин.

Синьозелені водорості здатні фіксувати атмосферний азот. Під час азотфіксації молекулярний азот відновлюється до сполук амонію і в цій

формі він включається в основні шляхи клітинного метаболізму. Процес азотфіксації здійснюється звично в анаеробному середовищі, оскільки його каталізує нітрогеназний ферментний комлекс, робота якого повністю інгібується молекулярним киснем. Разом з цим, є чимало видів серед багатоклітинних ціанопрокаріот, що фіксують атмосферний азот також у присутності кисню за рахунок наявності особливих клітин – гетероцист у період активного розвитку.

Синьозелені водорості активно зростають у воді, ґрунті, аерофітних умовах та розвиваються в температурному діапазоні від + 75° С до – 83° С, в товщі води, поблизу донних відкладів, серед обростань різноманітних субстратів, як компоненти лишайників, окремих органів квіткових рослин, безхребетних тварин тощо. Вони першими оселяються на наземних субстратах (витримують надзвичайно високий рівень радіації – 1280 тисяч рентген на годину), розвиваються в прісних водах та морях, належать до абсолютних первинних продуцентів органічної речовини на планеті. Ці водорості, як азотфіксуючі організми, сприяють зростанню продуктивності ґрунту чи збереження родючості цілинних ґрунтів та урожайності сільськогосподарських культур, а за своїми фізіолого-хімічними характеристиками є додатковими об'єктами харчових домішок в раціоні тварин та людини, продуцентами лікарських речовин тощо. Так, види роду *Arthrospira* (*A. platensis* та *A. maxima*), під назвою «спіруліна», є промислово цінними об'єктами, введені в активну культуру і їхню біомасу використовують в різних галузях народного господарства (легка, харчова та медична промисловості), а природна біомаса видів *Nostoc* слугує харчовим продуктом жителям Центральної Африки.

Із негативних особливостей цих водоростей зазначимо їхню здатність до масового розвитку, що спричиняє «цвітіння» води у водоймах, особливо слабко проточного типу, за умов високої температури (понад 23–25° С) та підвищеної концентрації біогенних елементів (азоту, фосфору, калію), отже вторинного забруднення водойм і загибель риби, наявність сильнодіючих отрут (токсинів) серед їхніх екзметаболітів тощо. Основними збудниками „цвітіння» води у водоймах України є *Microcystis aeruginosa, Anabaena flos-aquae, Aphanizomenon flos-aquae*.

Відділ містить два класи – *Cyanophyceae* та *Hormogoniophyceae*, які за морфологічними ознаками (тип поділу клітин, особливості слизоутворення, тип трихом та їхня здатність до справжнього галуження) поділяються на порядки – *Chroococcales, Oscillatoriales, Nostocales* та *Stigonematales*.

Порядок Хрооккокові – *Chroococcales*

Об'єднує одноклітинні та колоніальні синьозелені водорості, клітини яких вільні, не пов'язані між собою плазмодесмами, розташовані в

слизовій масі та позбавлені полярності (рис. 11). Розмноження відбувається в результаті бінарного поділу клітин навпіл, і брунькуванням екзоспорами. Форма клітин та тип колоній, особливості формування слизу та поділу клітин є діагностичними ознаками. Характерними представниками порядку є роди *Cyanobium, Chroococcus, Microcystis, Merismopedia, Gloeocapsa, Chamaesiphon,* тощо (рис. 11).

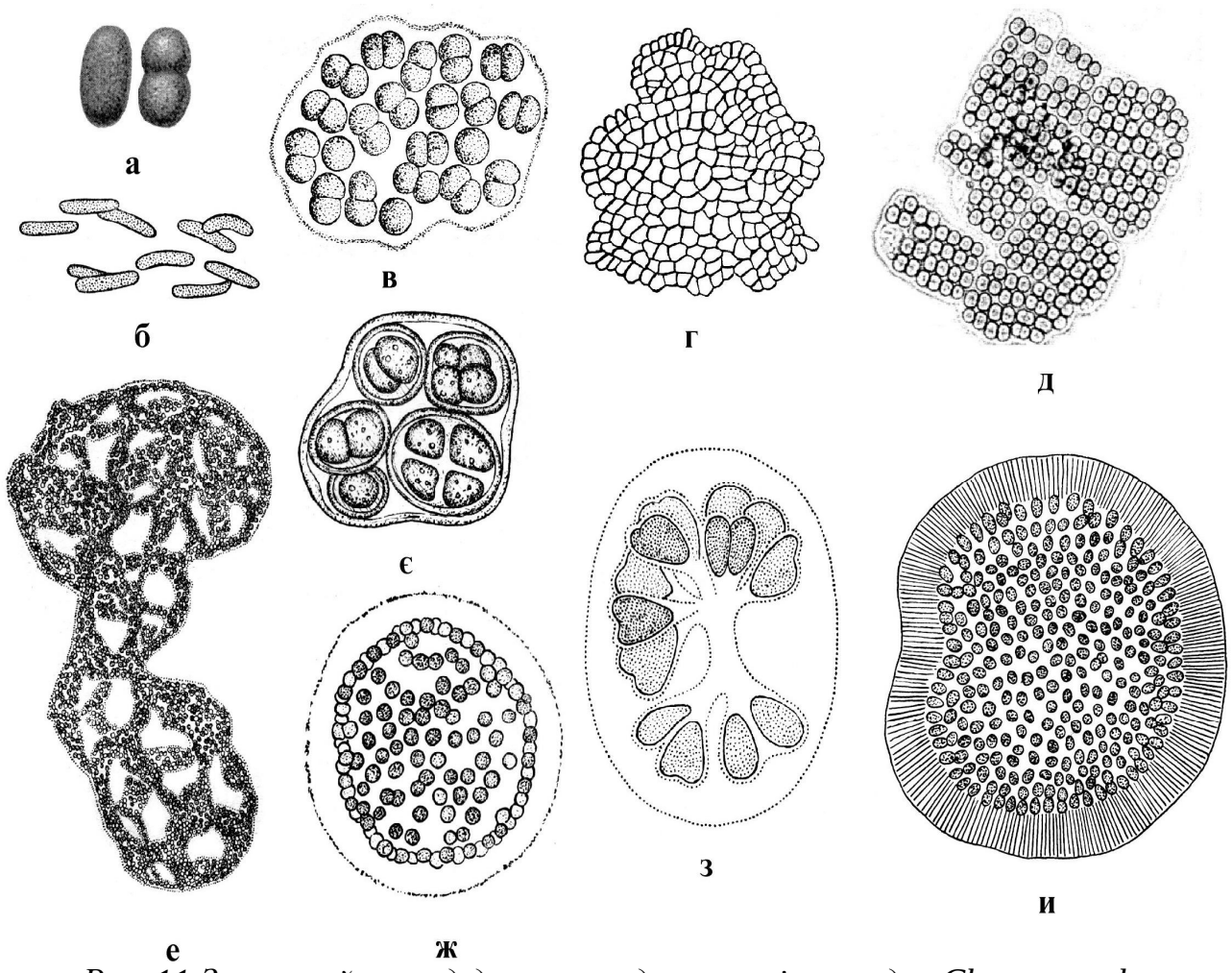

Рис. 11 Загальний вигляд деяких представників порядку Chroococcales
а – *Synechocystis minuscule,* б – *Rhabdonema lineare,* в – *Microcrocis geminata,* г – *Microcrocis bella,* д – *Merismopedia tenuissima,* е – *Microcystis aeruginosa,* є – *Gloeocapsopsis magma,* ж – *Coelosphaeridium kuetzingianum,* з – *Gomphosphaeria aponina,* и – *Woronichia naegeliana*

Рід Мікроцистіс – *Microcystis* – колоніально-слизові прісноводні водорості, що є найпоширенішими у різних типах водойм України та спричиняють «цвітіння» води у водоймах уповільненого стоку в літній період, особливо у водосховищах. Колонії безформні, мікроскопічні, інколи досягають декількох міліметрів, а іноді сантиметрів, об'єднують велику кількість поодиноких клітин, які розташовані безладно у слизовій

масі. Колоніальний слиз безбарвний, м'який, розпливчастий і тоді невиразний або досить щільний та добре помітний. Клітини сферичної форми з газовими вакуолями або без них. Розмноження відбувається фрагментацією колоній та поділом клітин в трьох взаємно перпендикулярних площинах. Види роду є одними з найважливіших продуцентів органічної речовини в озерах та ставках і слугують кормом для представників мікрофауни.

Одним із найвідоміших збудників «цвітіння» води є *Microcystis aeruginosa* – мікроцистіс синювато-зелений. Він вирізняється надзвичайно різнамітною формою та структурою колоній – від сферичних, суцільних до безформних, сітчастих та наявністю в клітинах великої кількості газових вакуолей, що надає їм майже чорного відтінку. Цей вид є продуцентом токсину з групи гепатотоксинів та дермотоксинів (зокрема – мікроцистіну).

Порядок Осциляторієві – *Oscillatoriales*

Об'єднує багатоклітинні нитчасті гомоцитні (без гетероцист) форми. Нитки однорядні, нерозгалужені чи з несправжнім галуженням, з слизовими піхвами чи без них, подинокі або з'єднані в пучки і сплетіння (рис. 12).

Трихоми одноманітні, симетричні, сформовані монотипними, не диференційованими за формою та функціями клітинами, інколи лише кінцеві клітини відрізняються за формою та мають потовщення оболонки. Розмноження гормогоніями – короткими фрагментами, на які розпадається трихом. Діагностичними ознаками для представників осциляторієвих є характер трихом та наявність слизових піхв, а також ступінь розгалуженості ниток і їх розміщення.

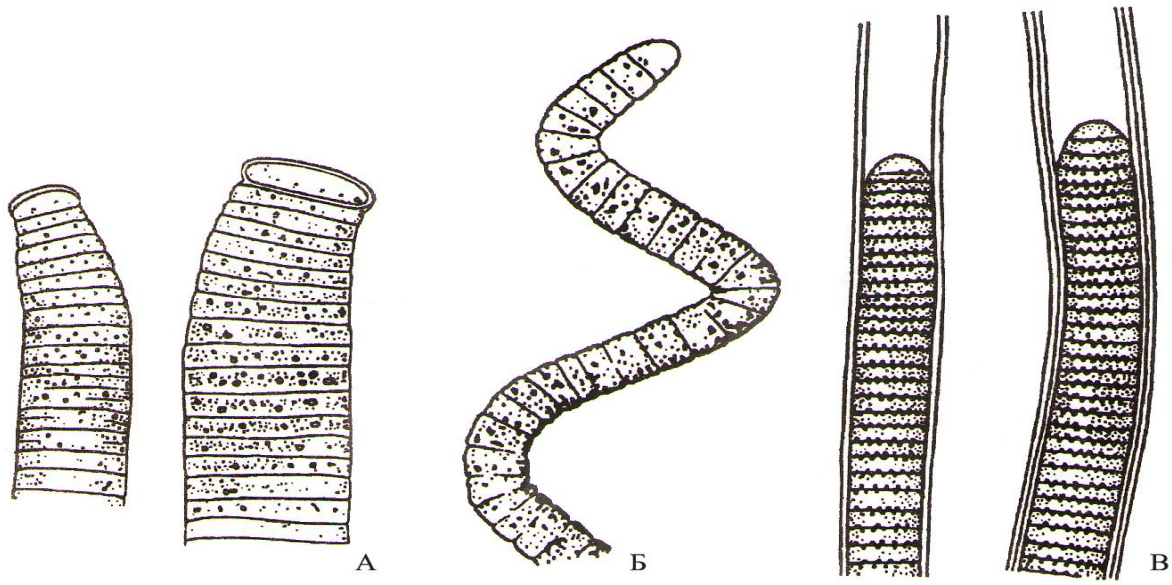

Рис. 12. Загальний вигляд ниток представників Oscillatoriales: А – Oscillatoria sp., Б – Artrospira platensis, В – Lyngbia sp.

Рід осциляторія – *Oscillatoria* – типовий представник прісноводних водойм та морських акваторій і ґрунтів (рис. 12), здатний до масового розвитку і формування синьозелених плівок, шкуринок, які вільно плавають або обростають різні субстрати. Для видів роду характерні довгі нитки з однотипних циліндричних клітин і лише злегка відмінні верхівкові, що мають інколи потовщення – каліптру. Нитки здатні до своєрідних обертальних (осциляторних) рухів, які супроводжуються обертанням нитки навколо власної осі та її поступальним рухом. Внутрішній вміст клітини гомогенний або зернистий, іноді з газовими вакуолями. Ріст відбувається завдяки неповному поділу клітин, а розмноження – внаслідок розпаду трихом на малоклітинні ділянки – гормогонії (здатні до активного ковзаючого руху) та гормоцити (нерухомі). Відомі токсичні морські види, що спричиняють «цвітіння» води.

Рід артроспіра – *Artrospira* – представники вирізняються нитками, що скручені в правильну широку спіраль (рис. 12). Морфологічно подібний до попереднього роду. Широко культивують у виробничих умовах як харчові біодобавки (вміст протеїну до 60–80% від сухої маси) та безпосередньо в їжу (Центральна Африка – *Artrospira (Spirulina) platensis* та *Artrospira (Spirulina) maxima*), як природний біоматеріал. Промислова сировина є основою для виготовлення препаратів-радіопротекторів, антиалергенів та для нормалізації обміну речовин в організмі, підвищення працездатності та імунітету.

Рід лінгбія – *Lyngbya* – морфологічно близький до роду осциляторія, проте клітини оточені потужним слизовим чохлом чи піхвою (рис. 12). Зростає в бентосі стоячих, прісних та солоних водойм, зрідка в товщі води, слизі інших водоростей та ґрунті.

Порядок Ностокові – *Nostocales*

Об’єднує багатоклітинні, нерідко колоніальні гетероцитні водорості з оптимально розвинутим щільним слизом та нерозгалуженими трихомами, що заселяють континентальні водойми та моря і ґрунти, здатні до фіксації атмосферного азоту, а також відіграють досить важливу роль у загальному кругообігу азоту, деякі види є збудниками «цвітіння» води. Характерними ознаками є тип та характер ниток і трихом, наявність галуження і слизових піхв та особливості об’єднання в колонії (рис. 13).

Рід анабена – *Anabaena* (рис. 13) – вільноплаваючі, планктонні та бентосні, зрідка ґрунтові нитчасті форми, які належать до збудників «цвітіння» води у водоймах з уповільненим стоком. Нитки прямі чи різнонаправлено зігнуті, поодинокі чи в скупченнях, нерозгалужені, симетричні та однотипні за усією довжиною з округлих чи барильцеподібних вегетативних клітин, а також з інтеркалярними гетероцистами, нерідко з акінетами. Вегетативні

клітини з газовими вакуолями, за рахунок чого вони сприймаються як темні, гетероцисти товстостінні, безбарвні, з гомогенним вмістом, акінети з потовщеними оболонками і зернистим вмістом та запасом поживних речовин. Розмножування – гормоцитами та гормогоніями, які формуються внаслідок розпаду нитки на місці гетероцист.

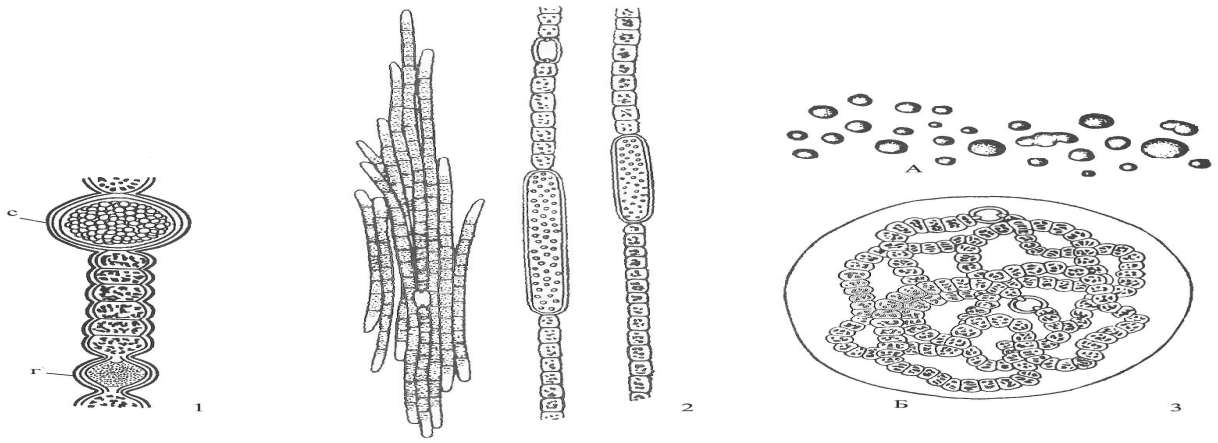

Рис. 13. Загальний вигляд талому представників Nostocales:
1 – Anabaena sp., 2 – Aphanizomenon flos-aquae, 3 – Nostoc commune:
А – макроскопічні колонії; Б – мікроскопічна структура колонії

Деякі види належать до небезпечних збудників «цвітіння» води (*Anabaena flos-aquae* – анабена «цвітіння» води, *A. scheremetievi* – анабена Шереметьєвої, *A. spiroides* – анабена спіралевидна), та є токсичними. Разом з цим, більшість видів здатні до фіксації атмосферного азоту та використовуються при альгологізації ґрунтів.

Рід афанізоменон – *Aphanizomenon* – вільноплаваючі, планктонні форми, які належить до збудників «цвітіння» води у водоймах з уповільненим стоком, інколи морях, формуючи скупчення ниток у вигляді голкоподібних утворів, пучків чи шкуринок та досягають макроскопічних розмірів. Нитки прямі чи зігнуті, з вираженою диференціацією клітин. Апікальні клітини безбарвні, витягнуті та звужені, а центральні, вегетативні – виповнені численними газовими вакуолями, темні, чергуються з поодинокими інтеркалярними гетероцистами та акінетами.

Види роду є небезпечними збудниками «цвітіння» води (зазвичай, *Aphanizomenon flos-aquae* – афанізоменон цвітіння води), токсичні. Вони належить до важливих продуцентів органічної речовини у водоймах. У ставковому господарстві їхній розвиток стимулює внесення у воду калійних та фосфорних добрив.

Рід носток – *Nostoc* (рис. 13) **–** слизисті колоніальні форми, інколи макроскопічних розмірів (до декількох сантиметрів), широко

розповсюджені в прісних водоймах і на ґрунті. Колонії сформовані із різнонаправлено переплетених чи радіально розміщених трихомів, що розміщені в гомогенному слизу. Вегетативні клітини симетричні та однотипні за усією довжиною, округлі чи барильцеподібні, помітно перетягнуті поблизу перетинок, без газових вакуолей, але з інтеркалярними гетероцистами. Розмноження – гормогоніями, акінетами, брунькуванням та фрагментацією колоній.

Відомі їстивні (наприклад, *Nostoc flagelliforme*) та азотфіксуючі види. Нерідко на дні водойм розвивається найсферичніший носток сливовидний (*Nostoc pruniforme*), а звичайним представником надґрунтових розростань є носток звичайний (*Nostoc commune*).

Відділ Червоні водорості – *Rhodophyta*

Переважно морські, мікроскопічні та макроскопічні еукаріотичні водорості, які налічують близько 5000 видів, що зростають у бентосі чи перифітоні, нерідко на значних глибинах (20–40 *м*, а зрідка – 100–200 *м*), інколи в ґрунті. Макрофітні форми мають складну морфологічну та анатомічну будову. У прісних водах – трапляються зрідка, переважно мікроскопічні – кокоїдні або нитчасті форми. Вони відомі з кембрію (ранній палеозой, близько 600 млн. років тому) і об'єднують одноклітинні, колоніальні та багатоклітинні водорості кокоїдної, нитчастої, гетеротрихальної, псевдопаренхіматозної та паренхіматозної структури слані, одно- або багатоядерні.

Для більшості із них характерний псевдопаренхіматозний тип структури, який сформований переплетенням бічних «гілочок» – ниток-асиміляторів одно- чи багатоосьового талому. Зрідка трапляється пластинчастий талом.

Червоні водорості вирізняються складним набором фотосинтетичних пігментів – хлорофіл *a* та фікобілінові пігменти – фікоціанін, аллофікоціанін і фікоеритрин, а також каротиноїди – *ά*- та *β*-каротини, криптоксантин, тараксантин, зеаксантин та лютеїн.

Залежно від кількісних характеристик і співвідношення конкретних пігментів спостерігається строкатість забарвлення талому червоних водоростей: від червоно-малинового (перевага фікоеритрину) до сірого, сталевого, синьо-зеленого (перевага фікоціану) тощо. Продукт асиміляції – багрянковий крохмаль (полісахарид), зрідка глікоген, що відкладаються у цитоплазмі за межами хлоропластів.

Характерною особливістю червоних водоростей є відсутність у життєвому циклі джгутикових стадій та центріолей.

Клітини червоних водоростей є типово еукаріотичні, мають тришарову пектинову та целюлозно-пектинову оболонку. Клітинна оболонка містить фікоколоїди (агар та агароїди) і нерідко інкрустована

вапном. Клітини поєднані між собою плазмодесмами, які проходять через первинні та вторинні пори. Наявність порових каналів між клітинами – своєрідна особливість червоних водоростей, а тип пробок, що їх закривають – діагностична ознака на рівні порядків. Хлоропласти париєтальні, численні, пластинчасті чи дископодібні, зернисті, рідше – центральні, зірчасті, оточені двомембранною оболонкою і містять поодинокі тилакоїди та мають первинне ендосимбіотичне походження. Клітини одно- чи багатоядерні, мітоз закритий.

Розмноження червоних водоростей відбувається статевим (своєрідна оогамія – чоловічі та жіночі статеві клітини нерухливі) та безстатевим способом (гаплоїдними спорами: моноспорами та тетраспорами), а такаж вегетативно (поділом клітини надвоє, фрагментацією багатоклітинних таломів та додатковими «пагонами»).

Статевий процес у червоних водоростей оогамний, проте відбувається з низкою особливостей та призводить до формування ще однієї категорії спор – карпоспор, об'єднаних у так званий цистокарпій. У чоловічих статевих органах (сперматангіях) утворюється по одному безджгутиковому спермацію, у жіночих (карпогонах) – по одній яйцеклітині. Антеридії представлені дрібними клітинами, зібрані гронами на кінцях «гілочок». Оогонії (карпогони) – своєрідної колбоподібної форми із звуженою шийкоподібною верхньою частиною– трихогіною та розширеною нижньою частиною з цитоплазмою та ядром – черевцем. Спермації виходять із сперматангіїв, пасивно переносяться током води і, у випадку потрапляння на карпогон, запліднюють яйцеклітину. Одразу ж після запліднення зигота без періоду спокою проростає в особливе покоління, присутнє лише у червоних водоростей – карпоспорофіт. На карпоспорофіті формуються карпоспори (безпосередньо з черевця або ж за участі ообластемних ниток і ауксилярних клітин), які дають початок новому спорофіту.

У деяких представників ауксилярні клітини розміщуються поблизу карпогона та утворюють з ним так званий прокарпій і після злиття вмісту ауксилярної клітини з черевцем заплідненого карпогону формуються гонімобласти з карпоспорами. Карпоспорангії, які щільно згруповані та покриті оболонкою, що розвивається із сусідніх з карпогоном клітин, називаються цистокарпіями. Формування карпоспор відбувається за трьома різними напрямками, які обумовлюють три основні типи будови карпоспорофіта.

Життєвий цикл червоних водоростей переважно гапло-диплофазний, із редукцією у спор і чергуванням трьох поколінь – гаметофіта, карпоспорофіта та спорофіта і включають послідовну або непослідовну зміну безстатевого та статевого поколінь.

Червоні водорості відіграють значну роль у різних галузях народного господарства – харчовій, кондитерській, медичній і мікробіологічній

промисловостях. Вони є важливим компонентом гідробіоценозів, особливо акваторій південних регіонів Землі, харчовою базою багатьох гідробіонтів та вапнонакопичуючі організми, а також індикаторними організмами для оцінки якості води, біоорганічним добривом тощо. Червоні водорості продукують фікоколоїди (агар, агароїди, карагенін) – желеформуючих речовин, що є незамінимими не лише для приготування продуктів харчування, але й у текстильному та шкіряному виробництвах, фармацевтичних розробках, наукових лабораторних дослідженнях (як компоненти хроматографічних та електрофоретичних пластин, твердих поживних середовищ тощо). Основними продуцентами агароїдних продуктів є природні запаси видів роду *Ahnfeltia, Chondrus, Gracilaria, Gelidium ma Phyllophora*, а також об'єкти аквакультури *Euchemia, Porphyra*. Медичне застосування знайшли види родів *Corallina, Digeni, Lithothamnion* та *Ptilota*, а харчовими компонентами (червоні морські салати) є *Porphyra ma Rhodymenia*.

Україна має унікальний морський заповідник «Філофорове поле Зернова», де зосереджені значні запаси видів роду *Phylophora* та проводилось активне використання їх до 70-х років XX ст.

Систематика відділу базується на морфолого-анатомічних ознаках (будова карпогону, хлоропластів, способу нестатевого розмноження, продуктах асиміляції, наявності вторинних пор) та передбачає розподіл на 2 класи – бангієві (*Bangiophyceae)* та флоридеєві (*Florideophyceae).* Проте сучасні молекулярно-генетичні дослідження такий розподіл не підтверджують, що потребує подальшого вивчення. Ми розглядаємо поділ відділу *Rhodophyta* в сталому варіанті та подаємо коротку характеристику лише деяких представників флори України.

Клас Бангієві – *Bangiophyceae*

Об'єднує одноклітинні, колоніальні, нитчасті, гетеротрихальні та пластинчасті водорості, в яких хлоропласти зірчасті або стрічкоподібні, звично – з піреноїдом, а карпогон позбавлений трихогіни, карпоспори утворюються безпосередньо із зиготи; продуктом асиміляції є багрянковий крохмаль та глікоген; нестатеве розмноження моноспорами; пори лише первинні, першого чи другого типу, інколи відсутні.

За типами морфологічної будови та розмноження клас підрозділяють на три порядки – *Porphyridiales, Compsopogonales* та *Bangiales*.

Порядок Порфіридієві – *Porphyridiales*

Об'єднує кокоїдні (одноклітинні та колоніальні) водорості. Нестатеве розмноження моно- та тетраспорами. Типовий представник порядку – *Porphyridium purpureum.*

Рід порфіридіум – *Porphyridium* (рис. 14) представляє прісноводні та ґрунтові водорості, які зростають у вигляді слизових колоній, що об'єднують сферичні клітини з великим центральним зірчастим хлоропластом та піреноїдом у центрі.

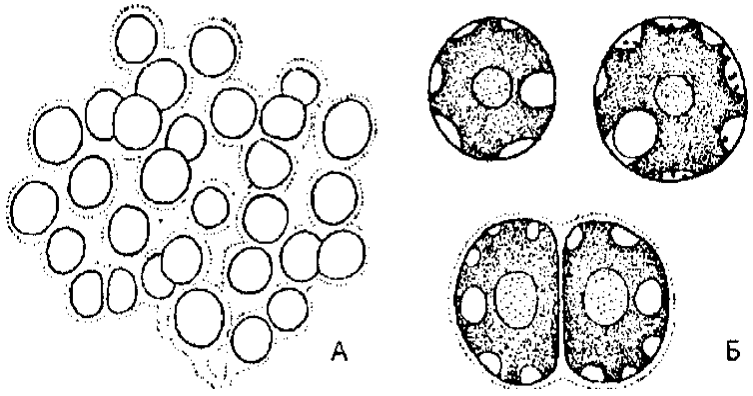

Рис. 14. Porphyridium purpureum: А - слизова колонія; Б - окремі клітини

Окремі види (наприклад, *Porphyridium purpureum*) належать до перспективних фікотехнологічних об'єктів для промислового культивування як продуценти фікоколоїдів.

Порядок Компсопогонієві – *Compsopogonales*

Об'єднує водорості гетеротрихального типу структури. Нестатеве розмноження моноспорами, статевий процес невідомий. Звичайні мешканці прісних водойм тропічного поясу та широко культивують в акваріумах. Типовий представник – *Compsopogon sp.*

Рід компсопогон – *Compsopogon* завезений в Україну разом із тропічними акваріумними рослинами та відомий акваріумістам під назвою «синя борода» блакитнувато-сталевого відтінку, що розвивається як епіфіт (до 6 *см*) на вищих водних рослинах. Талом гетеротрихальний, у вигляді розгалужених кущиків з дископодібною основою, яка сформована в результаті зростання окремих ниток боками та вертикальних моноподіально галузистих одно- та багаторядних ниток. Хлоропласти пристінні стрічкоподібні, розпадаються на окремі дископодібні утвори. Розмноження моноспорами, які утворюються в моноспорангіях внаслідок косого відокремлення частини будь-якої клітини.

Порядок Бангієві – *Bangiales*

Об'єднує водорості нитчастої та гетеротрихальної структури, з багаторядними нерозгалуженими або пластинчастими таломами. Нестатеве розмноження моноспорами, інколи поліспорами та додатковими «пагонами». Відомий статевий процес. Трихогіна відсутня. Карпоспори

голі. Є мешканцями прибережної літоральної зони північних та південних морів. До типових представників належать види родів *Bangia* та *Porphyra*.

Рід порфіра – *Porphyra* (рис. 15) – дуже поширений у прибережній літоральній та субліторальній зоні північних та південних морів, як епіліт на камінні, скелях, чи епіфіт на таломах макроскопічних морських водоростей.

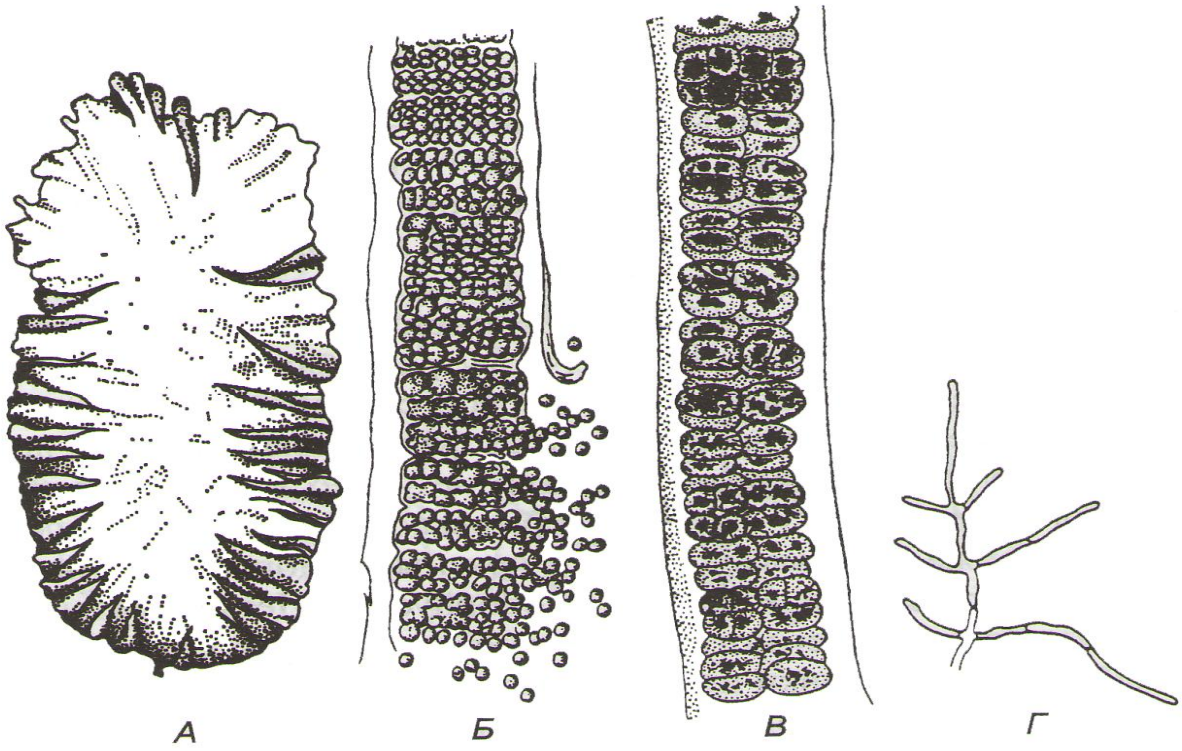

Рис. 15. Загальна мікроскопічна будова талому Porphyra: А – зовнішній вигляд; Б – розріз талому із сперматангіями; В – розріз талому із карпогонами, вміст яких після запліднення ділиться з утворенням карпоспор; Г – стадія Conchocelis

Характеризується листковидним платівчастим таломом рожевого кольору із гладенькими або хвилястими краями, який досягає завдовжки до 50 *см*, а інколи –до 2 *м* та до 10–20 *см* завширшки. Талом є одно- або двошаровий та прикріплюється до підводних субстратів за допомогою коротенького черешка та підошви. Хлоропласт один, центральний, зірчастий, з піреноїдом. Нестатеве розмноження відбувається за допомогою моноспор або поліспор. Під час статевого розмноження карпогони та сперматангії розвиваються з вегетативних клітин, розміщених по краях платівки. Типова тріхогіна відсутня, а інколи розвивається лише коротка зачаткова, сосочкоподібна.

Порфіра належить до групи їстівних водоростей, відома як червоний морський салат та введена у промислову аквакультуру. В Україні відома з

Чорного моря, де активно вегетує з листопада до травня, її культивують у штучних умовах.

Клас Флоридеєві – *Florideophyceae*

Об'єднує водорості гетеротрихального типу будови талому, часто формуючи псевдопаренхіматозні структури. Характерними ознаками є наявність карпогону, що має трихогіну, карпоспори формуються різними шляхами, відомі моноспори, тетраспори і спостерігається чітко виражена ізоморфна зміна поколінь, хлоропласти численні, дископодібні, без піреноїдів, наявні первинні та вторинні пори між клітинами. Продукт асиміляції – багрянковий крохмаль (глікоген не утворюється).

За типом пробок первинних пор, наявністю та особливостями ауксилярних клітин, наявністю карпогоніальних гілок, типом чергування поколінь, морфологією тетраспор, екологічними особливостями розрізняють 6–8 порядків (*Nemaliales, Corallinales, Ahnfeltiales, Gigartinales, Rhodymeniales, Ceramiales*), з яких нижче розглянемо лише два.

Порядок Батрахоспермові – *Batrachospermatales*

Об'єднує водорості гетеротрихального або псевдопаренхіматозного типу структури, таломи яких є одно- та багатоосьовими. Це прісноводні форми, що зростають як епіфіти у холодних гірських річках або великих торфових озерах та забарвлені в різні відтінки від червоного до оливково-зеленого чи синьо-зеленого кольорів .

Характерними ознаками є наявність хрестоподібних тетраспорангіїв, відсутність ауксилярних клітин; формування карпогонів на коротких карпогоніальних гілочках та зі звичайних вегетативних клітин. Життєві цикли гапло-диплофазні, зі споричною редукцією та зміною поколінь.

Рід батрахоспермум – *Batrachospermum* (рис. 16). Талом побудований за одноосьовим типом і має вигляд тендітних невеличких (заввишки 3–8 *см*) синювато-зелених кущиків, що складаються з окремих пагонів. Останні схожі на нитки з нанизаним на них намистом. Таломи гаметофітів оточені товстим шаром слизу, диференційовані на однорядну центральну опірну нитку та кільчасто розміщені бічні гілочки-асимілятори. Опірна нитка складається з одного ряду великих безбарвних клітин, від яких беруть початок кільця асиміляторів, що рясно розгалужені та складаються з коротких барильцеподібних клітин із численними хлоропластами. Великі клітини опірних ниток біля основи талому покриті нещільно розміщеними тонкими багатоклітинними коровими нитками, що відгалужуються від основи ниток-асиміляторів. Макроскопічний гаметофіт – гаплоїдний і розвивається на мікроскопічному диплоїдному спорофіті.

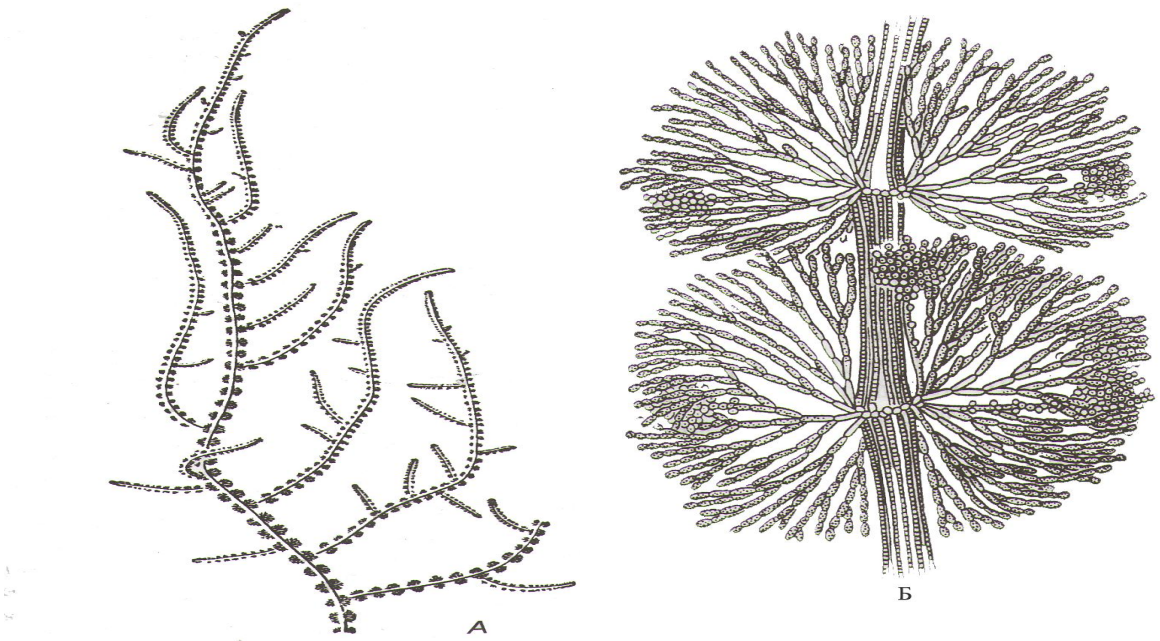

Рис. 16. Загальна мікроскопічна будова талому Batrachospermum: А – зовнішній вигляд гаметофіту; Б – фрагмент талому із "цистокарпіями"

Спорофіт представлений однорядними розгалуженими нитками, у верхівкових клітинах яких може відбуватися мейоз. Після мейозу такі клітини не перетворюються на тетраспорангії, а починають безпосередньо проростати у гаметофіти. Сперматангії утворюються з апікальних клітин асиміляторних ниток, карпогони – на коротеньких карпогоніальних гілочках, які можуть розміщуватись на різних частинах талому гаметофіта. Після запліднення зигота без періоду спокою ділиться і утворює щільну групу малоклітинних гонімобластів, у яких верхівкові клітини перетворюються на карпоспори. Структура, утворена гонімобластами з карпоспорами, має сферичну форму (вона трохи нагадує плід малини), зовні вкрита тонкою слизовою обгорткою і називається цистокарпієм. Карпоспори проростають в одноосьові розгалужені кущисті спорофіти.

Рід філофора – *Phyllophora*. Таломи кущисті, представлені сланкими «пагонами», від яких підводяться вертикальні стебельця. Верхня частина кожного стебельця сплощена, розростається по краях і утворює пластину з потовщеною середньою частиною – ребром. Пластина рясно галузиться, часто по краях та на ребрі несе дочірні, молодші пластини. Таломи сформовані з серцевини, що має великі безбарвні клітини, та корового шару, який складається з дрібних щільно з'єднаних клітин, що розміщені поздовжніми вертикальними рядами (1–4).

Органи розмноження розміщуються на спеціальних листочках. Тетраспорангії та статеві органи розвиваються у нематеціях, розташованих на поверхні пластин уздовж ребра (рис. 17).

Рис. 17. Філофора ребриста Phyllophora nervosa – продуцент агароїду

Види цього роду є цінною сировиною, з якої в Україні отримують агароїд (чорноморський агар). Найбільші скупчення видів роду ***Phyllophora*** відзначено в північно-західному районі Чорного моря (Філофорове поле Зернова) та районі Каркінітської затоки (Мале філофорове поле), активний промисел яких (зокрема *Phyllophora nervosa*) проводився до середини 70-х років. Нині «Філофоровому полю Зернова» наданий статус морського заповідника, з метою збереження та відновлення природних запасів регіону.

Відділ Бурі водорості – *Phaeophyta*

Еукаріотичні, багатоклітинні, переважно макроскопічні (до 60 *м*), морські водорості, нитчастого, гетеротрихального та псевдо- чи справжньотканинного типу структури слані, з листоподібними, стеблоподібними та ризоїдоподібними утворами, зазвичай прикріплені до субстрату ризоїдами або дископодібною підошвою, і налічують нині близько 2000 видів. Появилися вони на Землі 400–570 млн років тому (силур-девон). За своєю будовою та загальнобіологічною організацією належать до «жовтої» пігментної групи та близькоспоріднені з жовтозеленими водоростями. Вони містять хлорофіли *a* та c_1, c_2, β- та ε-каротини, і ксантофіли: 1) жовтої пігментної групи – фукоксантин, діатоксантин, діадіноксантин, та 2) лютеїнового ряду – віолоксантин, зеаксантин, антероксантин, неоксантин.

У результаті накопичення у великій кількості каротиноїдів – фукоксантину та віолоксантину, спостерігається «маскування» хлорофілу і хлоропласти набувають яскраво-жовтого або бурого забарвлення. Хлоропласти пристінні, численні, дрібні.

Кожний хлоропласт покритий чотирма мембранами, з яких дві зовнішні утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку, що переходить у ядерну оболонку, а дві внутрішні є власне оболонкою хлоропласта. Між зовнішніми та внутрішніми мембранами є перипластидний простір. Пластиди вторинно симбіотичні. Тилакоїди розміщуються переважно по три, на периферії знаходиться оперізуюча ламела.

У багатьох бурих водоростей у хлоропласті є піреноїд, нерідко рудиментарний, який не пронизаний тилакоїдами, а ламінарин відкладається навколо нього. Продукт асиміляції – розчинні в клітинному соці вуглеводи: ламінарин (полісахарид), ліпіди та манітол.

Манітол – шестивуглецевий вуглевод, частка якого може становити до 20–30 % сухої маси водорості та відкладається поза межами хлоропластів. Низькомолекулярні сполуки: манітол, сахароза та гліцерол слугують для запобігання замерзанню водоростей у холодних морях, а також стабілізують осмотичний тиск клітини, виконуючи осморегулюючу функцію.

Клітинна оболонка, складається з двох шарів – зовнішнього, до складу якого входять пектинові речовини, білкові сполуки альгінової кислоти і її солей (нерозчинний альгінат кальцію) та внутрішнього – целюлозного, що має фібрилярну структуру, але целюлоза відрізняється від целюлози квіткових рослин і її називають альгулозою. Більшість представників містять альгін – розчинна натрієва сіль альгінової кислоти, як і інші солі одновалентних металів. Клітини з'єднані плазмодесмами. Є пори. У цитоплазмі клітин присутні дрібні вакуолі, з яких надто дрібні – фізоди, заповнені фукозаном (флоротаніном) – речовиною, подібною до таніну. Флоротаніни відомі лише для бурих водоростей і відіграють, очевидно, захистну функцію як радіопротектори, адсорбуючу – щодо тяжких металів та охоронну – від поїдання тваринами та обростання іншими водоростями. Ядро одне, інколи у деяких представників їх багато.

Розмножуються бурі водорості нестатевим та статевим способом. Нестатеве розмноження – зооспорами та апланоспорами – тетраспорами, а також фрагментацією таломів та вивідковими брунькаами. Зооспорангії бувають одногніздими чи однокамерними та багатогніздими. Статевий процес ізо-, гетеро- й оогамний. Жіночі статеві клітини продукують низькомолекулярні речовини – феромони, якими приваблюють чоловічі гамети. Гамети утворюються у багатогніздих гаметангіях, по одній у кожній камері. Зооспори і гамети грушоподібні з одним хлоропластом і двома нерівновеликими джгутиками, які розташовані на черевному боці клітини. Один джгутик довгий пірчастий, з мастигонемами, спрямований вперед, інший – коротший гладенький, спрямований назад, тобто вони гетероконтні і гетероморфні. Стигма, яка властива жгутиковим стадіям, виконує функцію лінзи, що фокусує світло на вздуття джгутика, яке і є фоторецептором.

Життєвий цикл у бурих водоростей гапло-диплофазний з чергуванням поколінь (ізоморфним або гетероморфним) або диплофазний без зміни Для представників з гапло-диплофазним життєвим циклом характерний диплоїдний спорофіт, в одногніздих спорангіях якого відбувається мейоз, і утворюються гаплоїдні зооспори та тетраспори. Вони проростають у гаплоїдні гаметофіти, які формують статеві утвори (гаметангії) з великою кількістю дрібних клітин – мікрогамети та значно меншої кількості великих макрогамет. Після копуляції зигота без періоду спокою

розвивається у новий спорофіт. Якщо чергування поколінь гетероморфне, то гаметофіт, як правило, мікроскопічний, а спорофіт – макроскопічний (рис. 18).

Представники з диплофазним життєвим циклом мають диплоїдний спорофіт, проте позбавлені зооспор, мейоз відбувається під час утворення гамет, а статевий процес переважно оогамний. Оогонії та антеридії утворюються на спеціальних плідних гілочках (рецептакулах) в напівзамкнутих порожнинах – скафідіях. Зигота, яка сформувалась після запліднення яйцеклітини за межами оогонію, без періоду спокою проростає не виходячи за межі скафідію та дає початок новому поколінню.

Бурі водорості надзвичайно поширені в морях приполярних та помірних регіонів, у літоральних і субліторальних прибережних ділянках, де створюють суцільні зарості. У тропічних регіонах вони набувають інтенсивного розвитку в зимовий період (наприклад, види роду *Sargassum*, які утворюють значну біомасу в Саргасовому морі), за умов заниженого температурного режиму. Прісноводні форми (види родів *Heribaudiella, Sphacelaria, Pseudobodanella, Lithoderma, Pleurocladia* та *Porterinema)* є рідкісними та нараховують незначну кількість видів (близько 10). Відомі також ендофітні представники, які зростають всередині тканин інших водоростей.

Практичне використання бурих водоростей обумовлене особливостями їхнього розвитку та росту (гігантські розміри та швидке накопичення біомаси), а також специфікою хімічного складу талому. Основними напрямками практичного використання їх є отримання альгінової кислоти та альгінатів (хімічна, харчова, текстильна та медична промисловість), вирощування, збір і переробка їстівних представників, застосування біомаси як органічних добрив, багатих на калій та азот. Викиди морських водоростей у приморських країнах, як сировину багату калієм та азотом, використовують для удобрення ґрунту та на корм худобі. Основними об’єктами практичного використання є види родів *Laminaria, Macrocystis, Fucus, Sargassum, Cystoseira*, тощо. Проте, провідними об’єктами аквакультури є види родів *Laminaria* (*L. saccharina, L. japonica, L. digitata*) та *Macrocystis (M. pyrifera)*, які реалізують під загальною назвою «морська капуста».

Сучасна система відділу *Phaeophyta* базується на поєднанні результатів класичних методів мофолого-анатомічних досліджень (тип організації та характер росту талому, тип статевого процесу та особливості розмноження і життєвого циклу, а також наявність зооспор та піреноїду і його будова), а також сучасного молекулярно-біологічного вивчення типових представників за аналізом нуклеотидних послідовностей різних генів.

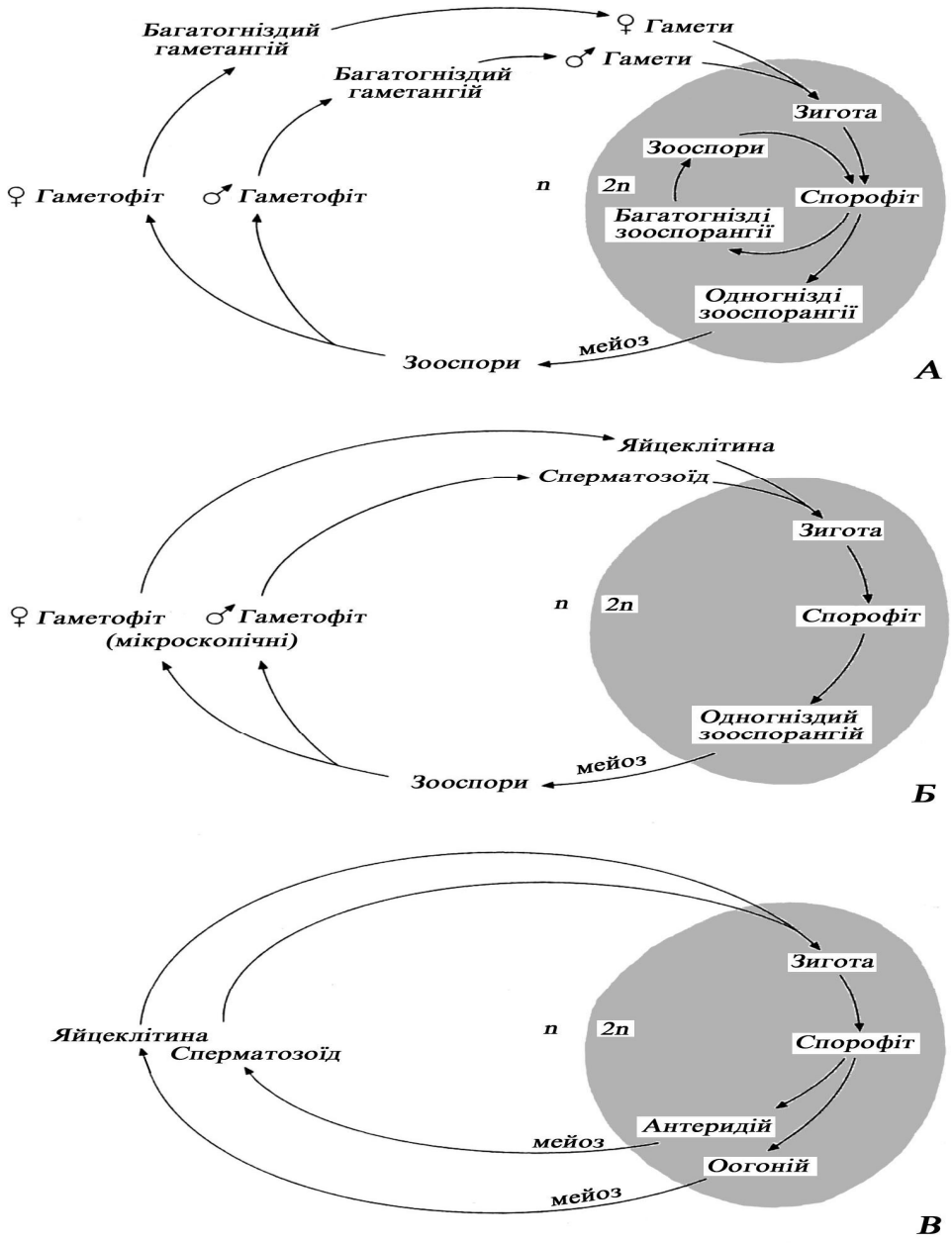

Рис. 18. Схема циклів розвитку деяких представників відділу Phaeophyta: А – Ectocarpus (ізоморфна зміна поколінь), Б – Laminaria (анізоморфна зміна поколінь), В – Fucus (без зміни поколінь).

За результатами цих аналізів розглядають один клас феофітових (Phaeophyceae), який підрозділяють на сім (інколи до 17) порядків (Ectocarpales, Scytothamniales, Cutleriales, Dictyothales, Laminariales, Sphacellariales, Fucales, тощо). Широко відомими є представники Laminariales та Fucales.

Порядок ламінарієві – *Laminariales*

Спорофіт шнуроподібно-пластинчастого вигляду завдовжки до 60 *м*, інколи ще довші, паренхіматозного типу будови, з елементами провідної системи у серцевині пластини (рис. 19). Ріст талому інтеркалярний і

відбувається завдяки клітин проміжної меристеми, розміщених між «стеблом» і «листковою» пластиною.

Листкова пластина щорічно відмирає, а стебло з ризоїдами – перезимовує та дає початок новому талому. За анатомічною будовою листкова пластина містить декілька шарів – меристодерма, дрібноклітинна кора, великоклітинна внутрішня кора (проміжний шар) та серцевина (рис. 19, 20, 21).

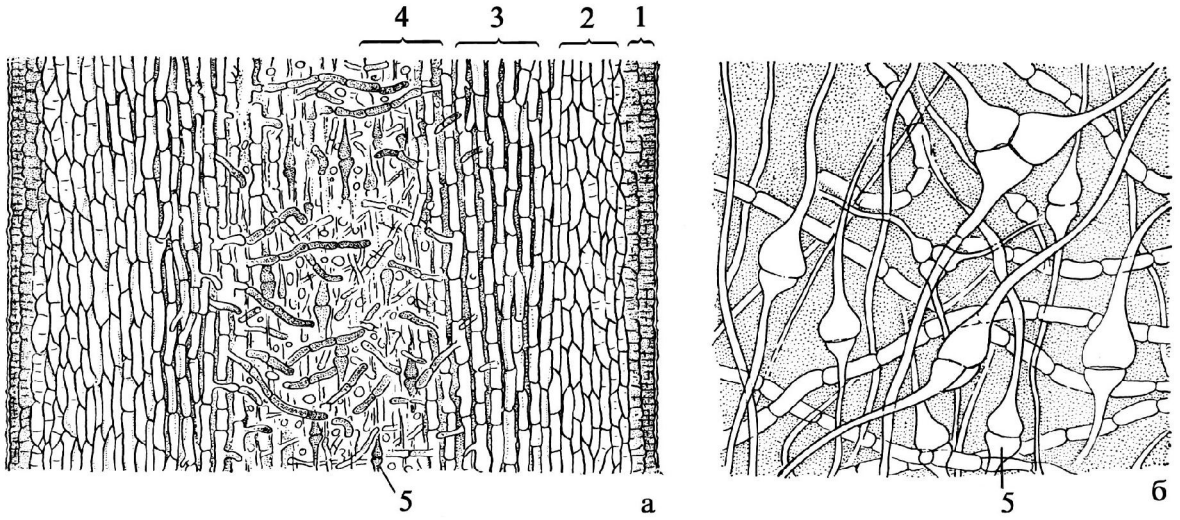

Рис. 19. Анатомічна будова талому представників роду Laminaria за малого збільшення (а) – за великого збільшення мікроскопу (б):
1 – меристодерма, 2 – кора, 3 – великоклітинна внутрішня кора (проміжний шар), 4 – серцевина, 5 – трубчасті нитки.

Рис. 20. Загальний вигляд таломів спорофітів представників порядку Laminariales: А – Laminaria, Б – Macrocystis, В – Neocystis, Г – Alaria

Серцевина має вигляд пухко переплетених ниток, з ситоподібними трубками з поперечними перетинками, та численними отворами і відіграють роль провідної системи. Життєвий цикл з гетероморфною зміною по-

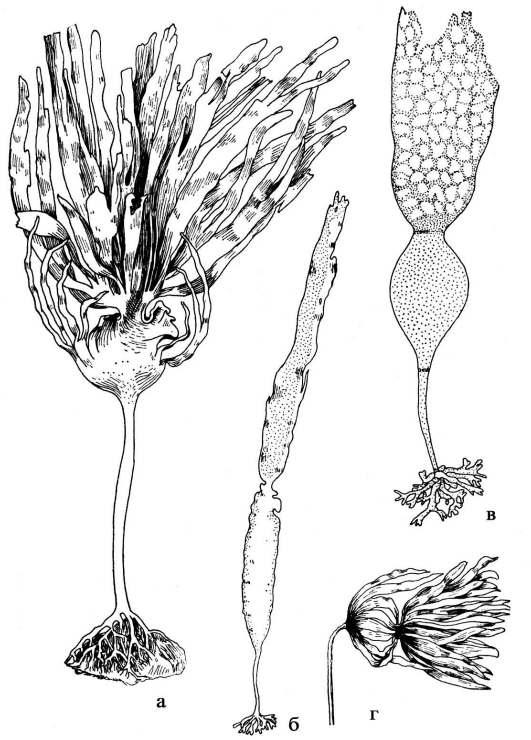

Рис. 21. Загальний вигляд таломів спорофітів видів роду Laminaria (L. cloustonii (а), L. saccharophila (б), L. sinclairi (в) та L. digitata (г).

колінь, в якому спорофіт – макроскопічний, а гаметофіт – мікроскопічний у вигляді коротких однорядних розгалужених ниток з апікальним типом росту. Статевий процес оогамний, гаметангії – одногнізді, в кожному з яких формується по одній чоловічій (сперматозоїд) та жіночій (яйцеклітина) гаметі. Яйцеклітина, після розриву оболонки оогонія, виходить із нього і прикріплюється до його країв, де і відбувається її запліднення та утворення зиготи, з якої (без періоду спокою) розвивається новий спорофіт. Яйцеклітина приваблює сперматозоїди продукуючи феромон ланоксерин.

Нестатеве розмноження – зооспорами, які формуються в одногніздих зооспорангіях, які зібрані в групи – соруси та знаходяться на поверхні спорофітів. У сорусах, крім зооспорангіїв, розміщуються стерильні клітини – парафізи. Формування зооспор (16–128) супроводжується редукційним поділом ядра. Зооспора після попадання на субстрат проростає в гаметофіт.

Основними представниками порядку є *Laminaria* (завдовжки до 6 *м* – північна частина Атлантики), *Macrocystis* (завдовжки до 60 *м* – субантарктичні моря південної півкулі), *Nereocystis* (завдовжки до 25 *м* – моря Тихоокеанського узбережжя Північної Америки), *Alaria* (завдовжки до 40 *м* – Атлантичний океан) тощо (рис. 20).

Рід ламінарія – *Laminaria* – листкоподібний талом спорофіту (завдовжки до 20 *м*), розділений на листкову пластинку, «стовбур» та підошву з ризоїдами (рис. 21). Листкова пластинка – однорічна (відмирає щорічно, нова формується інтеркалярно), а стовбур і підошва з ризоїдами – багаторічні (існують до 18 років). На межі переходу «стовбура» в листкову пластинку, знаходяться меристемні клітини, за рахунок яких здійснюється інтеркалярний ріст талому – як листкової пластинки, так і «стовбура» (анатомічна будова талому подана у загальній характеристиці порядку – див. раніше). Наростання «стовбура» в товщину відбувається завдяки поділу клітин кори.

Нестатеве розмноження здійснюється зооспорами. Восени, на поверхні листкової пластинки із корових клітин формуються одногніздні зооспорангії (в оточенні захисних видовжених клітин – парафіз), що зібрані в соруси. Зооспорангії розвиваються масово та добре помітні на поверхні пластини як темні, без чіткого обмеження, плями. Зооспори, після прикріплення, перетворюються в ембріоспору, яка без періоду спокою проростає і дає початок жіночому та чоловічому гаметофітам (мікроскопічному дрібному заростку), дозрівання яких триває до 4 місяців. Гаметофіти одногнізді, містять по одному сперматозоїду в антеридії та одній яйцеклітині в оогонію. Після запліднення зигота, без періоду спокою, проростає – формується однорядна нитка спорофіта з декількох клітин і подальшим розвитком одношарової платівки, із нижніх клітин якої формуються ризоїди, а з інших, у процесі росту і спеціалізації, – формування звичного за виглядом спорофіта. Гаплоїдними є зооспори, гамети та гаметофіт, а диплоїдними – зигота і спорофіт. Ламінарію використовують з давніх пір у їжу та в аквакультурі. Широкого застосування набули медичні препарати з цієї водорості, наприклад, «ламінарин», «ламінін» тощо.

Порядок фукусових – *Fucales*

Об’єднує водорості складної тканинної будови, пластинчасто-стрічкоподібні або циліндричні, широко розгалуджені таломи яких мають короткий стовбур та прикріплені до субстрату підошвою. Вони вирізняються апікальним ростом та наявністю оогамного (як виняток гетерогамного) статевого процесу і диплофазного життєвого циклу, відсутністю зміни поколінь (проте, існує думка про наявність у цих водоростей гапло-диплофазного циклу зі споричною редукцією та гетероморфною зміною поколінь).

Статеві органи розміщені в заглибленнях кори та проміжної тканини – концептакулах або скафідіях, де утворюються обидва типи гамет, або лише жіночі чи чоловічі та розміщуються вони на одному таломі або різних. В оогоніях розвивається від 1 до 8 яйцеклітин, а в антеридіях – по 64 сперматозоїди.

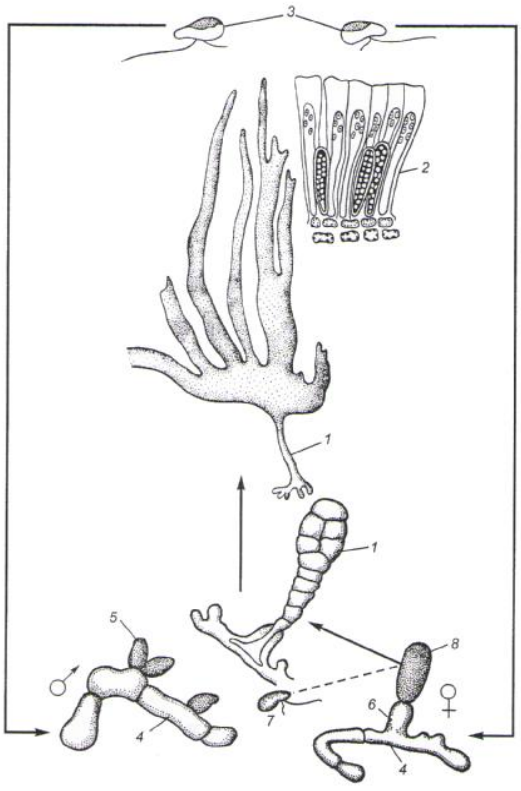

Рис. 22. Цикл розвитку Laminaria saccharina: 1 – спорофіт, 2 – зооспорангії, 3 – зооспори, 4 – гаметофіт, 5 – антеридій, 6 – оогонії, 7 – сперматозоїди

Особливістю сперматозоїдів є наявність хоботка-потовщення в апікальній частині, а також заднього джгутика довшого, від переднього. Яйцеклітина виділяє феромон фукосерратин. Нестатеве розмноження відсутнє.

Представниками порядку є роди *Fucus, Cystoseira, Sargasum, Ascophyllum, Hormosira* тощо.

Рід фукус – *Fucus* – дуже поширений в літоральній зоні північних (зрідка помірноширотних) морів, та вирізняється плоскими, дихотомічно-розгалуженими таломами до 2 *м*, з поздовжнім ребром (серединною жилкою) на «гілках» і апікальним ростом талому, який прикріплюється до субстрату дископодібною підошвою. Нерідко з боків від серединної жилки розміщуються здуття – повітряні пухирці, які сприяють вертикальному розміщенню талому у воді, особливо в період відпливу.

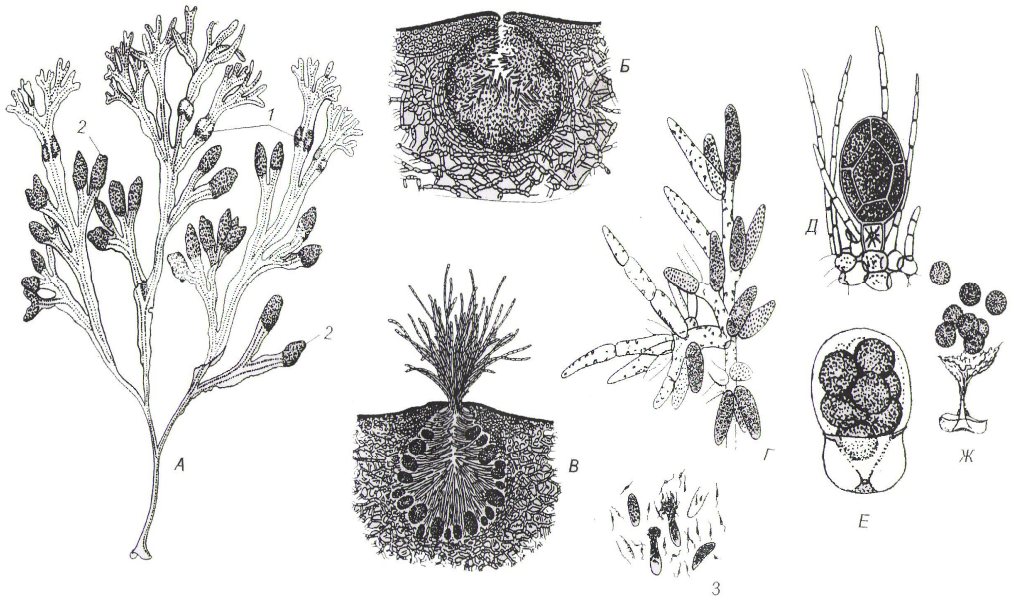

Рис. 23. Загальний вигляд спорофіта та особливості будови Fucus vesiculosus: А – загальний вигляд талома (1 – повітряні пухирці, 2 – рецептакули), Б – розріз через чоловічий скафідій, В – розріз через жіночий скафідій, Г – гілочка з антеридіями, Д – оогоній, Е, Ж – вихід яйцеклітини, З – вихід сперматозоїдів

Статеві органи розвиваються на особливих плідних «гілочках» – рецептакулах, на яких формуються концептакули – скафідії, порожнини, в яких вони і знаходяться. Останні заповнені слизом, а внутрішній вистильний шар клітин дає початок стерильним ниткам та репродуктивним клітинам, з яких формуються чоловічі та жіночі статеві органи в одному чи різних скафідіях (одно- чи двостатеві). У процесі формування статевих органів ядро ініціальної клітини мейотично ділиться і утворюються

гаплоїдні клітини, з яких розвиваються оогонії або антеридії. Оогоній, у вигляді великих овальних клітин, має одноклітинну ніжку та 8 яйцеклітин, а також є волоскоподібні клітини – парафізи, що нерідко виступають із отвору концептакул. Антеридій містить 64 двожгутикових сперматозоїди. Яйцеклітини продукують феромон фукосератин, що сприяє пришвидшеному залученню чоловічих гамет та запліднення їх у водному середовищі. Зигота без періоду спокою проростає в новий диплоїдний спорофіт.

Використовують для виготовлення кормового борошна та альгінатів.

Рід цистозейра – *Cystoseira* – дуже поширені макроскопічні (до 2 *м*) кущикоподібні моноподіально розгалужені, з висхідними циліндричними «гілками» та короткими «стеблами», прикріплені до кам'яного субстрату. Ці водорості зростають на глибині 1–4 *м* у південних морях, зокрема в Чорному морі**.** Анатомічною особливістю роду є щільний тип серцевини, що утворена зімкненими рядами клітин. Оогонії містять лише одну яйцеклітину. Є одним із основних продуцентів фітомаси бентосних фітоценозів літоралі.

Відділ зелені водорості – *Chlorophyta*

Еукаріотичні, вільно плаваючі чи прикріплені, одноклітинні, колоніальні та багатоклітинні, мікро- та макроскопічні (понад 8 *м* завдовжки) прісноводні, і гіпергалінні, морські та грунтові і аерофітні, кріофільні та термофільні, монадного, кокоїдного, сарциноїдного, нитчастого й гетеротрихального, інколи з паренхіматозно-платівчатим таломом із листо-, стебло- й ризоїдоподібними утворами, а також неклітинного сифонального та сифонокладального типу структури слані.

Одна з найчисленних груп водоростей (понад 20 тис. видів), що нараховує у флорі України понад 1300 видів, представлених близько 1500 таксонами видового та внутрішньовидового рангу.

Фотосинтетичний апарат аналогічний за складом судинним рослинам й містить хлорофіли *a* та *b* (як вийняток прообраз хлорофілу *c*), каротини (α-, β-, γ- та ε-каротин), ксантофіли лютеїнового ряду (лютеїн, зеаксантин, неоксантин, віолаксантин, антераксантин). Водночас, для окремих груп (класів) властиві специфічні ксантофіли – празиноксантин, сифонеїн, сифоноксантин, лороксантин.

Зелене забарвлення представників є типовим, завдяки переважанню хлорофілів. Проте, за певних умов (вік, стадія росту, життєвий стан – спочиваючі клітини, гіпергалінні умови) спостерігається накопичення каротину, олії, забарвленої каротинами та ксантофілами (гематохром) і формування жовто-оранжевого чи червоного забарвлення.

Хлоропласти різноманітної форми, від одного до багаточисельних, пристінні чи центральні осьові, первинно-симбіотичні, мають типово

рослинну будову, як у судинних рослин. Вони покриті двомембранною оболонкою, а тилакоїди згруповані у ламели по 2–6 або утворюють грани, оперізуючі тилакоїди відсутні.

Нерідко хлоропласт містить піреноїд з крохмальною обгорткою чи без неї – «голий», інколи він відсутній. Продукт асиміляції – крохмаль, що відкладається в стромі хлоропласта та навколо піреноїда, а за межами пластид – олія, лейкозин, зрідка інулін. Для клітин багатьох представників характерна наявність вакуолі з клітинним соком (рис. 24).

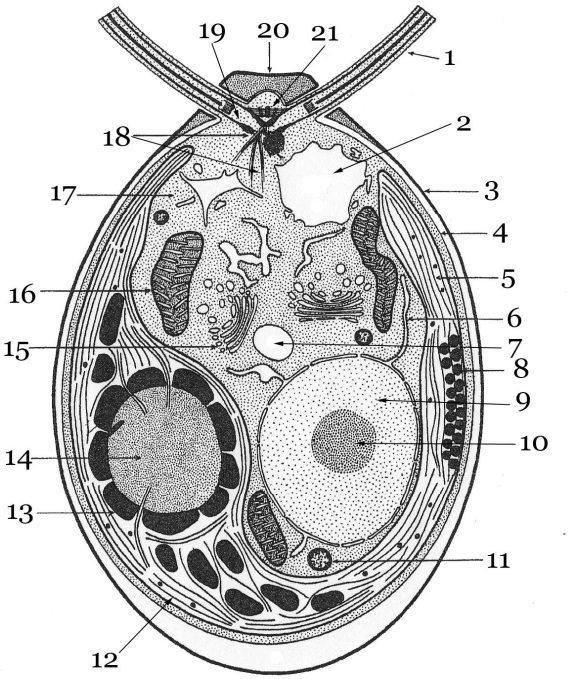

Рис. 24. Схематичний план будови клітин зелених водоростей: 1 – джгутик, 2 – пульсуюча вакуоля, 3 – клітинна оболонка, 4 – плазмалема, 5 – хлоропласт, 6 – ендоплазматичний ретикулум, 7 – вакуоля, 8 – вічко (стигма), 9 – ядро, 10 – ядерце, 11 – краплина олії, 12 – тилакоїди, що зібрані у грани, 13 – крохмальна обгортка (зерна крохмалю) піреноїда, 14 – піреноїд, 15 – апарат Гольджі, 16 – мітохондрія, 17 – цитоплазма, 18 – мікротубулярні корені джгутиків, 19 – базальне тіло джгутиків, 20 – папіла, 21 – фібрилярне сполучне волокно базальних тіл (за Ettl, 1976, 1983)

Більшість монадних водоростей мають фоторецепторний комплекс із стигми – затінюючого утвору фоторецептора, регулятора освітлення, яка сформована каротиновмісними глобулами та ущільненим шаром плазмалеми – фоторецептора, що знаходиться безпосередньо під оболонкою хлоропласта.

Монадні форми мають 2–4 джгутики, інколи один чи численні (до 120), рівні за довжиною – ізоконтні та однотипні за будовою – ізоморфні, найчастіше – гладенькі, зрідка з мастигонемами, інколи з органічними субмікроскопічними лусочками. У ділянці виходу джгутиків із клітини (так звана «перехідна зона») знаходиться специфічна зірчаста структура, яка властива цим водоростям і судинним рослинам. Характер розміщення «джгутикових коренів», особливості організації кореневої системи джгутиків є різнотипними та використовуються як діагностичні ознаки на рівні класів. Джгутики зорієнтовані один до одного супротивно на одній лінії (конфігурація «12/6»), за годинниковою стрілкою (конфігурація «1/7»), а

також проти годинникової стрілки (конфігурація «11/5») (рис. 23). Клітини більшості зелених водоростей мають целюлозно-пектинову оболонку (рис. 24), але деякі позбавлені її та оснащені лише ущільненим шаром плазмалеми, інколи покритої субмікроскопічними органічними лусочками.

Оболонка клітин у більшості видів – суцільна, в окремих представників – сформована з окремих частин (2–9), гладенька або орнаментована різноманітними утворами – бородавками, ребрами, зубчиками, шипиками, шипами, щетинками, волосками тощо. Клітини містять справжні вакуолі з клітинним соком, а деякі – 2, інколи декілька скоротливих вакуолей.

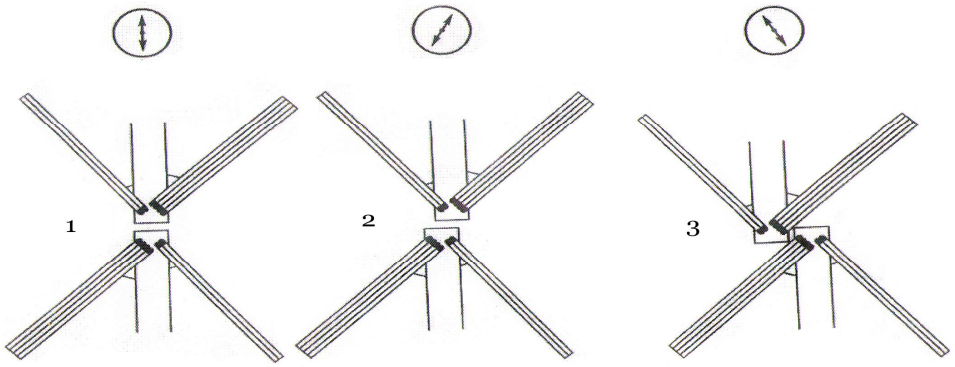

Рис. 25. Схематичний план розміщення мікротубулярних коренів джгутиків зелених водоростей:
1 – хрестоподібне, симетричне, в одній площині (конфігурація «12/6»),
2 – 3 – асиметричне розміщення: 2 – конфігурація «1/7» (за годинниковою стрілкою) та 3 – конфігурація «11/5» (проти годинникової стрілки)

Мітохондрії з пластинчастими кристами. Ядерний комплекс має типово еукаріотичну будову. Оболонка ядра в одних представників зберігається протягом мітотичного поділу, в інших вона руйнується надзвичайно рано, а у требуксієвих – зберігається протягом поділу, проте руйнується на полюсах. Ядерце зникає в період мітотичного поділу. Мітоз різного типу – закритий, напівзакритий або відкритий, характерний для представників конкретного класу. Центріолі присутні у нерухомих форм, та відсутні у клітинах монадних представників.

Цитокінез більшості представників відділу зелених водоростей здійснюється завдяки кільцевій борозні. Водночас, у водоростей із розвинутою клітинною оболонкою відзначене також формування клітинної платівки (цитотомія за участю кільцевої борозни та клітинної платівки, яка завжди обумовлює наростання талому), що є особливістю цього відділу.

Для зелених водоростей характені різні типи розмноження – вегетативне, нестатеве та статеве. Вегетативне розмноження одноклітинних відбувається поділом клітини на дві (схізотомія), а у ценобіальних, колоніальних і багатоклітинних – фрагментацією талому (схізогонія, наслідком якої є споруляція чи

утворення та ріст багатоклітинних сарциноподібних агрегатів або ж спричинює ріст таломів у нитчастих та гетеротрихальних форм) і формування акінет. Їм властиві основні способи нестатевого розмноження (завдяки зооспорам – з оболонкою чи без неї, аплано-, авто-, гіпно-, гемізоо- та геміавтоспорам) і статевого процесу (холо-, ізо-, гетеро-, оогамія), що відомі у еукаріотичних водоростей, з поступовою редукцією рухливих репродуктивних стадій. Все більшого значення набуває вегетативний і статевий тип розмноження.

Життєві цикли зелених водоростей різнотипні. Більшість представників (еугамних) характеризуються гаплофазними, гаплодиплофазними та диплофазними циклами зі зиготичною, гаметичною, споричною і соматичною редукцією, з ізо- та гетероморфною зміною поколінь, а серед агамних або апогамних форм відзначені життєві цикли за типом цикломорфозу.

Класифікаційна система цього відділу знаходиться в стадії доопрацювання. У 70–80 х роках XX ст. на заміну класично-морфологічним підходам (за типом морфологічної структури слані та особливостям статевого процесу) використано ультраструктурні (характер будови джгутикового апарату, симетрія розміщення джгутиків і тип організації й будови джгутикових коренів, особливості поділу клітини та ядра, тонка будова клітинних покривів тощо), а за їхнею значущістю проведено новий розподіл відділу на класи.

Згодом молекулярно-філогенетичні результати досліджень (за аналізом нуклеотидних послідовностей ядерного гену, що кодує 5S, 18S і 26S субодиниці рибосомальної РНК, та інших хлоропластних і мітохондріальних генів, наприклад, генів фактору подовження тубуліну, цитохрому *c*, актину, RUBISCO тощо, підтвердили доцільність і обгрунтованість класифікаційних змін серед відділу і сприяли встановленню нових класів та перерозподілу таксономічних груп зелених водоростей, уточнення яких триває і нині.

Найвизначним і достатньо аргументованим за сукупністю класичних та нових молекулярно-біологічних результатів дослідження є поділ відділу *Chlorophyta* на класи: *Prasinophyceae*, *Chlorophyceae*, *Oedogoniophyceae*, *Trebouxiophyceae*, *Ulvophyceae* та *Siphonophyceae* (*Bryopsidophyceae*). Основні характеристики та представництво деяких із цих класів (які передбачені типовою програмою) ми розглянемо.

Зелені водорості є дуже поширеною групою рослин, що заселили різноманітні біотопи від ефемерних водойм до морських акваторій, ґрунту, льоду, термальних джерел та аерофітону. Певні їхні групи (класи) приурочені до різних екологічних умов. Найрізноманітніше представлені *Chlorophyceae* та *Trebouxiophyceae* (частково) у прісних водоймах, а *Ulvophyceae* та *Siphonophyceae* – у морях, *Trebouxiophyceae*, *Chlorophyceae* (частково) – в аерофітних та ґрунтових умовах.

Масовий розвиток окремих представників викликає «цвітіння» водойм та накопичення біомаси до декількох кілограмів у кубічному метрі (*Dunaliella salina*), а в ґрунтах чи у разі «цвітіння» ґрунту їхня маса досягає до 50 *кг/га*, інколи 200 *кг/га*. Нерідко зелені водорості є збудниками зеленого або червоного «цвітіння» снігу (вольвоксові та хлорококові), кори дерев та поверхні різних матеріалів, як натуральних, так і промислових (хлорелові, требуксієві). Відомі також симбіотичні представники, які формують відносини з іншими рослинами (водоростями та судинними формами), грибами та грибоподібними організмами (лишайниками), а також тваринами (кишковопорожнинні, інфузорії). Водночас, серед них відзначені паразитичні представники водоростей-макрофітів, судинних рослин і хребетних тварин.

Визнана їхня роль як об'єктів біотехнології, промислових виробництв і аквакультури, біоіндикаторів стану довкілля та водного середовища, тест-об'єктів забруднення повітря, продуцентів *β*-каротину (*Dunaliella salina, Haematococcus pluvialis*), ліпідних комплексів як основи біодизелю (*Botryococcus braunii*), гліцерину та вуглеводневих сполук (*Dunaliella*), а також як біодобавки до корму худобі, птахам та в їжу людини (*Chlorella vulgaris, Scenedesmus* sp., *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp., *Monostroma* sp.). Відзначена також їхня роль як ґрунтозахисного та водоутримуючого фактору в ґрунті (*Chlamydomonas*).

Клас празинофіцієві - *Prasinophyceae*

Об'єднує одноклітинних, переважно морських джгутикових водоростей та також окремих прісноводних представників пальмелоїдної і кокоїдної структури тіла, які зростають у різних біотопах (планктон, бентос, перифітон). Викопні форми відомі в осадах від кембрію до міоцену. Особливостями водоростей цього класу є наявність специфічного ксантофілу – празиноксантину та голих клітин, покритих субмікроскопічними органічними лусочками. У деяких форм відзначена наявність клітинної оболонки. Клітини оснащені від одного (*Pedinomonas*) – до 8–16 джгутиків (*Pyramimonas*), що виходять із апікальної, зрідка – латеральної заглибини.

Лусочки покривають інколи всю поверхню джгутиків та клітин і мають на останніх шарувате (1–5) розміщення. Цитокінез відбувається шляхом закладання борозни, що вростає від периферії до центру.

Вегетативне розмноження здійснюється поділом клітини на дві. Статеве розмноження у формі ізогамії характерне для окремих представників і властиве небагатьом видам.

Важливий таксон для розуміння філогенії зелених водоростей. Представників класу розглядають як вихідну, базальну групу *Chlorophyta*, від різних гілок якої беруть початок інші класи цього відділу.

Клас Хлорофіцієві - *Chlorophyceae*

Об'єднує одноклітинні, колоніальні та багатоклітинні форми, монадної, пальмелоїдної, кокоїдної, нитчастої і гетеротрихальної, зрідка сифональної та сифонокладальної структури талому, що зростають переважно у прісних континентальних водоймах, але трапляються у наземних біотопах і зрідка в аерофітних. У флорі Землі нараховують біля 4 000 видів, а у флорі України – біля 900 таксонів видового й внутрішньовидового рангу.

Клітини переважної більшості представників цього класу мають типову тришарову целюлозно-пектинову клітинну оболонку, проте для монадних форм є характерною глікопротеїнова оболонка, яка відсутня у деяких із них і представлена лише плазмалемою (*Dunaliella*). Інколи відзначається наявність додаткового спорополенінового шару оболонки, вирости якого формують різноманітну скульптуру поверхні клітинної оболонки та сприяють її міцності й стійкості. Монадні зелені водорості мають 2–4 джгутики, які є ізоконтними та ізоморфними.

Характерними особливостями класу є хрестоподібна джгутикова «коренева» система з супротивно розташованими або зміщеними за годинниковою стрілкою базальними тілами (системи з позиціями «12/6» та «1/7»), цитокінез відбувається шляхом закладання перегородки за участю фікопласта, наявність закритого мітозу та колапсуючого веретена, наявністю центріолей у нерухомих форм та їхньою відсутністю у монадних.

Відомі всі типи нестатевого та статевого розмноження. Вегетативне розмноження монадних форм, позбавлених клітинної оболонки, відбувається у формі схізогонії – поділом клітин надвоє. Водночас, спостерігається розмноження фрагментацією ниток та колоній, а також утворенням акінет та інших спочиваючих стадій. Серед водоростей класу переважають види з гаплофазним життєвим циклом та із зиготичною редукцією, без зміни поколінь. Інколи трапляються види з диплофазним циклом (*Chlorococcum*) та гаплофазні з гетероморфною зміною поколінь (*Sphaeroplea*). Для агамних видів характерні різноускладнені цикломорфози. Найпоширенішим є спороутворення з продукуванням зооспор (з оболонкою чи без неї) і апланоспор, рідше – гемізооспор, а та автоспор. Статеве розмноження у голих форм представлене хологамією та ізо-, гетеро- і оогамією.

За сукупністю класичних морфолого-цитологічних ознак, в основі яких залишається тип морфологічної структури тіла та його характерні особливості, і на підставі результатів сучасних молекулярно-біологічних підходів розроблена класифікаційна схема класу з розмежуванням наступних порядків: *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Sphaeropleales* та *Chaetophorales*.

Порядок вольвоксові – *Volvocales*

Об'єднує монадні одноклітинні та колоніальні (ценобіальні) зелені водорості (біля 1000 видів), з двома-чотирма ізоконтними та ізоморфними джгутиками, у яких базальні тіла зміщені за годинниковою стрілкою і мають орієнтацію 1–7. Клітини переважної більшості видів мають зовнішню оболонку (наприклад, *Chlamydomonas, Pandorina, Volvox*, тощо), але є форми які її позбавлені й оснащені лише плазматичною мембраною (*Dunaliella, Raciborskiella*). Характерним є наявність скоротливих вакуолей (дві, інколи більше) та стигми. Хлоропласти різноманітної форми, парієтальні, з піреноїдом, облямованим крохмальною обгорткою. Відомі різні типи статевого процесу (голо-, ізо-, гетеро- та оогамія) при гаплофазному життєвому циклі, із зиготичною редукцією числа хромосом і відсутності зміни поколінь.

Порядок містить об'єкти аквакультурних виробництв та дуже поширені представники прісних, інколи гіпергалінних водойм (*Dunaliella, Chlamydomonas, Haematococcus, Pandorina, Volvox*).

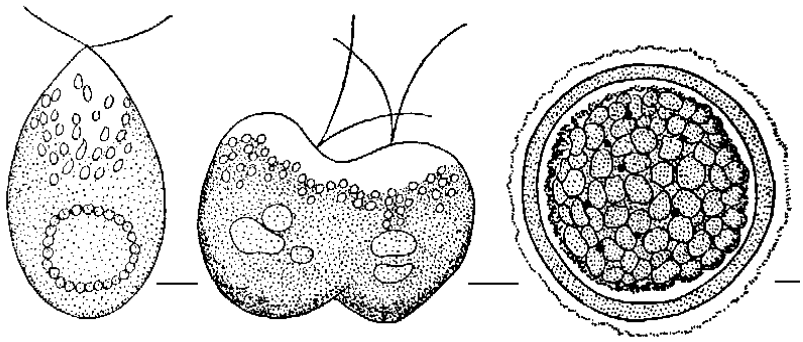

Рис. 26. Різні стадії розвитку Dunaliella salina: вегетативна клітина, її поділ та циста.

Рід дуналієла – *Dunaliella* (рис. 26). Об'єднує одноклітинні водорості з симетричною формою клітин, без клітинної оболонки (голі), мають лише ущільнений зовнішній шар плазмалеми, два ізоконтних джгутики, які відходять з апікального полюса. Розмноження відбувається простим поділом надвоє, а статевий процес – гологамія.

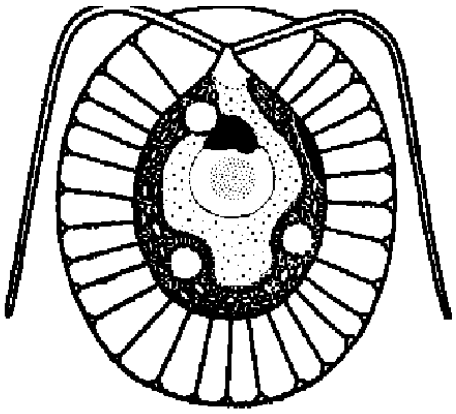

Рис. 27. Схематичне зображення вегетативної клітини Haematococcus pluvialis

Дуналієла сольова (*Dunaliella salina*) – збудник червоного «цвітіння» ропи солоних озер, об'єкт промислової аквакультури, продуцент β-каротину і гліцерину.

Рід гематокок – *Haematococcus* (рис. 27). Одноклітинні дводжгутикові, водорості з ослизненою клітинною оболонкою, у яких протопласт розміщений в центральній частині клітини, дещо відмежований від оболонки клітини та зв'язаний з нею лише радіальними цитоплазматичними тяжами. Хлоропласт один

пристінний, з декількома піреноїдами. Властива втрата рухливого стану та перехід до кокоїдного типу (за несприятливих умов) чи формування акінет, забарвлених у червоний колір, завдяки наявним каротиноїдам.

Гематокок дощовий (*Haematococcus pluvialis)* – збудник червоного «цвітіння» води ефемерних водойм і поверхні грунту, забарвлення снігу та льоду (зазвичай у гірській місцевості), об'єкт промислової аквакультури, продуцент каротину.

Рід хламідомонада – *Chlamydomonas* (рис. 28). Одноклітинні монадні зелені водорості від, еліпсоїдно-циліндричної до сферичної форм, з міцною целюлозно-пектиновою клітинною оболонкою, двома апікальними джгутиками, чашоподібним хлоропластом з одним піреноїдом, стигмою та двома пульсуючими вакуолями, чітко помітним ядром у центрі клітини.

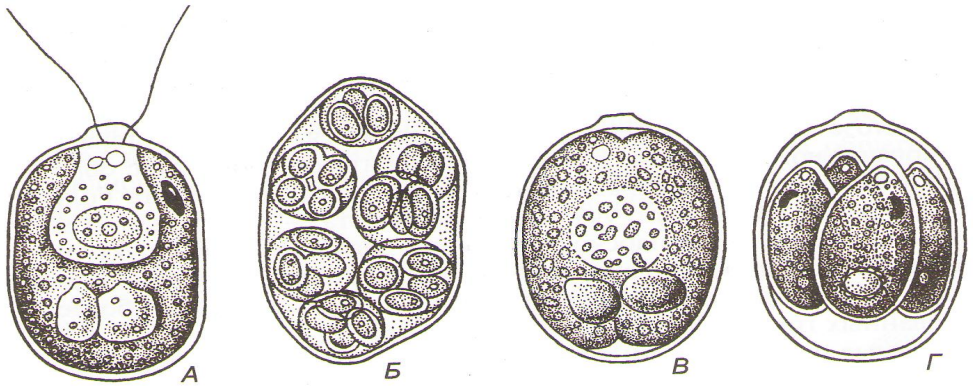

Рис. 28. Схематичне зображення стадій розвитку видів роду Chlamydomonas: А – вегетативна клітина, Б – пальмелоподібний стан, В – початкова стадія поділу протопласта за умов безстатевого розмноження, Г – дочірні клітини в материнській оболонці

Інколи клітинна оболонка просякнута солями заліза або марганцю і формує додатковий міцний панцир – теку. Розмноження відбувається статевим і безстатевим шляхом: зооспорами або гемізооспорами (при переході до пальмелеподібного стану) та за типом ізо-, гетеро- і оогамії. За несприятливих умов є звичним втрата рухливості та ослизнення клітин і перехід їх до пальмелоподібного стану (аналогічно представникам порядку *Tetrasporales*), який триває інколи значно довше за період активного руху.

Види роду заселяють різноманітні біотопи, нерідко трапляються на снігу та льоду, типові представники ефемерних водойм (канав, калюж) і ґрунтів, спричиняють «цвітіння» води. Модельні об'єкти (*Chlamydomonas reinhardtii* та *Ch. moewusii*) фізіолого-генетичних та молекулярно-біологічних досліджень.

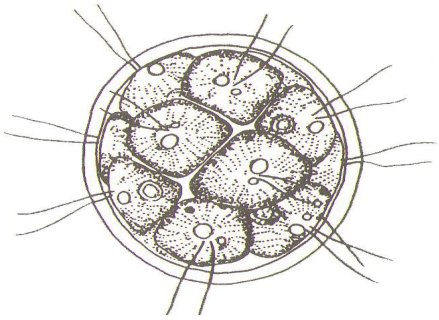

Рис. 29. Загальний вигляд ценобію Pandorina morum із зовнішньою слизовою капсулою

Рід пандоріна – *Pandorina* (рис. 29). Представник ценобіальних форм порядку. Містить овальний рухливий 16-клітинний ценобій, на периферії якого щільно розміщені клітини, набуваючи кутастої форми й оточені загальним слизовою капсулою. Розмноження відбувається завдяки формуванню нового ценобію із дочірніх клітин за умов поділу кожної материнської та статевим шляхом ізогамного типу. Зигота після періоду спокою та мейотичного поділу продукує зооспору, з якої формуються дочірні клітини, що об'єднуються у новий ценобій.

Типовий представник планктону різних типів прісних водойм, зокрема – ефемерних.

Рід вольвокс – *Volvox* (рис. 30). Представник ценобіальних організмів діаметром до 2–3 *мм*, порожнистої кулястої форми з 500–60000 дрібних вегетативних дводжгутикових клітин, розміщених одним шаром на периферії та з'єднаних між собою тонкими плазмодесмами. Внутрішня порожнина має рідку слизову консистенцію, а базальні кінці клітин, що

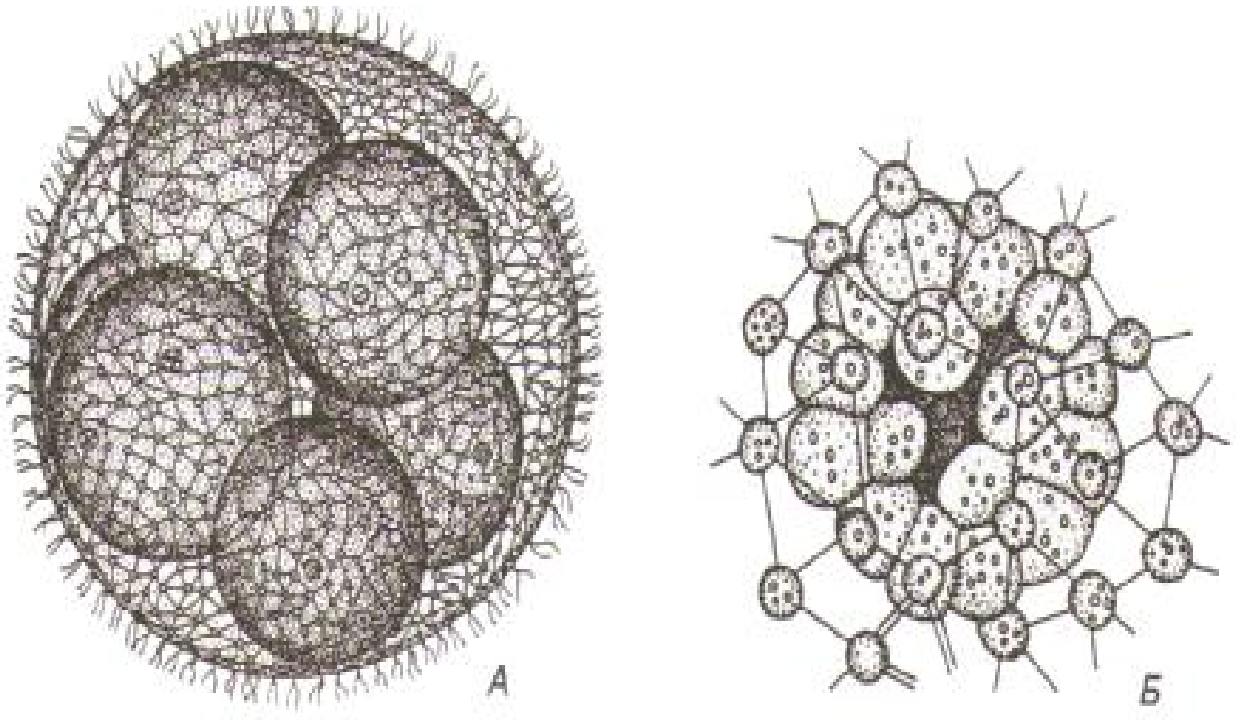

Рис.30. Загальний вигляд зрілого ценобію з дочірніми (А) та ділянка молодого ценобію вольвокса кулястого (Volvox globator) у період формування кулястої сфери (Б)

повернуті до цієї маси є ослизненими. Спостерігається диференціація клітин на вегетативні та репродуктивні (гонідії), з яких останні – малочисельні (біля 10) і придатні до утворення нових дочірних ценобіїв. Статевий процес – оогамія, з формуванням зиготи, в якій після редукційного поділу залишається лише одне життєздатне ядро і вона проростає однією зооспорою, даючи початок новому ценобію. Відомі як однодомні, так і дводомні представники.

Типовий представник планктону різного типу водойм (озера, ставки, болота, річки та ефемерні водойми). *Volvox globator* – збудник «цвітіння» води ефемерних водойм (калюж та канав).

Порядок хлорококові – *Chlorococcales*

Об'єднує одноклітинні і колоніальні водорості, кокоїдної, сарциноїдної та сифональної структури тіла, переважно одноядерні, інколи багатоядерні. Клітинна оболонка міцна, тришарова, каркасною основою її є гідроксилпроліни. Хлоропласт пристінний, інколи центральний, з піреноїдом чи без нього. Мітоз подібний до вольвоксових – хламідомонадного типу (так званий, Ch-мітоз): веретено формується за участю базальних тіл, дочірні ядра розходяться в анафазі, а потім зближуються за рахунок скорочення залишків інтерзонального веретена у пізній анафазі та ранній телофазі, цитокінез відбувається за участі кільцевої борозни.

Розмноження нестатеве і статеве: дводжгутиковими зооспорами, що вкриті клітинною оболонкою та гемізооспорами, за несприятливих умов гіпноспорами або шляхом ізогамії. Базальні тіла джгутиків зооспор зміщені за годинниковою стрілкою (позиція «1/7»). Життєвий цикл гаплофазний із зиготичною редукцією, проте відомі представники з диплофазним циклом (наприклад *Chlorococcum diplobionticum*).

Типові представники ґрунтової альгофлори, значно рідше трапляються у прісних водоймах.

Структура та об′єм порядку значно переформатовані за останній час. Більшість таксонів, що розглядались раніше серед порядку хлорококових віднесені нині за результатами молекулярно-біологічних досліджень до порядку сфероплеєвих чи іншого класу – требуксієвих водоростей (порядки хлорелових та требуксієвих тощо). Уточнення таксономічного місця інших таксонів триває і потребує подальшого вивчення.

Типовим представником порядку є рід *Chlorococcum*.

Рід Хлорокок – *Chlorococcum* (рис. 31). Одноклітинні, сферичні зелені водорості з одним пристінним чашоподібним хлоропластом і піреноїдом. Розмноження відбувається дводжгутиковими зооспорами (8–32), за типом *Chlamydomonas*, вкритими клітинною оболонкою або гемізооспорами. За

несприятливих умов формуються гіпноспори – спочиваючі клітини, покриті додатковою потовщеною шипуватою оболонкою. Статевий процес ізогамний, а життєвий цикл – гаплофазний, в окремих представників – диплофазний з гаметичною редукцією.

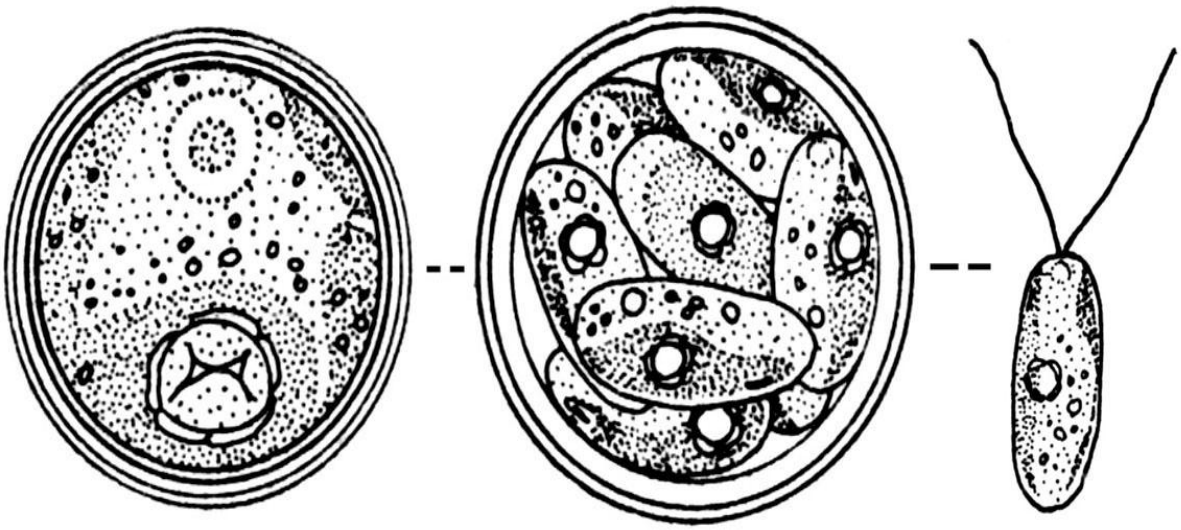

Рис. 31. Характер будови вегетативної клітини та зооспороутворення у Chlorococcum infusionum

Характерний представник ґрунтової альгофлори, зрідка трапляється у прісних водоймах та як фікобіонт лишайників.

Порядок сфероплеєві – *Sphaeropleales*

Об'єднує одноклітинні та колоніальні (ценобіальні), зрідка багатоклітинно-нитчасті зелені водорості кокоїдної й нитчастої морфологічної структури тіла, одноядерні та багатоядерні. Клітинна оболонка тришарова, з шаром кристалічно впорядкованої целюлози, суцільна чи сегментована. Хлоропласти парієтальні чашоподібні, сітчасті до дископодібних, з одним, декількома чи численними піреноїдами, інколи без них.

За особливостями мітозу та цитокінезу не відрізняються суттєво від представників хлорококових водоростей: веретено формується за участю центріолей, дочірні ядра розходяться в анафазі, а центріолі розміщуються на їхніх проксимальних полюсах; помітного зближення ядер у телофазі не спостерігається, а цитокінез здійснюється за типом кільцевої борозни з інвагінацією плазмалеми.

Розмноження нестатеве (голими зооспорами та автоспорами) і статеве (ізогамія). Базальні тіла джгутикового апарату зооспор хрестоподібно-симетричні, в одній площині, майже паралельні, не зміщені й орієнтовані за конфігурацією «12/6». Життєвий цикл гаплофазний із зиготичною редукцією, інколи з гетероморфною зміною поколінь – ценобіальний

гаметоспорофіт та одноклітинний спорофіт-поліедр (наприклад, *Hydrodictyon, Pediastrum*).

Переважно континентально прісноводні та наземні ґрунтові водорості. Активні компоненти альгоугруповань риборозплідних ставків і біологічних ставків очисних споруд, індикатори ступеню забруднення водного середовища. Їм властивий масовий розвиток та здатність до формування процесу «цвітіння» води стоячих водойм. Деякі види зарекомендували себе як високопродуктивні і калорійні біологічні домішки до корму худобі, птиці, як харчова основа трофічного ланцюга безхребетні – риби.

Об'єм порядку активно переглядається завдячуючи сучасним молекулярно-біологічному та електронно-мікроскопічному вивченню окремих представників. Переважна більшість таксонів розглядалась донедавна серед порядків *Chlorococcales* та *Ulothrichales,* проте за вказаними діагностичними ознаками вони виокремлені нині в еволюційно самостійну групу. Порядок сфероплеєвих один із найчисельніших серед *Chlorophyta* завдячуючи різноманіттю кокоїдних зелених водоростей родин *Scenedesmaceae* та *Selenastraceae*. Далі наведені характеристики деяких представників порядку.

Рід неохлоріс – *Neochloris.* Одноклітинні, сферичні зелені водорості з одним пристінним чашоподібним хлоропластом та піреноїдом. Розмноження відбувається дводжгутиковими зооспорами (8–32), за типом *Dunaliella,* позбавлених клітинної оболонки – «голих» або гемізооспорами. Статевий процес ізогамний.

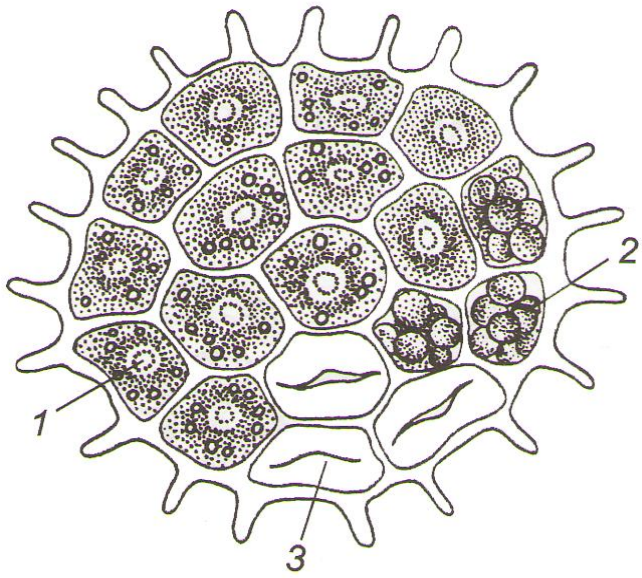

Рис. 32. Загальний вигляд ценобію педіаструма Борієва – Pediastrum boryanum: 1 – вегетативні клітини, 2 – клітини в період формування зооспор, 3 – пусті материнські клітини, після виходу зооспор

Типовий представник ґрунтової альгофлори. Аналог роду *Chlorococcum,* проте має інший тип зооспор позбавлених клітинної оболонки.

Рід педіаструм – *Pediastrum* (рис. 32). Представник ценобіальної лінії еволюції серед сфероплеєвих водоростей. Характеризується наявністю дископодібних одношарових, зазвичай сплощено-платівчатих суцільних чи перфорованих ценобіїв з 4–128 клітин, які розміщені концентричними колами і

поєднані боками. Клітини з одним пристінним хлоропластом, одним-кількома піреноїдами й кількома ядрами, у більшості видів диференційовані на зовнішні (з 1–2 відростками) та внутрішні (прямокутні, трапецієподібні – без відростків, інколи Н-подібні, як і зовнішні). Оболонка клітин гладенька, бородавчата чи шипувата, добре зберігається у викопному стані. Розмноження нестатеве (зооспорами) та статеве (ізогамія). У циклі розвитку при нестатевому розмноженні наявна стадія поліедра, у форму якого проростає зооспора після звільнення в слизовому міхурі із материнської клітини. Формування нового ценобію із зооспор відбувається за межами материнської клітини.

Типовий представник планктону і бентосу прісних водойм, інколи обумовлює «цвітіння» стоячих водойм (південні регіони України). Індикатор екологічного стану водойм та показник-біостратифікатор природніх умов минулого.

Рід гідродікціон (водяна сіточка) – *Hydrodictyon* (рис. 33).

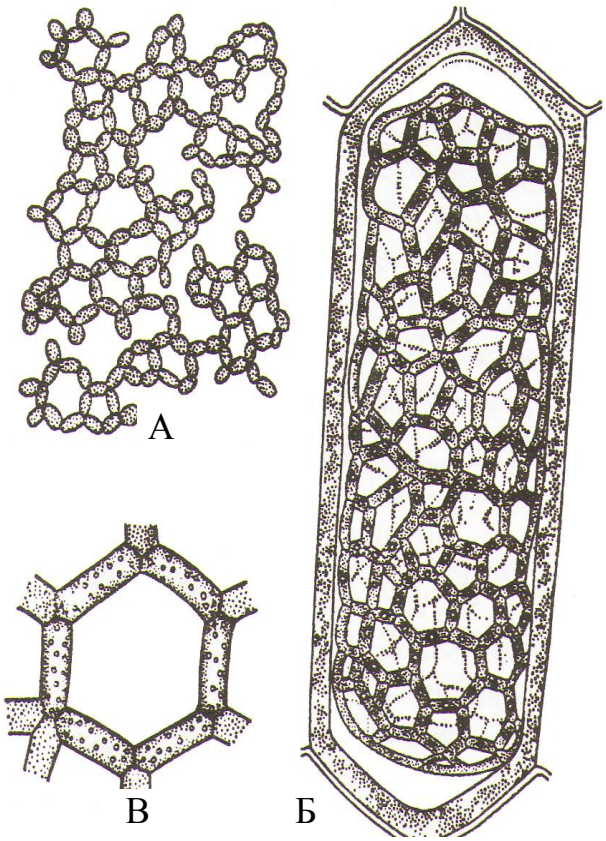

Рис. 33. Схематичне зображення Hydrodictyon africanum (А) та H. reticulatum (Б-В): Б – сформований дочірній ценобій в материнській клітині; В – характер з'єднання клітин у комірках молодої сіточки

Ценобіальна, макроскопічна форма сфероплеєвих водоростей, яка сформована поєднанням кількох тисяч клітин у сітчасте мішкоподібне угруповання завдовжки понад 30–50 *см*. Клітини багатоядерні, циліндричні, з'єднані з 3–4 сусідніми, утворюючи п'яти-шестигранні комірки, що формують разом виразну сітку, яка помітна неозброєним оком. Оболонка целюлозна, з кутинізованим зовнішнім шаром. Хлоропласт неправильно-сітчастий, з численними піреноїдами.

Розмноження нестатеве (дводжгутиковими голими зооспорами, які формують дочірній ценобій у материнській клітині) та статеве (ізогамія). Зигота, після копуляції гамет за межами клітини, з потовщеною оболонкою і запасом жирів, забарвлених каротиноїдами в оранжево-червоний колір, проростає чотирма гаплоїдними зооспорами, які розвиваються в поліед-

ричні клітини (стадія поліедра – спорофіт) з наступним утворенням нових зооспор, за умов поєднання з яких формується дочірній ценобій. Життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною редукцією, та гетероморфною зміною поколінь – ценобіальний гаметоспорофіт й одноклітинний спорофіт-поліедр.

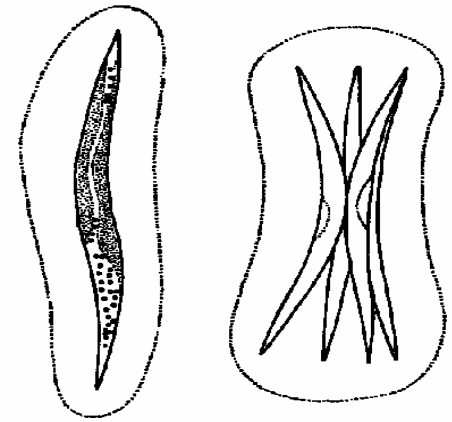

Рис. 34. Окрема клітина й ослизнена колонія Ankistrodesmus

Гідродікціон сітчастий (*Hydrodictyon reticulatum*), єдиний представник роду у флорі України, трапляється в ефемерних і заплавах водоймах, інколи ставках та озерах. Потенційний збудник «цвітіння» води ставковоподібних водойм.

Рід анкістродесмус – *Ankistrodesmus* (рис. 34). Колоніальні (віялоподібні чи пучкуваті), автоспорові зелені водорості, звично поєднані між собою центральною частиною веретеноподібних клітин та оточені слизом. Хлоропласт пристінний, без піреноїда чи «голим піреноїдом» та одним ядром. Нестатеве розмноження відбувається 2–8, інколи 16 автоспорами, розташованими в материнській клітині паралельно одна одній. Типовий представник планктону евтрофних водойм, інколи розвивається в значній кількості, зокрема у водоймах ставкового типу.

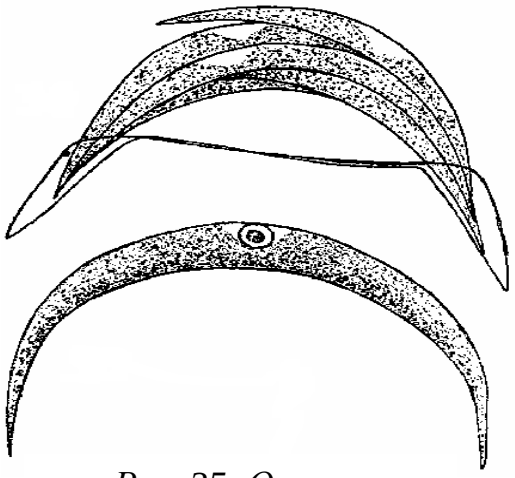

Рис. 35. Окрема вегетативна клітина та процес виходу автоспор із оболонки материнської клітини у Monoraphidium arcuatum

Рід монорафідіум – *Monoraphidium* (рис. 35). Об'єднує одноклітинні голкоподібні клітини з пристінним хлоропластом, без піреноїда чи голим піреноїдом, непомітним під світловим мікроскопом. Розмноження 2–16 автоспорами, які розміщуються в материнскій клітині серійно та звільняються за умов поздовжнього розриву оболонки материнскої клітини.

Види дуже поширені у різних типах водойм на території України. Заселяють різні біотопи зростання, переважно товщу водного середовища. Індикатори екологічного стану водойм.

Рід целаструм – *Coelastrum* (рис. 36). Характеризується сферично кулястими ценобіями із 8–32 (до 128) клітин. Клітини сферичні, яйцеподібні, пірамідально-трапецієподібні, нерідко з боковими виростами, якими вони зростаються між собою. Клітинна оболонка гладенька чи бородавчаста,

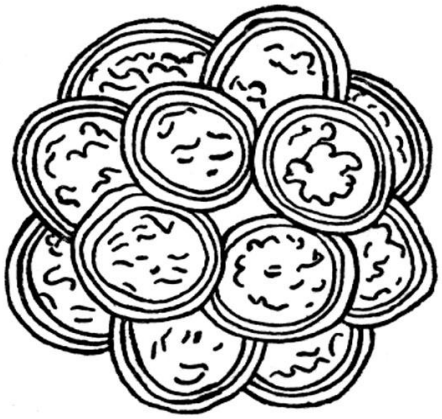

Рис. 36. Загальний вигляд ценобію Coelastrum microporum

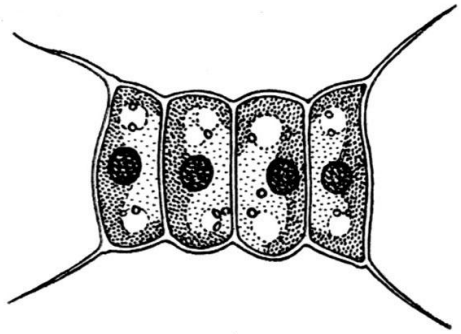

Рис. 37. Загальний вигляд ценобію Desmodesmus communis

складається з двох шарів: зовнішнього – пектинового і внутрішнього – целюлозного.

Нестатеве розмноження відбувається автоспорами, які утворюються шляхом послідовного чи одночасного поділу протопласта і формуванням дочірнього ценобію всередині материнської клітини.

Зазвичай поширений у водоймах стоячого типу. Типовий представник риборозплідних і біологічних очисних ставків. Індикаторні організми щодо екологічного стану водойм.

Рід десмодесмус – *Desmodesmus* (рис. 37). Об'єднує ценобіальні форми, які мають однорядне лінійне розміщення клітин, що зрослися боками. Клітини овально-циліндричні з різноманітними «прикрасами» та утворами (шипи, зубчики, роги, ребра, бородавки тощо) на полюсах чи поверхні клітинної оболонки.

Нестатеве розмноження відбувається автоспорами, з формування ценобію в материнській клітині. Статеве розмноження (ізогамія) відоме лише для деяких видів. Монадні форми мають базальні тіла зорієнтовані за типом «12/6». Дуже поширені у водоймах різного типу. Активно використовують у практиці аквакультури та ставковому рибному господарстві як компонент харчового ланцюга гідробіонтів, продуценти різноманітних речовин і визнаний об'єкт харчових біодомішок у раціоні свійських птахів, великої рогатої худоби тощо. Окремі види спричиняють «цвітіння» води у ставках, зокрема риборозплідних.

Порядок Хетофорові – *Chaetophorales*

Об'єднує багатоклітинні нитчасті нерозгалужені і гетеротрихальні, складно диференційовані зелені водорості, з клітинною оболонкою, що має кристалічно впорядкований шар целюлози та первинні плазмодесми пори між клітинами.

Монадні форми розмноження голі (дводжгутикові зооспори та 4-х джгутикові гамети) і базальні тіла джгутиків розміщені за годинниковою стрілкою (конфігурація «1/7»). Статевий процес ізогамний. Мітотичне

веретено у процесі мітозу формується за участю центріолей, дочірні ядра розходяться в анафазі, а центріолі розміщуються на дистальних полюсах цих ядер. а із залишків веретена утворюється фікопласт. Ядра в телофазі зближуються завдяки скороченню залишків інтерзонального веретена, формується клітинна платівка з порами і плазмодесмами. Життєвий цикл гаплофазний.

Зростають у перифітоні прісних і солонуватоводних континентальних водойм, зазвичай навесні.

Порядок об'єднує сукупність родів, які засвідчують поступове морфологічне ускладнення нитчатої структури слані водоростей від типово нитчастої (*Uronema*) до гетеротрихальної (*Stigeoclonium, Draparnaldia).*

Рід стигеоклоніум – *Stigeoclonium* (рис. 38). Макроскопічні нитчасті зелені водорості завдовшки до 40 *см*, слань яких гетеротрихального типу, з розгалуженими висхідними та сланкими нитками. Висхідні нитки – асимілюючі і репродуктивні, завужені до верхівки та зазвичай закінчуються безбарвними волосками (хетами), утворюють куликоподібні розростання. Сланкі, розгалужені в площині нитки, формують підошву та часто зростаються боками й утворюють паренхіматозну платівку, якою прикріплюються до субстрату. Хлоропласт пристінний, пояско- або кільцеподібний, суцільний чи сітчасто-продірявлений, з одним чи декількома піреноїдами. Вегетативне розмноження відбувається акінетами, безстатеве – чотири- джгутиковими зооспорами або апланоспорами, статеве – дводжгутиковими гаметами (ізогамія). Життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною редукцією.

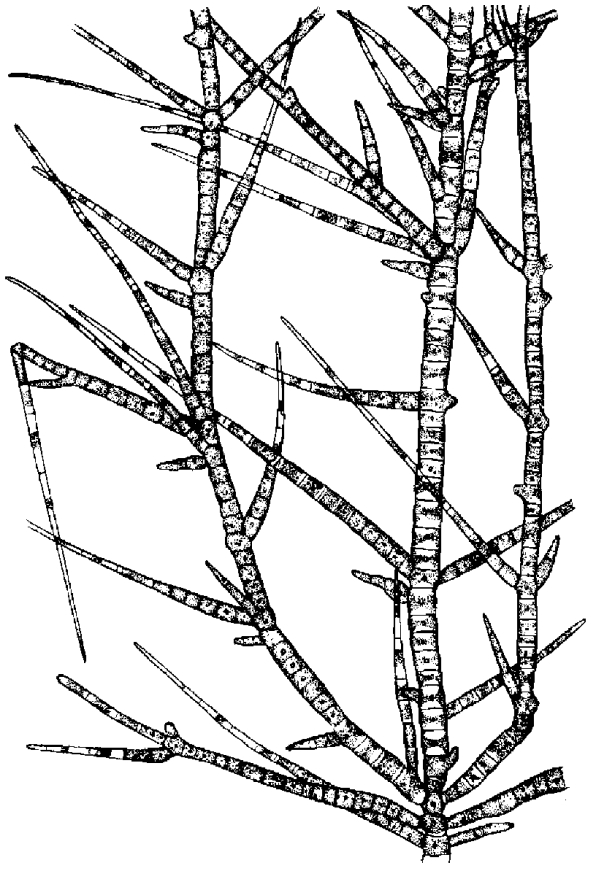

Рис. 38. Фрагмент різнонитчастого талому Stigeoclonium sp.

Дуже поширені у прісних та солонуватоводних водотоках, переважно виразно проточного типу, трапляються зазвичай серед перифітону водних квіткових рослин, різних дерев'янистих субстратів, каміння, черепашок молюсків тощо.

Рід драпарнальдія – *Draparnaldia* (рис. 39). Макроскопічні кущикоподібні форми, оточені слизом, з виразно диференційовано гетеротри-

хальною сланню: нитки сланкі (базальні, ризоїдальні, з функцією прикріплення), висхідні опірні (з редукованою функцією «стебла») та нитки асимілятори, з функцією фотосинтезу та розмноження. Верхівки клітин оснащені хетами. Хлоропласт пристінний, пояско- або кільцеподібний, суцільний або сітчасто-продірявлений, з численними піреноїдами.

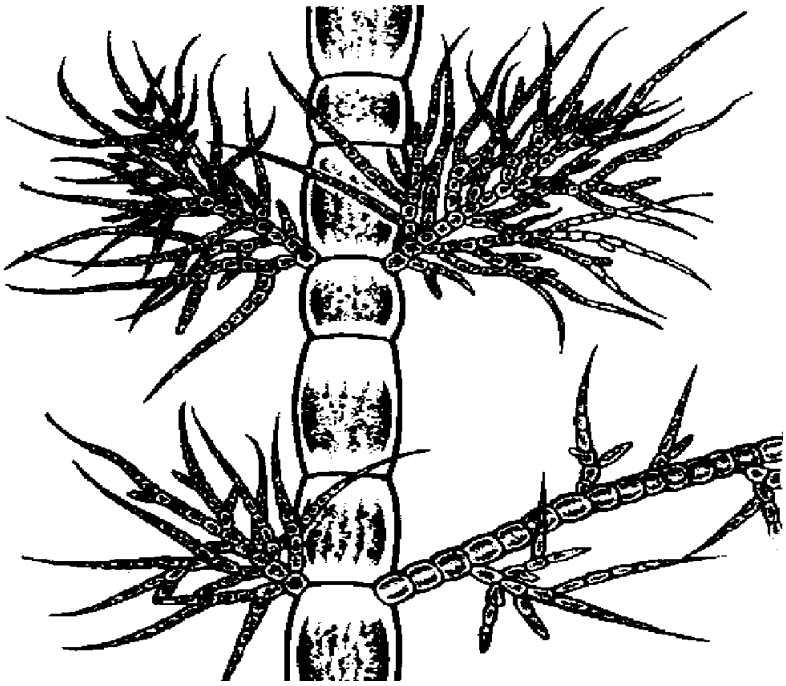

Рис. 39. Фрагмент талому Draparnaldia glomerata

Розмноження відбувається безстатево мікро- і макроспорами, а також апланоспорами, статево дводжгутиковими гаметами (ізогамія).

Активний розвиток спостерігається навесні, у прісних водоймах, переважно у холодних водотоках, зрідка стоячих водоймах, серед обростань каміння, дерев'янисто субстрату, водних квіткових рослин, черепашок молюсків тощо.

Клас Требуксієві – *Trebouxiophyceae*

Об'єднує переважно одноклітинні, кокоїдні, рідше багатоклітинні колоніальні, нитчасті і гетеротрихальні чи пластинчастої структури водорості, які зростають за аерофітних та едафічних чи симбіотичних умов, а також у прісних континентальних водоймах. Підтверджена приналежність до класу близько 300 видів, із яких у флорі України відомо біля 200.

Мають тришарову целюлозно-пектинову оболонку, з проміжним (нерідко відсутнім) спорополеніновим шаром, хрестоподібною джгутиковою «кореневою» системою з базальними тілами, зміщеними проти годинникової стрілки (система за конфігурацією «11/5»). Цитокінез відбувається шляхом закладання перетинки за участю фікопласта,

наявність напівзакритого (як виняток закритого) мітозу і метацентричного веретена – наявністю центріолей та їх розміщенням з боків веретена.

Розмноження нестатеве зооспорами й автоспорами, зрідка вегетативне поділом клітини надвоє. Водночас, спостерігається утворенням акінет. Статевий процес – ізогамія та оогамія, які властиві лише окремим представникам.

За сукупністю ознак, в основі яких залишається тип морфологічної структури тіла та особливості репродуктивного процесу і мітозу, а також результатів сучасних молекулярно-біологічних підходів розроблена класифікаційна схема класу з розмежуванням наступних порядків: *Chlorellales*, *Trebouxiales* та *Prasiolales*.

Порядок хлорелові – *Chlorellales*

Одноклітинні і колоніальні зелені водорості кокоїдного типу морфологічної структури тіла.

Розмноженням нестатеве за допомогою автоспор. Хлоропласт парієнтальний, чашоподібний, з одним піреноїдом.

Дуже поширені ці водорості переважно в прісноводних водоймах та едафону й аерофітону. Активні компоненти альгоценозів водойм із стоячою водою та угруповань водоростей аерофітних місцезростань. Індикатори стану водного середовища. Викликають «цвітіння» води природних водойм. Визнані об’єкти аквакультури та фікотехнології, окремі види уведені в промислову культуру.

Рід хлорела – *Chlorella* (рис. 40). Одноклітинні, кокоїдні водорості з гладенькою клітинною (спорополенін-вмісною) оболонкою, пристінним чашоподібиним хлоропластом та піреноїдом. Розмноження виключно автоспорами (2–8), які звільняються після розриву оболонки материнської клітини. Для окремих видів описані спочиваючі клітини – акінети.

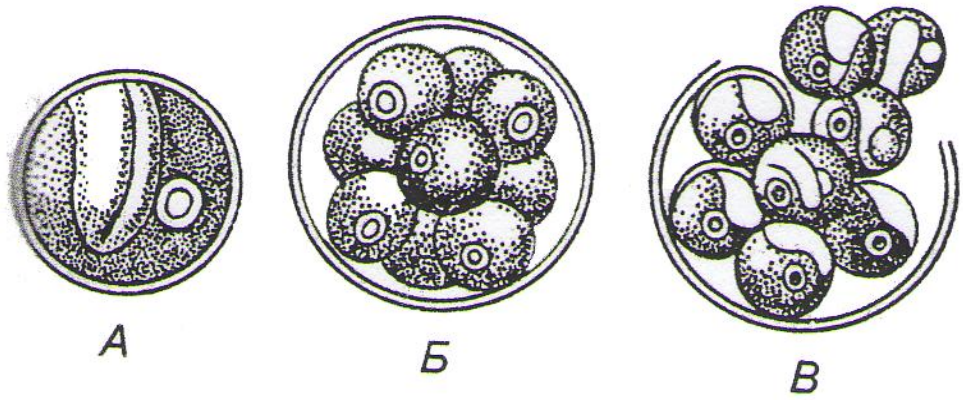

Рис. 40. Різні стадії розвитку Chlorella vulgaris:
А – вегетативна клітина; Б–В – формування та вихід автоспор із материнської клітини

Об’єкт промислової культури, різноманітних науково-практичних експериментів (космічних, фізіолого-біохімічних тощо), компонент альгоценозів різних типів водойм, едафону й аерофітону, і також альгологічного шару лишайників і інших симбіотичних угруповань.

Рід ооцистіс – *Oocystis* (рис. 41). Одноклітинні чи колоніальні зелені водорості, клітини овальні з широко заокругленими полюсами та певним потовщенням їх. Оболонки материнської клітини під час розмноження здатні до значного розширення зі збереженням різних (до 3) генерацій дочірніх клітин-колоній. Розмноження 2–16 автоспорами, які звільняються при ослизненні чи розриві материнської оболонки.

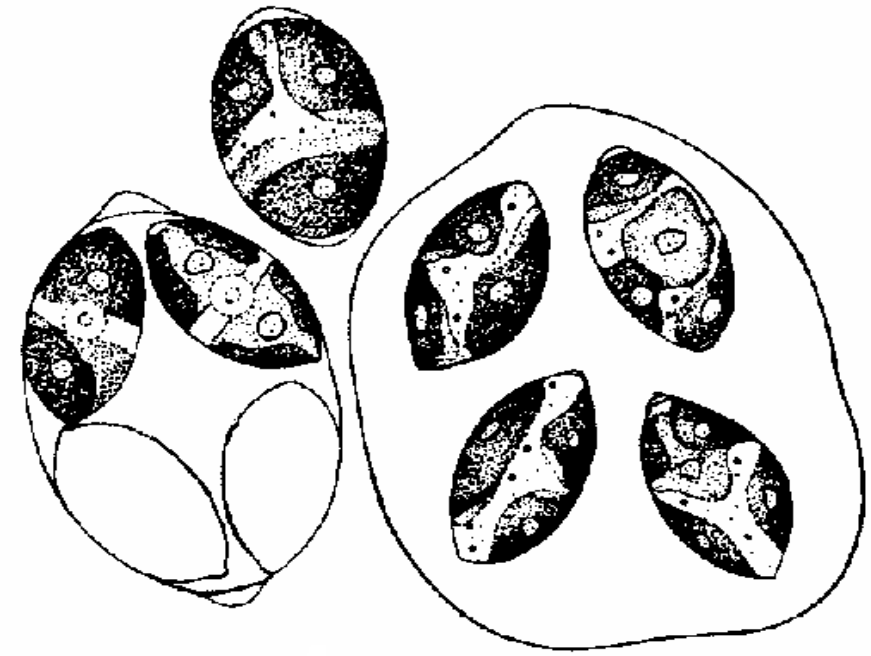

Рис. 41. Вегетативна клітина та характер формування колоній першої генерації у роді Oocystis

Звичайний представник планктону та бентосу водойм різного типу, нерідко трапляється у стоячих водоймах.

Відділ Стрептофітові водорості – Streptophyta

Еукаріотичні, вільно плаваючі чи прикріплені, одно- і багатоклітинні, мікро- та макроскопічні (до 30 *см*), переважно прісноводні, рідше солоноватоводні й аерофільні водорості, монадного, кокоїдного, сарциноїдного, нитчастого та гетеротрихального типу структури слані, інколи з паренхіматозно-платівчатим чи членисто-кільцевим таломом із листоподібними, стеблоподібними, ризоїдоподібними утворами. Ця група водоростей виникла, ймовірно, біля 1400 млн. років тому – у верхньому докембрію-протерозою та дала початок судинним рослинам, біля 470 млн. років тому. Їхнє різноманіття нині становить понад 3 тис. видів, а в Україні

нараховує біля 900 видів. За складом пігментного комплексу – хлорофіл *a* та *b* (в тих же пропорціях) і переважанням над каротиноїдами (α-, β-, γ- та ε -каротин) та вмістом ксантофілів лютеїнового ряду (лютеїн, зеаксантин, неоксантин, віолаксантин, антераксантин) – аналогічні зеленим водоростям і вищим рослинам. Хлоропласти первинно симбіотичні, типово рослинні, вкриті двомембранною оболонкою, а тілакоїди згруповані в 2–6-членні (інколи більше) ламели або формують грани. Піреноїд занурений у строму хлоропласта, пронизаний тілакоїдами. Запасний продукт – крохмаль, що у вигляді окремих зерен, облямовує піреноїд і знаходиться в стромі. Розмноження відбувається нестатеве (відсутнє у високоорганізованих).

За сукупністю ультрамікроскопічних та молекулярно-біологічних ознак підтверджена самостійність групи рослин, які відрізняються від зелених водоростей (*Chlorophyta*) та об'єднані до відділу *Streptophyta*. Він охоплює як водорості, так і судинні рослини й представляє проміжну, філогенетично споріднену ланку загальної рослинної лінії розвитку та містить вихідну анцестральну групу квіткових рослин. Діагностичними ознаками водоростей цього відділу є наявність у монадних форм чи стадій їх розвитку субмікроскопічних лусочок (на оболонці чи джгутиках), асиметричної джгутикової «кореневої» системи з багатошаровою мікрофібрилярною структурою, формування клітинної поперечної стінки між дочірніми клітинами за типом фрагмопласта, а також відкритого чи напівзакритого мітозу.

Нестатеве розмноження – дводжгутиковими зооспорами, з ультраструктурних лусочок чи без них, апланоспорами, чи вегетативно – завдячуючи виводковим бульбочкам (харові водорості). Статеве розмноження – оогамія та кон'югація (властиві лише деяким представникам). Цитокінез здійснюється кільцевою борозною (доцентрове формування) або шляхом утворення клітинної платівки (відцентрове формування) за типом фрагмопласта (початкові мікротрубочки клітинної платівки орієнтуються перпендикулярно до майбутньої перегородки). «Коренева» системи джгутиків характеризується асиметричним типом розміщення, а перехідна зона джгутика має специфічну зірчасту структуру.

Систематика відділу перебуває в стані розробки та уточнення. Найвизнанішою є схема поділу водоростей цього відділу на 3 класи: Zygnematophyceae, Charophyceae та Mesostigmatophyceae, розмежування яких проведено за типом статевого процесу, особливостями онтогенезу (наявністю джгутикових стадій), цитокінезу і мітозу, будовою статевих органів і джгутикового апарату. Разом з цим, в основі поділу на порядки покладено тип морфологічної структури тіла водоростей й особливості їхньої будови.

Клас Зигнемові – *Zygnematophyceae*

Обє'днує одноклітинні кокоїдні і нитчасті нерозгалужені водорості, в циклі розвитку яких відсутні будь-які рухливі монадні стадії та властивий статевий процес за типом кон'югації. Переважно мікроскопічні водорості, мешканці прісних водойм і лише незначна кількість видів відомі з солоних водойм та аерофітних чи едафічних місцезростань. Це один з найчисельніших класів водоростей, що нараховує біля 10 000 видів світової флори, та понад 1100 видових і внутрішньовидових таксонів альгофлори України. Водорості цього класу разом з харофітними формують фрагмопластну лінію еволюції зелених водоростей, яка через їх пращурів дала початок вищим наземним рослинам.

Клітини кокоїдних форм поодинокі або формують ланцюжкоподібні колонії, нерідко перетягнуті в центральній частині і складаються із двох напівклітин. Нитчасті форми у вигляді однорядних нерозгалужених ниток, що складаються з витянутих або коротких циліндричних клітин. Оболонка клітин 3-шарова – пектиново-целюлозна (верхній шар – ослизнений, пектиновий, середній та внутрішній – целюлозні), пориста. Характерні види з центральними хлоропластами зірчастої або пластинчастої форми, пристінні спіралеподібно-стрічковидні. Цитокінез відбувається внаслідок одночасного росту кільцевої борозни та клітинної платівки, що є суцільною, без пор і плазмодесм між дочірніми клітинами. Характерне вегетативне (поділ клітин навпіл у одноклітинних, фрагментація ниток у нитчастих форм, інколи формування акінет) та статеве розмноження за типом кон'югації. Зигота проростає 1–4 проростками. Мітоз напіввідкритий, центріолі відсутні, веретено зберігається протягом всієї телофази. Життєвий цикл гаплофазний, без чергування поколінь.

За біохімічними ознаками аналогічний іншим класам водоростей «зеленої» лінії еволюції, не відрізняючись за складом пігментів, продуктів асиміляції тощо.

Класифікаційна схема класу знаходиться в процесі доопрацювання та погодження класичних морфолого-цитологічних ознак із сучасними молекулярно-генетичними. За типом морфологічної структури тіла, диференціацією клітин на напівклітини, характером оболонки та її скульптурованістю, а також кількістю проростків, що розвиваються із зиготи розрізняють 2–4 порядки, проте за сукупністю класичних і сучасних даних виправданим є визнання лише двох: *Desmidiales* (одноклітинні, кокоїдні, зрідка псевдонитчасті водорості з багато скульптурованою оболонкою та сформовані нерідко із двох симетричних половинок – напівклітин і складним поровим апаратом: *Closterium, Cosmarium, Gonatozygon, Micrasterias, Staurastrum*) та *Zygnematales* (кокоїдні форми з гладенькою оболонкою, не розмежовані на напівклітини: *Cylindrocystis, Mesotaenium* та

нитчасті водорості з цільною суцільною гладкою оболонкою, нерідко покрита шаром слизу: *Mougeotia, Spirogyra, Zygnema*).

Представники *Desmidiales* є характерними компонентами альгоценозів стоячих, заболочених водойм з кислою реакцією середовища, та вод збіднених кальцієм, інколи трапляються за аерофітних умов і в грунті. Види порядку *Zygnematales* трапляються в різнотипних водотоках і водоймах, нерідко формують значні маси зеленого ослизненого «жабуриння».

За програмою та завданнями курсу ми розглянемо лише основних представників порядку *Zygnematales.*

Порядок зигнемові - *Zygnematales*

Об'єднує кокоїдні та нерозгалужені нитчасті водорості (біля 1600 видів, з яких у флорі України – біля 200). Клітини кокоїдно-веретеновидні, циліндричні, не перешнуровані, з оболонкою позбавленою пор та вкриті шаром слизу. Хлоропласти осьові пластинчасті, стрічкоподібні і зірчасті, з одним чи декількома піреноїдами. Вегетативне розмноження відбувається поперечним поділом клітин навпіл (кокоїдні форми) та фрагментацією ниток (нитчасті форми), а статеве розмноження – за типом анізогамної кон'югації (бічної та драбинчастої). За кон'югації кокоїдних форм спостерігається ослизнення їхніх оболонок і формування загального шару слизу, в якому кожна з клітин формує короткий копуляційний відросток, що направляється до сусіднього партнера. Після зустрічі копуляційних відростків відбувається розчинення їх оболонок і злиття протопластів клітин з формуванням зиготи. За кон'югації нитчастих форм відзначено формування копуляційного каналу між двома клітинами однієї нитки (бічна кон'югація) чи між клітинами сусідніх ниток (драбинчаста кон'югація). Останній тип кон'югації відбувається при ослизненні обох ниток спільним шаром слизу з формуванням від кожної чи окремої клітини у напрямку до клітини партнера копуляційного відростку (в результаті чого утворюється перетинчаста драбиноподібна структура). Після їхньої зустрічі та розчинення оболонок, формується копуляційний канал, через який рухаються назустріч протопласти обох клітин чи лише один із них і зливаються з утворенням зиготи в самому каналі чи в одній з клітин. Зигота формує товсту тришарову оболонку, верхній шар якої оптимально орнаментований і перетворюється на зигоспору. Після періоду спокою, ядро зигоспори редукційно ділиться й утворюються одна (у нитчастих форм) чи чотири (у кокоїдних) проростки нових вегетативних клітин.

Рід спірогіра – ***Spirogyra*** (рис. 42). Має нитчастий талом, частіше вільно плаваючий, інколи прикріплений ризоїдами до субстрату. Клітини коротко-циліндричні чи видовжені з центральною великою вакуолею з клітинним

соком і зовнішньою целюлозною оболонкою та шаром слизу. Цитоплазма займає периферичне пристінне положення, а невелика ділянка в центрі вакуолі містить інтенсивно помітне ядро та з'єднується з периферичною частиною кількома цитоплазматичними тяжами. Хлоропласти стрічковидно-спіральні (від одного до чотирьох) з розсіченими краями та чисельними піреноїдами. Ядро розміщується у центрі, з помітним ядерцем (рис. 43).

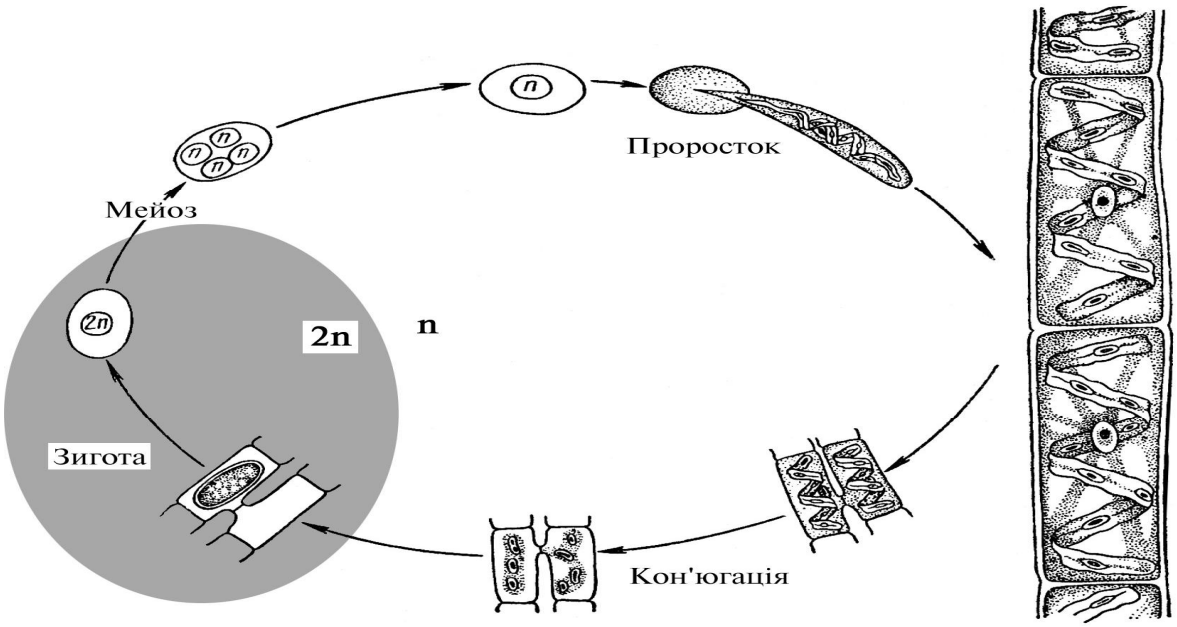

Рис. 42. Життєвий цикл видів роду Spirogyra

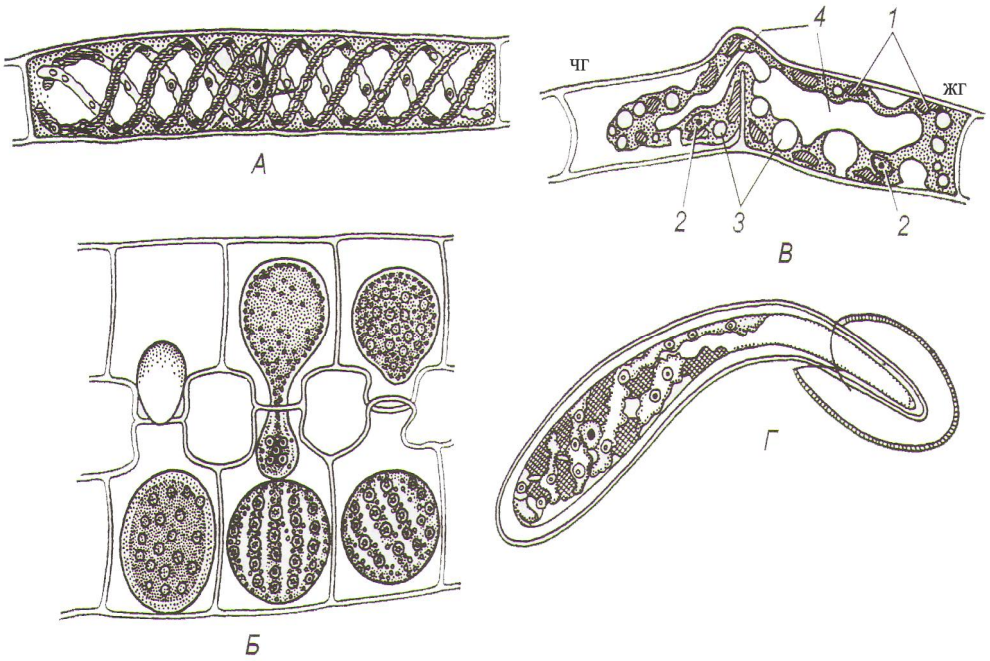

Рис. 43. Особливості будови та статевого процесу у видів роду Spirogyra:
А – будова клітини; Б – кон'югація драбинчаста; В – кон'югація бічна;
Г – проростання зиготи; жг *– жіноча гамета;* чг *– чоловіча гамета;*
1 – хлоропласти; 2 – ядро; 3 – скоротливі вакуолі; 4 – центральна вакуоля

Рід зигнема – *Zygnema*. Близькоспоріднений за зовнішнім виглядом до попереднього роду представник нитчастих зигнемових водоростей. Характеризується витягнуто-циліндричними клітинами з 2 зірчастими хлоропластами, поєднаних цитоплазматичними тяжами, з піреноїдами в центрі кожного та наявністю тонкого зовнішнього шару слизу (рис. 44). Інколи спостерігається формування базальних ризоїдів. Це типовий представник заболочених водойм.

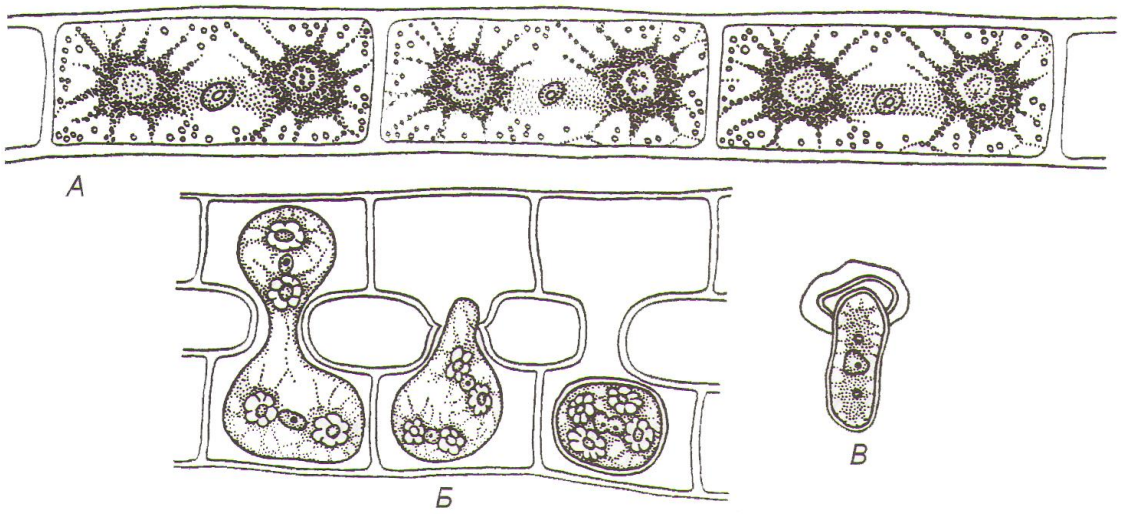

Рис. 44. Схематичний вигляд нитки представника роду Zygnema та статевого процесу: А – будова клітини; Б – драбинчаста кон'югація; В – проростання зиготи.

Клас харові *Charophyceae*

Об'єднує одноклітинні кокоїдні, сарциноїдні (*Chaetoshpaeridium* і *Chlorokybus*) та багатоклітинні нитчасті – (*Klebsormidium* і *Raphidonema)* й гетеротрихальні водорості паренхіматозно-дисковидної (*Coleochaete*) чи специфічної членисто-кільчастої будови, у яких статевий процес – високоспеціалізована оогамія (*Chara, Nitella* тощо). Монадні клітини (сперматозоїди у *Charales* та зооспори із гаметами у інших представників) вкриті на поверхні плазмалеми субмікроскопічними органічними лусочками та характеризуються асиметричним цитоскелетом з джгутиками на вентральному боці біля верхівки клітини і направлені в бік. Вони вирізняються серед інших представників водоростей «зеленої лінії еволюції» особливостями ультрацитологічної будови джгутикових «коренів» та мають аналогічний тип організації цих структур, який властивий сперматозоїдам вищих рослин. Цитокінез відбувається за участю фрагмопласта з утворенням клітинної платівки з порами та плазмодесмами у різнонитчастих (гетеротрихальних) представників (*Charales*), але які відсутні у кокоїдних, сарциноїдних та нитчастих форм.

Мітоз відкритий чи напіввідкритий. Розмноження відбувається статевим (оогамія, зрідка гетерогамія) та нестатевим шляхом (поділом клітин надвоє, фрагментацією таломів, 2-джгутиковими зооспорами, зрідка – акінетами), а також вегетативним розмноженням – вивідковими бруньками (*Charales*).

За біохімічними складом споріднений з іншими класами водоростей «зеленої лінії еволюції», не вирізняючись за складом пігментів.

Обсяг класу та його представленність значно вирізняються у різних авторів, у залежності від поглядів кожного з них на значущість окремих діагностичних ознак та їх погодженності з результатами цитологічних і молекулярно-генетичних досліджень окремих представників. Сучасним та достатньо обгрунтованим уявленням, що суттєво вирізняється від класичного, багато років використовуваного поділу цього класу лише з виокремленням порядку *Charales,* є класифікаційна схема з розмежуванням та включенням до *Charophyceae* додаткових 4 порядків – *Chaetoshpaeridales, Chlorokybales, Klebsormidiales* та *Coleochaetales*. В основу такого класифікаційного підходу покладені відомості щодо філогенетичної спорідненості окремих таксонів та комплексу морфолого-цитологічних ознак (тип морфологічної структури слані та характер її будови, особливості цитокінезу і процесу розмноження, наявності статевого процесу тощо). Вихідною ланкою цієї групи рослин (та вищих рослин також) розглядаються представники вимерлих *Chaetosphaeridales,* що є сестринською групою до *Charales,* і поєднуються між собою завдяки невідомого спільного предка.

За наявної програми та визначених завдань курсу ми розглянемо лише типових представників – порядок *Charales* та рід *Chara*.

Порядок харові – *Charales*

Об’єднує макроскопічні водорості (завдовжки до 20–30–100 *см*, біля 150 видів сучасної світової флори та понад 1000 видів викопних), членисто-кільчастої будови з диференціацією на вузли та міжвузля, прикріплені до субстрату ризоїдами; властивий високо спеціалізований оогамний статевий процес та багатоклітинні жіночі статеві органи (антеридії та оогонії), а рухливі стадії представлені лише сперматозоїдами. За загальним морфологічним виглядом нагадують спорофіти хвощів, зростають у прісних і солонуватих водах (континентальні стоячі водойми та морські лимани). Найпоширенішими родами є *Chara*, *Nitella*, *Tolypella*, які вирізняються за наявністю «стеблової кори», що відсутня у двох останніх родів, і складу коронки – одноярусна, 5-членна – у *Chara* та двоярусна і 10-членна – у інших.

Харові водорості нерідко формують суцільні зарості у місцях, де розвиваються і відіграють суттєву роль у продукційному режимі водойм.

Ооспори (зиготи у стані спокою) є джерелом корму для водоплаваючих птахів, особливо під час осінніх перельотів. У теоретичному аспекті важливим є змога залучення їх як зручні об'єкти фізіологічних і біофізичних досліджень та вивчати на цих рослинах процес руху цитоплазми й електрофізіологічні явища (зокрема, різницю потенціалів та опір цитоплазми). Відзначена хвиля збудження вздовж усієї клітини при дії електичним імпульсом засвідчує наявність потенціалу дії, що дозволило його віднести до категорії нервових імпульсів, аналогічних у хордових. Викопні харові водорості використовують для визначення віку осадових порід у геології (їх рештки відомі з силуру – біля 420 млн.років тому).

Рід Хара – *Chara* (рис. 45). Спорофіти за виглядом «кущика», що сформований з основної осі: поєднаних прямостоячих опірних ниток необмеженого росту – «стебел» та бічних кільцево розміщених асимілятор-них ниток обмеженого росту – «листків» (диференційованих на вузли і міжвузля), а також багатоклітинних ниткоподібних ризоїдів, якими прикріплюється до ґрунту. Міжвузля є поєднанням великих видовжених клітин, з верхівковим ростом, які покриті «корою» (що відсутня в іншого роду харових водоростей – *Nitella*). Вузли та міжвузля формуються в результаті поділу апікальної клітини, яка має подвійну диференціацію. Стеблові базальні вузли дають початок «корі» та «прилисткам», з клітин кожного з таких вузлів формуються дві нитки, одна з яких росте вгору, а друга – вниз, за поєднання яких у центральній частині міжвузля й утворюється зовнішній захистний шар основи. З клітин листкових вузлів розвиваються багатоклітинні статеві органи: чоловічий – антеридій і жіночий – оогоній. Периферичні клітини нижнього вузла головної осі дають початок ризоїдам. На ризоїдальних вузлах утворюються вивідкові бруньки (бульбочки), за допомогою яких відбувається вегетативне розмноження. Оболонка клітин целюлозна, зазвичай просякнута вапном. Клітина містить велику вакуолю з клітинним соком, а цитоплазма з органелами має периферійне розмішення та поділена на дві зони – стабільну й лабільну.

Стабільна зона містить одношарово розміщені дрібні дископодібні хлоропласти без піреноїдів і прилягає до плазмалеми, а лабільна зона – чисельні ядра, мітохондрії, елементи ендоплазматичної сітки та прикріплені до них мікрофібрили міозину. У проміжку між вказаними зонами розміщені паралельні пучки актину, що направляють рух фікрофібрил міозину з приєднаними до них органелами. Рух цитоплазми до 100 *мкм/ сек* сприяє активному переміщенню складових лабільної зони вздовж осі клітини. Клітини меживузля у дорослому стані багатоядерні та діляться амітотично, а вузлів – одноядерні і поділ відбувається шляхом відкритого мітозу.

Цитокінез фрагмопластного типу, з формуванням первинних пор і плазмодесм у поперечних перегородках між дочірніми клітинами.

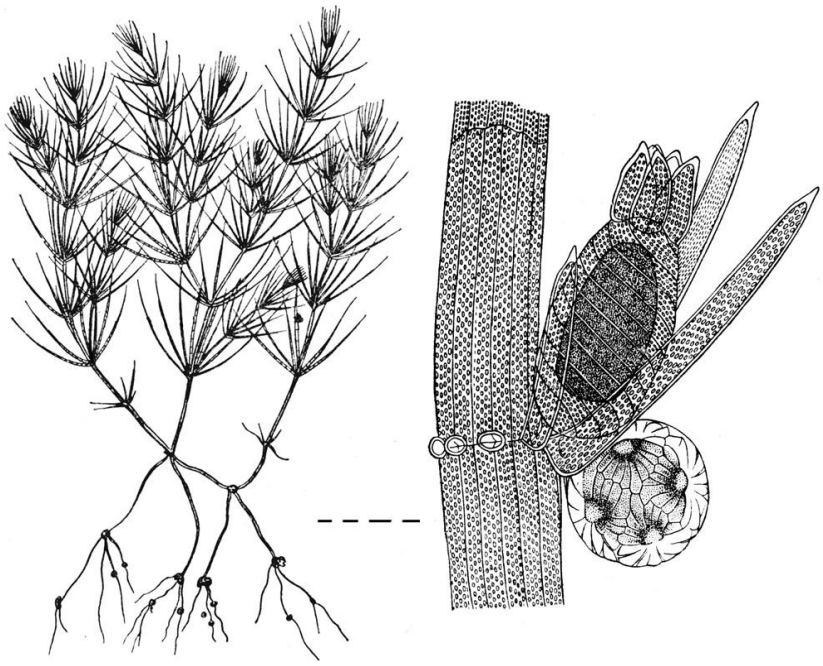

Рис. 45. Загальний вигляд Chara fragilis і фрагмент талому з багатоклітинними статевими органами – антеридієм та оогонієм

Безстатеве розмноження відсутнє. Вегетативне розмноження відбувається завдяки вивідковим брунькам (бульбочкам). Статевий процес оогамний. Статеві органи розміщуються зазвичай поруч на вторинних бокових «гілках», з яких антеридії направлені вниз, а оогоній – догори (рис. 46). Оогоній представлений однією великою яйцеклітиною та дрібними супутніми клітинами, якими він з'єднується зі спеціалізованою клітиною міжвузля спорофіту – клітиною-ніжкою. Його охоплюють п'ять клітин кори, які відходять від вузла розташованого під клітиною-ніжкою та утворюють на верхівці оогонія замикаючі клітини, що формують одноярусну п'ятиклітинну коронку. Комплекс з гаметофіту, його корових клітин та коронки утворюють оогоній.

Антеридії (октанти) – складаються зі щитка, головки і сперматогенних ниток (рис. 46). Вони формуються з апікальної клітини бокової гілки, що виокремлює одну-дві дисковидні клітини, у результаті поперечного та поздовжнього поділу яких утворюється 8 клітин-октантів. Вісім периферичних клітин мають площинний ріст і формують щитки, які з'єднуються між собою бічними сторонами й складають стінку антеридія та формують сферичне утворення. Від кожного щитка у порожнину сфери відходить одна клітина-рукоятка (манубріум) з однією первинною та 6 вторинними клітинами-головками, з довгими сперматогенними нитками, роздвоєними при основі. Останні складаються з 100–200 дископодібних клітин, у кожній з яких утворюється по одному скрученому 2-джгутиковому сперматозоїду з асиметричною «кореневою» системою джгутиків і вкритих субмікроскопічними лусочками (рис. 46).

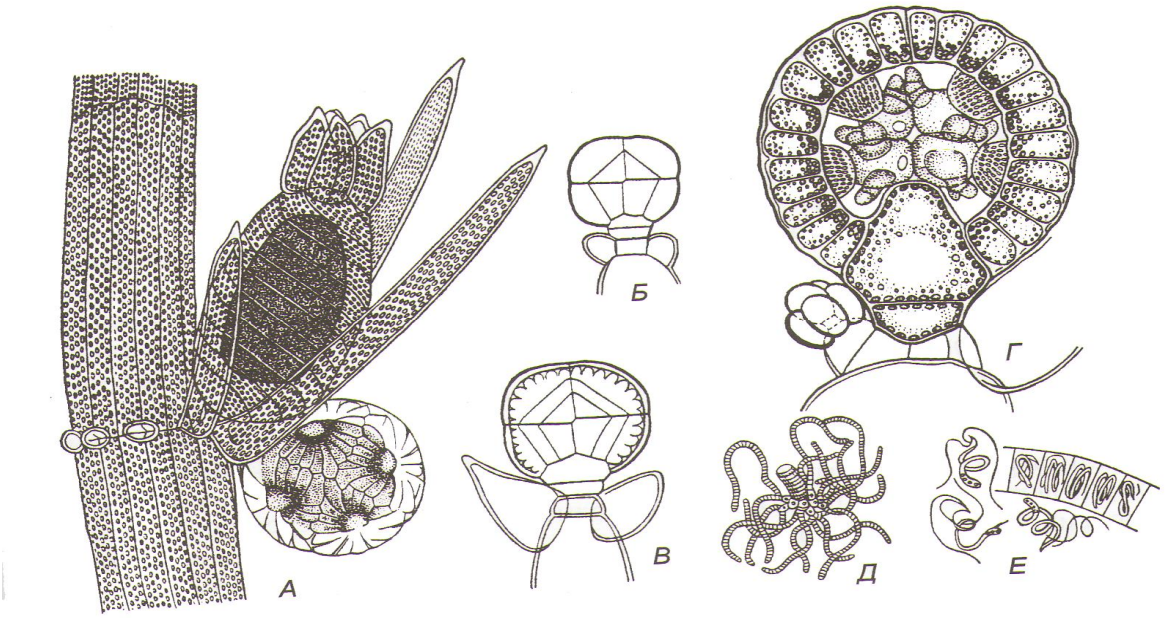

Рис. 46. Загальний вигляд статевих органів видів роду Chara та особливості їх будови: А – статеві органи на "листку"; Б, В, Г – розріз антеридію на різних стадіях розвитку; Д – манубріум (рукоятка, підставка), первинні та вторинні голівки зі сперматогенними нитками; Е – ділянка сперматогенної нитки та сперматозоїди

За умов дозрівання антеридію зрілі щитки відокремлюються між собою, оболонки сперматогенних ниток ослизнюються і сперматозоїди звільняються у воду. Корові нитки оогонію розсуваються під коронкою з утворенням отвору, через який проникають сперматозоїди до яйцеклітини. У результаті копуляції формується зигота-ооспора з ребристою кремнеземово-вапняковою оболонкою, яка після періоду спокою, мейотично ділиться з утворенням 4 гаплоїдних ядер, три з яких дегенерують. Після наступного мітотичного поділу клітини диференціюються, з яких одна стає апікальною нового висхідного «стебла» – передросток, (протонема), а друга – апікальною клітиною ризоїдів. Життєвий цикл гаплофазний, із гетероморфною зміною поколінь та статевим диморфізмом.

Контрольні запитання до розділу

1. Які рослини належать до водоростей та вкажіть їхні основні характеристики?
2. Які типи розмноження та цикли розвитку характерні для водоростей та їхні особливості?
3. Охарактеризуйте основні типи морфологічної структури тіла водоростей та вкажіть характерні ознаки кожного з них.
4. Укажіть екологічні угруповання водоростей та охарактеризуйте їх з вказівкою провідних таксономічних груп.

5. Які відділи водоростей Вам відомі та які з них є найчисельнішими у флорі України?

6. Яку роль відіграють водорості у житті людини та природи?

7. Відзначте позитивну та негативну роль водоростей у житті людини.

8. Охарактеризуйте багатство альгофлори України та вкажіть таксономічні групи, які формують основу її видового складу.

9. Які особливості розподілу водоростей за природно-кліматичними зонами України та якими факторами це обумовлено?

10. Які лімітуючі фактори розвитку водоростей у водоймах визначають розвиток синьозелених, діатомових та зелених і стрептофітових водоростей у флорі України?

11. Який характер антропогенного впливу на різноманіття та розвиток водоростей у водоймах України та як представлені водорості у „Червоній книзі України»?

12. Назвіть біотичні та абіотичні фактори, які визначають ріст та розвиток водоростей у водоймах України.

13. Які екологічні групи водоростей розрізнять та охарактеризуйте їх?

14. Якими факторами обумовлений процес «цвітіння» води, представники і народно-господарське значення?

15. Охарактеризуйте вплив водоростей на гідротехнічні споруди та судна і вкажіть методи їх захисту.

16. Загальна характеристика синьозелених водоростей, їхні особливості, представники та значення.

17. Загальна характеристика червоних водоростей, їхні особливості, представники та значення.

18. Загальна характеристика бурих водоростей, їхні особливості, представники та значення.

19. Загальна характеристика стрептофітових водоростей, їхні особливості, представники та значення.

20. Загальна характеристика зелених водоростей, їхні особливості, представники та значення.

VII. РОСЛИННІ ТКАНИНИ

У багатоклітинних водоростей між клітинами талома можуть бути розподілені функції, але справжніх тканин вони не утворюють. Диференціація тіла на тканини притаманна вищим рослинам, вегетативне тіло яких поділяється на корені і пагони.

Взаємозв'язані між собою і спільні за походженням клітини, які мають однакову будову і виконують однакові функції, називаються тканинами.

Із тканин побудовані органи у вищих рослин, що становить тканинно-органний рівень організації живих систем у рослинному світі. Органи, у свою чергу, взаємозв'язані між собою і забезпечують функціонування рослини як цілісного організму. Поняття "тканина" увів англійський ботанік Н. Грю, поділивши її на паренхіму, утворену ізодіаметричними клітинами, і прозенхіму, що складається із видовжених клітин.

Сучасна система рослинних тканин є фізіолого-анатомічною. За цією класифікацією тканини в рослин поділяють на твірну, або меристему; покривну; основну, або паренхіму; механічну, або арматурну; провідну; видільну.

Тканини бувають прості, які складаються з одного типу клітин, та складні, що побудовані з кількох типів тканин (перидерма, флоема, ксилема).

Твірні тканини

Твірна тканина, або меристема, складається з дрібних ізодіаметричних (рідше – видовжених) клітин, здатних до поділу. Більшу частину її протопласта становить ядро, а також пропластиди, мітохондрії, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, рибосоми. Є багато дрібних вакуолей. Завдяки здатності клітин до поділу, меристема забезпечує утворення і ріст тканин та органів.

Твірна тканина складається з позбавлених міжклітинників паренхімних або прозенхімних клітин. За своєю функцією і властивостями клітини меристеми поділяються на ініціальні та похідні. Ініціальні клітини мають ізодіаметричну форму. Вони зберігають здатність до безперервного поділу протягом усього життя рослини. Похідні клітини після декількох поділів перестають ділитися. Вони мають паренхімну або прозенхімну форму.

Кількість і розміщення ініціальних клітин залежить від органа та систематичної належності рослини. Так, у кінчику кореня плаунів, хвощів і папоротей міститься лише одна ініціальна клітина, а в двосім'дольних рослин кінчик кореня містить три ряди ініціальних клітин, в кожному з яких

є 1–4 клітини. З ініціальних клітин формуються похідні клітини, які врешті-решт трансформуються в постійні тканини кореня. Ініціальні клітини першого ряду перетворюються в клітини кореневого чохлика і дерматоген, з якого формується протодерма, а з неї – епіблема. Ініціальні клітини другого ряду утворюють периблему, а з неї – основну меристему, яка диференціюється в клітини первинної кори кореня. Третій ряд ініціальних клітин формує плерому, з якої розвивається перицикл і прокамбій. Вони трансформуються в стелу (центральний осьовий циліндр кореня).

Конус наростання пагона покритонасінних рослин містить два, або від одного до чотирьох рядів ініціальних клітин, які входять до складу туніки. Вони оточують групу ініціальних клітин, з яких складається корпус. Зовнішній шар клітин туніки перетворюється на протодерму, яка є зачатковою епідермою. Із внутрішнього шару клітин туніки або зрідка із зовнішніх клітин корпусу утворюється основна меристема, з якої формуються запасаючі (асиміляційні), або первинні механічні тканини первинної кори. Ініціальні клітини корпусу дають початок прокамбію. Клітини останнього диференціюються в клітини флоеми, ксилеми, механічних тканин, паренхіми, що є складовими центрального осьового циліндру, або стели (рис. 47).

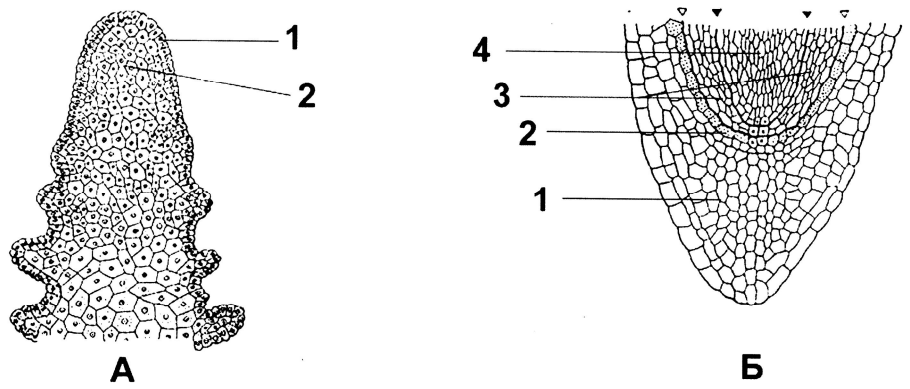

Рис. 47. Верхівкові меристеми у покритонасінних рослин:
А – конус наростання пагону (1 – туніка, 2 – корпус); Б – конус наростання кореня (1 – кореневий чохлик, 2 – дерматоген, 3 – периблема, 4 – плерома).

Твірні тканини класифікують за походженням і розміщенням в органах рослин.

За походженням меристема буває первинною і вторинною.

Первинна або ембріональна меристема міститься ще в зародку насінини. У процесі росту органа вона трансформуєються в первинну постійну тканину, утворюючи його первинну будову. В органах рослин первинна меристема представлена конусами наростання кореня й пагона, перициклом, прокамбієм та інтеркалярною меристемою.

Вторинна меристема з'являються в процесі росту органів рослин. Вона утворюється з прокамбію або живих паренхімних клітин. Вторинна меристема забезпечує вторинний ріст і формування вторинної постійної тканини та вторинної будови органів. Вторинними меристемами є камбій, пучковий, міжпучковий камбій, і корковий камбій (феллоген).

За розміщенням в органах рослин меристема буває – апікальною (верхівковою), латеральною (бічною), інтеркалярною (вставною) та травматичною (рановою).

Апікальна меристема представлена конусами наростання кореня й пагона. З них, відповідно, утворюються корінь і пагін.

Латеральна меристема розміщується в осьових органах рослин паралельно до їхньої поверхні. До неї належать перицикл, прокамбій, камбій та фелоген.

Інтеркалярна меристема знаходиться в основі міжвузля стебла або в основі листка. Вона забезпечує вставний ріст у довжину стебла злаків і хвощів, а також інтеркалярний ріст листків у насінних рослин.

Травматична (ранова) меристема з'являється у разі пошкодження органів; у цьому випадку живі (непошкоджені) клітини інтенсивно діляться і утворюють пухлину з недиференційованих клітин – калюс. Після певного періоду росту клітини калюса під впливом сусідніх клітин диференціюються у відповідну постійну тканину. Так, під час щеплення з'єднуються провідна тканина підщепи і прищепи, або при пошкодженні кори відновлюються покривна та інші тканини.

Твірна тканина багата на фітогормони (цитокініни, ауксини), нуклеїнові кислоти, пуринові і піримідинові основи, вітаміни (B_1, B_2, PP, E, каротиноїди), ферменти. Наприклад, бруньки сосни та берези багаті на ефірні олії, дубильні речовини, фітонциди, глікозиди, чим і зумовлене використання їх у медицині.

Покривні тканини

В органах рослин покривна тканина виконує захисну функцію і регулює виділення або поглинання речовин, світла, тепла органами рослин. За походженням покривна тканина може бути первинною (епідерміс, епіблема), вторинною (корок, або фелема) і третинною (кірка, або ритидом) (рис. 48).

Епідерміс

Первинна покривна тканина листків, трав'янистих стебел, частин квітки, плодів. Утворюється епідерміс із протодерми, в яку трансформується поверхневий шар клітин туніки конуса наростання.

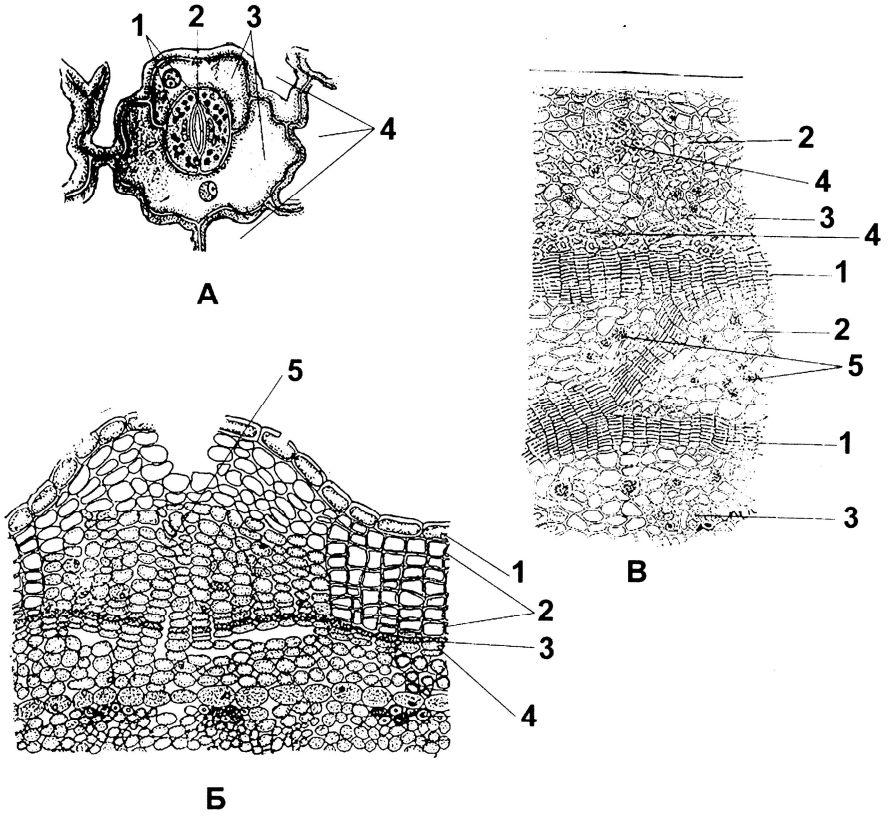

Рис. 48. Покривні тканини:
А – епідерміс (1 – замикаючі клітини, 2 – продихова щілина, 3 – побічні клітини, 4 – основні клітини епідермісу); Б – перидерма (1 – залишки епідермісу, 2 – корок, 3 – фелоген, 4 – фелодерма, 5 – виповнювальні клітини сочевички); В – кірка (1 – корок, 2 – паренхіма кори, 3 – луб'яні волокна, 4 – склереїди, 5 – клітини з друзами).

Складається епідерміс найчастіше з одного шару клітин і його похідних. Клітини епідермісу живі. Їх можна поділити на основні (покривні), замикаючі і побічні.

Основні клітини міцно з'єднанні між собою. Бічні оболонки у них часто звивисті, що підсилює зчеплення і міцність. Зовнішні оболонки товсті, у злаків, осок і хвощів мінералізовані, а бічні і внутрішні оболонки тонкі і мають пори. Протопласт розміщений постінно. У ньому знаходяться ядро і амілопласти, рідко хлоропласти чи хромопласти. Більшу частину клітини займає вакуоля, в клітинному соку якої часто містяться антоціани, солі щавлевої, винної та яблучної кислот, алкалоїди, глікозиди.

Замикаючі клітини парні. Вони не зростаються між собою і утворюють продихову щілину, яка, відкриваючись або закриваючись, регулює газообмін і транспірацію. Ці клітини мають хлоропласти. Замикаючі клітини в більшості рослин квасолеподібної форми, а в злаків і осок – гантелеподібної.

Побічні клітини. Епідермальні клітини (дві або декілька), які розмішуються поряд з замикаючіми клітинами і відрізняються від

основних клітин епідермісу, називаються побічними. Замикаючі клітини разом із побічними утворюють продиховий апарат.

В основі механізму відкривання продихів лежить нерівномірне потовщення оболонок замикаючих клітин та зміна тургору в них. Якщо в замикаючих клітинах підвищується тургорний тиск, продих відкривається, якщо знижується – закривається.

До похідних епідермісу відносять кутикулу, волоски та емергенці, або шипи.

Кутикула – це шар кутину і воску, що відкладається на зовнішній поверхні епідермальних клітин. Вона підсилює захисні функції епідермісу, оскільки майже не пропускає воду й гази, але через неї добре проходить світло. Товщина кутикули залежить від умов зростання рослини. Поверхня кутикули може бути гладенькою або утворювати виступи у вигляді горбочків, а також прямі чи хвилясті складки.

Волоски, або трихоми, – одноклітинні або багатоклітинні вирости на поверхні епідермісу (рис. 49). Вони мають вигляд сосочків, горбочків, гачечків, волосків, лусочок. Волоски за своєю функцією бувають прості (покривні) і головчасті (залозисті).

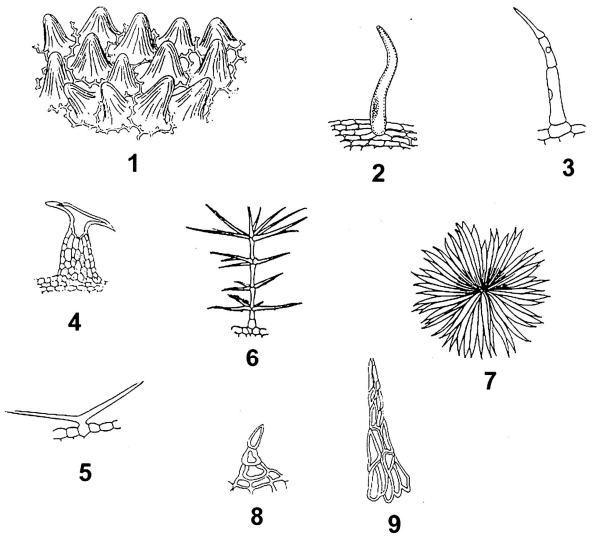

Рис.49. Епідермальні волоски:
1 – сосочки на епідермісі пелюсток квітки фіалки, 2 – простий одноклітинний, 3 – простий багатоклітинний, 4 – чіпкий волосок хмелю, 5 — простий дворогий,
6 – розгалужений багатоклітинний дивини, 7 – зірчастий лоху,
8 – багатоклітинний з бородавковою поверхнею, 9 – пучковий.

Прості волоски можуть бути одноклітинні та багатоклітинні, нерозгалужені (прямі, колінчасті, звивисті) і розгалужені (зірчасті, багатопроменеві, багатокінцеві), а їхня поверхня – гладенькою чи бородавчастою, залежно від характеру поверхні кутикули, яку вкриває волосок.

Головчасті (залозисті) волоски складаються з ніжки і головки. Ніжка буває довгою або короткою, одноклітинною або багатоклітинною. Головка залозистого волоска теж може бути одно- або багатоклітинною, кулястою або сплющеною. У головці волоска накопичується переважно ефірна олія.

Особливий тип волосків – жалкі волоски кропиви. В основі своїй такий волосок має групу клітин, які виробляють мурашину кислоту. Вони утворюють ложе, в якому знаходиться велика шприцеподібна клітина волоска з головкою на кінці. Оболонка ніжки волоска мінералізована і ламка. За дотику до головки вона відламується, гострі краї ніжки проколюють шкіру і вприскують в неї пекучий клітинний сік, який і спричиняє подразнення шкіри.

Емергенці, або шипи – це загострені або гачкуваті вирости епідермальних і розміщених під ними субепідермальних клітин. Вони захищають рослини від поїдання тваринами (шипшина, малина), сприяють поширенню насіння і плодів, утворюючи гачкоподібні вирости на їхній поверхні (дурман, рицина, гіркокаштан).

Особливості клітин епідермісу та їхніх похідних є важливою ознакою за визначення рослин, а також анатомо-діагностичною властивістю лікарської сировини. Водночас враховуються такі ознаки – розмір і форма основних клітин епідермісу та характер їхніх клітинних оболонок (прямі чи звивисті, рівномірно чи нерівномірно потовщені); кутикула, її товщина і характер поверхні (гладенька, горбочкувата, складчаста, хвиляста); продиховий апарат (форма і розміри замикаючих і побічних клітин, розміщення продихів з одного або з обох боків листка); волоски (прості або головчасті, одно– або багатоклітинні, прямі чи розгалужені).

Епіблема

Епіблема, або ризодерма, первинна покривна тканина кореня, переважно одношарова, вкриває поверхню всисної зони кореня. Утворюється вона із протодерми, в яку трансформується дерматоген. Клітинні оболонки тонкі. Епіблема не має продихів і не захищена кутикулою. Поверхня клітин вкрита шаром слизу, який виділяється епіблемою. Клітини епіблеми утворюють вирости – кореневі волоски, які значно збільшують поверхню епіблеми. Довжина волоска – 1–8 *мм*, кількість їх на 1 $мм^2$ поверхні епіблеми може досягати 2000, а строк функціонування – 10–20 діб. Через епіблему корінь поглинає із субстрату воду і необхідні речовини і виділяє в грунт речовини, які покращують розчинність компонентів грунту і створюють сприятливе середовище для його мікроорганізмів.

Корок

Вторинна покривна тканина корок (фелема) формується із вторинної латеральної меристеми – коркового камбію (фелогену). Корок – це покривна тканина переважно дерев’янистих стебел, а також провідної зони кореня вторинної будови в двосім’ядольних і голонасінних рослин.

На відміну від епідермісу, корок завжди багатошаровий, клітини його мертві, щільно зімкнуті між собою, а оболонки зсередини клітин укриті суберином та воском. Клітини розміщені правильними радіальними і тангентальними рядами.

Корковий камбій – це один шар здатних до поділу клітин, який утворюється з епідермісу, субепідермального шару або із глибших шарів кори. Клітини фелогена діляться тангентальними перегородками на дві. Зовнішня клітина з часом просякає суберином, відмирає і перетворюється на корок. Клітини, що відкладаються фелогеном до середини, залишаються живими і утворюють асиміляційну, або запасаючу, тканину – фелодерму.

У результаті діяльності коркового камбію утворюється складна тканина – перидерма. Вона побудована з корку (фелеми), коркового камбію (фелогена) і фелодерми. Захисну функцію виконує корок, товщина якого в коркового дуба може сягати 15–20 *см*. Його використовують для закоркування посуду. У клітинах корку можуть відкладатися різні речовини – дубильні, смолисті (наприклад, бетулін корку берези), кристали солей.

Функцію газообміну і транспірації в корку виконують сочевички – отвори в корку з кулястими виповнюючими клітинами і добре розвиненими міжклітинниками. Виповнюючі клітини утворюються під продихом епідермісу в результаті інтенсивного поділу клітин фелогена, який утворюється з первинної кори. Оболонка виповнюючих клітин швидко корковіє, а протопласт відмирає, і мертві клітини відтісняються новоутвореними клітинами назовні. На зимовий період сочевички закорковуються спеціальним корковим шаром, який весною розривається під напором утворених фелогеном нових виповнюючих клітин.

Кірка

Третинна покривна тканина дерев'янистих стебел і коренів називається кіркою або ритидомом. Кірка – це складний комплекс відмерлих клітин кори, який утворюється внаслідок багаторазового закладання фелогена і корку в більш глибоких шарах кори. Внаслідок цього клітини кори, що залишаються назовні від новоутвореного корку, відмирають. Кірка доростає щорічно зсередини завдяки фелогену, а зовні тріскається, відмирає і злущується. Кірка – потужніша від корку захисна тканина.

Характерні особливості морфолого-анатомічної будови корку і кірки є важливою діагностичною ознакою при ідентифікації лікарської сировини з кори дуба і крушини.

Основні тканини

Живі ізодіаметричні, різноманітні за формою клітини і міжклітинники. Оболонка цих клітин тонка первинна або первинна і вторинна, вона може залишатися пектиново-целюлозною або піддаватися здерев'янінню, скорковінню, кутинізації, або мінералізації. У рослинах паренхіма розміщується в складі всіх органів поміж покривною, механічною і провідною тканинами.

Залежно від виконуваної функції паренхіма поділяється на асиміляційну, запасаючу, повітроносну, водоносну.

Асиміляційна паренхіма (хлорофілоносна паренхіма, або хлоренхіма)

Вона складається із живих тонкостінних клітин, в цитоплазмі яких містяться хлоропласти. За формою клітин така паренхіма поділяється на стовпчасту (палісадну), губчасту і складчасту.

Клітини стовпчастої паренхіми видовжені, губчастої – кулясті, а в складчастої – оболонки клітин утворюють вирости, які виступають усередину клітини. Трапляється хлоренхіма в листках, коровій частині стебла, квітках, плодах і повітряних коренях. Основна функція хлоренхіми – фотосинтез.

Тип хлоренхіми, або співвідношення між різними типами хлоренхіми, в мезофілі листка є важливою діагностичною ознакою при мікроскопічному аналізі лікарської сировини (наприклад, листків евкаліпта, конвалії, веснівки дволистої тощо).

Запасаюча паренхіма

Вона представлена живими паренхімними клітинами з великими порами в оболонці. У них відкладаються в запас тверді речовини (крохмальні зерна, алейронові зерна білка), рідкі (олії) і розчинні (цукри, амінокислоти, органічні кислоти). В однорічних рослин запасні речовини зосереджені переважно в насінні й плодах, а в багаторічних, окрім того, в коренях, стеблах, листках, видозмінах кореня (коренеплодах, кореневих бульбах) і пагона (кореневищах, бульбах, цибулинах). За рахунок запасних речовин навесні відновлюється ріст і розвиток рослин. Вміст запасаючих тканин у різних органах рослин є важливою властивістю при мікроскопічному аналізі лікарської сировини. Так, у клітинах ендосперму і сім'ядолей насіння льону містяться олія і алейронові зерна білка, а в клітинах ендосперму плодів ганусу і фенхелю – олія, алейронові зерна і друзи оксалату кальцію.

Повітроносна паренхіма (аеренхіма)

Її мають водяні та болотні рослини, у яких вона розміщена в зовнішній частині (корі) стебла або кореня, черешках листка і листкових пластинках.

Клітини аеренхіми кулясті або з виростами, завдяки чому між ними утворюються всілякі міжклітинники, міжклітинні ходи або повітроносні порожнини. Ці структури полегшують газообмін між атмосферним повітрям і рослиною та між різними тканинами всередині органів рослин.

Водоносна паренхіма

Вона побудована із живих тонкостінних, дуже вакуолізованих і заповнених водянистим соком клітин. Вона властива рослинам посушливих місць зростання – сукулентам. У листкових сукулентів (очиток, портулак, ехеверія, алое) водоносна паренхіма розміщена в листках під епідермісом, а в стеблових сукулентів (кактуси, молочаї) у тканинах стебла. Багаті на воду запасаючі тканини бульб, коренеплодів, соковитих лусок цибулі.

До основної тканини належать малоспеціалізовані клітини, які поєднують запасаючу, провідну і обмінну функції. Це, зокрема, паренхіма кори, центрального циліндра і радіальних променів кореня, первинної кори і центрального циліндра стебла (серцевина, серцевинні промені, міжпучкова паренхіма, флоемна і ксилемна паренхіми тощо). Клітини паренхіми первинної кори (субепідермальні клітини) та центрального циліндра стебла (міжпучкова паренхіма) і кореня (флоемна паренхіма) можуть набувати здатності до поділу і давати початок меристемі (фелоген, камбій).

Механічні тканини

Механічні тканини складаються із групи спеціальних клітин, які надають міцності органам і самій рослині. Ці клітини можуть бути живі або мертві, товстостінні, рівномірно або нерівномірно потовщені, паренхімні або прозенхімні.

За особливостями походження, будови, функцій і розміщення в органах рослин механічні тканини поділяються на коленхіму, склеренхіму і склереїди (рис. 50).

Коленхіма

Первинна, субепідермальна механічна тканина головним чином первинної кори молодих стебел і черешків двосім'ядольних рослин. Клітини живі, з хлоропластами, прозенхімні або паренхімні, з нерівномірно потовщеними пектиново-целюлозними клітинними оболонками, завдяки чому збільшується міцність та еластичність молодих стебел, що ростуть. За характером потовщення клітинних оболонок вирізняють коленхіму кутову (черешок листка бегонії), пластинчасту (стебло дуба, бузини) і пухку (черешок листка лопуха).

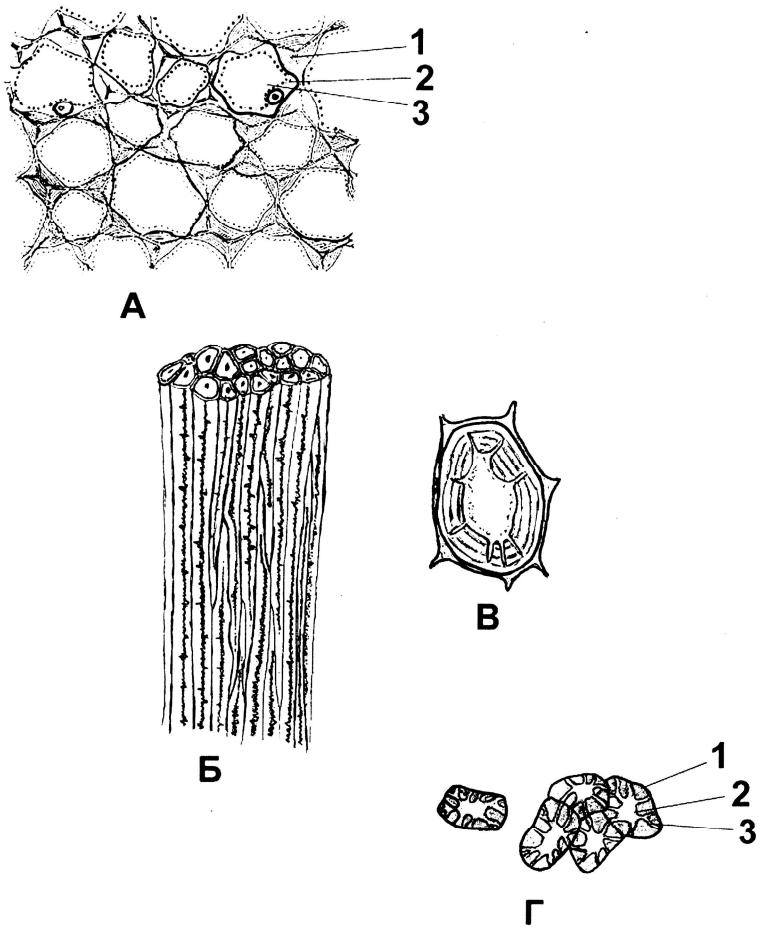

Рис. 50. Механічні тканини: А – кутова коленхіма (1 – кутові потовщення, 2 – пристінний шар цитоплазми з ядром, 3 – центральна вакуоля); Б – група луб'яних волокон льону; В – луб'яне волокно на поперечному перерізі; Г – кам'янисті клітини плоду груші (1 – потовщена оболонка, 2 -порожнина клітини, 3 – порові канали).

Склеренхіма

Механічна тканина, що складається з волокон. Клітини мертві, довгі, прозенхімні, загострені на кінцях, з рівномірно потовщеними оболонками. Утворюються з прокамбію або камбію. Спочатку клітини живі, мають багатоядерну цитоплазму і тонку оболонку з порами. Потім оболонка потовщується, протопласт відмирає, і клітина заповнюється повітрям. Окремі клітини склеренхіми утворюють елементарне волокно, а група їх – технічне волокно.

Волокна склеренхіми утворюються майже в усіх органах рослин. За особливостями будови клітин і розміщенням в органах рослин розрізняють луб'яні і деревинні волокна (лібриформ).

Луб'яні волокна знаходяться в периферійній частині рослин і є складовою частиною кори (лубу, флоеми). Клітини їх дуже довгі (5–300 *мм*) з дуже потовщеними оболонками. Розрізняють первинні і вторинні

луб'яні волокна. Первинні луб'яні волокна утворює прокамбій. Вони товстіші і довші, оболонки їх пектиново-целюлозні або здерев'янілі. Вторинні луб'яні волокна утворює камбій. Вони тонші і в 3–5 разів коротші від первинних. Луб'яні волокна протидіють розриванню та вигинанню органів і зумовлюють їхню пружність. Луб'яні волокна – сировина для текстильної і целюлозно-паперової промисловості.

Деревинні волокна (лібриформ) входять до складу ксилеми, або деревини. Клітини їх короткі (до 5 *мм* завдовжки). Клітинні оболонки потовщуються за рахунок лігніну. Утворюють їх прокамбій і камбій. Складають основну масу деревини листяних порід дерев. Лібриформ витримує тиск крони на стебло зверху. Використовується як будівельний матеріал і сировина для целюлозно-паперової та хімічної промисловості.

Склереїди, або кам'янисті клітини

Група мертвих клітин паренхімної форми з дуже потовщеними, здерев'янілими і мінералізованими клітинними оболонками, в яких є прості або розгалужені пори. Клітини розміщуються в органах групами або поодиноко, утворюючи ідіобласти. Залежно від форми клітин розрізняють астросклереїди, брахісклереїди та остеосклереїди.

Астросклереїди – клітини мають зірчасту форму, з численними загостреними відростками. Вони утворюють опорні клітини в листках камелії, маслини.

Остеосклереїди – клітини остеосклереїд – видовжені, з розширеними кінцями, утворюють опорні клітини в листках чаю, бегонії, плюща.

Брахісклереїди – побудовані з ізодіаметричних клітин. Вони утворюють комплекси кам'янистої тканини в кісточках сливи, вишні, шкаралупі волоського горіха, плодах груші, айви. Форма склереїд є важливою діагностичною ознакою при мікроскопічному дослідженні лікарської сировини – кори, листків, кореневищ, бульб тощо.

Провідні тканини

У вищих суходільних рослин частина вегетативного тіла знаходиться в грунті (корені), а частина – в повітрі (пагони та їхні похідні). Корені добувають з грунту воду й елементи грунтового живлення. Листки із повітря поглинають вуглекислий газ і за рахунок енергії світла здійснюють фотосинтез.

Речовини, поглинуті й утворені різними частинами рослини, перерозподіляються в її тілі за допомогою провідної тканини (рис. 51).

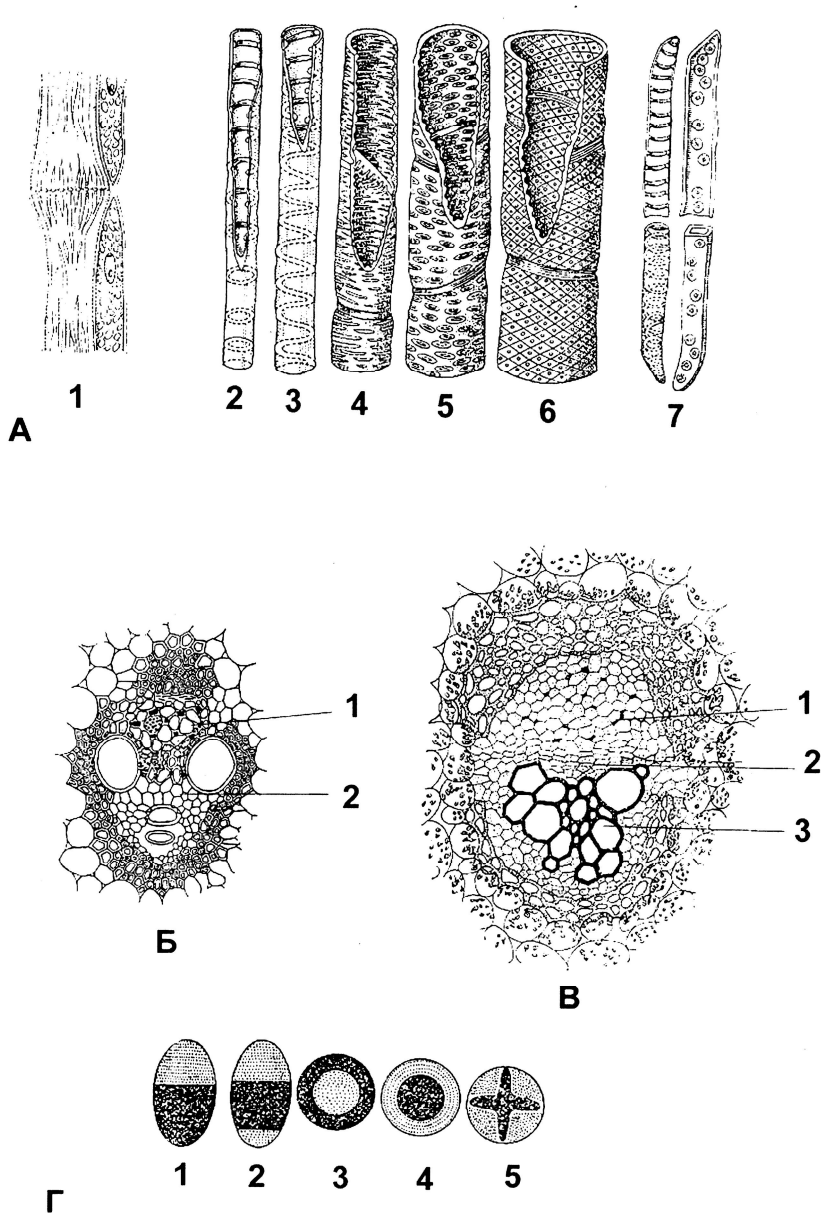

Рис. 51. Провідні тканини та провідні пучки:
А – провідні тканини (1 – ситоподібна трубка з клітиною-супутницею, 2 – кільчаста судина, 3 – спіральна судина, 4 – драбинчаста судина, 5 – крапчаста судина, 6 – сітчаста судина, 7 – трахеїди); Б – закритий колатеральний провідний пучок в стеблі кукурудзи (1 – флоема, 2 – ксилема); В – відкритий колатеральний провідний цучок в стеблі жовтецю (1 – флоема, 2 – камбій, 3 – ксилема); Г – схеми різних типів провідних пучків: 1 – колатеральний, 2 – біколатеральний, 3,4 – концентричні, 5 – радіальний.

Від коренів починається висхідний рух води і речовин, який здійснюється по трахеїдам і трахеям (судинам). Від листків до кореня і генеративних органів по ситоподібних трубках або ситоподібних клітинах здійснюється низхідний рух переважно органічних речовин. Слід

відзначити, що рух води в рослині здійснюється мертвими провідними тканинами, а рух органічних речовин – живими.

Судини (трахеї)

Вони утворюються із звичайних паренхімних клітин під конусом наростання, внаслідок розсмоктування поперечних перегородок клітин. Це вертикальний ряд мертвих клітин-члеників, які сполучаються між собою за допомогою однієї або декількох перфорацій, що знаходяться в перфораційних пластинках. Довжина членика судини – 0,2–0,7 *мм*, а самої судини – від декількох *см* до 5 *м*. Гігантських розмірів досягають вони у витких рослин (ліан).

На стінках члеників судин зсередини відкладається вторинна оболонка, що зумовлює характерні потовщення спіральних, кільчастих, сітчастих, драбинчастих та пористих судин. У бічних стінках члеників судин знаходяться пори, за допомогою яких вода надходить до сусідніх клітин. Перфораційна пластинка, яка знаходиться між члениками судини, може бути горизонтальною або скошеною. На горизонтальній пластинці є, як правило, одна перфорація, а на косій – декілька. Трахея, на відміну від трахеїди, довша і ширша, вона краще пристосована до проведення води.

Первинні трахеїди і трахеї утворюються з прокамбію, а вторинні – із камбію. У молодих швидкоростучих частинах тіла рослини утворюються спіральні та кільчасті провідні елементи, а в старіших, що припинили свій ріст, – сітчасті, драбинчасті та пористі. По товщині органа рослини ближче до центра знаходяться спіральна і кільчаста провідні тканини, а ближче до периферії – сітчаста, драбинчаста та пориста.

Трахеїди

Одноклітинні, еволюційно старші за трахеї провідні елементи ксилеми у вигляді довгих мертвих прозенхімних клітин із скошеною поперечною оболонкою. У покритонасінних рослин їхня довжина становить 0,5–1 *мм*, у голонасінних – до 4 *мм*. Оболонка трахеїд має пори і вторинні потовщення різної форми, що визначає їхню назву (спіральні, кільчасті, драбинчасті, пористі). Сполучаються між собою трахеїди скошеними кінцями за допомогою пор. У голонасінних рослин трахеїди, завдяки потовщенню вторинної оболонки, виконують ще й механічну функцію.

Трахеїди і трахеї в трав’яних рослин відмирають разом з ними наприкінці вегетації, а в деревних – залишаються на все життя. В останніх через декілька років трахеї і трахеїди закупорюються тилами, а також органічними або неорганічними речовинами. (Тила – частина сусідньої живої паренхімної клітини, що проникає в порожнину судини крізь пори).

Ситоподібні клітини

Довгі (1,5–4,8 *мм*) клітини з загостреними кінцями і ситоподібними полями на бічних стінках. Вони притаманні папоротеподібним і голонасінним рослинам.

Ситоподібні трубки

Це вертикальний ряд живих без'ядерних клітин-члеників, відмежованих одна від одної ситоподібними пластинками. У цих пластинках є отвори – перфорації, крізь які проходять тяжі цитоплазми – плазмодесми. У ситоподібних трубках утворюються не тільки горизонтальні, але й вертикальні ситоподібні пластинки, крізь які проникають пластичні речовини в горизонтальному напрямку. Членики ситоподібних трубок у покритонасінних рослин супроводжуються клітинами-супутницями, які мають ядро.

Ситоподібні трубки утворюються із меристематичних клітин прокамбію (первинні) або камбію (вторинні). Обидві клітини формуються з однієї материнської. При цьому клітина меристеми ділиться поздовжньою перегородкою на дві, одна з яких перетворюється в членик ситоподібної трубки, а інша – в клітину-супутницю. Потім на кінцях клітини-членика формуються ситоподібні пластинки. У процесі дозрівання клітини-членика руйнуються ядро та вакуолярна мембрана (тонопласт), і клітина заповнюється сумішшю клітинного соку і цитоплазматичного матрикса.

У трав'яних рослин ситоподібні трубки відмирають разом із рослиною, а в деревних наприкінці вегетаційного періоду отвори ситоподібних пластинок затягуються вуглеводом кальозою і утворюється мозолисте тіло, яке закриває ситоподібну трубку. Навесні під дією ферментів кальоза може розчинитися, і діяльність ситоподібної трубки відновиться. У двосім'ядольних рослин ситоподібні трубки функціонують 1–2 роки, а в односім'ядольних – до 50 років.

В органах рослин провідна тканина утворює провідні пучки, які складаються з ксилеми з трахеями і трахеїдами та флоеми з ситоподібними трубками. Ксилема і флоема – це складні тканини, побудовані з провідної тканини, а також основної та механічної. Обов'язковим елементом ксилеми є трахеї та трахеїди, а також – клітини ксилемної паренхіми та деревинні волокна. Флоема має провідну тканину – ситоподібні трубки з клітинами-супутницями – і може мати флоемну паренхіму та луб'яні волокна.

Провідні пучки

Ксилема і флоема часто об'єднані у провідні пучки, вони виникають із прокамбію або з прокамбію і камбію. Провідні пучки, які формуються лише за рахунок меристеми прокамбію, називаються закритими. Вони складаються з

первинних флоеми і ксилеми (односім'ядольні рослини). Якщо провідний пучок спочатку формується за участю прокамбію, а потім утворюється камбій, який продукує вторинні флоему та ксилему, то пучок називається відкритим. Він складається з флоеми, камбію та ксилеми (голонасінні та двосім'ядольні рослини).

За характером взаємного розміщення флоеми та ксилеми провідні пучки поділяють на радіальні, колатеральні, біколатеральні та концентричні. Провідні пучки, в яких ксилема і флоема розміщуються на сусідніх радіусах, називаються радіальними (корені односім'ядольних рослин). У колатеральних провідних пучках флоема і ксилема розміщені поряд на одному радіусі.У біколатеральних пучках послідовно розміщуються флоема, ксилема, флоема (гарбуз). У концентричних провідних пучках центральне положення займає ксилема, яку оточує кільце флоеми (амфікрибральний пучок папороті орляка), або флоема, яку оточує ксилема (амфівазальний пучок кореневища конвалії).

Провідний пучок, який складається із флоеми і ксилеми, називається повним. Якщо ж пучок складається тільки з ксилеми або флоеми, він називається неповним.

Типи провідних пучків, характер їхнього розміщення, характер потовщення вторинних оболонок трахей і трахеїд у коренях, стеблах, листках, кореневищах є важливою морфолого-анатомічною ознакою при мікроскопічному дослідженні лікарської сировини.

Видільні (секреторні) тканини

Окремі клітини та групи клітин, що ізолюють всередині органів різні за хімічною природою речовини або виділяють їх в оточуюче середовище, становлять секреторну систему рослин. Ця група тканин дуже різноманітна за будовою і розміщенням в органах рослин, а також за хімічним складом і функціональним призначенням речовин.

Виділення речовин може бути пасивним або активним. Пасивно з організму виводяться речовини разом з відмерлими клітинами та органами (кореневим чохликом, епіблемою, первинною корою кореня, листками): амінокислоти, вуглеводи, вітаміни, алкалоїди, глікозиди, які впливають на мікрофлору, що оточує рослину. Активно (за допомогою спеціальних залозистих клітин) рослиною виділяються вода, солі, цукри, слизисті речовини, ферменти, ефірні олії.

Активне виділення може відбуватись трьома шляхами – екструзії (коли заповнені секретом пухирці Гольджі підходять до плазмалеми, зливаються з нею і вивільнюють свій вміст, який крізь клітинну оболонку видушується назовні); шляхом активного транспорту речовин крізь цитоплазму назовні за участю переносників; шляхом фільтрації за градієнтом концентрації та завдяки більш високій проникності цитоплазматичної мембрани, що прилягає до протилежної клітиннної стінки.

Речовини можуть виділятися назовні тканинами зовнішньої секреції, або залишатися в органах рослин і накопичуватися в тканинах внутрішньої секреції.

Видільні тканини зовнішньої секреції

Вони представлені одноклітинними або багатоклітинними структурами, до яких належать залозисті волоски, залозисті лусочки, залозки, осмофори, нектарники, гідатоди (рис. 52). Вони походять від епідермальних або субепідермальних клітин і виділяють ефірну олію, нектар, воду, слизисті речовини.

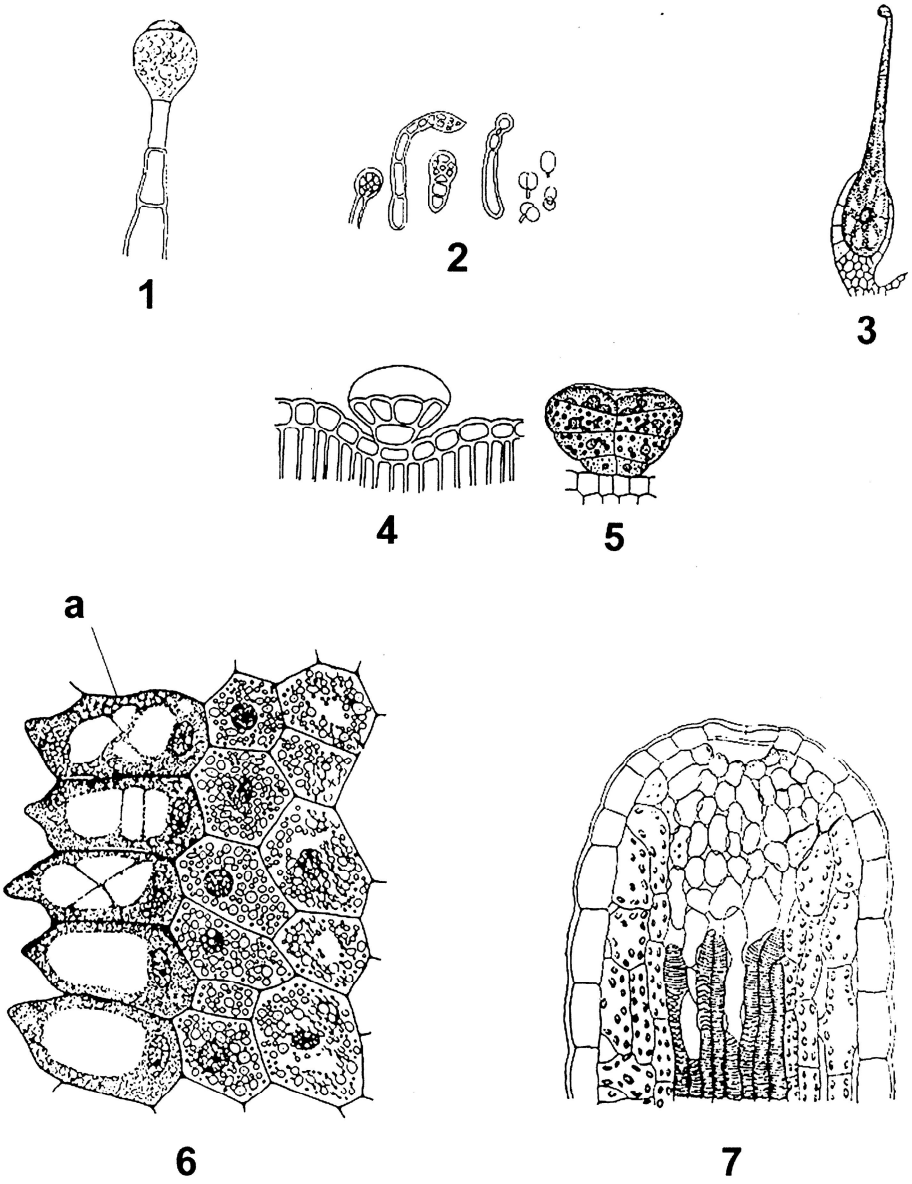

Рис. 52. Видільні тканини зовнішньої секреції:
1 – залозистий волосок черешка листка пеларгонії, 2 – головчасті волоски, 3 – жалкий волосок кропиви, 4 – залозиста луска листка ромашки, 5 – залозиста луска листка м'яти перцевої, 6 – секреторна тканина осмофорів квітки, 7 – гідатода в листку первоцвіту китайського.

Залозисті волоски складаються з одно- або багатоклітинної ніжки і одно- або багатоклітинної головки. Так, у м'яти перцевої залозистий волосок на одноклітинній ніжці з кулястою головкою, у шавлії – на одно-, триклітинній ніжці з кулястою одноклітинною головкою. Наперстянка пурпурова має два види залозистих волосків – на одноклітинній ніжці з двоклітинною (у вигляді вісімки) головкою і з три-, п'ятиклітинною ніжкою та одноклітинною головкою. Два види залозистих волосків і в белладонни – на багатоклітинній ніжці з одноклітинною головкою та на одноклітинній ніжці з багатоклітинною головкою. На листках блекоти залозисті волоски мають багатоклітинну ніжку і багатоклітинну овальну головку. Залозисті волоски дурману мають коротку, зігнуту одноклітинну ніжку і багатоклітинну оберненояйцевидну головку.

Залозки. Чіткої межі між залозистими волосками і залозками немає. Так, у губоцвітих і складноцвітих залозисті лусочки називаються залозками. Вони мають коротку ніжку і роздуту головку. У губоцвітих залозки знаходяться в заглибинах на поверхні листка і складаються з короткої одноклітинної ніжки і восьми, рідше чотирьох або дванадцяти видільних клітин, які відходять від неї радіально. У складноцвітих залозки складаються з двох рядів клітин, розміщених у три-чотири яруси. Залозисті волоски і залозки виділяють ефірну олію, смолисті речовини, камеді, слизисті речовини тощо.

Гідатоди – водяні продихи, які виділяють з рослини воду у виг-ля-ді рідини. Цей процес називається гутацією. Розміщуються гідатоди по краю листка. Вони складаються з замикаючих клітин, до яких зсередини при-лягають пухко розміщені клітини мезофілу, що становлять епітему. Остання знаходиться в тісному контакті з ксилемною частиною провідного пучка.

Нектарники – це багатоклітинні залозки, які продукують і виділяють нектар. Вони можуть розміщуватись у квітках (флоральні) або на вегетативних органах (екстрафлоральні). Флоральні нектарники зустрічаються на пелюстках, біля основи тичинок, на пиляках або стамінодіях, навколо-маточковому диску або на зав'язі маточки. Екстрафлоральні нектарники розміщуються на стеблах, листках, прилистках, квітконіжках. Тканина нектарників утворюється епідермальними або епідермальними та субепідермальними клітинами, до яких прилягають провідні тканини. Назовні нектар може виділятися крізь продихову щілину поміж замикаючих клітин епідермісу або безпосередньо крізь клітинну оболонку клітин епідермісу.

Осмофори – це спеціалізовані залозки квіток, які виділяють леткі ароматичні речовини. Їхня тканина складається з секреторного епідермісу та прилеглих до нього декількох шарів клітин. Осмофори функціонують тільки під час цвітіння, приваблюючи своїм запахом запилювачів.

Рослини засолених місць зростання можуть виділяти крізь свої залозисті структури солі.

Видільні тканини внутрішньої секреції

Цей тип тканин представлений окремими секреторними клітинами – секреторними ідіобластами, видільними ходами, вмістищами та молочниками (рис. 53).

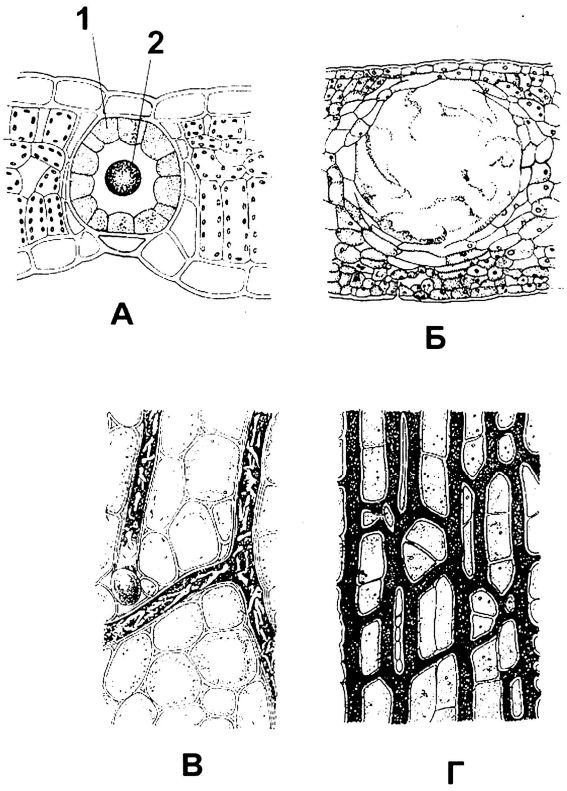

Рис. 53. Видільні тканини внутрішньої секреції:
А – схізогенне вмістище в листку звіробою (1 – епітелій, 2 – краплина секрету); Б – лізигенне вмістище в шкірці плоду мандарину;
В – нечленистий молочник молочаю; Г – членистий молочник осоту.

Секреторні клітини розміщені серед клітин основної паренхіми. Вони містять смоли, бальзами, ефірні олії, таніни, слизисті речовини, камеді, кристали солей тощо. Так, у корені алтеї є слизисті клітини і клітини з друзами оксалату кальцію; у коренях валеріани – ефірні олії; в корі дуба і кореневищі гірчака зміїного є клітини з дубильними речовинами і з друзами оксалату кальцію.

Видільні ходи представлені двома типами – смоляними (у стеблі сосни звичайної – виділяють живицю) і масляними ходами – у плодах представників родини зонтичних (кріп, кмин та ін.) виділяють ефірні олії.

Вмістища бувають схізогенні, ***лізигенні*** та ***схізо-лізигенні***.

Схізогенні вмістища утворюються при відкладанні виділених речовин у міжклітинниках. Такі вмістища оточені живими епітеліальними клітинами. Прикладом цієї групи вмістищ є смоляні ходи,або канали хвойних, зонтичних, складноцвітих та інших рослин. В них накопичуються смолисті речовини та ефірні олії. Звичайно смоляні канали довгі і утворюють складну розгалужену систему. Вмістища, на відміну від каналів, мають кулясту форму.

Лізигенні вмістища утворюються на місці групи клітин, що зруйнувалися внаслідок накопичення в них секреторних речовин. Прикладом таких вмістищ є вмістища ефірних масел у щкірці плоду цитрусових.

Схізо-лізигенні вмістища характерні для листків евкалипта. У них накопичується ефірна олія.

Молочники – це вмістища, заповнені молочним соком, який витікає на поверхню після поранення рослини. Молочники бувають нечленисті та членисті. Розміщуються молочники всередині органів поміж паренхімних клітин, де утворюють складну сітку. Клітини молочників живі. Оболонки їх тонкі, целюлозні, з нечисленними порами. Протопласт розміщений у пристінному шарі клітин, багатоядерний (у нечленистих молочниках) або одноядерний (у члениках членистих молочників), містить амілопласти. Більшу частину клітини займає вакуоля з клітинним (молочним) соком.

Нечленисті молочники – це одна гігантська трубчаста клітина, яка може мати довжину до декількох метрів і утворює відгалуження до всіх органів рослини. Вони характерні для рослин з родини молочайних, кропивових, барвінкових, шовковицевих. Закладається клітина нечленистого молочника в зародку насінини, а потім у процесі росту рослини та органогенезу розростається та галузиться в усіх її органах.

Членисті молочники складаються з багатьох послідовно сполучених циліндричних клітин, поперечні стінки яких руйнуються, а протопласти і вакуолі з молочним соком утворюють суцільну розгалужену систему. Такі молочники мають рослини з родин складноцвітих, макових, дзвоникових та деяких молочайних. Членисті молочники можуть сполучатись між собою за допомогою бічних трубочок, утворюючи анастомози. За цією особливістю вони поділяються на членисті анастомозовані та членисті неанастомозовані молочники. Тип і структура молочників є важливою морфолого-анатомічною ознакою у мікроскопічному дослідженні лікарської сировини.

Наприкінці вегетації молочники перестають утворювати молочний сік, сплющуються і відмирають, а латекс у них коагулює.

Молочний сік являє собою рідину білого, жовтого, червонуватого, бурого кольору або ж безбарвну. Він містить неорганічні та органічні

речовини, що мають різну розчинність у воді і утворюють справжній розчин, а також колоїдний розчин, емульсію або суспензію.

Основним компонентом молочного соку є вода (50–82% від його вмісту). Окрім води, входять вуглеводи, органічні кислоти та їхні солі, мінеральні солі, алкалоїди (переважно у вигляді солей яблочної, лимонної, щавлевої, янтарної та інших кислот), глікозиди, таніни, слизисті речовини, жири, білки, ферменти, вуглеводні з класу терпенів. Остання група органічних речовин особливо цікава і різноманітна. Це ефірні олії, смоли, бальзами, камфора, каротиноїди, каучук, гута тощо.

Рослини, молочний сік яких багатий на цукри, крохмаль, інулін, жири, білок, є добрими кормовими травами (козельці, кульбаба, латук).

У деяких представників родини складноцвітих (кок-сагиз, тау-сагиз), шовковицевих (фікус), молочайних (гевея бразильська) молочний сік, багатий на каучук, називають латексом, а в бруслинових (бруслина бородавчаста) – на гуту. З цих рослин отримують природний каучук і гутаперчу.

Молочний сік алкалоїдоносних рослин містить алкалоїди. Так, кора хінного дерева містить хінін та ще 20 алкалоїдів, мак снодійний – понад 20 алкалоїдів (зокрема, морфін, папаверин, кодеїн), але найбільше їх у коробочках олійного маку; тютюн – близько 10 алкалоїдів. На вміст алкалоїдів у рослинах впливають умови зростання. Жаркий клімат та азотні добрива сприяють накопиченню алкалоїдів, тому переважна більшість алкалоїдоносних рослин росте в тропічних країнах. Молочний сік у рослинах може відігравати трофічну, захисну, відлякуючу або приваблювальну функції. Практичне використання молочного соку визначається його хімічним складом.

Контрольні запитання

1. Охарактеризуйте твірні тканини ?
2. Назвіть твірні тканини за походженням і розміщенням ?
3. Назвіть та охарактеризуйте покривні тканини ?
4. Назвіть та охарактеризуйте механічні тканини ?
5. Назвіть та охарактеризуйте основні тканини ?
6. Назвіть та охарактеризуйте провідні тканини ?
7. Назвіть та охарактеризуйте видільні тканини ?

VIII. ОСНОВИ МОРФОЛОГІЇ І АНАТОМІЇ РОСЛИН

Вегетативні органи рослин

У результаті еволюції тіло рослин поступово ускладнюється і в рослин з'являються вегетативні органи. **Органом** називають частину організму, яка має свою будову і походження, спеціалізується на виконанні певних функцій. Їхнє виникнення та поступове вдосконалення тісно пов'язано з виходом рослин на сушу та пристосуванням до наземних умов існування. Органи поділяються на вегетативні і генеративні. До вегетативних органів належать корінь, стебло та листок. Стебло і листок тісно пов'язані між собою за будовою та функціями і розглядаються як комплексний орган – **пагін**. Вегетативні органи забезпечують життєдіяльність рослинного організму.

У нижчих рослин вегетативні органи відсутні. Їхнє тіло являє собою талом або слань. Первісні організми знаходилися у водному середовищі поглинали воду та мінеральні речовини всією поверхнею тіла і не мали почленування на вегетативні органи. Їхнє тіло мало однорідний талом. З виходом рослин на сушу поступово формується два полюси живлення – грунтовий та повітряний, що зумовлює диференціацію вегетативного тіла. Першим з'являється корінь, що взяв на себе функції закріплення рослин у ґрунті і забезпечення водою та мінеральними речовинами. Повітряне живлення (фотосинтез) спочатку здійснювався зеленим стеблом, пізніше з'явились листки. Поява листків та галуження стебла багаторазово збільшили продуктивну фотосинтезуючу поверхню, що мало винятково важливе значення для подальшої еволюції. Уперше справжні вегетативні органи з'являються у вищих рослин.

Рослинам притаманна **полярність** – тобто відмінність між морфологічно верхньою та морфологічно нижньою частинами клітини, органа або рослини.

Удосконалення вегетативних органів пов'язано з явищем **симетрії**. Це положення тіла у просторі, за якого лінія або площина ділить його на дві або кілька подібних частини. Якщо через тіло рослини можна провести тільки одну вісь симетрії, тобто поділити його на дві однакові частини (праву і ліву), такий тип симетрії називається білатеральним, а орган – зигоморфним. Листки багатьох рослин є зигоморфними, якщо центральна жилка поділяє їх на дві однакові половинки. Якщо через орган рослини не можна провести жодної осі симетрії – його називають ассиметричним. Асиметрична будова відома у листків в'язу, квіток канн. Коли через тіло рослини можна провести дві або більше осей симетрії – таку будову називають полісиметричною, а тип симетрії – радіальний. Вона

характерна для стебел багатьох рослин. Полісиметричні квітки називають актиноморфними.

У подальшому вегетативні органи вдосконалювались їхня кількість багаторазово збільшувалась, стебло почало галузитися і утворювали велику кількість однойменних органів. Завдяки їхньому сумарному зростанню збільшувалась площа живлення. Явище утворення органів та ділянок, що повторюються вздовж повздовжньої осі (метамерів) називається **матамерією**. Метамерію можна розглядати як особливий тип симетрії. Типову метамерну будову має пагін.

Спостерігався і зворотній процес поступового зникнення органів, що втратили свою функцію. Такий процес називається редукція.

За вивчення вегетативних органів важливі поняття гомологічних та аналогічних органів. Гомологічні органи мають однакове походження (тобто виникли з однотипних зачатків). Функції цих органів можуть бути однаковими, або зовсім різними. Значні видозміни гомологічних органів у морфології називають метаморфозами.

На відміну від них, аналогічні органи завжди виконують схожі функції і мають подібну будову, але еволюційно виникають із різних структур.

Тропізми – це зміна в орієнтації органу у відповідь на дію одностороннього фактора зовнішнього середовища. У залежності від природи цього фактора виділяють кілька груп тропізмів. **Фототропізм** пов'язаний з дією світла, хімічні подразники породжують **хемотропізм**, сили гравітації – **геотропізм**. Вважають, що під впливом цих факторів у тканинах рослин виникає електрофізіологічна, а потім і гормональна реакція, що зумовлює зміну в напрямку росту органа. Розрізняють позитивний тропізм, коли орган росте в напрямку дії фактора або негативний – у зворотній бік. Наприклад, пагін має позитивний фототропізм, він завжди росте в сторону світла і негативний геотропізм, росте проти сил гравітації, вверх.

Рослини, що ростуть в умовах достатнього зволоження мають певні особливості, що зумовлені специфічними екологічними умовами. Для водних рослин характерно значний розвиток поверхні тіла і його ослизненість. Коренева система втратила функцію поглинання води та поживних речовин. Спостерігається слабкий розвиток механічних тканин та провідної системи і значний розвиток аеренхіми – основної паренхіми, пристосованої для утримування великої кількості повітря. Ці рослини не мають пристосувань, що зменшують випаровування води, а листки і стебла, що занурені у воду не мають кутикули та придатків епідермісу у вигляді волосків, щетинок, тощо. Клітини епідермісу часто містять хлоропласти і здатні до фотосинтезу.

Морфологія і анатомія кореня

Корінь у процесі еволюції виник як необхідність пристосування рослин до умов наземного існування. У водних рослин і мохів, які забезпечені вологою, роль коренів виконують ризоїди. Зі зростанням ксеротермічності клімату на поверхні Землі виникає необхідність у появі таких коренів, які б закріплювали рослину в субстраті й забезпечували вологою. Подібну функцію виконують додаткові корені плаунів, хвощів і папоротей. Та найвищої диференціації та функціональної досконалості досягають справжні корені голонасінних і квіткових рослин.

Корінь – осьовий ортотропний підземний вегетативний орган з радіальною симетрією, необмеженим верхівковим ростом. В.Л. Комаров називав корінь риючим, розпушуючим органом. Його характеризує позитивний геотропізм, відсутність листків, кутикули, продихів, хлоропластів, наявність кореневого чохлика, епіблеми, здатність вступати в симбіоз із мікроорганізмами.

Функції. Підземний спосіб життя кореня накладає певний відбиток на виконувані ним функцій. Найважливішими з них є дві: перша – це поглинання води й розчинених у ній мінеральних солей і подача їх до листків та місць споживання та друга – закріплення рослин у ґрунті. Окрім того, корінь може виконувати і ряд інших функцій, зокрема: 1) слугувати місцем відкладання в запас поживних речовин, 2) вступати в симбіоз із бактеріями й грибами, 3) бути органом розмноження 4) синтезувати різні речовини.

У процесі онтогенезу корінь розвивається в зародку насінини: тут він представлений зародковим корінцем, із якого надалі формується головний корінь, а від нього – бічні корені першого, другого і наступних порядків. Корені, які утворюються на стеблі чи листках, а також на їхніх видозмінах, називаються додатковими. Корені за формою бувають: ниткоподібними (льон), конусоподібними (ріпа), веретеноподібними (морква) (рис. 54).

Типи кореневих систем

Сукупність коренів у рослини створює кореневу систему. У практиці розрізняють три типи кореневих систем:

1. Стрижнева коренева система, в якої головний корінь оптимально виділяється серед маси інших довжиною і товщиною, могутністю розвитку. Цей тип кореневої системи властивий майже всім двосім'ядольним рослинам. Стрижневу кореневу систему мають саджанці яблуні, груші, види родів капусти, люцерни, грициків, суріпиці.

2. Мичкувата коренева система – це така, в якої головний корінь швидко завмирає або слабко розвинений і не виділяється серед великої кількості додаткових коренів, що виникли на стеблі. Мичкувата система

характерна для односім'ядольних рослин (рис. 54), зокрема жита, пшениці, грястиці, типчака, цибулі, часнику, кукурудзи, ковили, плоскухи.

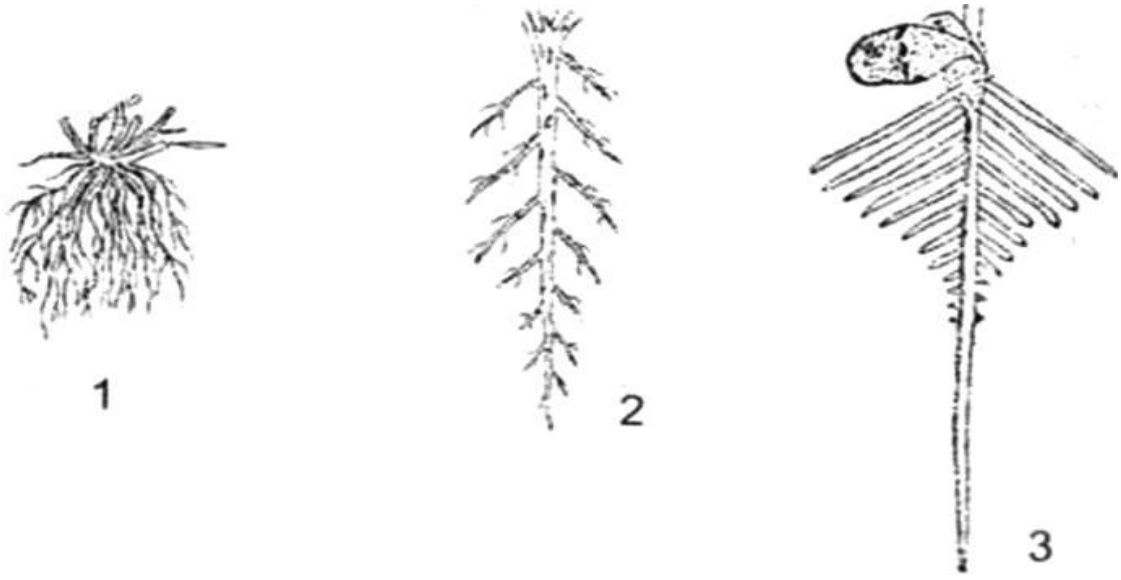

Рис. 54. Типи кореневих систем: 1 – мичкувата, 2 – стрижнева, 3 – змішана

3. У деяких рослин розрізняють ще й змішану кореневу систему, в якої оптимально виявлений головний з бічними та додатковими коренями. Вона поєднує ознаки перших двох. Прикладом її може бути коренева система помідорів, огірків, смородини, перцю тощо.

Ріст кореня

Зародковий корінець за рахунок збільшення маси клітин перетворюється в головний корінь. Серед решти коренів він виділяється потужністю та інтенсивністю росту. Від нього відходять бічні корені, які подібно до головного, наростають верхівкою. У результаті збільшується загальна довжина коренів і поглинаюча поверхня рослини. Так, наприклад, корені пшениці та жита досягають 600–900 *м*. Їхня довжина різко зростає за рахунок кореневих волосків. Загальна довжина становить 60 *км* і навіть більше. Корені надзвичайно розростаються в просторі в ширину й довжину. У рослин посушливих місцезростань, наприклад, коренева система сосни, що росте на піщаних дюнах, заглиблюється до 5–20 *м*, у помірних умовах — до 4–6 *м* (яблуня, будяк). Та основна маса коренів зосереджена в орному шарі (0–30 см). Росту кореня в ґрунті сприяє як збільшення кількості клітин, так і наявність захисного кореневого чохлика.

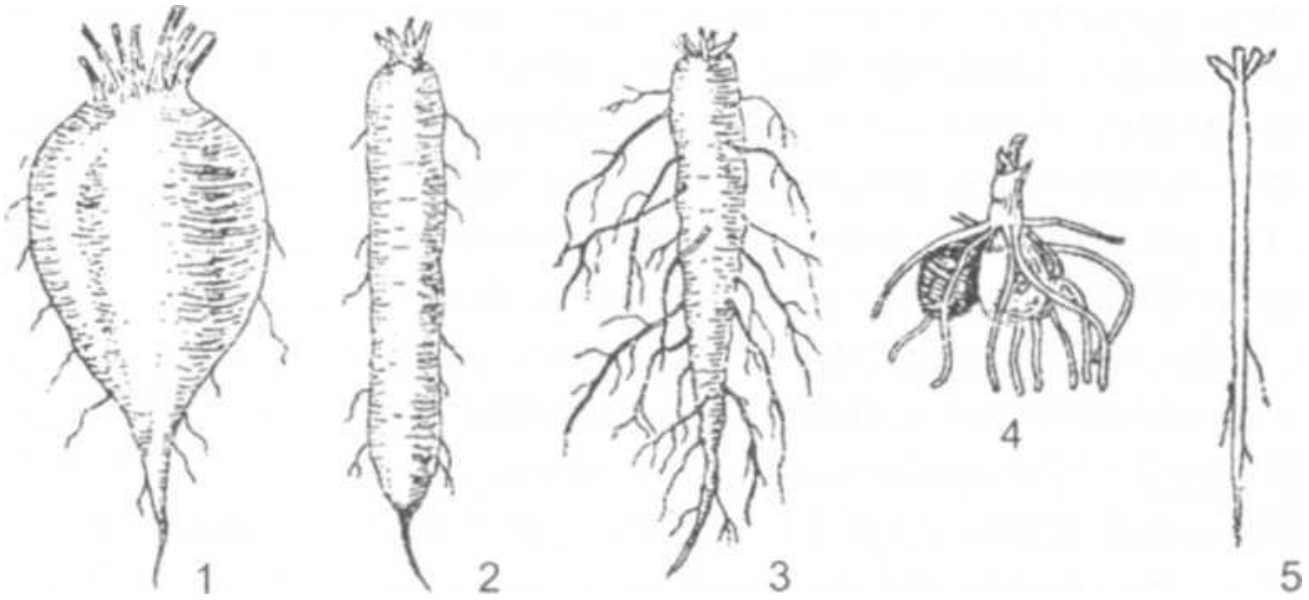

Рис. 55. Різні форми коренів: 1 – ріпоподібний, 2 – циліндричний, 3 – конусоподібний, 4 – кореневі бульби, 5 – ниткоподібний

Апікальна меристема

Ця зона забезпечує поділ клітин кореня і наростання його в довжину. Вона складається з паренхімних клітин, які оточені тонкою первинною клітинною стінкою, мають густу цитоплазму і велике ядро. В цій зоні клітини активно діляться, і тому вони дрібні, практично без вакуолей. Апікальна меристема займає верхівку кореня, зразу під кореневим чохликом і має всього 2–3 *мм* завдовжки. Особливістю її є безперервний поділ клітин. Будову апікальної меристеми кореня найкраще описує теорія гістогенів Ганштейна. Згідно цієї теорії в апексі кореня можна виділити три різні зони, три гістогени (попередники майбутніх тканин). Зовнішній однорідний за будовою шар називається дерматоген. З нього в подальшому утвориться первинна покривна тканина кореня епіблема. Під ним – 4–6 шарів клітин периблеми, з якої формується первинна кора. Центральну частину займає плерома. Цей гістоген дає початок прокамбію і центральному циліндру.

Зони кореня

У даному разі варто звернути увагу на те, що в процесі формування кореневої системи корінці проростків зазнають помітних змін. У молодих проростків рослин корінець диференціюється на ряд морфогенетичних зон. Якщо користуватись лупою або мікроскопом, то можна помітити, що кінчик кореня покриває кореневий чохлик. За умов проникнення в ґрунт зовнішні клітини його ослизнюються і злущуються, а на місці відмираючих

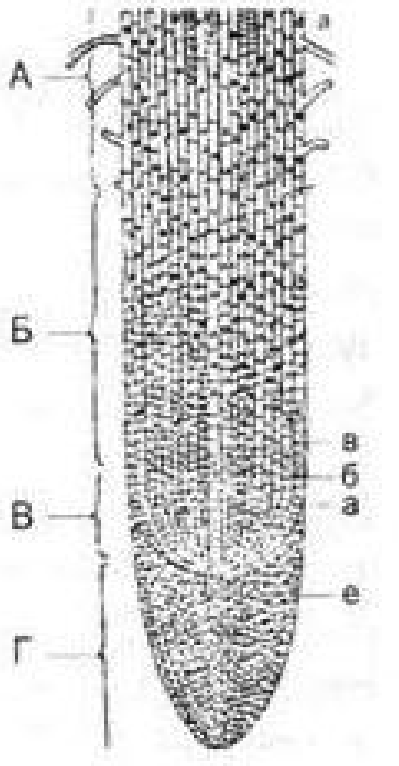

Рис. 56. Поздовжній розріз кінчика кореня: А – зона всмоктування; Б – зона росту; В – зона поділу; а – дерматоген, 6 – перибле́ма, в – плерома; Г – кореневий чохлик, е – каліптроген

з’являються нові. Вони відновлюються завдяки специфічній твірній тканині – каліптрогену, який знаходиться біля кореневого чохлика.

Під кореневим чохликом розміщений конус наростання, або зона поділу клітин (рис. 56) завдовжки 2–3 *мм*. Її становлять живі клітини зі значним запасом поживних речовин і генетичної інформації. У зоні поділу виділяються такі шари клітин (гістогенів): 1) дерматоген, 2) перибле́ма, 3) плером.

Зона росту – завдовжки 3–5 *мм*. Тут клітини видовжуються і набувають певної форми й розміру, завдяки чому відбувається наростання кореня.

Вище знаходиться зона кореневих волосків, або всмоктування. Тут у наростаючій частині постійно формуються нові кореневі волоски і завжди містяться на певній відстані від верхівки корінця. На протилежному кінці зони кореневі волоски, поглинувши воду і розчинені мінеральні солі з ґрунту, відмирають.

Кореневий волосок – це виріст зовнішньої оболонки клітини епіблеми.

Вище розміщена зона бічних коренів, або галуження. Від головного кореня ендогенно розвиваються бічні корені. Функція цієї зони – укорінення й закріплення рослини в ґрунті, а також збільшення поглинаючої поверхні живлення органом.

Видозміни кореня

Пристосовуючись до різних місцезростань та різноманітних екологічних умов в процесі еволюції корені істотно видозмінювались. Відомо багато метаморфозів коренів: запасаючі, повітряні, симбіотичні (рис. 57).

Запасаючі корені є місцем запасання поживних речовин,у в'язку з чим в процесі росту вони стають товстими та м'ясистими. У такому перетворенню можуть включатися як головний, так і бічні, додаткові корені. Вони дуже потовщені за рахунок розростання паренхіми флоеми чи ксилеми. До них належать м'ясисті корені (коренеплоди) і кореневі бульби.

Коренеплоди характерні для багатьох рослин. Їх мають редька, морква, цикорій. Вони складаються з дуже потовщеного головного кореня,

і стеблової частини – гіпокотиля (кореневої шийки) і голівки (часто епікотиля) яка несе розетку листків. Повний цикл розвитку таких коренів триває два роки, в наприкінці першого вони нагромаджують значний запас поживних речовин і дуже потовщуються.

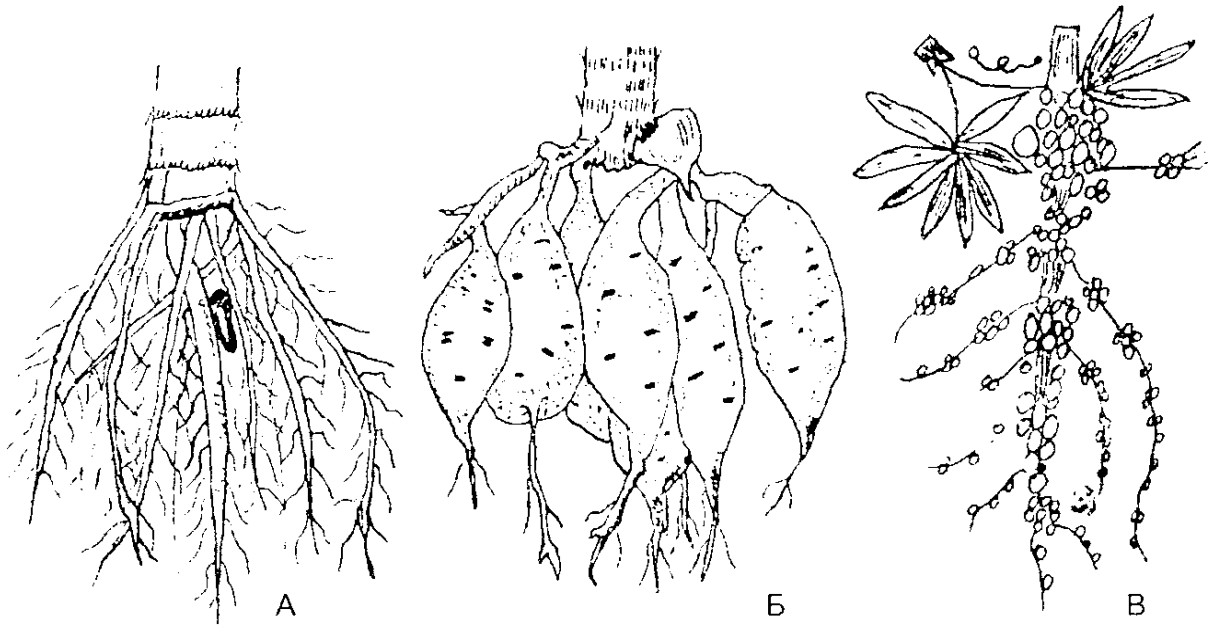

Рис. 57. Метаморфози коренів:
А – повітряні опорні корені в стебла кукурудзи; Б – кореневі бульби жоржини; В – бульбочки на коренях люпину.

Кореневі бульби або **кореневі шишки** – це м'ясисті потовщення додаткових або бічних коренів, в яких запасаються здебільшого вуглеводи. Такий тип коренів характерний для жоржини, деяких орхідей, батату, ямсу.

Повітряні корені – частково або повністю знаходяться в повітрі

Опорні корені слугують для кращого закріплення рослини в субстраті.

Ходульні корені характерні для представників мангрової рослинності, які ростуть у припливно- відпливній смузі морського берегу. За походженням ці корені є додатковими, і ростуть з стовбуру та нижніх гілок, в напрямку до землі. Вони слугують рослині для опори та живлення. Подібну функцію виконують додаткові корені кукурудзи. Дуже добре розвинені ходульні корені фікуса – баньяна, їх називають коренями підпірками.

Дошковидні корені – притаманні для дерев тропічних дощових лісів, і за походженням є бічними. Вони розвивають в основі стовбура трикутні, схожі на дошки вирости і таким чином збільшують опорну поверхню рослини.

Дихальні корені (пневматофори) характерні для болотних рослин зокрема, болотного кипарису. Для них характерний негативний геотропізм і вони ростуть вертикально вгору, піднімаючись над поверхнею грунту.

Вони мають систему отворів і добре розвинену аеренхіму, що дозволяє забезпечувати повітрям інші частини кореня. Крім того, пони виность на поверхню тонкі, ниткоподібні живильні корені у верхні, більш родючі шари ґрунту.

Повітряні всисні корені – додаткові корені,які знаходяться в повірі і здатні поглинати з нього воду в поживні речовини завдяки особливій тканині – веламену. Характерні для епіфітів тропічного лісу, зокрема деяких орхідних.

Чіпкі корені – також знаходяться в повітрі, але їх основною функцією є утримання рослини на опорі. Характерні для плюща, дикого винограду.

Корені-присоски – несправжні корені, гаусторії, що виникають у рослин паразитів і напівпаразитів і проникаючи в тканини рослини господаря дозволяють всмоктувати поживні речовини. трапляються у рослин паразитів – петрів хрест, повитиця, та рослин напвіпаразитів – омела, дзвінець.

Контрактильні, або **скоротливі корені** здатні до повздовжнього скорочення за рахунок високого рівня паренхіматизації, еластичних оболонок, розтягування клітин в радіальному напрямку і стискання в повздовжньому. Зустрічаються у тюльпанів, крокусів, гладіолусів та інших. Завдяки цим кореням відбувається поступове заглиблення кореня під землю.

Мікориза – це один із видів видозмін кореня, що виникає в результаті співжиття квіткової рослини з грибами (сосна, дуб, верес, чорниця). Рослини настільки спеціалізувались до співжиття з ними, що деформували корінці і часто без кореневого чохлика, без кореневих волосків. Цю функцію у мікоризних рослин виконують гіфи гриба, що обплітають кінчик кореня чохлом або заселяють клітини епіблеми і паренхіми кори.

Наступною видозміною кореня є бульбочки на коренях бобових рослин. Ці видозміни виникають унаслідок поселення симбіотичних бактерій. Своїми виділеннями вони стимулюють поділ паренхімних клітин, завдяки якій дуже розростається бактеріальна тканина і виникають бульбочки на кореневій системі бобових рослин. За участю симбіотичних бактерій зв’язується атомарний азот повітря в солі азотної й азотистої кислот, які можуть засвоюватись квітковими рослинами.

Анатомічна будова кореня

Анатомічна будова кореня відповідає функціям, які він виконує, та умовам його росту. Кореням у природних умовах потрібно долати значні перепони, пристосовуватись до різних умов життя, тому всі тканини та їхні гістологічні елементи розміщені так, щоб вони спільно виконували поглинаючу, провідну й механічну функції. За умов проростання насінини пер-

шим починає рости і заглиблюватись у ґрунт зародковий корінець. І саме на ньому добре вивчати анатомічну будову кінчика кореня (див. рис. 58).

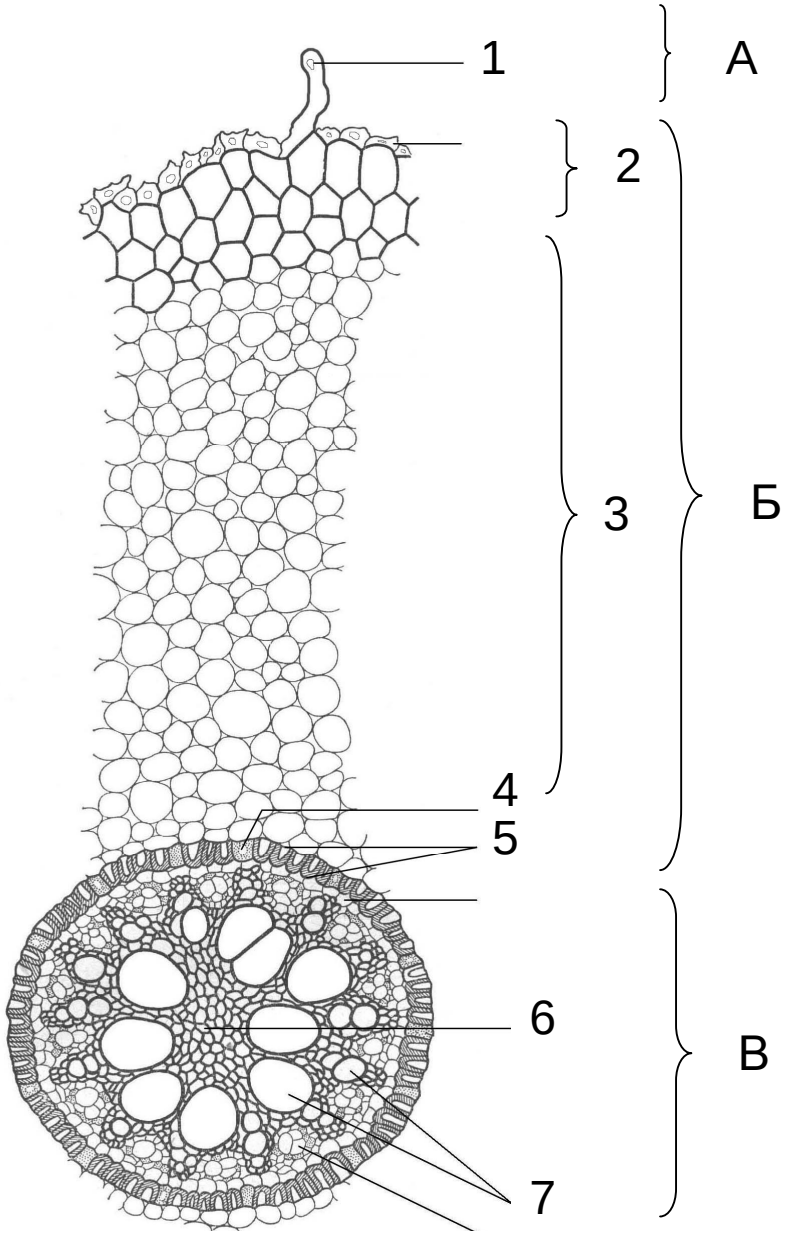

Рис. 58. Первинна будова кореня півників німецьких: А – епіблема, 1 – кореневий волосок; Б – первинна кора: 2 – екзодерма, 3–мезодерма, 4–ендодерма; В –центральний циліндр: 5 –перицикл, 6 –паренхіма серцевини, 7 – первинна ксилема, 8 – первинна флоема.

Будова кореня по всій довжині не однакова. Розглядаючи поздовжній зріз кінчика типового кореня в ньому можна виділити кілька зон, відмінних за будовою та функціями.

Кінчик кореня вкритий кореневим чохликом. **Кореневий чохлик** – специфічна структура, що прикриває апікальну меристему – конус наростання кореня і допомагає кореню просуватися в грунті. Він складається з живих паренхімних клітин, вкритих слизом, які по мірі просування в грунті злущуються. Кореневий чохлик здатний контролювати георецепцію кореня. Місцем її сприяння слугує **центральна колонка**, клітини якої містять крахмалоносні амілопласти, і діють як статоліти. Походження кореневого чохлика у різних рослин не однакове. У процесі онтогенезу з'являється ініціальний шар – каліптроген, який відновлює кореневий чохлик зсередини. Кореневий чохлик існує протягом усього життя кореня рослини. Найрозвиненіший він у коренів, що інтенсивно ростуть. Під кореневим чохликом розміщена верхівкова (апікальна) меристема – конус наростання кореня.

Первинна анатомічна будова кореня

Первинна будова кореня формується комплексом первинних меристем конуса наростання кореня. Вона має три складові: епіблему, первинну кору і центральний осьовій циліндр.

Первинну будову можна розглядати на молодому корені, за кілька міліметрів від кінчика. Вона притаманна всім вищим рослинам, але у односім'ядольних зберігається протягом усього життя, а у двосім'ядольних та голонасінних властива тільки кінчикам коренів, а по мірі росту кореня замінюється на вторинну.

Зверху корінь укриває **епіблема** – первинна покривна тканина, яка виконує всмоктувальну функцію. Характерна її особливість – наявність великої кількості тоненьких кореневих волосків, які збільшують площу поглинання кореня в десятки разів і забезпечують всю рослину водою та мінеральними речовинами. Клітини епіблеми живі, тонкостінні. У різних умовах на коренях навіть однієї й тієїж рослини кореневі волоски розвиваються неоднаково – в сухому ґрунті – інтенсивніше, ніж у вологому. У болотних та водних рослин кореневих волосків немає, або вони утворюються, коли рослини переходять до ксерофільніших умов зростання.

Під епіблемою розташований оптимально виявлений шар **первинної кори**. У первинній корі вирізняють три частини: екзодерму, мезодерму і ендодерму. Безпосередньо під епіблемою знаходиться **екзодерма.** Вона одно, або багатошарова й утворена щільно стиснутими клітинами, клітинні стінки яких з часом корковіють. За умов просування кінчика кореня вглиб клітини **епіблеми** швидко руйнуються і тоді функцію покривної тканини виконують клітини екзодерми.

Мезодерма – найпотужніша тканина. Вона утворена округлими тонкостінними живими паренхімними клітинами з великими міжклітинниками. Пухке розміщення основної маси паренхіми створює оптимальну аерацію У водних і болотних рослин розвиваються великі повітряні порожнини, у деяких рослин формуються різні вмістища, інколи трапляються механічні елементи. Функція клітин мезодерми – проводення поживних речовин від кореневих волосків у центральний циліндр до провідної системи, синтез та накопичення запасних речовин.

Ендодерма – внутрішній шар первинної кори, який складається з одного шару щільно зімкнених між собою клітин. До її складу входять два типи клітин: одні мають підковоподібні потовщення клітинної оболонки (пояски Каспарі) і з часом відмирають, інші, тонкостінні, з густою цитоплазмою – пропускні, проводять воду та поживні речовини від мезодерми до центрального циліндру і розташовані навпроти променів первинної ксилеми. Ендодерма виконує механічну функція, і , крім того, регулює переміщення розчинів поживних речовин у горизонтальному

напрямку, від периферії – мезодерми, до центрального циліндра, де розташовані провідні елементи ксилеми.

Усю центральну частину кореня займає центральний осьовий **циліндр (стела).** Він починається перициклом – первинною латеральною меристемою кореня, яка складається з живих, тонкостінних клітин, у більшості рослин він одношаровий, але у деяких буває багатошаровим. Під перициклом разташовуються клітини прокамбію, які з часом перетворюються в первинні провідні тканини − первинну ксилему і первинну флоему. Первинна ксилема проводить воду і мінеральні речовини від кореня до інших органів рослин і забезпечує висхідний потік. Вона має вигляд багатопроменевої зірки і складається з судин протоксилеми і метаксилеми. Кількість променів ксилеми у рослин може бути різною. Між променями ксилеми розміщені ділянки первинної флоеми. Первинна флоема, представлена багатокутними живими ситоподібними трубками з клітинами-супутницями. Вона забезпечує низхідний потік пластичних речовин. Провідні тканини розташовуються по різним радіусам стели і формують радіальний закритий провідний пучок. Іноді центральну частину кореня може займати склеренхіма або тонкостінна паренхімна.

Корені гігрофітів мають деякі особливості будови. У деяких рослин, що живуть у товщі води корені редуковані. Часто вони розташовані в поверхневих шарах ґрунту, і слабко галузяться. У деяких видів рослин мають товсті і міцні кореневища, які відіграють роль якоря і зберігають запасні поживні речовини.

Корінь осоки гострої (*Carex acuta L.*) (рис. 59) якому притаманна тільки первинна будова, має певні пристосування до умов надмірного зволоження. Корінь вкритий епіблемою, яка вирізняється повною або частковою відсутністю кореневих волосків. Під епіблемою знаходиться кілька шарів екзодерми, за якими розташована особлива тканина – аеренхіма (повітроносна паренхіма). Вона вирізняється наявністю великих міжклітинників, заповнених повітрям, її клітини містять крохмальні зерна. Під нею один-два шари типової мезодерми. Ендодерма добре виражена завдяки розвитку поясків Каспарі. Центральний циліндр починається з перициклу, між клітинами якого місцями вклинюються клітини склеренхіми. Провідний пучок закритий радіальний і складається з трипроменевої первинної ксилеми. Між великими судинами метаксилеми розташована склеренхама. Невеликі ділянки первинної флоеми розташовані між променями ксилеми. Центральна частина кореня заповнений паренхімними клітинами.

Корінь очерету звичайного (*Phragmites communis* Trin.) також має певні особливості, повязані зі зростанням в умовах надмірного зволоження. Зовні корінь вкритий епіблемою, клітини якої мають потовщені, вкриті кутикулою оболонки. Далі розташована підепіблемна паренхіма і

склеренхімне кільце. Екзодерма відсутня. Мезодерма представлена системою повітряних порожнин – потужною аеренхімою. Її клітини передають водний розчин мінеральних речовин до центрального циліндра в горизонтальному напрямку. Внутрішня частина первинної кори ендодерма має слабо виражені пояски Каспарі. Центральний циліндр починається перициклом, за яким знаходиться закритий радіальний провідний пучок.

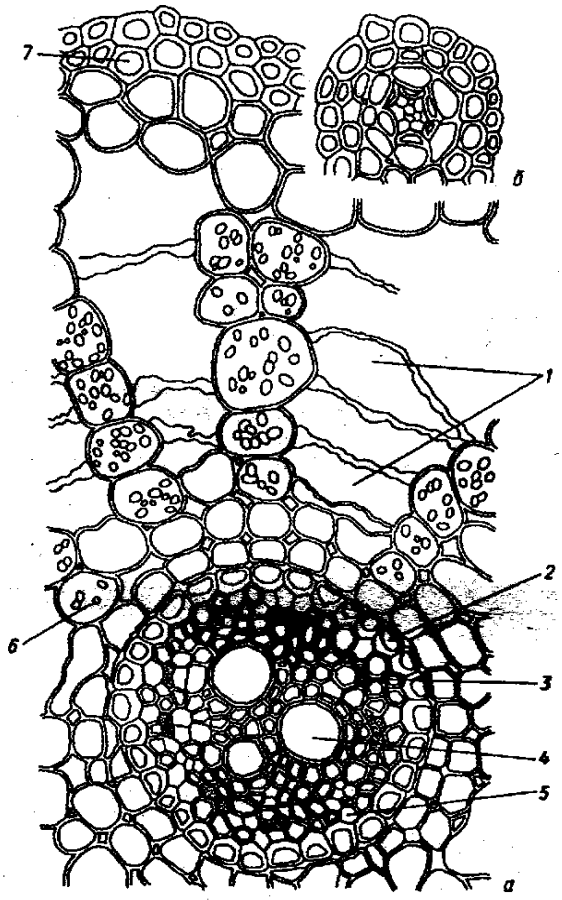

Рис 59. Поперечний розріз через товстий (а) і тонкий (б) корені осоки гострої: 1 – добре розвинена паренхіма кори (повітроносна паренхіма), 2 – ендодерма, 3 – флоема, 4 - судинна ксилема, 5 – перицикл, 6 – крохмальні зерна, 7 – екзодерма

Корінь ряски малої (*Lemma minor* L.) Ряска – невеликих розмірів рослина, яка росте у ставках та інших стоячих водоймах на поверхні води. Тіло її складається з видозмінених стебел, що функціонують як листки. З нижнього боку розміщені прямі, нерозгалужені корінці. Зовні корінь укритий епіблемою, великі прямокутні клітини якої виконують всисну функцію. Первинна кора тонка, через неї видно центральний осьовий циліндр. Окрім кори та осьового циліндру, кінчик кореня має ковпачок, що добре видділяється. У клітинах ковпачка є хлоропласти, а у деяких – рафіди – голчасті кристали щавелевокислого кальцію. Між ковпачком і епіблемою розміщена порожнина. Ковпачок утворюється з клітин епіблеми.

Вторинна анатомічна будова кореня

У голонасінних та двосім'ядольних, окрім первинної будови вище зони всмоктування, з часом формується вторинна будова. Вона характерна для ділянок кореня, що виконують тільки механічну та провідну функції. Зі зміною функції змінюється й анатомічна будова кореня. Формування вторинної будови відбувається в декілька етапів. Ці зміни починаються у центральному циліндрі, де з'являються вторинні латеральні меристеми – камбій і фелоген. Спочатку між ксилемою і флоемою з'являються ділянки камбію, що утворюються з живих, паренхімних клітин флоеми (пучковий камбій). Клітини паренхіми починають ділитися й утворюють дуги, які

своїми кінцями упираються в перицикл. Ділянки перициклу, замкнені між кінцями камбіальних дуг добудовують кільце камбію (міжпучковий камбій). Отже, камбій має паренхімно-перициклічне походження. Камбіальне кільце починає активно ділитися. Пучковий камбій до зовні відкладає вторинну флоему, яка відтісняє первинну флоему на периферію, а до центру – вторинну ксилему (рис 60). Завдяки інтенсивнішому поділу пучкового камбію його кільце, яке спочатку залягало хвилястою лінією, вирівнюється і набуває форми кільця. Міжпучковий камбій у той же час формує паренхіму радіальних променів, які розділяють ділянки вторинних ксилеми і флоеми. До периферії камбій відкладає вторинну флоему, яка складається із ситоподібних трубок, клітин-супутниць, камбієформу, флоемної паренхіми. Унаслідок наростання вторинних ксилеми і флоеми первинна ксилема відтісняється до центру, а первинна флоема відтісняється вторинною флоемою до периферії. У рослин пучкового типу будови виникають відкриті колатеральні провідні пучки.

Вторинні зміни відбуваються не тільки у центральному циліндрі, а й у периферійній частині. Клітини перициклу, що не брали участі в утворенні

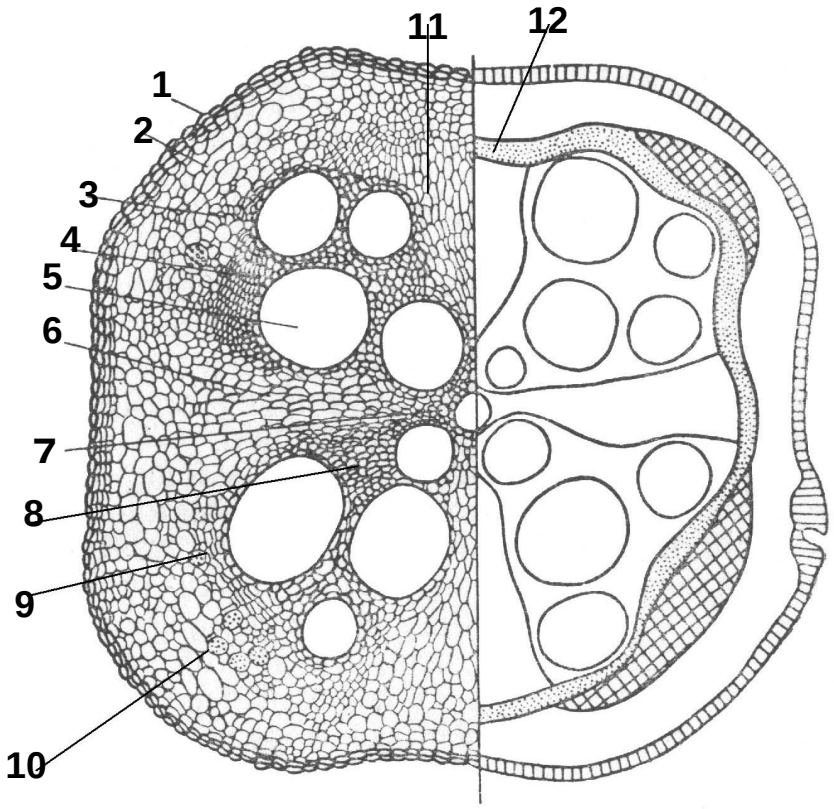

Рис 60. Вторинна будова кореня гарбуза звичайного
1 – перидерма, 2 – паренхіма вторинної кори, 3 – вторинна флоема, 4 – ділянка пучкового камбію, 5 – судини вторинної ксилеми, 6, 12 – ділянки міжпучкового камбію, 7 – судини первинної ксилеми, 8 – ксилемна паренхіма, 9 – ситоподібні трубки, 10 – залишок первинної флоеми, 11 – паренхіма радіальних променів

пучкового камбію і живі клітини ендодерми, діляться і перетворюються в клітини фелогену. Фелоген у свою чергу формує до зовні клітини корку, а в середину – клітини фелодерми. Корок, фелоген і фелодерма разом узяті називаються перидермою. Перидерма ізолює первинну кору від центрального циліндра, відбувається процес злущування, або «линяння» кореня, який підсилюється значним потовщенням центрального циліндра за рахунок розростання вторинних елементів флоеми і ксилеми. Після злущування первинної кори на її місці виникає вторинна кора і формується вторинна будова з розвиненими вторинними ксилемою і флоемою, паренхімою кори, радіальними променями, пучковим і міжпучковим камбієм, скорковілими клітинами перидерми. Від первинної будови залишається тільки первинна ксилема в центрі і первинна флоема, відтіснена до периферії вторинною флоемою.

Деякі особливості мають корені моркви і редьки. Їм притаманна типова вторинна будова, але в зв'язку із запасанням поживних речовин вони надзвичайно потовщуються.

У моркви корінь потовщується за рахунок надмірного розростання паренхіми та вторинної флоеми. Вторинна ксилема слабко розвинена.

Коренеплід редьки характеризується надмірним розростанням вторинної ксилеми, особливо ксилемної паренхіми. За ксилемою розміщується камбій, який до периферії формує вторинну флоему. Вторинна флоема слабко розвинена. За нею знаходяться ділянка первинної флоеми, паренхіма кори і перидерма.

Третинна будова кореня властива буряку звичайному. У процесі онтогенезу у нього спочатку розвивається первинна будова кореня. Первинна будова короткочасна і з появою перших справжніх листочкків відбуваються вторинні зміни, які формують вторинну анатомічну будову. Третинні зміни в будові кореня буряка виявляються насамперед в утворенні додаткових 8–12 камбіальних кілець, які закладаються в основній паренхімі вторинної кори, де відкладаються у запас поживні речовини. Кожне кільце камбію відповідає розвитку двох справжніх листків.

Морфологія і анатомія стебла та пагона

Вищі рослини розчленовані на корінь, стебло і листок. Стебло сформувалось протягом тисячоліть для здійснення двох основних функцій: 1) збільшення поверхні живлення шляхом галуження і зростання кількості листків; 2) переміщення води і мінеральних солей по висхідній та пластичних речовин по низхідній течії.

Стебло – це надземний осьовий орган з радіальною симетрією, позитивним геліотропізмом, необмеженим верхівковим ростом. Воно може бути місцем нагромадження поживних речовин, органом вегетативного розмноження рослин. Особливістю стебла є здатність до утворення листків і бруньок.

Стебло це вісь пагона, яка виконує дві основні функції – механічну і провідну. Стебло здійснює звязок між коренями та листками. У повітряному середовищі з надзвичайно розсіяними мінеральними поживними елементами виникла потреба в збільшенні поверхні асиміляції, що досягалось появою та галуженням стебла, а також збільшенням кількості листків. Нестачу води рослини покривали збільшенням поверхні кореневої системи, а також розвитком пристосувань, які забезпечують зменшенням випаровування води (кутикули, різноманітних придатків епідермісу). Стебло об'єднало ці важливі сфери повітряного і грунтового живлення. У багаторічних рослин у стеблі можуть відкладатися в запас поживні речовини.

Форма стебла (на поперечному розрізі) може бути різноманітна і часто є важливою діагностичною ознакою за умов визначення рослин. Більшість стебел характеризується циліндричною формою, але трапляються рослини з плоскими стеблами (опунція), тригранними (осоки), чотиригранними (глухокропивові). Порожнисті стебла характерні для злаків.

Пагін – це стебло з розміщеними на ньому листками, бруньками, вузлами і міжвузлями (рис. 61). Стебло, що виникає як необхідність для життя в наземних умовах, унаслідок його галуження та утворення метамерних органів, збільшує сферу повітряного живлення і накопичує поживні пластичні речовини, необхідні для забезпечення його існування в наземних умовах. Воно можливе завдяки взаєморозвитку стебла і листка як єдиного органа – пагона, який забезпечує збільшення фотосинтетичної поверхні і накопичення органічної речовини для здійснення метаболічних процесів. Все це свідчить про тісний взаємозв’язок між стеблом і листком.

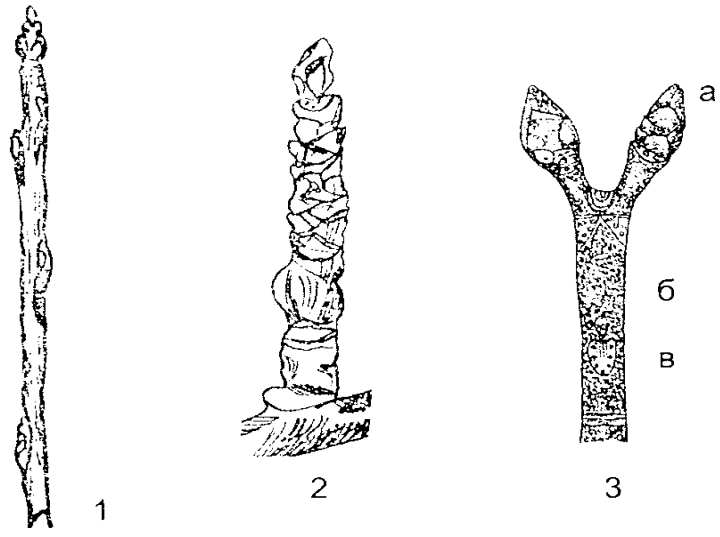

Рис. 61. Типи пагонів за довжиною міжвузлів:
1 – видовжений, 2 – укорочений,
3 – нормальний: а – верхівкова брунька, б – міжвузля, в– листкові сліди

Вузлом називається ділянка стебла, яка несе листки. Ділянка стебла між двома сусідніми вузлами зветься міжвузлям. Кут між стеблом і черешком утворює пазуху листка, в якій розміщені пазушні бруньки. Часто пагін розуміють як однорічне нерозгалужене стебло з листками, які розвиваються з бруньок або промеристеми зародка.

Брунечка є невід’ємною частиною пагона, його мініатюрним зачатком, який ще не розвинувся. Якщо відпрепарувати криючі і зародкові листочки, то можна побачити будову

брунечки. У центрі брунечки знаходиться зародкове стебельце, верхівка якого утворює конус наростання, складений меристемними тканинами – тунікою і корпусом. Біля його основи формуються бічні первинні горбочки, з яких розвиваються примордіальні (зачаткові) листки, що згортаються в брунечку. У пазухах первинних меристемних горбочків закладаються вторинні, з яких виникають пазушні бруньки. Зверху вони покриті криючими скорковілими бруньковими лусками. Останні щільно змикаються між собою, в результаті чого бруньки стають непроникними для води, спор грибів, бактерій. Цьому сприяє просоченість лусочок смолистими сполуками, розвиток кутикулярного шару і корку. Завдяки цьому зимуючі бруньки зменшують транспірацію до 75–95 %, захищають зачатки рослин від температурних коливань.

Брунечки є вегетативні, з яких розвиваються вегетативні пагони, і репродуктивні (генеративні), або квіткові, що утворюють квітки й суцвіття. Якщо з бруньок формується стебло з листками, бруньками та квітками, то вони належать до змішаних.

За положенням бруньки бувають верхівкові та бічні (пазушні). Верхівкові бруньки забезпечують ріст стебла і гілок у довжину шляхом поділу клітин конуса наростання. Бічні бруньки за походженням бувають вегетативні, квіткові та змішані. За розміщенням розрізняють бруньки поодинокі, серіальні (розміщені одна над іншою) і колатеральні (розташовані поруч). Бруньки бувають активні, або зимуючі, які після перезимування пробуджуються, і сплячі, котрі довгий час знаходяться у стані спокою. Останні пробуджуються після завмирання верхівкової бруньки й активного припливу ауксинів до місць їх розміщення. При обрізуванні або обмерзанні гілок сплячі бруньки проростають і дають нові пагони. На багаторічних деревах вони утворюють водяні пагони, або вовчки (осика, тополя, яблуня, груша, слива).

У багаторічних рослин у поверхневих основних, покривних (екзогенно) чи глибинних твірних тканинах (камбій, перицикл) ендогенно закладаються додаткові бруньки. За їхній рахунок з’являється поросль у пеньків спиляних стовбурів дуба, липи, берези. Додаткові бруньки утворюють кореневу поросль у малини, вишні, акації, а також багатьох злісних бур’янів сільськогосподарських культур (осоту, берізки, будяка), чим значно затрудняють боротьбу з ними.

Розвиток пагона з бруньки. Навесні з підвищенням температури повітря і значним притоком води та мінеральних солей розпускаються бруньки. Спочатку вони набухають, збільшуються в розмірах, розкриваються криючі брунькові лусочки, і на верхівці з’являються зелені листочки. За даних умов клітини конуса наростання інтенсивно діляться, завдяки чому зростає їх кількість, й стебло видовжується. Одночасно з’являються первинні та вторинні зачаткові меристемні горбочки, які трансформуються

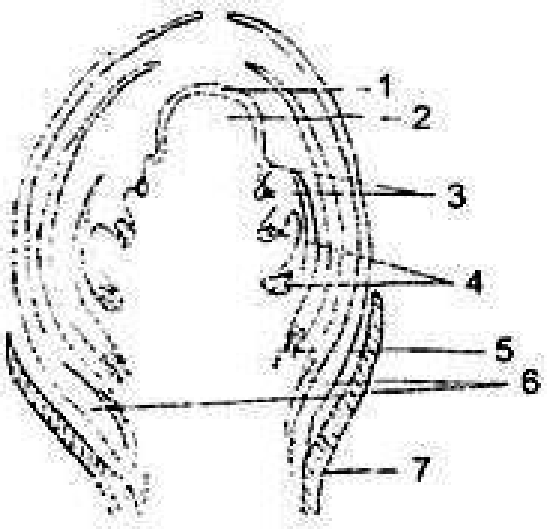

Рис. 62. Будова бруньки: 1 – туніка, 2 – корпус, 3 – первинні листкові горбочки, 4 – пазушні бруньки, 5– сформовані бруньки, 6 – зачаткові примордіальні листки, 7 – брунькові луски

в нові зачаткові листочки та пазушні бруньки. Вкорочені вузли виростають і досягають нормальної величини, а листочки – належної форми і розмірів.

Оскільки клітини верхівкової бруньки постійно наростають значно більше, ніж конуси наростання бічних бруньок і пагонів, то за рахунок цього утворюється головне стебло. Воно виділяється за швидкістю росту та потужністю серед маси гілок (рис. 62).

У деяких груп рослин (злаків, осок), крім верхівкового росту пагона, є й інтеркалярний ріст. Завдяки цьому стебло злаків швидко наростає. У бамбука за добу воно дає приріст до 50 *см*. Із місцевих швидкоростучих порід відомі: тополя, верба, ялина; остання дає приріст за вегетацію понад 1 м, а повільноростучі (сосна болотна, дуб, яблуня) – 2–5 *см*. У багатьох рослин пагін росте з квітня–травня до червня–липня. Завершується ріст вегетативного пагона верхівковою брунькою або ж квіткою чи суцвіттям. Інколи спостерігається після деякого періоду спокою подальший ріст пагона, відновлюються, виникають так звані іванові або водяні пагони (дуб, клен, малина).

Однорічний пагін – це величина приросту рослини за вегетаційний період. У багаторічних трав'янистих рослин вони створюють надземну фітомасу. Щороку однорічні пагони відмирають, а наступної весни з бруньок відновлення виростають нові. У деревних рослин нові пагони розвиваються на старих. Пагони, які утворюють стовбур дерева, зберігаються протягом усього життя.

За довжиною міжвузлів розрізняють укорочені (яблуня, груша), нормальні (ліщина, слива, горіх) та видовжені (айлант, абрикос, верба) пагони.

Укорочені пагони мають надзвичайно вкорочені міжвузля, їх важко розрізнити, а при черговому розміщенні листків здається, що вони створюють кільця. На вкорочених пагонах розвиваються квітки, а потім — плоди, через що їх називають плодушками. На вкорочених пагонах сосни і модрини розміщені хвоїнки.

Нормальні пагони з нормальними або середніми межвузлями є в багатьох сільськогосподарських і дикорослих рослин (соняшник, картопля, горох). Видовжені пагони мають надмірно видовжені безлисткові, безквіткові межвузля. Вони характерні для ліан, айланта. Видовжені пагони утворюють і водяні пагони.

Різноманітність стебла

Стебло дуже різноманітне за своїми властивостями.

Стебло за положенням у просторі (рис. 63). Більшість деревних і трав'яних рослин мають *прямостоячі* стебла і не потребують опори (тимофіївка, пшениця, ясен, овес). Стебла, які в нижній частині стеляться по землі, в середній частині піднімаються, а верхівка прямостояча, називаються *висхідними*. Стебла, які в'ються навколо інших, що є для них опорою, відносятьть до *витких* (березка, хміль, квасоля), або *ліан*, досягаючи у тропіках до 20–300 *м* довжини. Їх особливістю є видовжені судини, полегшене стебло, нерівномірність розподілу механічних, провідних та основних тканин, світлолюбність. Стебла, в яких є вусики і причіпки і за їхнього допомогою рослина піднімається по стовбурах дерев, скелях, стінках, становлять групу *ліан* (дикий виноград, плющ). Деякі рослини мають повзучі стебла, які стеляться по землі (рис. 63). Залежно від довжини пагонів і міжвузлів у практиці їх поділяють на батоги та вуса (суниці). За допомогою останніх рослини розмножуються. Стебло, що має горизонтальний напрямок росту та лежить на поверхні ґрунту і не вкорінюється, називається *лежачим* (кавун, диня).

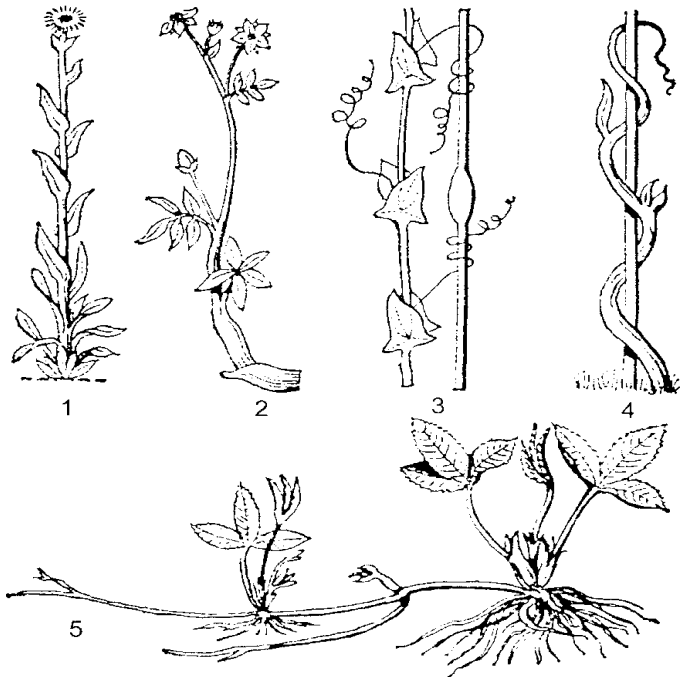

Рис. 63. Типи стебел:
1 – прямостояче, 2 – висхідне, 3 – чіпке, 4 – витке, 5 – повзуче

Стебло, що має горизонтальний напрямок росту або лежаче стебло, яке вкорінюється, називається *повзучим* (розхідник, жовтець повзучий).

Безлисте стебло, на якому одне суцвіття або одна квітка, називають стрілкою (цибуля, часник). Листки розміщені на землі розеткою.

Форма стебла

У багатьох рослин воно округле, циліндричне. Вони бувають виповнені та порожнисті, які у злаків називають соломиною, і чотиригранні - кропива, шавлія, м'ята, залізняк, є також тригранні - осоки, багатогранні і ребристі – зонтичні, плоскі – в опунції, крилаті – в чини лісової, цистерноподібні – в каванелезії, борознисті – у хвощів.

Життєві форми рослин

За типами пагонів і тривалістю життя рослини поділяються на такі життєві форми: дерева, кущі, напівкущі, кущики, трави. Дерева – це великі за розмірами рослини, які мають могутнє багаторічне стебло, що несе крону і здатне до вторинного потовщення.

Кущ характеризується тим, що серед численних пагонів жоден з них не виділяється ні потужністю, ні висотою, крони не утворюють (ліщина, крушина, бруслина, шипшина, глід). У кущів стебло галузиться біля самої землі і утворюються численні пагони 2–6 м заввишки. Кущі, у яких однорічні пагони розміщені над поверхнею снігу і щороку відмирають, називають півкущі (зіновать руська). Кущі, які досягають висоти близько 1 м, називають кущиками (чорниця, багно, верес).

Півкущики утворюють багаторічні рослини, нижні частини яких дерев'янисті й покриті корком, а молоді однорічні пагони взимку від морозів і дошкульних вітрів висихають та відмирають (звіробій, полин).

Трав'яні рослини – це такі, в яких підземні органи з бруньками відновлення зберігаються, а надземні пагони існують один вегетаційний період, а потім відмирають. До них належать пирій, типчак, суниці, глуха кропива, медунка, конюшина повзуча.

Однорічні трав'яні рослини відзначаються тим, що повний цикл розвитку (від насіння до насіння) відбувається за один рік. Це більшість польових культур (горох, квасоля, кукурудза, овес, ячмінь, кріп).

Дворічні рослини цикл розвитку закінчують протягом двох років: у перший рік утворюють розетку прикореневих листків і нагромаджують у коренях запасні поживні речовини, а наступного року викидають суцвіття, на яких формуються плоди. Після їх утворення рослини відмирають (морква, редька, буряк, дивина, цикорій).

Багаторічні трав'яні рослини мають довговічні підземні частини, які щороку дають надземні пагони. Останні після завершення вегетації відмирають. До них належить ковила, осоки, ситники, типчаки (рис. 64).

За довговічністю стебла надзвичайно різноманітні. Деякі рослини існують лише один вегетаційний період, інші – понад 5 тис. років (баобаб), тис — 3 тис. років, каштан – 2 тис., дуб – 1200, липа – 1 тис., бук — 600–900, сосна – 500, горіх – 300, яблуня – 200, виноград – 100 років.

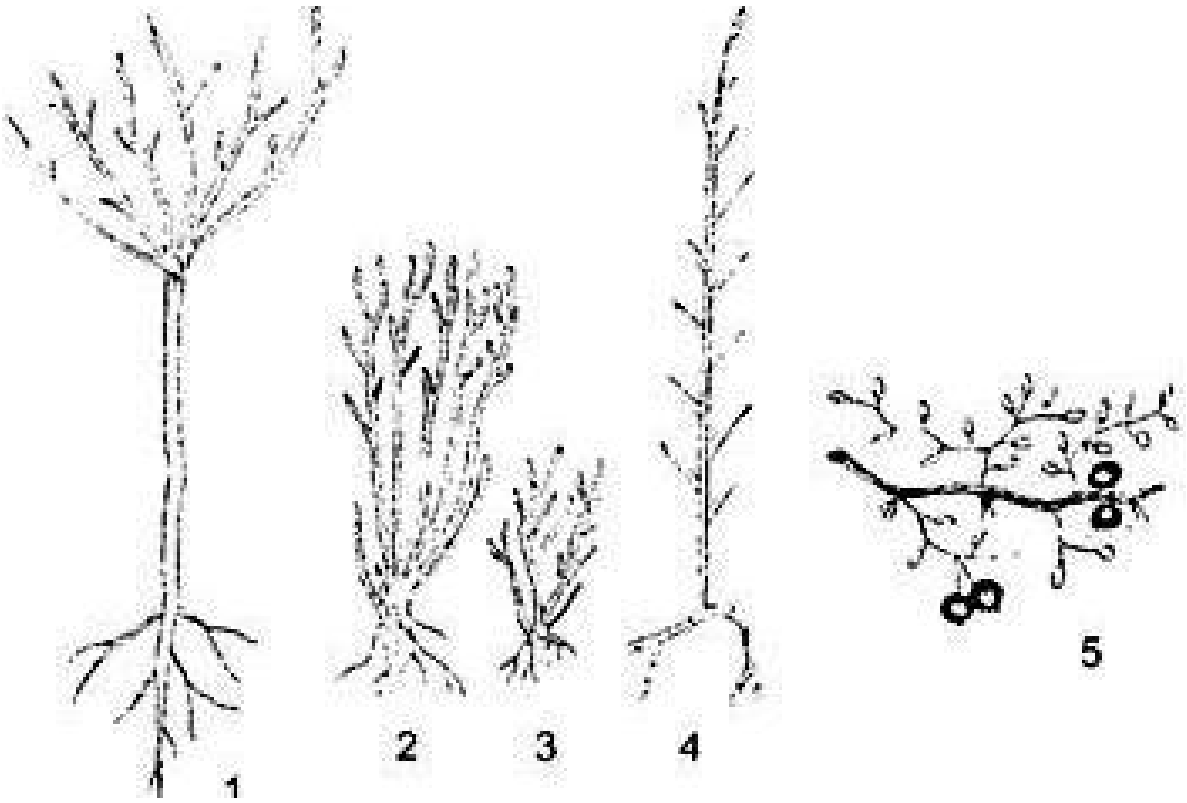

Рис. 64. Життєві форми за біологічними типами стебел:
1 – дерево, 2 – кущ, 3 – кущик, 4 – злаковидна трава, 5 – напівкущик

Розміри стебла бувають від 1,0–1,5 *мм* (вольфія) до 155 м (австралійський евкаліпт). Секвойя каліфорнійська досягає рекордної висоти – 142 *м*, ялина – 75 *м*, сосна – 50 *м*, тополя – 40 *м*, береза – 30 *м*, кукурудза, очерет – 3–4 *м*, грястиця – 0,6–1,5 *м*, типчак – 60–80 *см*, розхідник, фіалка – 10–20 *см*.

Природно рослини різні за товщиною стебла. Трав'яні рослини мають товщину 4–8 *мм*, чагарники – 2–8 *см* (ліщина), дерева – 0,5–3 *м* (яблуня, бук), а болотний кипарис – 12–14 *м*.

Галуження стебла

У зв'язку з ростом стебла, нагромадженням поживних речовин і необхідністю збільшення фотосинтезуючої листкової поверхні стебло набуває здатності до галуження. На головному стовбурі (осі першого порядку) за рахунок пазушних бруньок формуються стебла другого порядку, а на них – стебла третього порядку і т. д. У результаті в кроні деревних порід, кущів чи багаторічних трав можна вирізнити осі різних порядків. Галуження має свої закономірності. Розрізняють чотири типи галуження стебла (рис. 65).

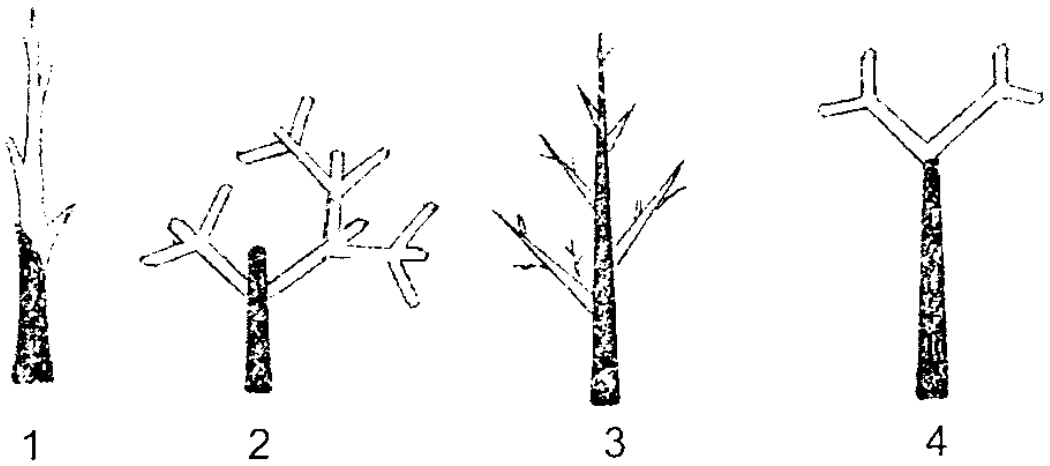

Рис. 65. Схема типів галуження:
1 – симподіальне, 2 – несправжньодихотомічне, 3 – моноподіальне,
4 – дихотомічне

Дихотомічне галуження – це таке, за якого точка росту галузиться на дві нові, що дають два стебла, верхівкові точки росту яких так само вилчасто галузяться на дві нові, що дають початок наступним стеблам. Таке галуження може повторюватись неодноразово, воно властиве для плаунів , водоростей, грибів.

Несправжньодихотомічне галуження — це таке, в якого точка росту головної осі (першого порядку) витрачається на утворення квітки або відмирає, а галуження стебла відбувається за допомогою нижче розміщених бічних супротивних бруньок. У такий спосіб галузяться стебла таких рослин (омела, бузок, каштан, зірочник).

Моноподіальне галуження – це таке, в якого верхівкова брунька осі першого порядку забезпечує необмежений ріст стебла, яке виділяється висотою і потужністю серед маси бічних гілок (ялина).

Симподіальне галуження характеризується тим, що вісь першого порядку закінчується утворенням квітки або відмирає, а ріст стебла продовжує вісь другого порядку, яка виникає з нижче розміщеної бруньки. При її завмиранні ріст стебла продовжує вісь третього порядку, що розвивається із нижче розміщеної бруньки і т. д. Так формується звивисте стебло, що складене з осей, або симподіїв першого, другого, третього і наступних порядків (яблуня, слива, помідор, малина).

Особливим типом галуження пагона є кущіння злаків. За типами кущення злаки вирізняють: щільнокущові (біловус стиснутий), рихлокущові або пухкокущові (тонконіг лучний) і кореневищні (пирій повзучий). У щільнокущових злаків бруньки відновлення на вузлі кущення розміщені над поверхнею ґрунту або на рівні його і щільно зближені одна до однієї, від чого виникає щільна купиняста дернина, внаслідок виникнення багаточисельних

надземних пагонів. У пухкокущових бруньки на вузлі кущення розміщені у приповерхневому шарі ґрунту й розставлені під кутом один від іншого, внаслідок чого надземні пагони утворюють пухкий кущ. У кореневищних злаків бруньки на вузлі кущення вільно розміщуються на довгому горизонтальному кореневищі, розміщеному на різній глибині приповерхневого шару ґрунту. Тому і виникаючі пагони формуються один від одного на певній відстані й не утворюють скільки-небудь щільної дернини (рис. 66).

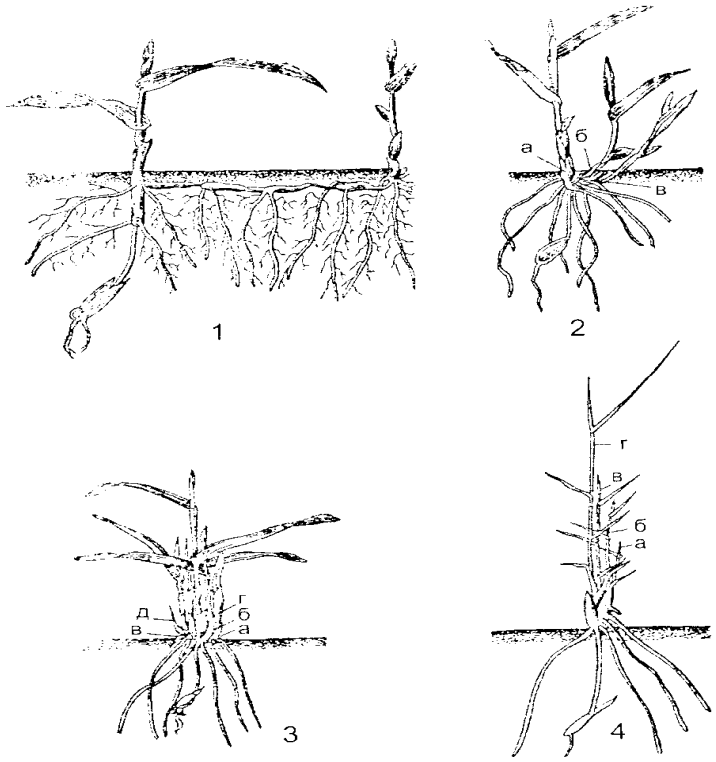

Рис. 66. Кущіння злаків:
1 – кореневищний злак з додатковими і надземними пагонами; 2 – схема кущіння пухкокущового злака: а – вузол першого порядку, б – вузол другого порядку, в – вузол третього порядку; 3 – схема кущіння щільнокущового злака з пагонами поза піхвою: а, б, в, г, д – послідовність утворення пагонів; 4 – схема кущіння щільнокущового злака з пагонами всередині піхви: а, б, в, г – послідовність утворення пагонів

Видозміни пагонів

Під впливом зовнішнього середовища та виконання різних функцій пагони видозмінюються. Вирізняють підземні та надземні видозміни пагонів.

До підземних видозмін належать такі:

Бульби – це видозміни, в яких потовщується стебло в результаті нагромадження в ньому поживних речовин у запас. Вони мають укорочені міжвузля, редуковані листки, спіральне розміщення вічок, деформовані провідні тканини, безхлорофільні клітини. При сприятливих умовах

завдяки запасу поживних речовин вони проростають і дають початок новій рослині. Бульби слугують для розмноження рослин (картопля).

Кореневище – підземний видозмінений пагін, доказом чого може слугувати верхівковий ріст, розчленованість на вузли і міжвузля, наявність редукованих листків, надбрівних дуг, залишки провідних тканин, здатність закладати бруньки відновлення. За допомогою кореневищ рослини розмножуються. Здатність утворювати нові рослини з кореневищ довжиною 3–4 см сприяє масовому розвитку бур'янів (рис. 67) (пирій, куничник, пажитниця, хвощ) та кормових видів рослин (бромопсис, мітлиця, бородач, тонконіг, куничник, лепешняк).

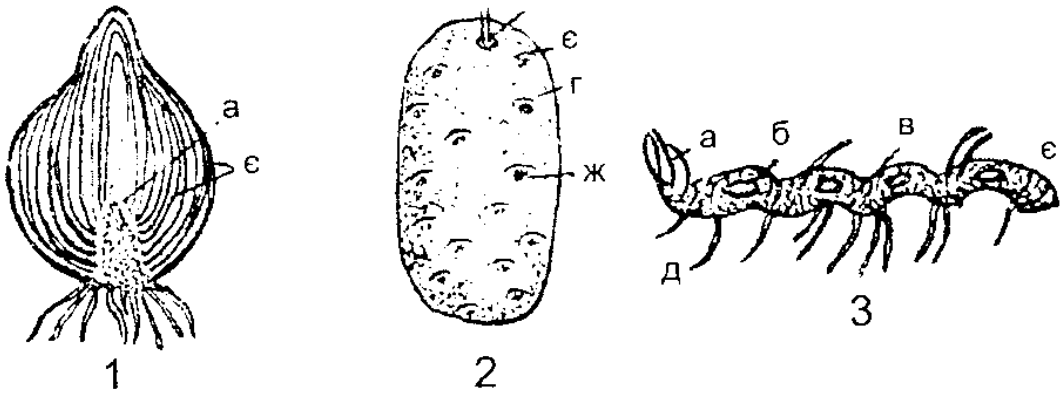

Рис. 67. Підземні видозміни пагонів:
1 – цибулина, 2 – бульба, 3 – кореневище; а – брунька пагона,
б – рубець пагона, в – стебло, г–листкові рубці, д –додаткові корені,
є – листкові луски, ж – пазушні бруньки

Цибулина – змінений пагін, в якого надзвичайно укорочене стебло, що зветься денцем. Цибулина має м'ясисті видозмінені листки (цибулинні лусочки) і сухі криючі. У пазухах соковитих листків є бруньки, з яких виникають нові пагони. Денце дає початок додатковим кореням. Цибулина є органом запасання поживних речовин і органом розмноження (підсніжник, білоцвіт, шафран, ряст, зірочки).

Цибулинка – надземна цибуля, невелика, легко опадає, а розвивається в пазухах листків зубниці, пшінки, слугує органом розмноження певної групи рослин.

Бульбоцибулина — підземний укорочений видозмінений пагін, з обмеженим ростом, вкритий лускою або рештками листків. Зовнішнім виглядом нагадує цибулину, але відрізняється від неї бульбоподібною потовщеною стебловою серцевинною частиною. Яскравим прикладом є цикламен і гладіолус.

До надземних видозмін пагона належать такі:

Вусик – видозмінений пагін, який розвивається з пазушної бруньки, має оптимально розвинені провідні та механічні тканини, здатний до верхівкового росту. Такими є вусики винограду, гарбуза, огірка, кавуна.

Колючка – видозмінений пагін, що є пристосуванням рослин до зменшення випаровування. Колючка має надзвичайно розвинену механічну тканину, несе листки, квітки, бруньки, ріст верхівковий – глід (рис. 68).

Філокладії – це видозміна стебла, яка набуває вигляду листка. У кримської рослини рускуса виникають листоподібні стебла. Вони зеленого кольору, клітини містять хлорофіл і виконують функцію фотосинтезу. Філокладії формуються з пазушної бруньки, свідченням чого є лускоподібний листок під видозміною. На ньому утворюється квітка, що є властивістю тільки пагона.

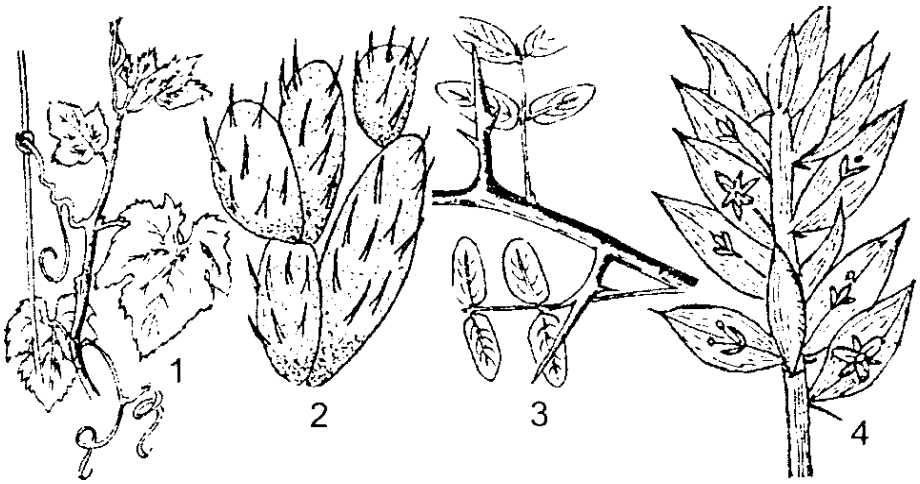

Рис. 68. Надземні видозміни пагона:
1 – вусики винограду, 2 – лопаті м'ясистого стебла, 3 – колючки, 4 – філокладій

До видозмін, в яких функцію листка виконує стебло, можна віднести пагони кактусів, опунцій, дроку іспанського та ін.

Анатомічна будова стебла

Стебло відзначається надзвичайною різноманітністю внутрішньої будови, що відображає пристосування рослин до різних умов існування. Але завжди в ньому можна вирізнити три основних частини: епідерміс, первинну кору і стелу (центральний осьовий циліндр). Анатомічна будова стебла з часом змінюється. У результаті росту зародкового пагона утворюється первинна будова, яка у двосім'ядольних з часом змінюється на вторинну, в результаті функціонування вторинних меристем.

Первинна будова стебла притаманна односім'ядольним рослинам і зберігається протягом усього життя. Вона формується внаслідок функціонування первинної верхівкової меристеми конусу наростання пагону. З клітин туніки утворюється протодерма, що дає початок

епідермісу, а з внутрішніх клітин туніки і зовнішніх клітин корпусу – основна меристема, яка в подальшому перетворюється у первинну кору. З корпусу утворюється прокамбій, який дає початок тканинам центрального осьового циліндру.

Стебло зовні вкрите епідермісом, який складається з одного шару клітин з кутинізованими оболонками. Його основна функція – захищати стебло від впливу зовнішнього середовища. Епідерміс, як правило, вкритий кутикулою, яка попереджує надмірну втрату вологи і часто несе придатки у вигляді різноманітних волосків. В епідермісі є продихи, які слугують взаємозв'язком із зовнішнім середовищем, але їхня кількість на одиницю площі значно менша ніж у листків.

Безпосередньо під епідермісом розміщена первинна кора. До її складу якої входить коленхіма, паренхіма первинної кори та ендодерма. Коленхіма – жива механічна тканина, що надає стеблу міцності. Паренхіма це жива тканина, з тонкими оболонками. Інколи вона містить хлоропласти і здатна здійснювати фотосинтез. Такий вид паренхіми називається хлоренхімою. У стеблі водних рослин вона вирізняється наявністю великих міжклітинників у яких накопичується повітря. Ця різновидність паренхіми називається аеренхімою. У паренхімі первинної кори також знаходиться епітеліальні клітини видільної тканини (секреторні вмістища та слизові канали), кам'янисті клітини, відкладаються кристали оксалату кальцію. Внутрішнім шаром первинної кори є ендодерма, що оточує центральний циліндр. Як правило, вона складається з одного шару клітин, радіальні стінки яких дерев'яніють. Оптимально ця тканина розвинена у злаків і у водних рослин. У багатьох покритонасінних замість неї розвивається крохмалоносна піхва. Її клітини містять крохмальні зерна, що не використовуються в процесі життєдіяльності, а є органом гравірецепції стебла.

Центр стебла займає провідний циліндр, до його складу входить перицикл, провідні пучки та серцевина. Перицикл, розміщений безпосередньо під ендодермою, здебільшого складається з одного шару тонкостінних клітин і є первинною латеральною меристемою. Із паренхімних клітин виникає паренхіма серцевинних променів, формується склеренхіма (луб'яні волокна), у вигляді суцільного кільця або окремих тяжів навпроти провідних пучків і забезпечують їх міцність. У перициклі закладаються додаткові корені і бруньки, вторинна меристема. У багатьох односім'ядольних перицикл не утворюється.

Судинно-волокнисті пучки формуються з прокамбію. Первинна флоема виникає одразу під первинною корою і складається з вузьких клітин ситоподібних трубок, клітин-супутниць та флоемної паренхіми. У доцентровому напрямку формується первинна ксилема, яка складається з судин.

Центральну частину стебла займає серцевина. Вона представлена великими тонкостінними клітинами, де накопичуються запасні поживні речовини. У деяких рослин (тонконогові, селерові) клітини серцевини швидко відмирають і стебло стає порожнистим. У злаків таке стебло називають соломиною. Серцевина пов'язана з паренхімою первинної кори серцевинними променями, які складаються з живих паренхімних клітин і забезпечують горизонтальний транспорт мінеральних і органічних речовин по стеблу.

В односім'ядольних рослин провідні пучки не здатні до вторинного потовщення. У двосім'ядольних і голонасінних у складі провідного пучка формується камбій, унаслідок діяльності якого в подальшому формується вторинна анатомічна будова стебла.

У центральній частині стебла знаходиться серцевина, що утворена великими паренхімними клітинами, в яких інколи відкладаються в запас поживні речовини. Серцевина з'єднується з первинною корою тяжами паренхіми серцевинних променів, завдяки яким відбувається горизонтальний транспорт речовин по стеблу. У багатьох злаків серцевина руйнується утворюючи порожнину.

У серцевині знаходяться окремі провідні пучки, або суцільні циліндри з флоеми і ксилеми, розділені камбієм, що утворилися з прокамбію. Залежно від характеру закладання прокамбію, у вигляді тяжів, або суцільного кільця, формується пучкова, або безпучкова будова стебла. Прокамбій однодольних рослин формує тільки елементи первинних флоеми і ксилеми. У результаті його діяльності утворюються закриті провідні пучки. Якщо прокамбій, окрім флоеми і ксилеми, формує ще й камбій утворюються відкриті провідні пучки, притаманні для більшості двосім'ядольних.

Анатомічна будова стебла односім′ядольних рослин

Односім'ядольні рослини це численна група, яка включає трав'яні і деревні рослини, що зростають у різноманітних кліматичних та екологічних умовах унаслідок чого мають різну анатомічної будови стебла.

Типовим представником односім'ядольних, що мають виповнене стебло є кукурудза (рис. 69). Її стебло складається з епідермісу, первинної кори (на ранніх етапах органогенезу) та центрального циліндру і має чітко виявлену пучкову будову. Епідерміс одношаровий, утворений паренхімними клітинами з потовщеними і здеревянілими оболонками, вкритий тонкою плівкою кутикули. Зв'язок із зовнішнім середовищем здійснюється через нечисленні продихи. Первинна кора має спрощену будову, коленхіма відсутня, паренхіма представлена тонким шаром хлорофілоносної паренхіми, яка зазвичай помітна тільки в молодому віці.

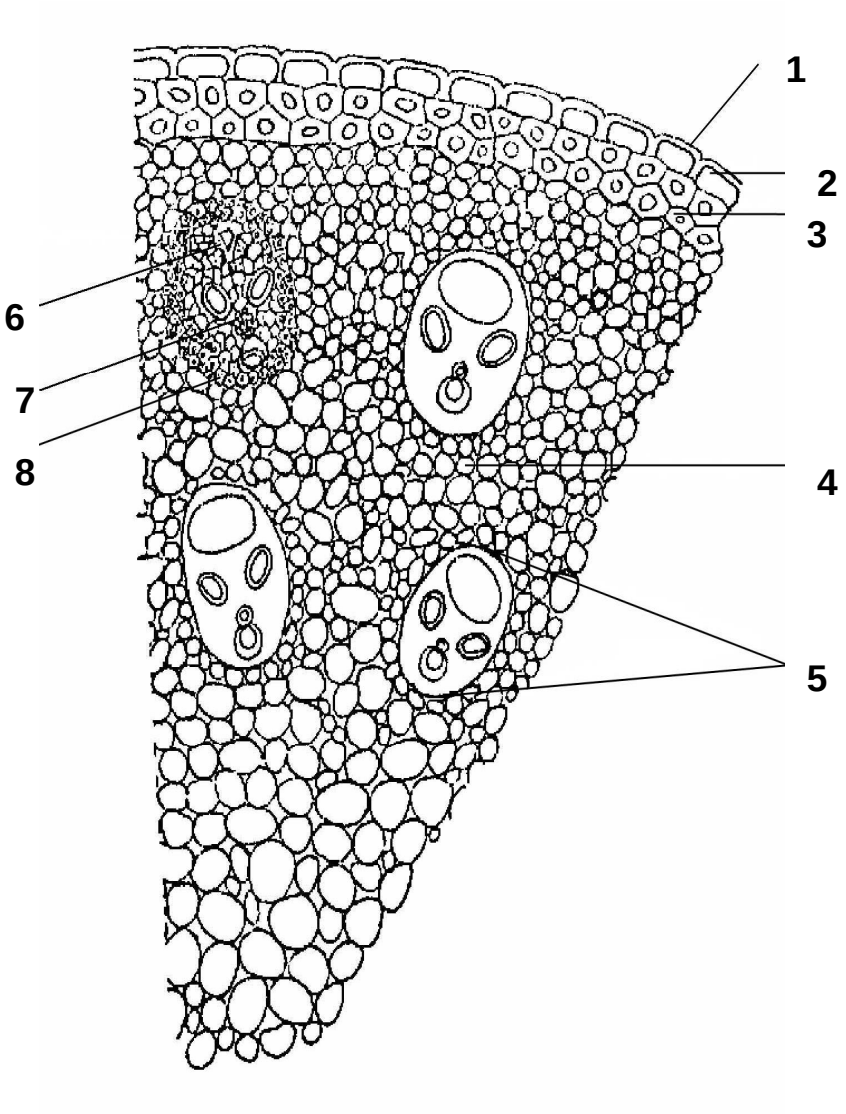

Рис. 69. Анатомічна будова стебла кукурудзи:
1 – кутикула, 2.– епідерміс, 3 – склеренхіма, 4 – паренхімні клітини, 5 – провідний пучок, 6 – первинна флоема, 7 – первинна ксилема, 8 – склеренхімне кільце провідного пучка.

Центральний циліндр починається потужним шаром склеренхіми, яка складається з багатокутних прозенхімних клітин, з рівномірно потовщеними і здерев'янілими оболонками. У процесі онтогенезу склеренхіма утворюється з клітин перициклу. Основна її функція – надавати стеблу міцності, особливо на згин.

Глибше залягає потужна частина основної паренхіми. Вона складена живими округлими тонкостінними клітинами. В основній паренхімі хаотично розташовані закриті колатеральні провідні пучки. Вони складаються з первинної флоеми, до складу якої входять ситоподібні трубки, клітини-супутниці, та поодинокі клітини флоемної паренхіми. Ксилема прилягає знизу до флоеми і містить кілька типів судин. У

центральній частині якої розташовані великі округлі пористі судини, які з'єднує між собою товстостінна ксилемна паренхіма. Від неї до центру відходять ще дві округлі судини менших розмірів – кільчасто-спіральна і кільчаста.

До них прилягає велика порожнина розриву, що виникла на місці зруйнованих судин. До неї з обох боків примикає жива тонкостінна ксилемна паренхіма з вмістом поживних речовин. У нижній частині провідного пучка знаходиться тонкостінна ксилемна паренхіма. Формується закритий колатеральний провідний пучок. Його з усіх боків оточує потужна склеренхімна піхва, яка захищає від механічних пошкоджень, через що весь пучок називається судинно-волокнистим. Провідні пучки по периметру стебла розміщені хаотично.

Стебло куги озерної (*Scirpus lacustris* L.) типове для рослин, нижня частина яких занурена у воду (рис 70). Щільна вузька первинна кора вкрита епідермісом, серед клітин якого розташовані групами дрібні луб'яні волокна. У первинній корі розміщена стовпчаста хлорофілоносна паренхіма. Основна частина стебла заповнена повітроносною паренхімою – аеренхімою, яка побудована у вигляді сітки з багатогранних клітин. Вони з'єднані між собою в правильні ланцюжки, що сходяться вузлами в яких знаходяться закриті колатеральні провідні пучки, оточені склеренхімними клітинами обгортки. У великих повітроносних ходах трапляються діафрагми – тонкі пластинки, розташовані впоперек ходів.

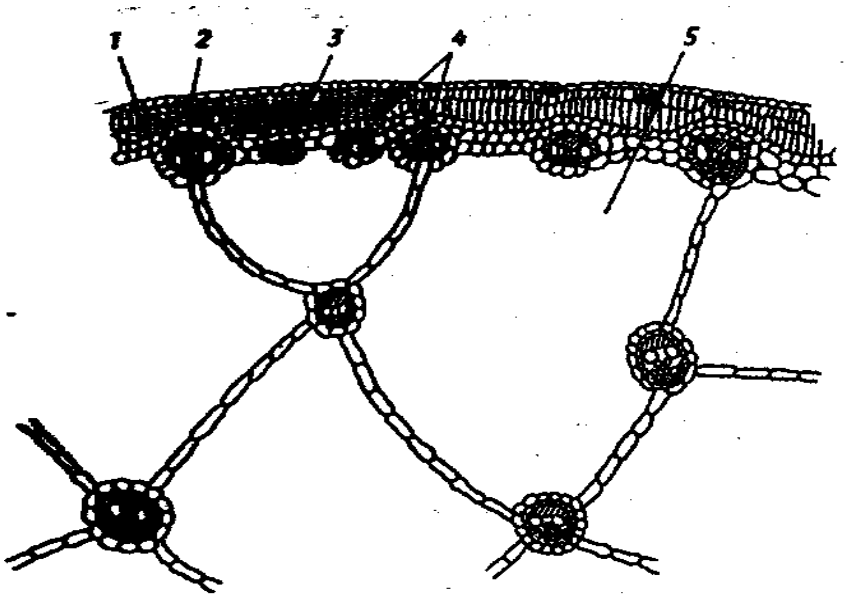

Рис. 70. Анатомічна будова стебла куги озерної:
1 – епідерміс, 2 – пучки механічних волокон в епідермісі, 3 – хлорофілоноска паренхіма, 4 – провідні пучки, 5 – клітини серцевини, що утворюють повітроносну паренхіму.

Центральна частина **стебла ситника розлогог**о (***Juncus effusus*** **L.**) зайнята серцевиною, яка має потужні міжклітинники і також є повітроносною тканиною (рис 71).

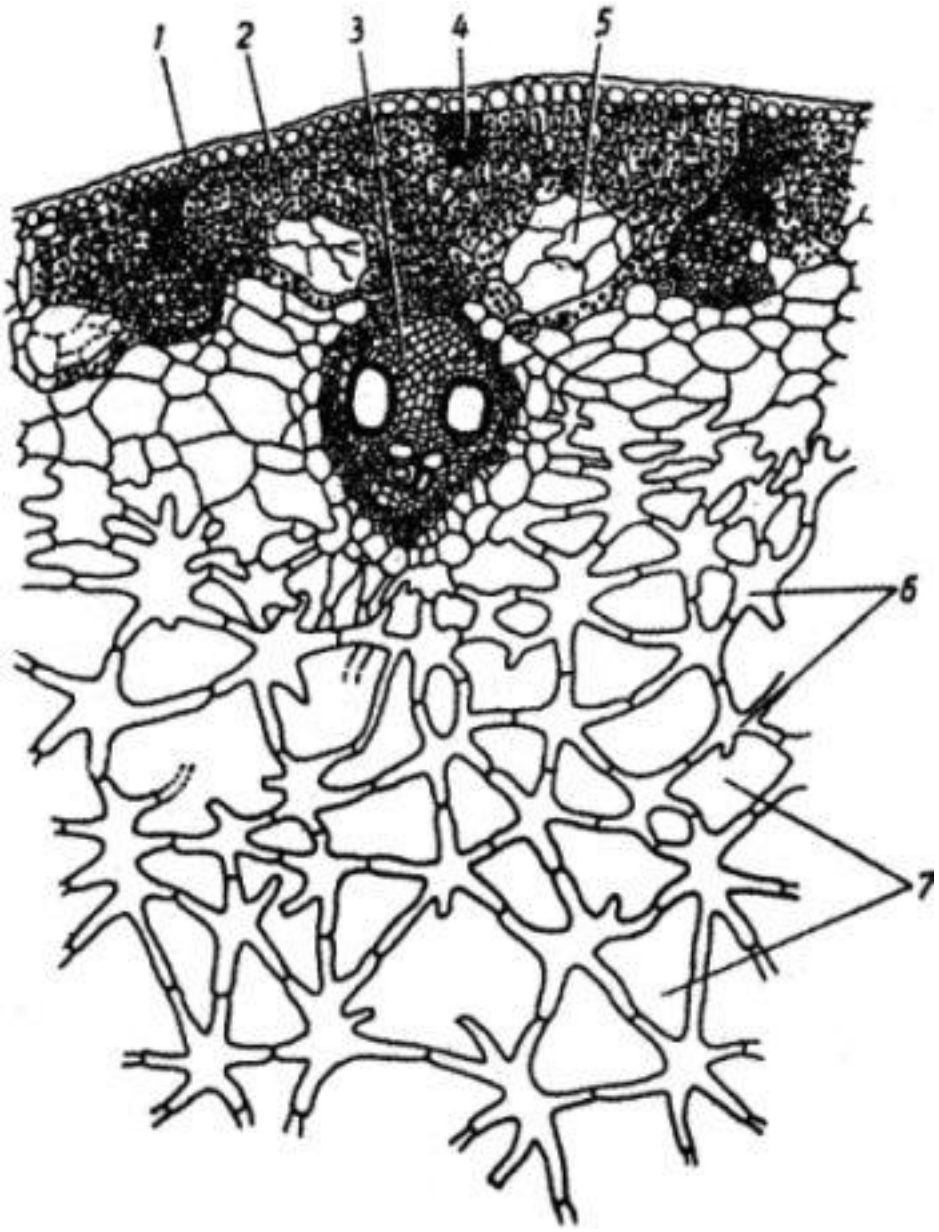

Рис. 71. Анатомічна будова стебла ситника розлогого:
1 – епідерміс, 2 – хлорофілоносна паренхіма, 3 – провідний пучок, 4 – склеренхіма, 5 – групи тонкостінних стиснутих клітин, 6 – зірчасті клітини повітроносної паренхіми, 7 – міжклітинні порожнини.

Ці міжклітинники утворюються за рахунок специфічної форми клітин серцевини з порожнистими зіркоподібними відрогами, між якими і знаходяться потужні повітряні ходи. Клітини повітроносної тканини не мають живого вмісту. Склеренхіма розміщена окремими ділянками біля поверхні стебла і прилягає до епідермісу. Частина її оточує провідні пучки, частина розміщена самостійно.

Між ділянками склеренхіми розміщені клітини стовпчастої хлорофілоносної паренхіми, які дзволяють змінювати положення стебла. Провідні пучки закриті колатеральні, але вирізняються за розмірами. Великі пучки оточені потужним шаром склеренхіми, менші за розміром мають значно тоншу обгортку біля яких розміщені ділянки видільної тканини, клітини якої заповнені слизом.

Елодея канадська належить до гелофітних рослин, тобто її тіло практично повністю занурене у воду. Стебло елодеї вкрито одношаровим епідермісом без кутикули, первинна кора має спрощену будову і складається з видозміненої паренхіми первинної кори, коленхіма і крахмаленосна піхва відсутні. Відразу під епідермісом залягає 2–3 шари видовжених клітин, що тісно прилягають одна до одної, містять велику кількість хлоропластів і забезпечують процес фотосинтезу – стовпчаста паренхіма. Глибше товстий шар аеренхіми (губчаста паренхіма). Вона складається з паренхімних клітин, які з'єднуючись у ланцюжки, утворюють великі повітряні порожнини. Центральну частину стебла займає компактний центральний циліндр.

Будова стебла двосім'ядольних трав'янистих рослин

У двосім'ядольних трав'янистих рослин на ранніх етапах розвитку формується первинна будова стебла. Вона представлена епідермісом, первинною корою та центральним циліндром з первинними провідними тканинами. Однак, на відміну від односім'ядольних у двосім'ядольних з часом формуються вторинні латеральні меристеми – камбій та фелоген і саме діяльність цих тканин зумовлює перехід до вторинної будови. У двосім'ядольних вирізняють два основних типи вторинної будови – пучковий і непучковий. За **пучкової будови** прокамбій закладається в конусі наростання стебла окремими тяжами і формує окремі провідні пучки, які розташовуються правильно, по колу. З появою камбію формуються відкриті провідні (за участі пучкового камбію) і серцевинні промені (з міжпучкового камбію).

Непучковий тип будови стебла пов'язаний з функціонуванням прокамбію, який закладається у вигляді суцільного кільця і який зразу починає активно функціонувати, відкладаючи на зовні вторинну флоему, а до центру вторинну ксилему.

За **перехідного типу** будови стебла прокамбій у конусі наростання формується у вигляді тяжів, зумовлюючи пучкову будову. Провідні пучки розміщені по колу і розділені ділянками паренхімної тканини – серцевинними промінями. З клітин прокамбію, розміщеного між флоемою і ксилемою провідного пучка за умов переходу до вторинної будови формується пучковий, а з міжпучкового камбію – паренхіми серцевинного

променю. Пучковий камбій до зовні відкладає вторинну флоему і до центру вторинну ксилему. У другій половині вегетації міжпучковий камбій починає продукувати вторинні провідні тканини, формуючи додаткові провідні пучки, які згодом зливаються з основними і таким чином формується непучкова будова стебла, яка властива **соняшнику однорічному (*Hellianthus annuus* L.).**

Головними особливостями **анатомічної будови стебла деревних рослин** є непучковий тип будови, наявність вторинних покривних тканин – корку та кірки і здатністю до щорічного потовщення внаслідок диференціації клітин камбію у вторинні провідні тканини.

Морфологія і анатомія листка

Як вегетативний орган рослин листок виник у процесі еволюції. Його формування відбувалося двома шляхами: як виріст зовнішніх тканин стебла, що призвело до утворення дрібних шиловидних несправжніх листків, або філоїдів мохів і плаунів, як видозмінених (гілочок) теломів у хвощів та як зрослих й сплющених (теломів). Теломи ще не були диференційовані на вегетативні органи, в результаті чого з'явилися великі листки папоротей.

Листок розглядають як бічний плагіотропний орган, обмежений у рості орган фотосинтезу. В більшості рослин він наростає основою (інтеркалярно), у папоротей ріст верхівковий.

У переважної більшості рослин помірної зони листок існує один вегетаційний період. В інших рослин довговічність їх неоднозначна: у сосни 2-3 роки, тиса – 3-5, лавра – 4, ялини – 7-10, вельвічії – понад 100 років.

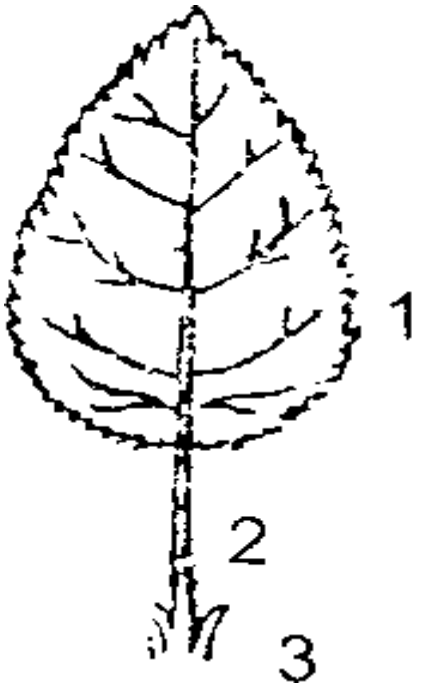

Рис. 72. Частини листка:
1 – пластинка,
2 – черешок,
3– прилистки

Функції листка

Він виконує три основні функції: фотосинтез, транспірацію, газообмін.

Поряд з цим листок може слугувати органом вегетативного розмноження (бегонія, фіалки), бути місцем нагромадження поживних речовин, води, мінеральних солей, виконувати роль ловчого апарата (комахоїдні рослини росички, пухирник, жировик), органу чіпляння (чина, горошок), захисту рослин (колючки у кактуса, астрагала).

В онтогенезі листок формується як бічний виріст конуса наростання. Започатковується він у вигляді овального горбочка, клітини якого

спочатку діляться в трьох напрямах, а потім – у двох. За таких умов зачатковий листок стає плоским.

Спочатку листок не диференційований на верхню і нижню частину. Такий поділ настає пізніше, коли верхівка його наростає інтенсивніше, ніж основа. Але цей верхівковий ріст короткочасний, триваліше наростав листок основою за рахунок вставної меристеми.

Верхня частина зачаткового листка диференціюється в листкову пластинку та черешок, а нижня – в основу листка і прилистки (рис. 72). За таких умов спочатку досить рівномірно розвивається листкова пластинка, а потім черешок.

Листок, в якого є листкова пластинка і черешок, називається черешковим. Він прикріплюється до стебла за допомогою черешка. Якщо останній розширюється і неповністю охоплює стебло, його називають піхвою (злаки). У листків злаків основа листкової пластинки по краях витягнута й утворює вушка (костриця, тимофіївка, китник, мітлиця). На місці переходу піхви в листову пластинку з'являється язичок, що захищає стебло і його інтеркалярну меристему від проникнення води та шкідників. В осокових листки безлігульні, не утворюють язичка тому їх називають листками із замкнутою піхвою (замкнуті).

Листки, які не мають черешка, прикріпляються до стебла своєю основою або виростають з нього, називаються сидячими. Якщо вони своєю основою охоплюють стебло, їх називають *стеблообгортними*. Зрідка трапляються пронизанолисті (сильфія), в яких стебло ніби пронизує листок. Якщо стебло охоплюють розрослі прилистки, то вони утворюють розтруб. Це явище характерне для гречки, щавлю, ревеню, гірчака та ін.

Формації листків

Листки в рослин надзвичайно різноманітні, навіть в однієї особини вони неоднорідні. За характером розміщення та розвитку вирізняють три формації листків: низові, серединні та верхівкові.

Низові листки представлені першими листками зародка — сім'ядолями, лускоподібними недорозвиненими листками біля основи стебел.

Серединні листки займають найбільшу листкопокриту серединну частину стебла. Це типові листки, в яких відбуваються процеси фотосинтезу.

Верхівкові листки розміщені на верхній частині стебла. Це дрібні листочки квіток і суцвіть – приквітники, приквітнички, обгортки кошиків.

Типи листків

Вирізняють прості й складні.

Прості листки – це такі, що складаються з листкової пластинки і черешка. Наприкінці вегетації листок повністю опадає, відділяючись від стебла.

Складні листки – це такі, на спільному черешкові яких знаходяться прості листочки. Останні надзвичайно різноманітні й опадають кожен зокрема.

Прості листки. При описі листкової пластинки використовують такі ознаки, як форма, співвідношення довжини та ширини, ступінь розсіченості листкової пластинки та форма її краю.

У залежності від форми листкової пластинки вирізняють такі прості листки (рис. 73):

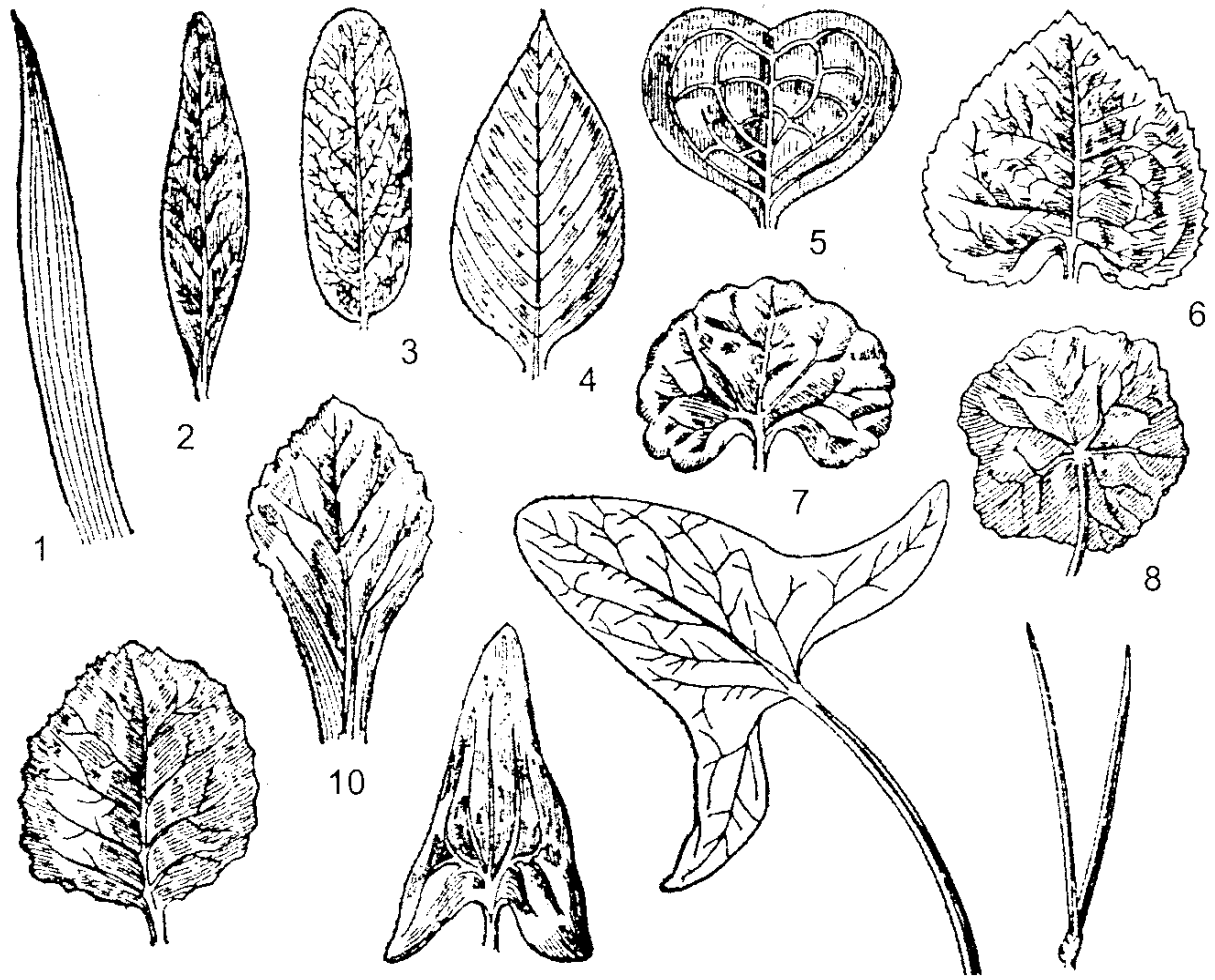

Рис. 73. Форми простих листків:
1 – лінійний, 2–ланцетний, 3 – еліптичний, 4 – яйцеподібний,
5 – оберненоширо́ко–серцеподібний, 6 – широкосерцеподібний,
7 – ниркоподібний, 8 – щиткоподібний, 9 – округлий, 10 – лопатевий,
11 – стрілоподібний, 12 – списоподібний, 13 – голчастий

– *лінійні* – вузька довга листкова пластинка в багато разів перевищує ширину, має довгу піхву, а на місці переходу до пластинки – язичок (злаки);

– *ланцетні* – ширина основи листка майже в чотири рази менша за його довжину (деякі види верби, плаун, олеандр);

– *оберненоланцетні* – ширина верхівки листка майже в три–чотири рази менша за його довжину (королиця звичайна);

– *округлі* – довжина листкової пластинки майже дорівнює його ширині (осика, настурція, грушанка);

– *еліптичні* – прості листки, листкова пластинка яких заокруглена і наближена до форми правильного еліпса (чорниця, брусниця);

– *яйцеподібні* – ширина основи листкової пластинки майже в два

– рази менша за його довжину (бузок, граб, подорожник);

– *оберненояйцеподібні* – ширина верхівки листка в 1,5–2 рази менша за його довжину (барбарис, вільха, тополя китайська);

– *широкояйцеподібні* – ширина основи листкової пластинки майже дорівнює його довжині (яблуня, бузок);

– *оберненоширокояйцеподібні* – ширина верхівки листкової пластинки майже дорівнює його довжині (ліщина);

– *овальні* – довжина листкової пластинки майже в два рази більша за його ширину (груша, черемха);

– *видовжені* – довжина листкової пластинки більше ніж у три рази перевищує його ширину (наприклад, у повою);

– *мечоподібні* – довжина листкової пластинки в багато разів перевищує його ширину (півники);

– *серцеподібні* – основа листкової пластинки серцеподібна, а верхівка загострена (гречка, фіалка, липа, плющ);

– *ниркоподібні* – листок з ниркоподібною основою листкової пластинки і тупою верхівкою (розхідник, копитняк);

– *ромбічні* – основа листкової пластинки клиноподібна (тополя чорна — осокір);

– *списоподібні* – основа листкової пластинки списоподібна (берізка польова, щавель горобиний);

– *стрілоподібні* – основа листкової пластинки містить глибоку трикутну виїмку (стрілолист);

– *трикутні* – основа листкової пластинки трикутна (лобода);

– *голчасті* – прості листки, форма листкової пластинки яких нагадує голку (сосна, ялина);

– *лопатоподібний* – простий листок з округлою, овальною, довгастою листковою пластинкою, яка переходить у широкий черешок (горлянка).

За формою краю листкової пластинки листки бувають: *цілокраї* (бузок, подорожник, жито, дуб, конвалія); *виїмчасті* – по краю листка виїмки різної форми чергуються між собою (підбіл, осика, лобода); *зубчасті* — край листка закінчується гострими зубцями (ліщина, кропива); *пилчасті* – з

зубцями, нахиленими в один бік (груша, липа, верба, фіалки, шовковиця); *городчасті* – з округлими на верхівці зубцями (розхідник) та ін. (рис. 74).

Верхівка листка буває *тупа, гостра, загострена і гострокінцева* тощо (рис. 76).

Форма основи листкової пластинки може бути: *округла, звужена, серцеподібна, стрілоподібна* та ін. (рис. 74).

За ступенем розчленування листкової пластинки листки бувають:

– *цілісні* – мають нерозчленовану пластинку (бузок, береза);

- надрізані – мають виїмки менше ¼ листкової пластинки;

– *лопатеві* – виїмки не перевищують 1/4 ширини листкової півпластинки пластинки: трійчастолопатеві (хміль), пірчастолопатеві (дуб), пальчастолопатеві (клен польовий);

– *роздільні* – виїмки глибші 1/4 ширини листкової півпластинки: пірчастороздільні (кульбаба), пальчастороздільні (клен звичайний);

– *розсічені* – виїмки доходять до половини ширини листкової пластинки, тобто доходять до середньої жилки: трійчасторозсічені (жовтець повзучий), пірчасторозсічені (чистотіл, томати), пальчасторозсічені (жовтець їдкий, деякі види герані).

Виступаючі частини у лопатевих листків називаються *лопатями*, у роздільних – *частками*, у розсічених – *сегментами*.

Якщо у пірчасторозсіченого листка крупні частки чергуються з дрібними, то його називають *переривчастопірчасторозсіченим* (картопля). Іноді пластинки бувають розсічені двічі або багаторазово (деревій, кріп, морква).

Ліроподібні листки – перистороздільні листки з верхньою округлою видовженою часткою значно більшою за бічні та дрібними тупими трикутними бічними частками (чистотіл, гравілат, редька, суріпиця). *Стругоподібні листки* – перистороздільні або перисторозсічені, з трикутними частками або сегментами пластинки, що мають розширену основу (кульбаба).

Жилкування. Листок пронизує маса провідних пучків чи їхніх елементів (жилок), які забезпечують надходження води і мінеральних солей, а також відтік пластичних речовин. У сукупності вони утворюють певну структуру жилкування листків. Воно буває дихотомічне, паралельне, дугове, пірчасте, яке поділяють на пальчасте і сітчасте.

Паралельне, або лінійне й дугове жилкування властиве для односім'ядольних і відзначається тим, що жилки від основи до верхівки проходять паралельно (злаки) або від основи розходяться дугоподібно (конвалія).

Сітчасте жилкування характерне для двосім'ядольних рослин. Жилки надзвичайно розгалужені і набувають вигляду сіточки (виноград, квасоля), звідки і назва його.

Складні листки

Значної різноманітності набувають і складні листки. Складні листки мають дві і більше листкових пластинок. Простий листок має черешок та пластинку і відпадає повністю, а складний – має *рахіс* (спільну вісь) та декілька листкових пластинок, кожна з яких має свій черешок, кожний листок відпадає окремо (рис. 74).

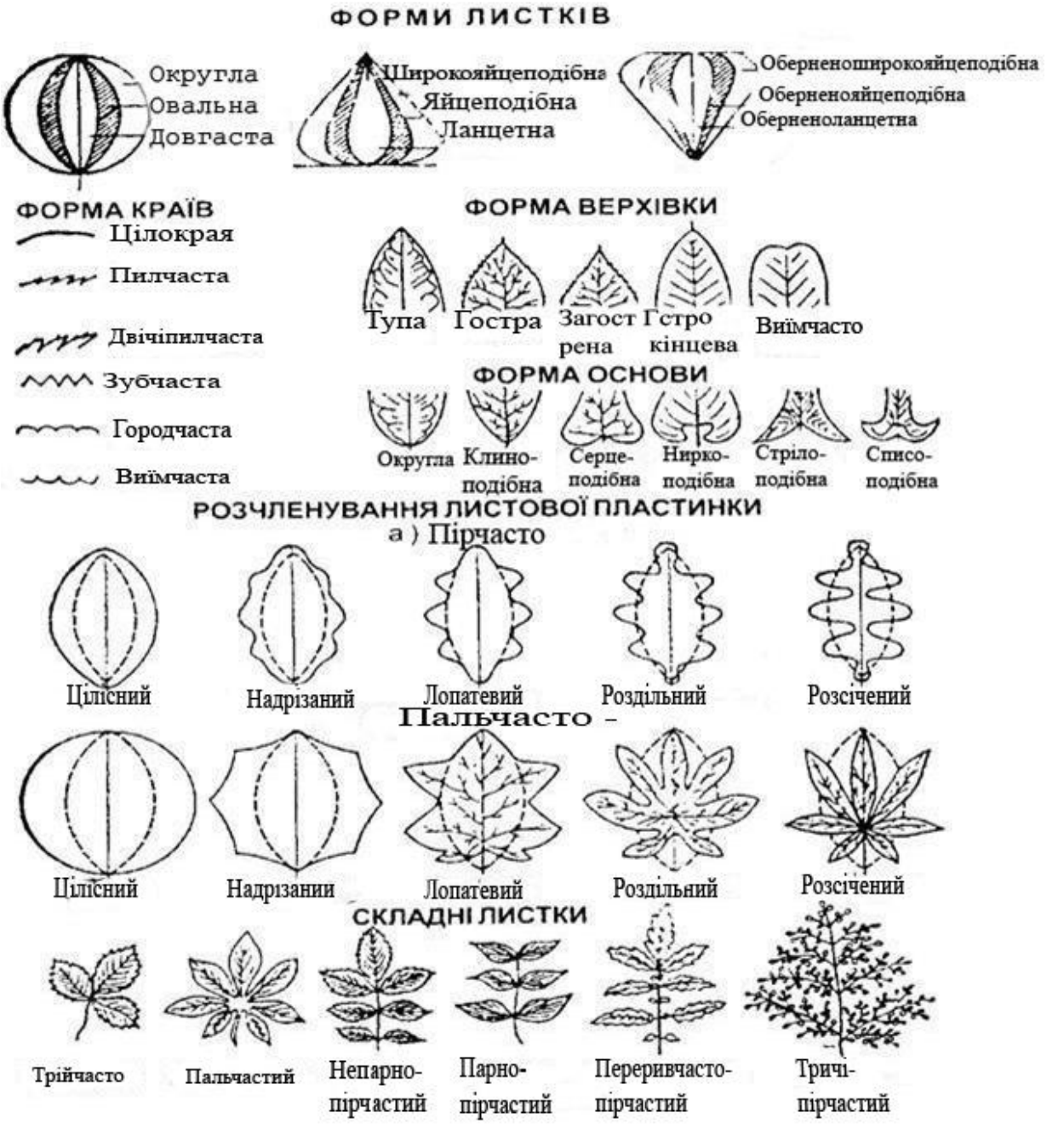

Рис. 74. Схеми для морфологічного аналізу листка (за П.М. Потульницьким)

За розміщенням листочків на рахісі складного листка вирізняють листки: *трійчасті* – складаються з 3 листочків на коротких черешках

(конюшина), а також *пірчастоскладні* і *пальчастоскладні*. Перистоскладні поділяють на парнопірчастоскладні, коли на загальному черешку попарно розміщені прості листочки, і непарнопірчастоскладні, в яких листок закінчується одним простим листочком, а решта простих листочків розміщені попарно. Листки бувають двічі- або тричіпірчастоскладні (рис. 75).

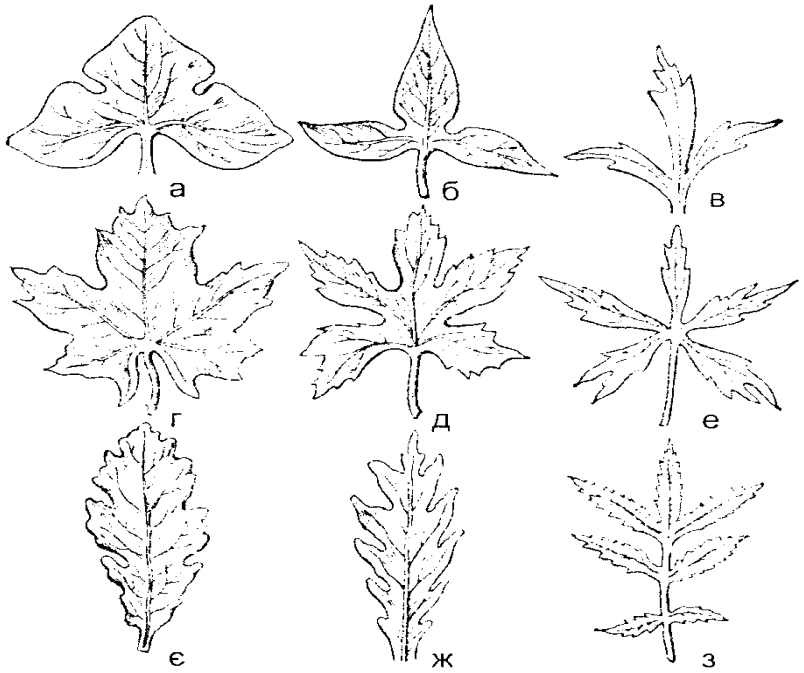

Рис. 75. Форма простих листків за розчленуванням пластинки:
а – трійчастолопатевий, б – трійчастороздільний, в – трійчасторозсічений, г – пальчастолопатевий, д – пальчастороздільний, е – пальчасторозсічений, є – пірчастолопатевий, ж – перистороздільний, з – пірчасторозсічений

Листки неоднорідні за розмірами. У деяких рослин їхня довжина коливається від кількох міліметрів (ряска) і 22 *м* (пальми). У більшості рослин вони не перевищують 2–5, рідше 10–15 см.

Листкорозміщення. Щоб ефективніше використати енергію сонячного проміння, листки по різному прикріплюються до стебла, набуваючи різного просторового розміщення. Найпоширенішими типами листкорозміщення є: почергове, супротивне і кільчасте. Вирізняють ще й мозаїчне листкорозміщення, при якому листки розташовуються в одній площині, не затіняючи один одного, завдяки різній величині черешків (рис. 76).

Метаморфози листка

Найпоширенішим з них є такі:

Вусики – це видозміни листочка (горох, чина, горошок) або рахіса (центральної жилка; астрагал) у вигляді тонких витких верхівкових часток листка. За їхньою допомогою рослини чіпляються за опору через слабкість стебла.

Ловильні апарати – це видозміни листків у комахоїдних рослин. У росички листок несе травні липкі залозки, вміст яких, переливаючись на сонці, приваблює комах. Останні прилипають до листків, де з участю травних соків рослини висмоктують з комах азотні сполуки, необхідні для функціонування рослин.

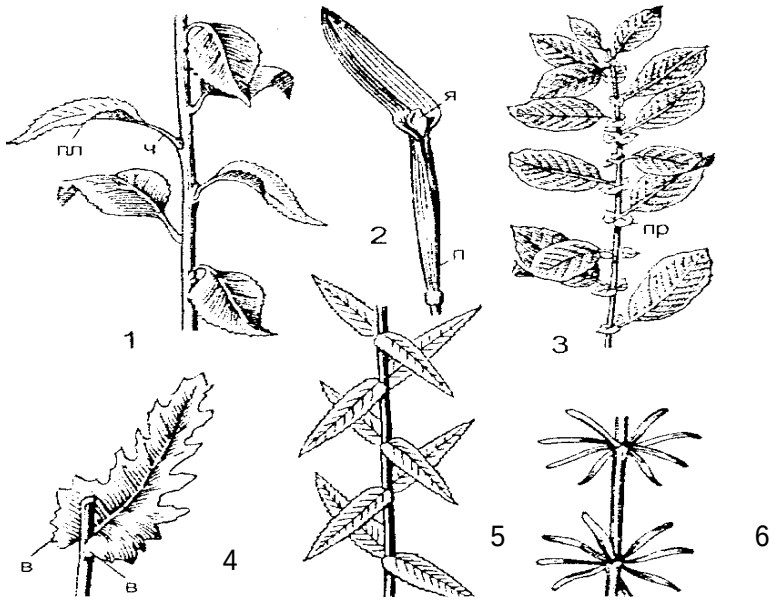

Рис. 76. Листкорозміщення і частини листка:
1 – чергове розміщення листків: пл – пластинка, ч – черешок; 2 – листок з піхвою: п – піхва, я – язичок; 3 – листки з прилистками: пр – прилистки; 4 – сидячий стеблообгортний листок: в – вушко; 5 – супротивне розміщення листків; 6 – кільчасте розміщення листків.

У пухирника звичайного (*Utricularia vulgaris* L.*)* видозмінюються листочки у мішкоподібні утворення, вхід до яких покритий волосками, спрямованими всередину порожнини. Дафнії, рачки легко проникають у ловильний апарат, з якого не можуть вибратись. На його стінках містяться травні залозки, які виділяють травні ферменти і за їхньою допомогою рослина отримує азотисті сполуки.

Є й інші видозміни листків у комахоїдних рослин, що поширені в тропіках і субтропіках, менше їх у нашій флорі.

Філодії – це видозміна листка, яка властива для акацій, лимона та інших. У них черешок листка або його частка перетворюється на листкову пластинку, завдяки чому додатково збільшується фотосинтетична поверхня рослин.

У кактусів листки, щоб зменшити транспірацію рослини, видозмінюються в колючки. У колючки можуть видозмінюватись і прилистки (робінія) або нижні листки (барбарис).

Анатомічна будова листка

Внутрішня будова листка тісно пов'язана з функцією та умовами місцезростання. Типовий листок двосім'ядольних рослин має дорзовентральну будову (верхній і нижній бік вирізняються між собою). Деякі рослини мають ізолатеральну будову листка.

Ззовні плоский листок укритий епідермісом – первинною покривною тканиною, що регулює транспірацію та газообмін, захищає листок від висихання та пошкоджень. Верхній епідерміс одношаровий, зрідка дво- і тришаровий (фікус). Клітини епідермісу паренхімні, щільно зімкнені між собою, з хвилястими контурами, або мають виступи, що сприяють щільному з'єднанню їх між собою. Клітини з густим протопластом, як правило, без хлоропластів, у них часто трапляються лейкопласти. Оболонка клітин епідермісу потовщена не рівномірно. Найпотовщеніші зовнішні і радіальні стінки. Клітини можуть містити пігменти групи антоціанів, які забарвлюють листкову пластинку в різні кольори. В епідермісі утворюється значна кількість продихів (у замикаючих клітинах яких є хлоропласти), які забезпечують газообмін і транспірацію. Переважно вони утворюються на нижній стороні листка, а у водних рослин навпаки, на верхній.

Поверхня епідермісу часто вкрита різноманітними утвореннями. шипами, волосками. Своєю формою, будовою та розмірами вони становлять характерну ознаку для певних систематичних груп рослин. Волоски мають важливе фізіологічне значення, захищаючи покривну тканину листка. У всіх рослин епідерміс зверху вкритий шаром кутикули.

Нижній епідерміс має слабко розвинену кутикулу, продихів багато, вкритий волосками. Клітини нижнього епідермісу, зазвичай, дрібніші та зі звивистиміши клітинними оболонками, у порівнянні з клітинами верхнього епідермісу.

Епідерміс виконує захисну функцію, а наявність продихів сприяє обміну речовин з навколишнім середовищем. Про його інтенсивність можна судити з того, що на 1 $мм^2$ поверхні епідермісу пшениці знаходиться 50–70 продихів, яблуні – 250, картоплі – 263, лимона – 623, традесканції – 7 (на верхньому боці листка). У водних рослин листки яких плавають на поверхні води, продихи розміщуються тільки з верхнього боку, з нижнього, зануреного у воду, вони відсутні. Підводні листки продихів не мають.

Основну тканину листка називають мезофілом Він знаходиться між верхнім і нижнім епідермісом та складається з паренхімних клітин з тонкими й ніжними оболонками, з протопластом і зеленими пластидами. Ці клітини становлять хлорофілоносну паренхіму або хлоренхіму. У клітинах мезофілу вирізняють палісадну (стовпчасту) та губчасту паренхіму.

Клітини палісадної паренхіми видовжені, циліндричні, щільно прилягають одна до одної, мають багато хлоропластів. Вони розміщені одним або кількома правильними компактними рядами. Палісадна тканина становить основну асиміляційну тканину, чим пояснюється її розміщення на верхній стороні листка.

Клітини губчастої паренхіми мають неправильну форму і пухке розміщення. У товщі мезофілу губчаста паренхіма переважає, але хлоропластів у ній менше у порівнянні з палісадною. Більша частина поверхні клітин губчастої паренхіми межує з міжклітинниками. Будова типової губчастої паренхіми зумовлена її основною функцією – транспірацією. Кількість шарів варіює від 2–7 і залежить від умов середовища. Форма клітин губчастої паренхіми може бути округла, звивиста, лопатева або зірчаста. Великі міжклітинники пронизують цю тканину в різних напрямках. Верхні клітини губчастої паренхіми утворюють спеціальний ряд збиральних клітин, які мають форму лійок, і прилягяють одночасно до кількох клітин палісадної паренхіми. У них накопичуються продукти фотосинтезу, що утворились у клітинах стовпчастої паренхіми.

Мезофіл листка пронизує система жилок. Провідна тканина пластинки та черешка листка становить одне ціле з провідною системою стебла. Усі частини цієї системи утворюються з прокамбію. За утворення провідної системи листка розвиваються такі самі типи клітин. Центральна жилка складається із ксилеми, орієнтованої доверху, і флоеми, поверненої донизу. Подібне розташування ксилеми і флоеми обумовлено виходом цих тканин із стебла і поворотом їх на 90 градусів у листковій пластинці. Ксилема, яка в стеблі займала центральне положення, виявилась назовні, а флоема, розміщена в стеблі з периферії, змістилася донизу. Ксилема складається із судин або трахеїд, ксилемної паренхіми і радіальних променів. За ксилемою у двосім'ядольних рослин міститься камбій, який забезпечує потовщення жилок. Нижче від камбію знаходиться флоема. Вона складається із ситоподібних трубок, клітин-супутниць і флоемної паренхіми. Оточує провідний пучок склеренхімна піхва. Над провідним пучком і під ним розвинена пластинкова або куткова коленхіма.

Бічні провідні пучки (жилки) та їхні відгалуження мають спрощену будову, часто вони позбавлені механічної тканини і флоеми. Країв листкової пластинки досягають ксилемні провідні пучки або тільки їхні елементи – судини чи трахеїди.

Таким чином у листках формуються провідні пучки колатерального типу, у більшості рослин закриті.

Класичним об'єктом для вивчення анатомічної будови листків є **листок камелії японської (*Camellia japonica* L.)** (рис 77). Це типовий

листок, характерний для представників класу двосім'ядольні. Зверху листок вкритий епідермісом. Клітини епідермісу великі, плоскі майже прозорі. На нижній стороні листка добре видно продихи, під якими знаходиться повітряна порожнина. Епідерміс вкритий плівкою кутикули. Під епідермісом верхньої сторони листка знаходиться асиміляційна тканина стовпчаста паренхіма. Це два ряди видовжених клітин, які щільно прилягають не утворюючи міжклітинників. Клітини заповнені хлоропластами, що зосереджені в постінному шарі цитоплазми. Під клітинами палісадної паренхіми знаходяться лійкоподібні збиральні клітини, через які накопичені продукти фотосинтезу передаються в провідну систему листка. Нижня частина заповнена губчастою паренхімою. Її клітини неправильної форми, з великими міжклітинниками. У мезофілі листка камелії трапляються значних розмірів друзи і кристали щавлево-кислого кальцію.

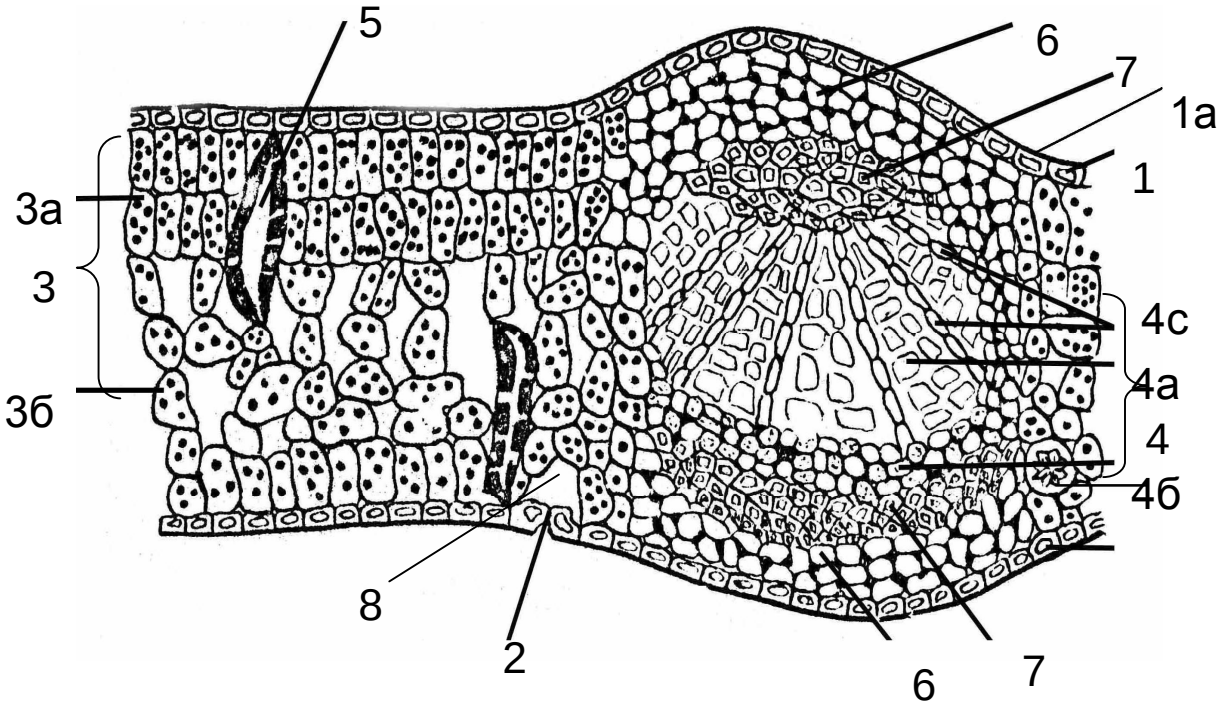

Рис. 77. Поперечний зріз листка камелії японської:
1 – верхній епідерміс, 1а – кутикула; 2 – продих; 3 – мезофіл листка;
3а – стовпчаста паренхіма, 3б – губчаста паренхіма; 4 – провідний пучок:
4а – ксилема, 4б – флоема; 4с – радіальний промінь; 5 – опорні клітини;
6 – клітини коленхіми; 7 – клітини склеренхімної обкладки ;
8 – повітряна порожнина.

Провідний пучок захищають кілька шарів пластинково-куткової коленхіми. Вона утворена живими паренхімними клітинами, що мають кутові потовщення і потовщення тангентальних стінок. Коленхіма прилягає до центрального провідного пучка під верхнім і нижнім епідермісом.

Будова листка латаття білого (*Nymphaea alba* L.). Це водна рослина з великими листками, що плавають на поверхні води. Будова листка дорзовентральна, але в ньому спостерігаються специфічні пристосувальні структури.

Палісадна паренхіма дрібноклітинна і багатошарова. Її клітини відносно щільно прилягають одна до одної, але є вузькі міжклітинники, які розташовані в напрямку довжини клітин палісадної паренхіми, Остання містить велику кількість хлоропластів і забезпечує фотосинтез. Губчаста паренхіма має великі клітини в якій розміщені великі повітряні порожнини, хлоропластів не значна кількість. На верхньому епідермісі залягає товстий шар кутикули з продихами. Під замикаючими клітинами продиху знаходяться повітряні камери, що тягнуться вздовж трьох-п’яти шарів палісадних клітин і опираються на верхівку однієї з них. Оболонки клітин верхнього епідермісу звивисті, а нижнього – дещо потовщені, конусоподібні, кутикула відсутня. Між живими клітинами епідермісу є мертві клітини, які підтримують живі, що контактують з ними та допомагають разом з повітряними порожнинами підтримувати м'ясисті важкі листки латаття на поверхні води. Судинно-волокнисті пучки розвинені слабко, елементи флоеми і ксилеми дрібні й нечисленні, механічні волокна майже відсутні. Навколо них розвинена пучкова обкладка. У мезофілі листка можна бачити систему гіллястих поодиноких склереїд – опорних клітин, із потовщеними і кутинізованими оболонками.

Анатомічна будова підводного і плаваючого листків глечиків жовтих *(Nuphar luteum* (L.) Smith.). Листки цієї рослини вирізняються своєю анатомічною будовою. Так, у підводного листка відсутня палісадна паренхіма, мезофіл однорідний, утворений губчастою паренхімою з великими повітряними порожнинами, продихи відсутні. Плаваючий листок дорзовентральний. Палісадна паренхіма якого багатошарова дрібноклітинна, зі значною кількістю хлоропластів. Між паренхіматичними клітинами розміщені великі товстостінні опорні клітини. Губчаста паренхіма має також хлоропласти та великі повітряні порожнини. Продихи розташовані у верхньому епідермісі. Під продиховою щілиною в глибину мезофілу проходять вузькі продихові повітряні камери аж до губчастої паренхіми. Провідні пучки складаються з дрібних елементів ксилеми і флоеми, вони слабко розвинені.

Анатомічна будова листків односім’ядольних рослин надзвичайно різноманітна, що пов'язано з пристосуванням до різних умов існування. Листки, багатьох односім’ядольних рослин освітлюються сонцем рівномірно з обох сторін, що зумовлює їхню ізолатеральну будову. Листкові пластинки таких листків як правило вузькі, з паралельним жилкуванням. У листку нижня і верхня сторона подібні і мало

вирізняються між собою. Верхній і нижній епідерміс однакові за будовою та кількістю продихів. Мезофіл листка не диференційований на стовпачасту і губчату паренхіму, або ж вона дуже слабко виражена. Якщо стовпчаста паренхіма наявна, то вона виражена слабко і представлена одним рядом витягнутих клітин.

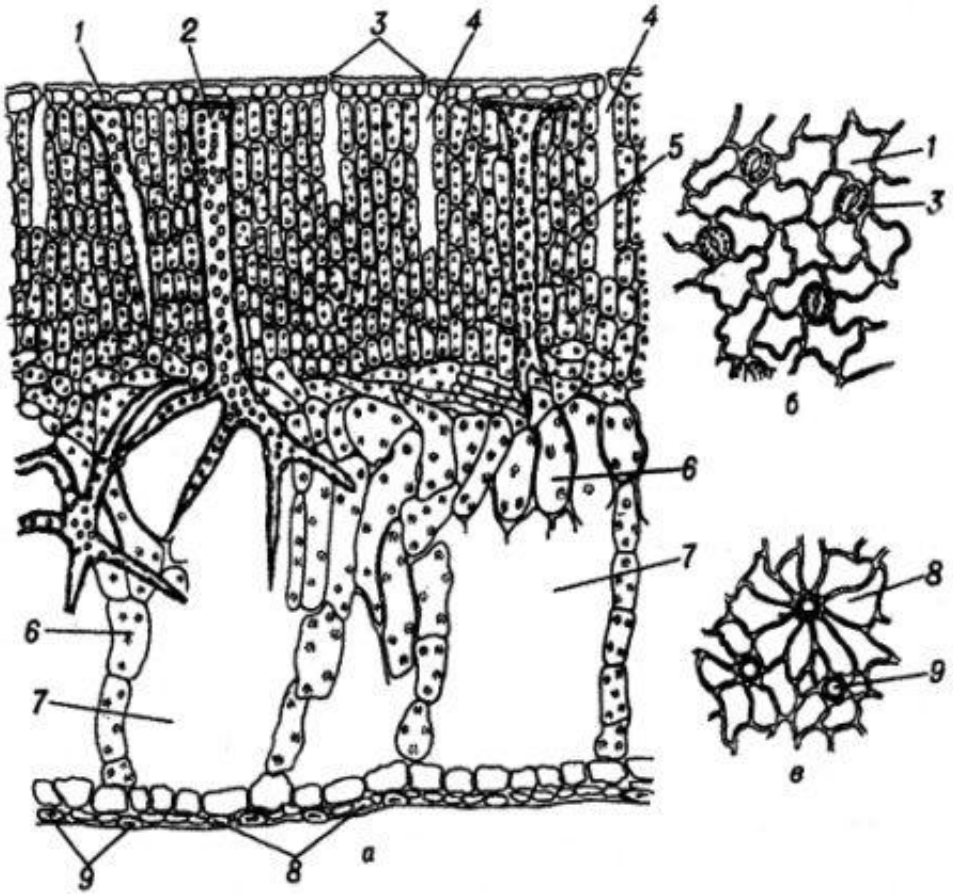

Рис. 78. Поперечний розріз листка латаття білого
а – частина листкової пластинки, б – верхній епідерміс з поверхні, в – нижній епідерміс з поверхні, 1 – верхній епідерміс, 2 – опорні гіллясті склереїди, 3 – продихи, 4 – повітряні порожнини, 7 – повітряні порожнини, 8 – нижній епідерміс. 9 – окорковілі клітини нижнього епідермісу.

Анатомічна будова листка **півників болотних (*Iris pseudacorus* L.)**. З поверхні листок вкритий одношаровим епідермісом (рис 79). Серед клітин нижнього епідермісу трапляються продихи, з двома великими замикаючими клітинами, що містять хлоропласти. Стовпчаста паренхіма складається з одного ряда клітин, знаходиться безпосередньо під епідермісом. У середній частині листка знаходиться оптимально розвинена система міжклітинників, які мають характер повітроносних каналів. На однаковій відстані один від одного з нижнього і верхнього боку листка розташовані в один ряд закриті колатеральні провідні пучки, до складу яких входить флоема і ксилема, оточені склеренхімною обкладкою.

Листки водних рослин мають ряд особливостей анатомічної будови, пов'язаних з умовами існування. Листкова пластинка тонка, прозора, часто розсічена на окремі лінійні частки. Асиміляційна тканина у них розвинена слабко в зв'язку з недостатніми умовами освітлення. Палісадної паренхіми не має, а у губчастої між верхнім і нижнім епідермісом з'являються перемички. Між перемичками формуються великі повітряні порожнини. Епідерміс у вигляді тонесенької плівки, потовщення клітинних стінок епідермісу відсутні. Кутикула надзвичайно тоненька або відсутня взагалі. У епідермісі листкової пластинки, яка повністю занурена у воду продихів не буває, а в деяких водних рослин є особливі утворення, що вирізняються від інших своєю величиною та формою, і більшою проникливістю стінок для води. Вони називаються гідропотами.

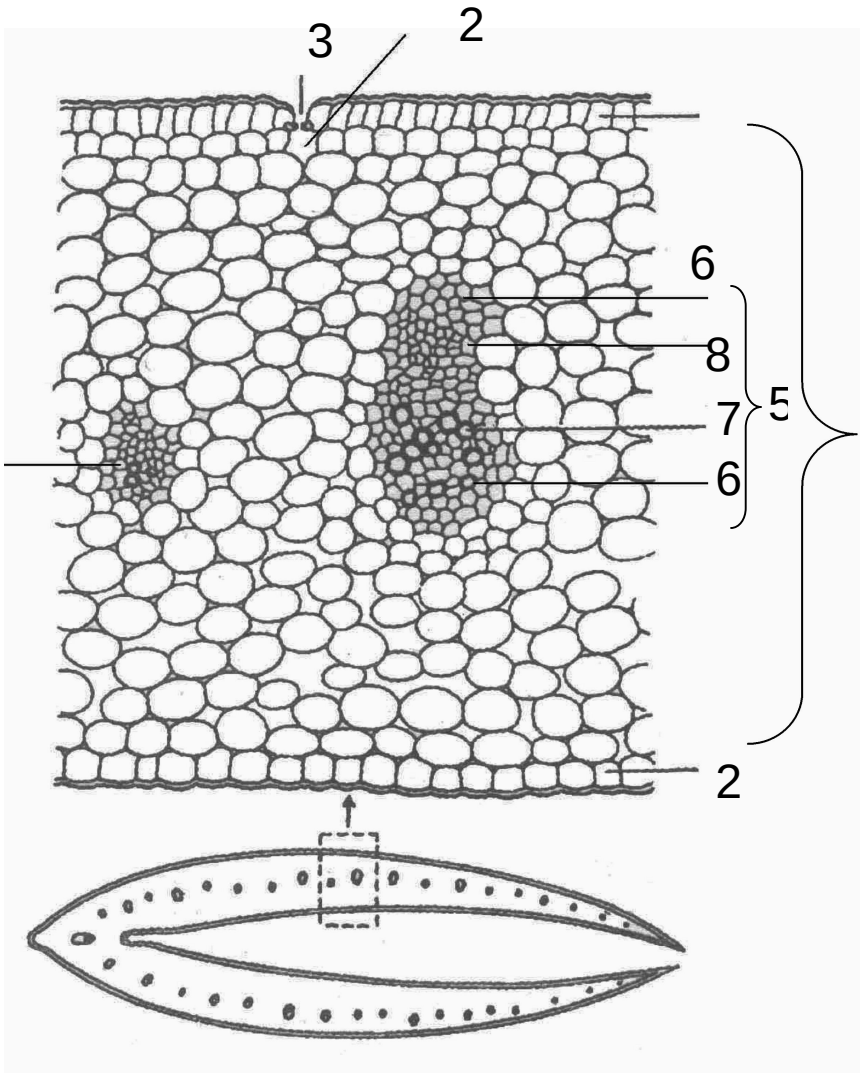

Рис. 79. Поперечний зріз листка півників
1) верхній епідерміс; 2) нижній епідерміс; 3) продих; 4) мезофіл листка; 5) провідний пучок; 6) склеренхіма; 7) ксилема; 8) флоема

У листковій пластинці підводних рослин слабко розвинена ксилема, судинних пучків незначна кількість, судин у них небагато. Часто замість

судин у ксилемі наявний вузький міжклітинний хід. Флоема розвинена краще. Система повітряних міжклітинників розвиненою краще, що забезпечує рослину киснем і вуглекислим газом.

У рослин, листки яких плавають на поверхні води, листкова пластинка зазвичай щільна та шкіряста. На верхньому боці якого розвивається значна кількість продихів, під якими знаходиться розвинена повітряна порожнина.

Особливості розмноження покритонасінних рослин. Генеративні або репродуктивні органи.

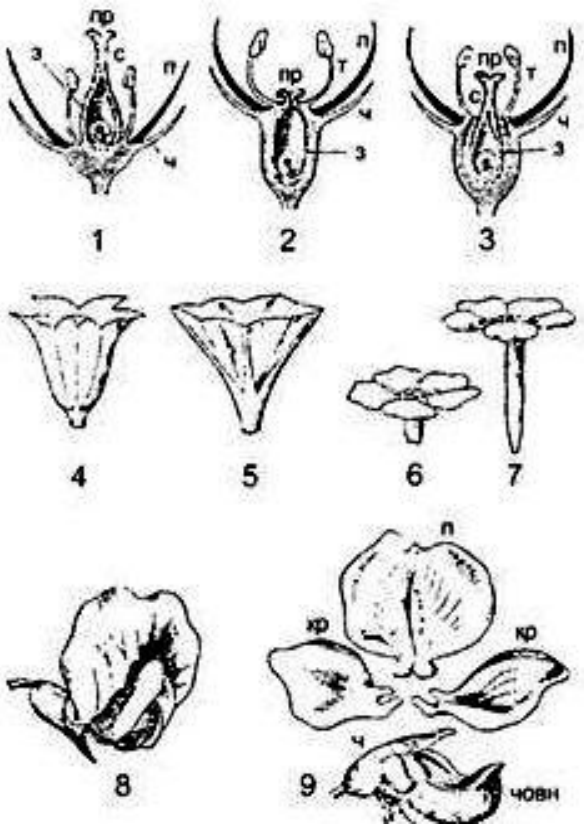

Рис. 80. Квітка:
1 – верхня зав'язь; 2 – нижня зав'язь; 3 – напівнижня зав'язь: пр – приймочка с – стовпчик, з – зав'язь, т – тичинки, п – пелюстки, ч – чашолистки; 4 – дзвониковидний віночок; 5 – лійковидний віночок; 6 – колесовидний віночок; 7 – цвяховидний віночок; 8–9 – метеликовий віночок: п – парус, кр – крила (весельця), човн – човник, ч – чашечка

До генеративних органів покритонасіннихрослин належать: квітки, суцвіття, плоди і насіння. Їхня поява пов'язана з наземними умовами існування, специфічністю квіткових рослин та їхнього адаптивністю до впливу різних екологічних факторів на поширення, зростання і розселення на поверхні землі.

Морфологія та анатомія квітки

Квітка – видозмінений укорочений нерозгалужений спороносний пагін, пристосований для утворення спор і гамет, здійснення статевого процесу та розвитку плода і насіння. Квітка є органом насінного розмноження. Вона характерна для найвисокоорганізованіших вищих рослин – покритонасінних. Повністю розвинена квітка складається з квітконіжки, квітколожа, оцвітини (чашечки, віночка), тичинок (андроцею) і маточки (гінецею) (рис. 80, 81).

Квітконіжка – це тоненьке стебельце, яке несе квітку. Якщо квітконіжка не розвинена, квітки називаються сидячими (подорожник, соняшник).

Квітколоже, або тор – це верхня розширена частина стебла, утворена твірною тканиною, з якої розвиваються

всі елементи квітки. Виникає квітка на головному або бічному пагонах, що виходять із пазухи листка, який називається покривним, або приквітником.

Покривні листки зміненої форми, що виникають на квітконіжці, називають приквітничок. В односім'ядольних є один, а в двосім'ядольних – два приквітнички, в деяких рослин їх буває більше.

Оцвітина – це зовнішні захисні та приваблюючі елементи квітки. Оцвітина диференційована на чашечку й віночок, її називають подвійною, або складною, а утворену або тільки пелюстками чи лише чашолистками – простою, відповідно віночкоподібною або чашечкоподібною (тюльпан, кропива, коноплі, орлики, калюжниця, сокирки).

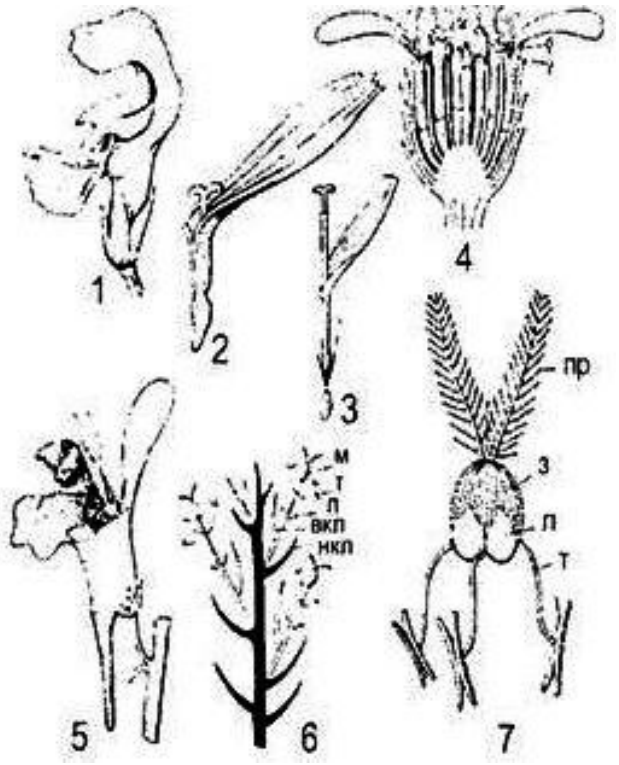

Рис. 81. Квітка:
1– двогуба квітка; 2–3 – язичкові квітки складноцвітих;
4 – язичкові і трубчасті квітки складноцвітих у суцвітті;
5 – квітка зі шпорцем;
6 – схема будови колоска злаків: унизу дві колоскові луски,нкл і вкл – нижня і верхня квіткові лусочки, л – лодикули, т – тичинки, м – маточка; 7 – квітка злаку: т – тичинки, пр – приймочка, л – лодикули, з – зав'язь

Чашечка утворює зовнішнє коло, що захищає внутрішні частини квітки. Її утворюють чашолистки. У більшості рослин вони зелені та додатково виконують функцію фотосинтезу. Чашечка буває вільнолистою (роздільнолистою), утвореною вільними чашолистками, і зрослолистою, утвореною зростанням чашолистків. Зросла частина чашечки утворює трубочку, а вільна, незросла верхня частина, – відгин. У деяких рослин, крім одного кола чашолистків, є ще й друге, яке й створює підчашу (суниці, мальва).

Віночок складається з забарвлених пелюсток. Вони бувають вільними та зрослими, створюючи відповідно вільнопелюстковий і зрослопелюстковий віночки. Зросла частина віночка квітки називається трубочкою, а верхня вільна частина – відгином. Особливо характерні зрослі квітки для гвоздичних. На внутрішньому боці віночка між трубочкою й відгином є зів, у якому можуть виникати придатки у вигляді зубчиків, лусочок. Разом вони створюють коронку. У деяких рослин (гвоздика) нижня частина пелюстки називається нігтиком, а верхня

відігнута – пластинкою. Зрослопелюсткові віночки бувають різні: лійчасті (берізка), колесоподібні (картопля), язичкові (соняшник), трубчасті (пижмо), двогубі (шавлія). У деяких рослин пелюстки утворюють вирости-шпорки, в яких нагромаджується нектар (живокіст, орлики). Віночок слугує сигналізатором для комах, які здійснюють перехресне запилення, завдяки чому виникає життєздатніше покоління.

Квітки бувають правильні, або актиноморфні (через них можна провести кілька площин симетрії – жовтець, горицвіт) і неправильні, або зигоморфні (через них можна провести лише одну площину симетрії – фіалка). Якщо через квітку не можна провести жодної площини симетрії, вона називається асиметричною (канна, фіалка садова).

Тичинки (мікроспорофіли) в сукупності створюють андроцей. Тичинка складається з тичинкової нитки, пиляка і в'язальця, яке є продовженням тичинкової нитки в межах пиляка. У квітці буває одна, дві, три або багато тичинок. Вони утворюють вільний або зрослий андроцей. Тичинки зростаються в трубочку тичинковими нитками (горох, горошок, квасоля), або пиляками (соняшник, картопля). Вони бувають однобратніми, коли зростаються всі разом, двобратніми, в яких частина тичинок зрослих, а решта вільні, і багатобратніми, в яких по кілька тичинок не зростаються разом. У деяких рослин тичинки зростають попарно (гарбузові) або групами (мальвові).

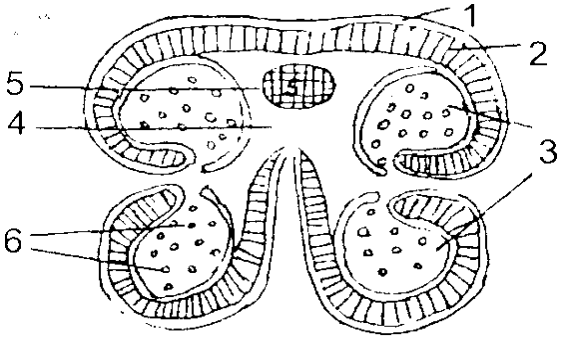

Рис. 82. Схема будови пиляка: 1 – епідерміс, 2 – фіброзний шар, 3 – пилкові гнізда, 4 – паренхіма в'язальця, 5 – провідний пучок 6 – пилок

Важливою частиною тичинки є пиляк. У ньому формується пилок. Зрілий пиляк чотиригніздий, він складається з двох двогніздих половинок (тек), з'єднаних в'язальцем (рис. 82). Кожне гніздо пиляка – це мікроспорангій. Зверху пиляк покриває одношаровий епідерміс. Під ним залягає фіброзний шар, утворений мертвими механічними клітинами з фіброзними поясками. Фіброзний шар сприяє розкриванню пиляка з внутрішнього боку. У деяких рослин помітний вистилаючий шар. Більшу частину пиляка займають пилкові гнізда, заповнені пилком. Розвивається пилок з материнських клітин спорогенної тканини (археспорія). Між гніздами пиляка є паренхіма в'язальця. Центральну частину її заповнює провідний пучок.

Гаплоїдна пилинка починає проростати ще в пиляку. Тут вона ділиться мітозом і утворює дві неоднакові голі клітини: більшу вегетативну та меншу генеративну. Їх оточують дві оболонки: зовнішня кутинізована екзина і пектинова внутрішня інтина. В такому стані пилинка переноситься на приймочку маточки.

Маточка займає центральне положення в квітці, складається з плодолистків, кількість яких може бути різна. Всі плодолистки квітки створюють гінецей. Він буває апокарпним, коли кожна маточка утворена одним плодолистком (жовтець), і ценокарпним, якщо маточка утворюється від зростання кількох плодолистків (цибуля).

Маточка диференціюється на зав'язь, стовпчик і приймочку. Всередині розширеної зав'язі містяться мегаспорангії (насіннєві зачатки), з яких розвивається насіння.

Вирізняють три типи зав'язей: верхню, нижню і середню. Зав'язь, яка розміщена над місцем прикріплення елементів квітки і її стінки не зростаються з квітколожем, зветься верхньою (суріпиця). Якщо елементи квітки розміщені над зав'яззю, а сама вона заглиблена в квітколоже і своїми стінками зростається з квітколожем квітки, називається нижньою (яблуня). У напівнижньої зав'язі елементи квітки або квітколоже зростається до середини зав'язі (бузина).

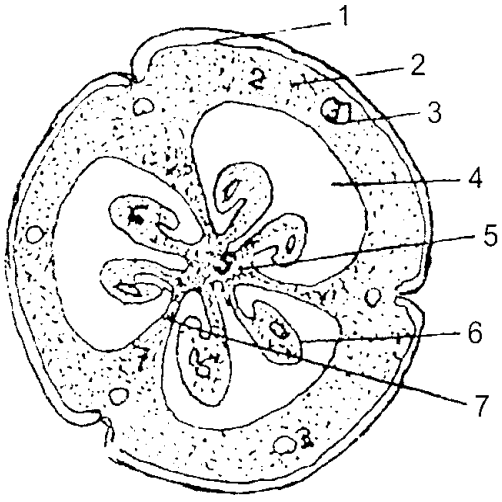

Рис. 83. Схема будови зав'язі: 1 – епідерміс, 2 – паренхіма стінок зав'язі, 3 – провідні пучки, 4 – гнізда зав'язі, 5 – центральний сім'яносець, 6 – насіннєвий зачаток, 7 – перегородка гнізда

Маточка, в якої не виявлено стовпчика, називається сидячою (мак).

Приймочка маточки буває цілісною, лопатевою, зірчастою тощо. Вона виділяє стимулятори росту і цим сприяє проростанню пилку.

Насіннєві зачатки розміщені в зав'язі. Місце прикріплення їх до стінок зав'язі називається плацентою. Плаценти мають центральне або пристінне розміщення (рис. 83).

Морфологія суцвіть. Типи суцвіть

Суцвіття – це одне з важливих пристосувань до запилення рослин. Квітки бувають поодинокі або зібрані в суцвіття. Під суцвіттям розуміють групу квіток, зібраних на спільній осі, позбавленій справжніх листків. Розрізняють дві групи суцвіть: *невизначені* та *визначені*.

Невизначені, або *ботричні* суцвіття відзначаються необмеженим верхівковим ростом і моноподіальним галуженням, у зв'язку з чим утворюється невизначено велика кількість квіток. Перші квітки закладаються знизу доверху і таким же способом визрівають плоди й насіння. Невизначені (ботричні, моноподіальні) суцвіття є прості та складні.

Невизначені прості суцвіття – це такі, в яких єдина нерозгалужена спільна вісь із розміщеними на ній квітками (рис. 86). Серед них вирізняють такі.

Китиця – це суцвіття, в якого на головній осі першого порядку розміщені квітки на квітконіжках (черемха, грицики, акація).

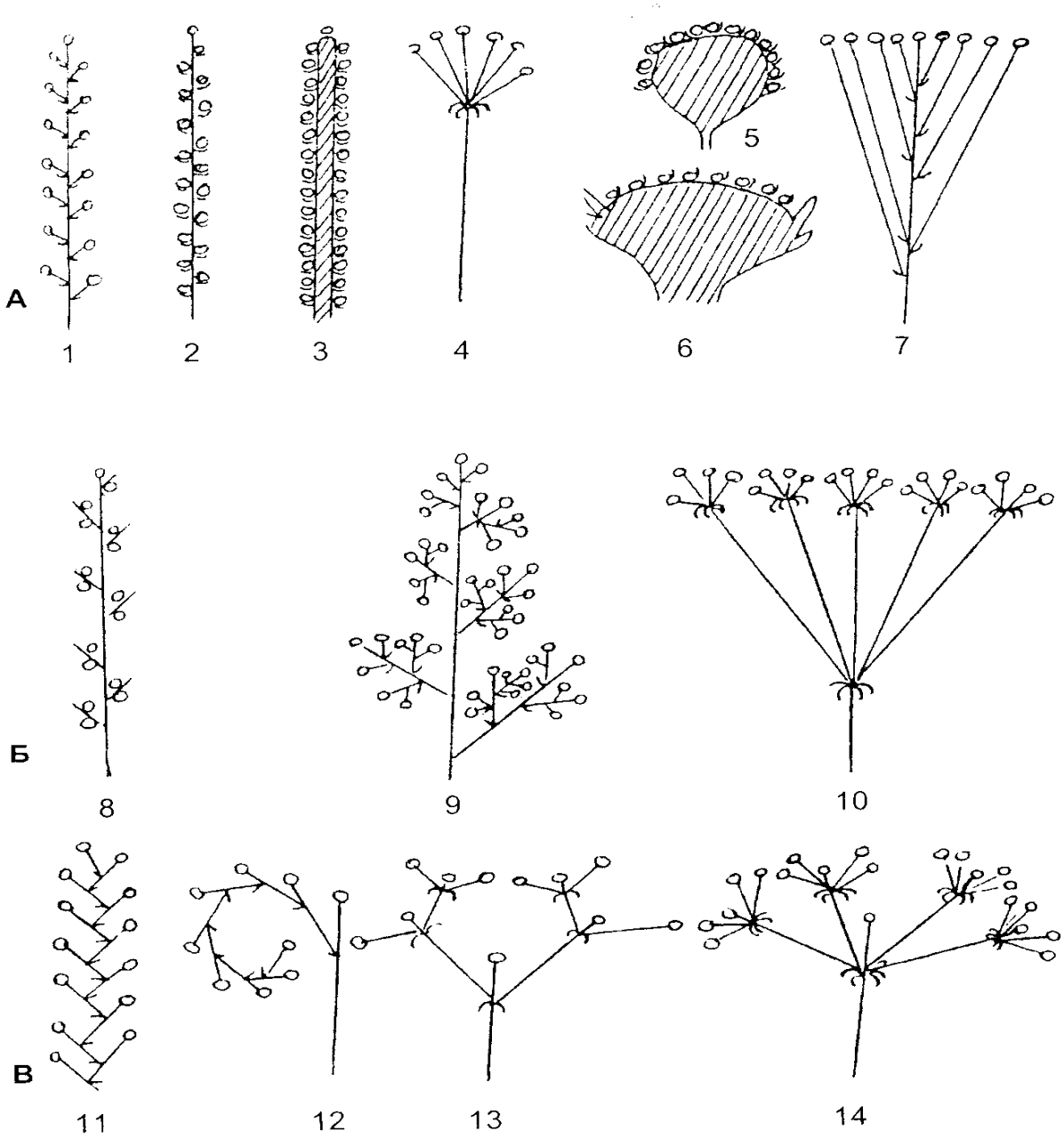

Рис. 84. Типи суцвіть:
А – прості невизначені (ботричні): 1 – китиця, 2 – простий колос, 3 – початок, 4 – простий зонтик, 5 – головка, 6 – кошик, 7 – щиток; Б – складні невизначені (ботричні): 8 – складний колос, 9 – волоть, 10 – складний зонтик; В – визначені (цимозні): 11 – звивина, 12 – завійка, 13 – дихазій, 14 – плейохазій.

Простий колос – це суцвіття, в якого на осі першого порядку знизу вгору утворюються сидячі квітки (подорожник).

Початок – це суцвіття, в якого на потовщеній осі послідовно знизу вгору утворюються сидячі квітки (кукурудза, кала, лепеха).

Щиток – суцвіття, в якого квітки розміщені майже в одній площині, але своїми ніжками прикріплюються на різній висоті осі першого порядку (груша, слива, черешня, яблуня).

Зонтик – це суцвіття, в якого на осі першого порядку з одного верхівкового вузла виносяться квітки на квітконіжках і розміщені вони зазвичай на одному рівні (цибуля, первоцвіт).

Голівка – це суцвіття, в якого на укороченій випуклій осі першого порядку щільно розміщені квітки з короткими квітконіжками (конюшина).

Кошик – це таке суцвіття, в якого на розширеній плоскій осі першого порядку розміщені сидячі квітки (соняшник, королиця).

Невизначені складні суцвіття – це такі, в яких на спільній осі виділяються осі першого, другого, третього та інших порядків. Серед них є різні типи.

Волоть характеризується тим, що з пазушних бруньок осі першого порядку розвиваються не поодинокі квітки, а прості китицевидні суцвіття (овес, просо, тонконіг, костриця, очерет) (рис. 84).

Складний колос відзначається тим, що на осі першого порядку в пазухах листочків розміщені прості колоски (пшениця, жито, пажитниця).

Складний зонтик – це суцвіття, в якого на укороченій осі першого порядку розміщуються прості зонтики – зонтички. Біля основи променів першого порядку знаходяться загальні обгортки, а в променів другого порядку – обгорточки (морква, кріп, бутень, бугила).

Визначені, або *цимозні суцвіття* характеризуються симподіальним галуженням або несправжньодихотомічним (рис. 84).

Монохазій – це суцвіття, в якого головна вісь закінчується квіткою, а дальший ріст відбувається завдяки осям другого і наступних порядків, що завершуються закладанням нових квіток. Якщо підквіткові осі відходять в один бік, то виникає суцвіття завійка (медунка, синяк, живокіст). При поперемінному відходженні підквіткових осей урізнобіч утворюється звивина (гладіолус).

Дихазій – суцвіття, під квіткою якого виникають дві супротивно розміщені осі, що закінчуються квіткою і так само дають дві підквіткові осі, повторюючи подібний спосіб галуження (зірочник).

Плейохазій – суцвіття, в якого від головної осі, яка закінчується квіткою, відходять три і більше підквіткових осей, що утворюють кільце з монохазіїв чи дихазіальних суцвіть (молочай).

Походження квітки

Існує багато теорій походження квітки. Найвідомішими серед них є стробілярна (евантова), псевдантова, теломна.

Псевдантову теорію тлумачив австрійський ботанік Р. Веттштейн (1901). За його концепцією двостатева квітка покритонасінних рослин утворилася із сукупності одностатевих чоловічих та жіночих стробілів (квіток) вищих голонасінних рослин (гнетових), а ***найпримітивнішими*** є родини ***вербові, березові, букові*** тощо, одностатеві квітки які зібрані в суцвіття.

Стробілярну (евантову) теорію висунули і розвивали англійські ботаніки Н. Арбер та Д. Паркін (1907), а науково обґрунтована німецьким ученим Г. Галіром (1912) і американським дослідником Ч. Бессі (1915).

На їхню думку, квітка виникла з ***двостатевого*** комахозапильного стробіла давніх голонасінних рослин із класу ***бенетитових***, а саме проантостробіла – ***двостатевої шишки***, на осі якої спірально розміщені покривні листки, мікроспорофіли і мегаспорофіли. Еволюція проантостробіла призвела до виникнення антостробіла – примітивної квітки. Згідно з евантовою теорією ***примітивними квітками*** є великі двостатеві квітки зі спіральним розташуванням їх елементів на видовженому квітколожі *(родина магнолієві)*.

Теломна теорія, яку запропонував німецький ботанік В.Циммерман (1930), базується на припущенні численних палеоботаніків та морфологів, що всі основні органи вищих рослин та квітка покритонасінних рослин походять із теломів – циліндричних осьових органів вегетативного тіла первісних наземних вищих рослин ***псилофітів***. Основні частини квітки (тичинки й маточки) виникли із спороносних теломів, а вегетативні органи (корінь, стебло, листок) утворилися з вегетативних теломів.

Ця теорія не набула в ботаніків широкого визнання.

Будова пиляка, мікроспорогенез, утворення чоловічого га метофіту та гаметогенез

Пиляк, мікроспорогенез. У міру розвитку тичинки в ній дуже рано починаються процеси, які призводять до формування пиляка (рис. 82). Під епідермісом майбутнього пиляка з’являються чотири групи клітин з великими ядрами та густою цитоплазмою. З цих клітин утворюються ***чотири мікроспорангії***. Поділ і ріст клітин мікроспорангія супроводжується їх наступною диференціацією – периферійні клітини залишаються стерильними, а внутрішні дають початок первинним спорогенним клітинам. Із периферійних клітин утворюється стінка мікроспорангія, клітини якої диференціюються на три шари – ***зовнішній*** (ендотецій), ***середній і внутрішній*** (тапетум).

Клітини ендотеція прилягають до епідерми зсередини. Вони нерівномірно (підковоподібні) потовщені, що сприяє розкриванню пиляка. Ендотецій ще називають ***фіброзним шаром.***

Клітини ***середнього шару*** таблитчасті, тонкостінні. Під час утворення мікроспор витягуються, здавлюються, а в багатьох рослин і руйнуються.

Тапетум складається з одного, рідше багатьох шарів таблитчастих тонкостінних одно-, дво- або багатоядерних клітин з густою цитоплазмою. Розрізняють два основних типи тапетумів – секреторний, або залозистий (гранулярний), та амебоїдний, або периплазмодіальний.

Паралельно з диференціацією клітин стінки мікроспорангія відбувається ***мікроспорогенез***. Водночас первинні спорогенні клітини в результаті ряду послідовних мітотичних поділів перетворюються на мікроспороцити, або ***материнські*** (археспоріальні) ***клітини мікроспор.*** Останні внаслідок ***мейозу*** утворюють ***тетради*** гаплоїдних ***мікроспор.*** У кінці мейозу формується спородерма – оболонка мікроспор.

Розвиток чоловічого гаметофіта

Унаслідок двох мітотичних поділів із мікроспори розвивається чоловічий гаметофіт (пилок) і утворюються дві чоловічі гамети. У результаті першого поділу із клітини мікроспори розвивається пилок, до складу якого входять дві клітини різного розміру. Менша (генеративна) клітина, занурена в більшу (вегетативну), дуже вакуолізовану клітину (клітину-трубку).

Оболонка мікроспори (спородерма) диференціюється на – інтину та екзину. ***Інтина*** – це внутрішній шар оболонки пилкового зерна, з якого формується стінка пилкової трубки.

Екзина – зовнішній шар оболонки пилкового зерна, який складається із ектекзини, мезекзини та ендекзини. Ектекзина є найстійкішою частиною екзини, для поверхні якої характерна певна скульптура. На ***екзині*** пилкового зерна є непотовщені ділянки – ***апертури (отвори)***, крізь які випинається інтина під час ***проростання пилкової трубки.*** Апертури можуть мати вигляд пор або борозен. За кількістю пор розрізняють одно-, три- та багатопоровий пилок, а за кількістю борозен – одно-, три- та багатоборознисті.

Подальша доля цих клітин різна. Під час проростання пилку ***вегетативна клітина*** тисне на внутрішню оболонку пилку, вона випинається крізь пору в зовнішній оболонці, утворюючи стінки пилкової трубки, яка росте за рахунок вегетативної клітиниа. Її роль після переходу в пилкову трубку, не з'ясована. Думка про те, що вона стимулює апікальний ріст пилкової трубки, не підтвердилась. ***Генеративна клітина*** рухається у пилкову трубку слідом за вегетативною, ділиться мітотично, утворюючи дві безджгутикові чоловічі гамети – спермії. Відомі випадки, коли спермії утворюються ще в пилку.

Будова насіннєвого зачатка, мегаспорогенез
Розвиток жіночого гаметофіта

Будова насіннєвого зачатка. Насіннєвий зачаток покритонасінних рослин розташований у зав'язі маточки. Він складається з ***двох*** основних частин: нуцелуса (мегаспорангія) і покриву (*інтегумента*), що його оточує (рис. 85). На верхівці насінного зачатка краї інтегумента не зростаються, тобто на ній залишається отвір – ***пилковхід*** (мікропіле). Нижня частина насінного зачатка, за допомогою якої він закріплюється до стінки зав'язі, називається ***насіннєвою ніжкою***, а місце переходу насіннєвого зачатка в насінну ніжку – ***халазою***.

Нуцелус (мегаспорангій), складається із спорогенної тканини і стінки мегаспорангія. Навколо нуцелуса розміщується два, рідше один інтегументи, у зв'язку з чим вирізняють ***бітегмальні*** насіннєві зачатки (з двома інтегументами) та ***унітегмальні (з одним*** інтегументом). У деяких двосім'ядольних паразитних рослин інтегумент зникає повністю, і насінний зачаток виявляється ***голим*** (атегмальним).

За особливостями будови, формою та орієнтацією виділяють декілька типів насінних зачатків. Насіннєві зачатки, прикріплені перпендикулярно до плаценти, а їхнє мікропіле знаходиться на одній осі з насінною ніжкою, називаються ***прямими*** (ортотропними). Насінні зачатки, загнуті донизу так, що їхній ***пилковхід*** повернутий до плаценти і розміщується поряд з насінною ніжкою, називаються ***оберненими*** (анатропними).

Насіннєві зачатки, повернуті під прямим кутом так, що їхній пилковхід розташовується паралельно до плаценти, називаються ***напівоберненими*** (гемітропними). Насінні зачатки, в яких ***один бік*** росте швидше, внаслідок чого вони ***згинаються*** так, що мікропіле розташовується поруч з халазою, називаються ***напівзігнутими*** (кампілотропними). Водночас згинаються не тільки інтегумент, але й нуцелус. Насіннєві зачатки, які внаслідок нерівномірного росту перегинаються так, що їхній ***нуцелус*** на поздовжньому перерізі має ***підковоподібну форму***, називаються амфітропними.

У насіннєвих зачатках будова нуцелуса (мегаспорангіїв) може бути двох типів, відповідно до цього вирізняють два типи насіннєвих зачатків: красинуцелятний ***(з масивним нуцелусом)*** і тенуінуцелятний ***(зі слабо розвиненим нуцелусом).***

У нуцелусі зазвичай формується ***одна диплоїдна материнська*** (археспоріальна) клітина ***мегаспор***. Вона ділиться мейозом, унаслідок чого формується тетрада гаплоїдних клітин, розміщених лінійно. Потім одна із цих клітин – верхня, нижня або проміжна – збільшується в розмірах і перетворюється на ***мегаспору***, а решта відмирають і руйнуються.

Жіночий гаметофіт (зародковий мішок)

Жіночий гаметофіт покритонасінних рослин розвивається із мегаспори і називається ***зародковим мішком.*** У більшості (80%) квіткових рослин початок жіночому гаметофіту дає гаплоїдна одноядерна мегаспора, ядро якої тричі ділиться мітозом. У результаті першого поділу ядра мегаспори утворюються два ядра, які розходяться до полюсів. Потім кожне з цих ядер ще двічі ділиться мітозом, унаслідок чого біля кожного з полюсів утворюється по чотири первинних гаплоїдних ядра. ***Це восьмиядерна стадія розвитку жіночого гаметофіта.***

Потім від кожної полярної четвірки ядер до центральної частини зародкового мішка відходить по одному первинному гаплоїдному ядру; тут вони зливаються й утворюють диплоїдне вторинне ядро ***центральної клітини*** зародкового мішка або, зближуючись, утворюють дикаріон – пару первинних гаплоїдних ядер. Після цього навколо решти гаплоїдних ядер формуються клітини зародкового мішка. Біля мікропілярного полюса формуються три клітини ***яйцевого апарату*** (яйцеклітина та дві синергіди), а на протилежному, халазальному полюсі, відособлюються три клітини – **антиподи**. Між цими двома групами клітин знаходиться ***центральна клітина*** (рис. 85). Такий тип утворення жіночого гаметофіта і зародкового мішка називається ***моноспоричним***. За моноспоричного типу жіночого гаметофіта в процесі ***мегаспорогенезу*** клітинні перегородки формуються після першого і після другого поділів мейозу.

Окрім моноспоричного є ще біспоричний і тетраспоричний типи зародкового мішка. ***Біспоричний*** зародковий мішок формується із двоядерної мегаспори. Під час утворення такої мегаспори після першого поділу мейозу клітинні перегородки з'являються, а після другого – не з'являються, внаслідок чого формуються ***дві двоядерні клітини. Одна з цих клітин розвивається в жіночий гаметофіт.*** Для утворення восьмиядерного зародкового мішка двоядерна мегаспора ***двічі, а не тричі***, як при моноспоричному типі, ***ділиться мітозом.***

Тетраспоричний зародковий мішок формується з ***чотириядерної мегаспори***, ядра якої лише один раз діляться мітозом. Під час мегаспорогенезу в цьому випадку мейоз не супроводжується утворенням клітинних перегородок, тому мегаспора виявляється чотириядерною.

Запилення у квіткових

Типи запилення

Запилення – це процес перенесення пилку з пиляка тичинки на приймочку маточки квітки. Вирізняють два типи запилення: *самозапилення* та *перехресне* запилення (ксеногамія).

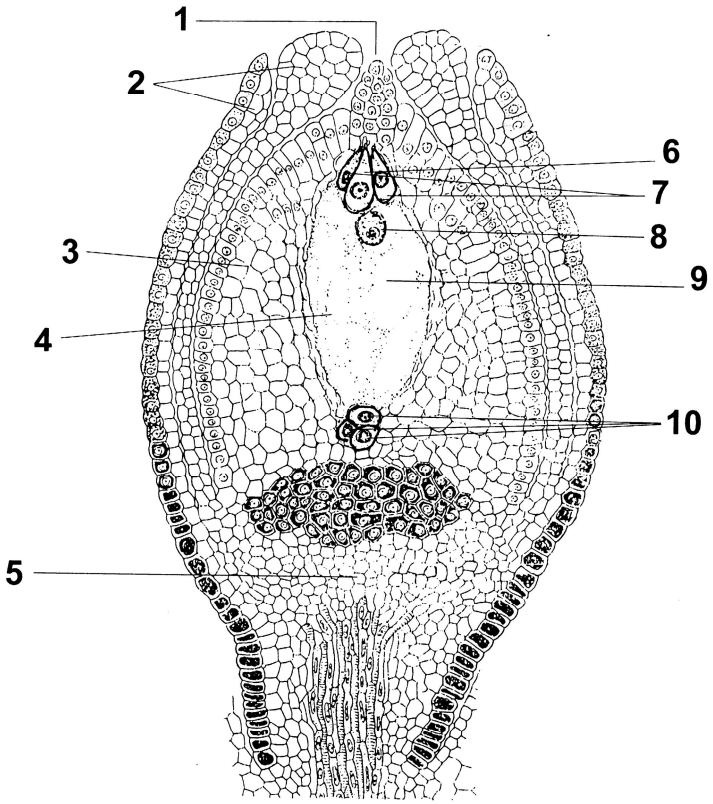

Рис. 85. Будова ортотропного бітегмального красинуцелятного насіннєвого зачатка: 1 – мікропіле, 2 – інтегументи, 3 – нуцелус, 4 – зародковий мішок, 5 – халаза, 6 – яйцеклітина, 7 – синергіди, 8 – вторинне ядро, 9 – центральна клітина, 10 – антиподи

Якщо пилок у процесі запилення переноситься в ***межах однієї квітки або однієї рослини,*** то такий тип запилення називається ***самозапиленням***. Вирізняють три його способи: *автогамію, гейтеногамію і клейстогамію.* У разі ***автогамії*** самозапилення відбувається в межах однієї квітки. При ***гейтеногамії***, або сусіднього запилення, приймочка квітки запилюється пилком інших квіток тієї самої рослини. ***Клейстогамія*** має місце в рослин з нерозкривними (так званими клейстогамними) квітками, тобто в даному випадку самозапилення відбувається в закритих квітках, які під час цвітіння не розкриваються (фіалки).

Запилення, за якого пилок переноситься з квітки однієї рослини на квітку іншої, називається ***перехресним*** (ксеногамія). Більшість покритонасінних рослин запилюється саме таким чином.

Способи перенесення пилку

Перехресне запилення може здійснюватись завдяки факторам неживої (абіотичне запилення) та живої (біотичне запилення) природи. До ***біотичних способів*** запилення належать: ***ентомофілія*** (запилення за

допомогою комах), ***орнітофілія*** (за допомогою птахів), ***хіроптерофілія*** (за допомогою кажанів).

Абіотичні способи запилення – це анемофілія (за допомогою вітру) та ***гідрофілія*** (за допомогою води).

Перехресне запилення підвищує рівень гетерозиготності в популяції, а ***самозапилення***, навпаки, спричиняє гомозиготизацію її. Самозапилення фіксує в чистих лініях, які водночас утворюються, сприятливі результати попереднього перехресного запилення. У цьому і полягає позитивне значення для еволюції чергування в ряді поколінь самозапилення та перехресного запилення.

Пристосування у двостатевих квітках, що запобігають самозапиленню

Близько 75% видів рослин мають двостатеві квітки, проте самозапилення в них не відбувається – для цього в них виробилися в процесі еволюції спеціальні морфологічні та фізіологічні пристосування. Зокрема, з'явилися одностатеві (чоловічі та жіночі) *квітки, дводомні рослини, дихогамія, гетеростилія та самонесумісність*.

Одностатевість квіток, а особливо ***дводомність рослин*** – це надійне пристосування проти самозапилення. В однодомних рослин одностатевість квіток виключає автогамію, але не запобігає гейтеногамії, тобто сусідньому заплідненню.

Різночасне достигання тичинок і маточок (дихогамія) – це функціональна роздільностатевість, що зумовлена ***неодночасним достиганням*** тичинок і маточок в ***одній і тій же квітці.*** Вона проявляється у формі ***протерандрії*** – ранніше достигають пиляки порівняно з приймочками маточок (малина, суниці), а також ***протерогінії*** – раніше достигають приймочки від пиляків (яблуня, груша, слива). Одночасне дозрівання пилку й приймочок у двостатевій квітці має назву гомогамії, завдяки їй можливе самозапилення.

Різностовпчатість (гетеростилія) – (неоднакова довжина стовпчиків і тичинкових ниток в окремій квітці *(медунка, гречка, первоцвіт, незабудка)*. У цьому разі пилок із ***довгих тичинок*** не може прорости на ***коротких стовпчиках***, а із коротких тичинок – ***на довгих,*** тобто не відбудеться запліднення в межах однієї квітки. Щоб воно відбулось пилок із ***довгих тичинок*** має потрапити на ***довгі стовпчики***, або ж пилок із ***коротких тичинок*** – на ***короткі стовпчики***, тобто з інших квіток.

Самобезплідність (аутостерильність, самонесумістність) – нездатність пилку проростати на приймочці маточки двостатевої квітки тієї самої рослини *(жито, морква, буряк)*.

У *яблуні, груші, вишні, черешні, сливи* ***самозапилення*** не відбувається не тільки пилком із власної квітки, чи іншої квітки цього ж дерева, а навіть

пилком з іншого дерева, але цього ж сорту. Це явище називають ***самобезплідністю***, особливо чітко вона проявляється у ***яблуні та груші.***

Науковцями установлено три групи сортів яблуні щодо здатності до самозапилення – ***самоплідні***, тобто здатні до ***самозапилення*** сорти Астраханське біле, Суйслепське, Малинівка (В. В. Пашкевич, 1931), Осіннє кримське (А. Н. Усов і А. А. Ляпіхова, 1984), ***частково самоплідні*** – Ренет Симиренка, Сари Синап, Ренет шампанський, Кандиль Синап (І. Н. Рябов, 1930, 1934), Салгірське, Голден Делішес, Кримське, Таврія, Сувенір, Салют (А. Н. Усов і А. А. Ляпіхова, 1984), сорти, що мають ***низьку самоплідність*** – Обільноє, Севастопольське, Еврика, Аврора кримська (А. Н. Усов і А. А. Ляпіхова, 1984).

Під час закладання промислових садів сортами, які мають низьку, або ***часткову самоплідність*** з метою запобігти їй через п'ять–шість рядів основного сорту висаджують один ряд сорту-запилювача.

Подвійне запліднення у покритонасінних рослин

Процесу запліднення в покритонасінних рослин передує проростання пилкового зерна на приймочці маточки. Воно починається з набрякання пилку і виходу пилкової трубки із борозни або пори у його зовнішній оболонці.

Кінчик пилкової трубки являє собою гаусторій, який активно прокладає собі шлях до насіннєвого зачатка крізь розм'якшені ним тканини приймочки, стовпчика і стінок зав'язі. У більшості випадків пилкова трубка вростає в нуцелус і зародковий мішок крізь мікропіле насінного зачатка (***порогамія***).

Рідше пилкова трубка проникає до зародкового мішка крізь інші ділянки насіннєвого зачатка (***апорогамія***). Вона відома у формі халазогамії та мезогамії. У разі ***халазогамії*** пилкова трубка попадає в нуцелус крізь халазу, піднімається догори і потрапляє до зародкового мішка поряд з яйцевим аппаратом, а ***мезогамії*** – пилкова трубка входить у нуцелус збоку, між халазою та мікропіле.

У процесі росту пилкової трубки ядро ***вегетативної*** клітини рухається попереду ***генеративної у двоклітинного*** пилку або попереду сперміїв – у ***триклітинного***. Ядро вегетативної клітини першим досягає зародкового мішка, де і руйнується. Часто воно дегенерує ще в пилку. У двоклітинного пилку поділ генеративної клітини на два спермії відбувається під час росту пилкової трубки, відомі випадки, коли спермії утворюються ще в пилку. Коли пилкова трубка досягає зародкового мішка, вона виливає туди свій вміст.

Водночас, як вперше встановив у 1898 році видатний український цитолог та ембріолог С. Г. Навашин, ***один*** із сперміїв зливається з ***яйцеклітиною, а інший із вторинним ядром*** центральної клітини зародкового мішка або з полярними первинними гаплоїдними ядрами дикаріона, які ще не зли-

лися. У результаті ***запліднення яйцеклітини*** утворюється ***диплоїдна зигота***, з якої розвивається ***зародок***. Злиття іншого спермія з полярними первинними гаплоїдними ядрами дикаріона, або з диплоїдним вторинним ядром центральної клітини – ***потрійне злиття***, веде до утворення центральної клітини з ***триплоїдним ядром***. Із неї формується спеціальна поживна тканина – ***ендосперм***. Цей процес дістав назву ***подвійного запліднення.***

Але потрійне злиття не можна назвати заплідненням, тому що центральна клітина не є гаметою, та й у результаті цього злиття не утворюється зигота, яка б дала початок новому організму. Це два різних біологічних процеси, які умовно об'єднані загальною назвою – ***подвійне запліднення.***

Розвиток ендосперму і перисперму

Ендосперм

Сформований ендосперм складається з великих паренхімних клітин, заповнених різними поживними речовинами. За способом розвитку розрізняють три типи ендосперму – *ядерний* (нуклеарний), *клітинний* (целюлярний) та *базальний* (гелобіальний).

Ядерний тип розвитку ендосперму характеризується запізнілою появою клітинних перетинок між ядрами, що діляться. Після поділу ядер клітинні перетинки не утворюються, тому з'являється велика кількість ядер, які вільно плавають у плазмі. Пізніше утворюються клітинні оболонки. Нуклеарний тип ендосперму властивий родинам *макових, лаврових, розоцвітих, гречкових тощо*.

Клітинний тип характеризується тим, що після кожного поділу ядра утворюються клітинні перетинки. Цей тип розвитку ендосперму властивий також багатьом рослинам, зокрема *магнолієвим, губоцвітим, дзвониковим, айстровим та деяким односім'ядольним.*

Базальний тип ендосперму – після першого поділу центральної клітини утворюється дві клітини: більша (мікропілярна) та менша (халазальна). У ***мікропілярній*** частині ендосперму спочатку утворюється ***багато вільних ядер*** і лише потім між ними виникають клітинні перетинки; в халазальній частині утворюється або дві клітини, або багато вільних ядер. Халазальна частина ендосперму ***не бере участі*** в його побудові. Вона виконує функцію гаусторія. ***Цей тип*** ендосперму властивий більшості ***односім'ядольних*** рослин.

Перисперм

У процесі розвитку зародкового мішка, а потім і зародка частина тканини стінки нуцелуса зберігається, заповнюючись поживними речовинами, перетворюється на зовнішню запасаючу тканину – перисперм.

Перисперм властивий *перцевим, німфейним, гвоздиковим*.

У багатьох рослин насінина містить ***ендосперм***, оточений ***периспермом*** (чорний перець). Ендосперм у цьому випадку при проростанні насінини добуває з перисперму поживні речовини і передає їх ростучому зародку.

Розвиток зародка. Амфіміксис. Апоміксис

Амфіміксис

Амфіміксис - це процес звичайного подвійного запліднення, внаслідок якого у покритонасінних рослин із зиготи розвивається зародок. Він починається з того, що клітина зиготи витягується і ділиться шляхом мітозу, перетворюючись на двоклітинний ***передзародок*** (проембріо). Потім, внаслідок багаторазових мітотичних поділів, внутрішня клітина перетворюється на зародок, а зовнішня розвивається у ***підвісок***. Через нього відбувається живлення зародка поживними речовинами, які надходять від навколишніх клітин материнської рослини.

У більшості покритонасінних рослин зародок складається із ***корінця, стебельця, сім'ядолей, листочків і брунечки.*** На стебельці є сім'ядольний вузол (місце закріплення сім'ядолей), ***гіпокотиль*** (підсім'ядольне коліно – частина стебла, що розміщена нижче від сім'ядольного вузла), та ***епікотиль*** (частина стебла між сім'ядолями і першими листками). На верхівці стебельця розміщена брунечка, з якої потім розвивається пагін першого порядку.

Апоміксис

У багатьох рослин спостерігається розмноження (утворення насінини) без запліднення – ***апоміксис***. Розмноження в апоміктів відбувається вегетативним способом або справжнім насінням, яке утворюється без запліднення.

При утворенні насіння без запліднення всі клітини зародкового мішка диплоїдні. Це досягається порушенням мейозу, внаслідок якого хромосоми не розщеплюються. Але бувають випадки нормального проходження мейозу, з'являється гаплоїдний зародковий мішок. Він швидко дегенерує і заміщується одним або декількома новоутвореними зародковими мішками, які виникають внаслідок мітозу із соматичних диплоїдних клітин насінного зачатка.

Диплоїдна яйцеклітина не редукованого жіночого гаметофіта може дати початок зародку. Це явище називається ***партеногенезом***. Розвиток зародка з інших диплоїдних клітин жіночого гаметофіта (синергід, антипод) називається ***апогамією***, а розвиток зародка з інших диплоїдних клітин насінного зачатка (інтегументів, нуцеллуса, тобто спорофіта) – ***апоспорією***.

Подвійне запліднення

Воно відіграє важливу роль в еволюції квіткових рослин. Якщо ендосперм голонасінних – гаплоїдний жіночий гаметофіт, що утворюється до запліднення, то ендосперм квіткових – продукт статевого процессу, в утворенні якого брали участь чоловічий та жіночий гаметофіти. Не виключено, що це справляє стимулювальний вплив на зародок і забезпечує його більш повноцінне живлення, сприяє кращому виявленню поряд з материнськими батьківських ознак, пришвидшує формування насінини.

Завдяки подвійному заплідненню майбутні нащадки набувають більшої життєвості, бо шкідливі гени переходять у рецесивну форму, посилюється структурна і функціональна мінливість гетерозиготного покоління, що забезпечує еволюційні процеси і призводить до розширення ареалу.

Насінина

Утворення насінини

Насінина утворюється із насінного зачатка, який розрісся внаслідок амфіміксису або апоміксису.

Насіння квіткових рослин дуже різне за формою і розмірами, останні можуть коливатися від кількох міліметрів ***(орхідні, макові)*** до десятків сантиметрів (***пальми***). За формою насінина може бути кулястою, циліндричною, овальною, його поверхня різноманітно забарвлена, гладенька, шорстка, вкрита шипами, волосками, сосочками тощо. Інколи насіння має принасінник, що сприяє його кращому поширенню.

Зовні насінина відображає до деякої міри морфологічні ознаки насінного зачатка, з якого воно сформувалось. На насінині помітні мікропіле, рубчик і насінний шов. ***Мікропіле*** перетворюється на сім'явхід у вигляді отвору, ***рубчик*** утворюється в тому місці, де насінина відділилась від ***насіннєвої ніжки.*** А якщо насінний зачаток був анатропним, то на шкірці насінини помітний ***насінний шов. Насінна шкірка,*** як відомо, утворюється з ***інтегументів*** насінного зачатка.

Важливою частиною насінини є ***зародок***. За формою він може бути *прямим, зігнутим, спіральним, підковоподібним тощо*. У деяких рослин зародок займає центральну частину насінини з усіх боків він оточений ендоспермом; в інших рослин зародок розміщений збоку, але при цьому кінчик кореня зародка завжди розміщується ближче до ***пилковходу***.

Типи насінин

Вирізняють такі типи анатомічної будови насінини (рис. 86):

– насінина без ендосперму і перисперму – зародок *займає* всю порожнину зародкового мішка, а запасні поживні речовини накопичуються у ***сім'ядолях зародка***. Водночас насінина складається з двох частин:

насінної шкірки і зародка. Зародок чітко диференційований на ***корінець, стебельце та брунечку***. Така будова насінини властива *бобовим, гарбузовим, розоцвітим, горіховим, буковим та ін.;*

– насінина з ендоспермом – насінина складається з трьох частин: ***насінної шкірки, ендосперму і зародка.*** Ендосперм формується з триплоїдних клітин і містить велику кількість запасних поживних речовин: білки, крохмаль, олію тощо. Насінина з ендоспермом властивіша ***односім'ядольним***, але може траплятися і в двосім'ядольних – *маковых, пасльонових, зонтичних*;

– насінина з периспермом – ендосперм повністю витрачається на формування зародка, але одночасно клітини нуцелуса заповнюються поживними речовинами і утворюється ***перисперм***. Насіння такого типу властиве *гвоздиковим, лободовим, німфейним;*

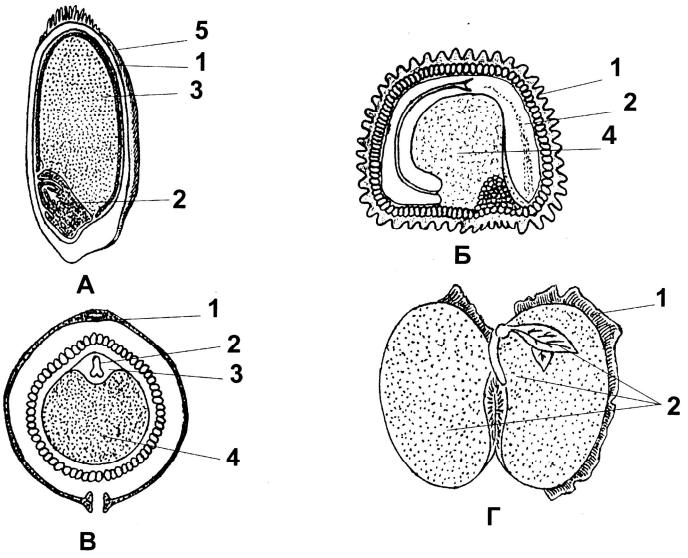

Рис. 86. Будова та типи насіння у покритонасінних рослин:
А – насінина з ендоспермом, Б – насінина з периспермом, В – насінина з ендоспермом і периспермом, Г – насінина без ендосперму і перисперму;
1 – насінна шкірка, 2 – зародок, 3 – ендосперм, 4 – перисперм, 5 – оплодень

– насінина з ендоспермом і периспермом – зазвичай рідкісний тип будови, коли в насінині є ***зародок, ендосперм та перисперм.*** Він характерний для *лотоса, мускатного горіха.*

Оскільки насіння містить багато поживних речовин, то воно є для людини джерелом одержання харчових (борошно, крупи, олія), лікарських і технічних продуктів. Залежно від того, яких поживних речовин у насінні більше, рослини поділяють на ***хлібні*** (злаки), ***білкові*** (бобові), ***олійні*** (соняшник, льон, арахіс), ***круп'яні*** (гречка, просо) ***культури***.

Насіння багатьох рослин може тривалий час перебувати у стані спокою і проростати тільки за сприятливих умов. Проростання супроводжується гли-

бокими біохімічними й анатомо-фізіологічними змінами. У насінні посилюються процеси дихання, активізуються гідролітичні ферменти і запасні поживні речовини із нерухливих (крохмаль, білок, олія) перетворюються на рухливі форми (глюкозу, фруктозу, амінокислоти, жирні кислоти тощо), доступні для живлення зародка. Його ріст починається із видовження зародкового корінця, в цьому процесі бере участь підсім'ядольне коліно. Після появи корінця починають рости сім'ядолі, пагін, перші листочки.

У деяких рослин підсім'ядольне коліно довге і воно виносить сім'ядолі на поверхню грунту, вони функціонують як перші листки (клен, квасоля). У інших рослин (горох, дуб, каштан) сім'ядолі залишаються в грунті і живлять проросток.

У злаків зародкова брунька і листочки захищені першим зародковим листком – ***колеоптилем***. Під час проростання насіння злаків він захищає від пошкоджень ніжні зародкові листочки, скручені в трубочку. Зародковий корінець у них також захищений багатошаровою тканиною – колеоризою. Вона проривається під час проростання головним та додатковими коренями і залишається деякий час навколо них.

Плоди та їхня класифікація

Плід – це генеративний або репродуктивний орган, пов'язаний з функцією статевого розмноження, це орган насіннєвого розмноження. Утворюється плід із зав'язі. Плоди, які утворюються з зав'язі, називаються *справжні*. Якщо у формуванні плодів бере участь не тільки зав'язь, але й інші елементи квітки, вони звуться *несправжні*.

Із стінок зав'язі виникає *оплодень*. Він диференційований на три частини: зовнішню – зовнішньооплодень, або *екзокарпій*, середню – середньооплодень, або *мезокарпій*, і внутрішню – внутрішньооплодень, або *ендокарпій*. Екзокарпій у вигляді тоненької шкірки в помідора, вишні, яблука, сливи. Тонкий шар утворює й ендокарпій: у кісточкових він кам'янистий, а в насінних (сім'ячкових) – шкірястий. Більшу частину плоду займає мезокарпій. Власне ця частина соковитих плодів, утворена з мезофілу стінок зав'язі, нагромаджує поживні речовини і споживається людиною й тваринами.

Оплодень містить різну кількість вологи. Залежно від її вмісту вирізняють *сухі* і *соковиті* плоди. До сухих відносять плоди, вміст гігроскопічної вологи в оплодні яких становить до 15 %, якщо її 15–95 %, такі плоди вважають соковитими.

За будовою вирізняють *прості* та *складні* плоди. Перші виникають тоді, коли розвиваються з квітки з однією маточкою і зав'яззю (черешня, слива). Якщо в квітці є кілька чи багато маточок, а отже і зав'язей, з кожної з яких утворюється окремий плодик, то з неї розвивається складний плід (малина, ожина, жовтець, чорнокорінь, калюжниця).

При формуванні плодів не з однієї квітки, а із суцвіття утворюються суплідця (шовковиця, ананас, клубочки буряка). Тут усі плодики розростаються, створюючи компактне зібрання.

Класифікація плодів. За морфологічною класифікацією плоди поділяються на *сухі* та *соковиті*, *прості* та *складні*.

Сухі плоди. До них належать такі, в яких сухий дерев'янистий, шкірястий або перетинчастий оплодень. Прості сухі плоди бувають *розкривні*, *нерозкривні* та *розпадні*.

Розкривні сухі плоди – це такі, що містять не менше двох насінин. Після їх визрівання плоди розкриваються, і насіння висипається з них. Сюди належать такі плоди (рис. 87):

Листянка – одногніздий плід, в утворенні якого бере участь один плодолисток. Плід розкривається по одному шву (черевному). Листянки часто трапляються у жовтецевих (сокирки, аконіт, півонія).

Біб – одногніздий плід, в утворенні якого бере участь один плодолисток. Він розкривається двома стулками (лушпинками) по черевному і спинному швах, з яких тільки черевний справжній (квасоля, горох).

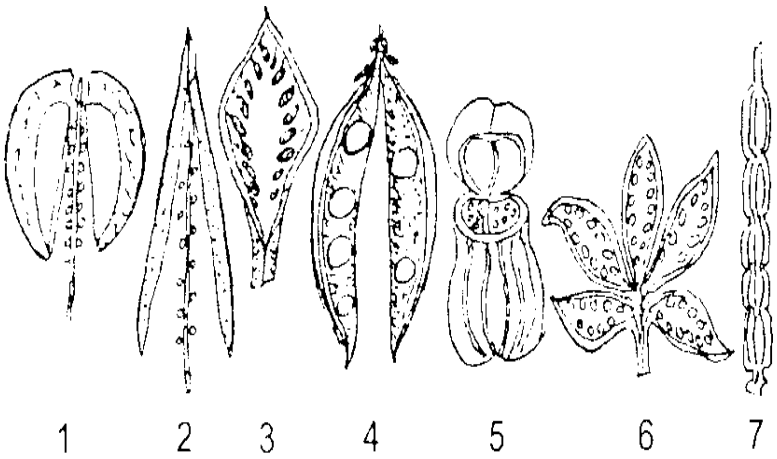

Рис. 87. Розкривні і розламні плоди: 1 – стручечок, 2 – стручок, 3 – листянка, 4 – біб, 5 – коробочка, 6 – складна листянка, 7 – членистий стручок.

Стручок – двогніздий багатонасінний плід, який утворився двома плодолистками. Довжина стручка у кілька разів перевищує його ширину. Плід поділяє несправжня перетинка. Утворюється вона з основної тканини стінок зав'язі, а не із стінок плодолистків. До перетинки прикріпляються численні насінини. Розкривається стручок знизу доверху двома стулками (ріпак, кудрявець, сиренія, левкой, гусимець).

Стручечок – плід, який подібний до стручка, але довжина і ширина його однакові або ширина становить 3/4 довжини (грицики).

Коробочка – багато-, або одногніздий плід, що утворився двома – багатьма плодолистками. Має такі пристосування до висіву насіння: дірочки (мак), кришечку (блекота), стулки (дурман), зубчики (зірочник). *Нерозкривні сухі плоди* (рис. 88).

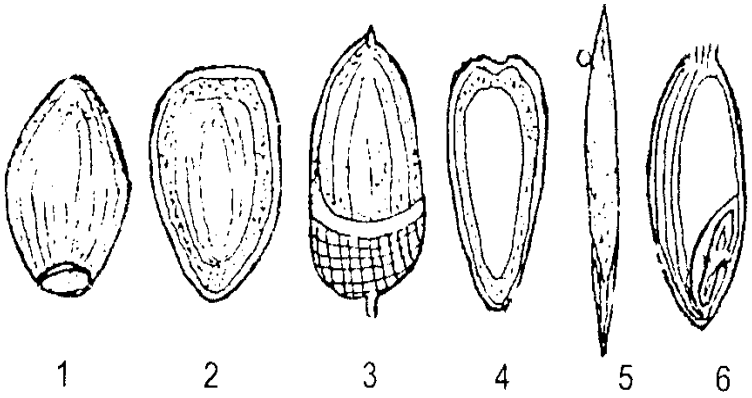

Рис. 88. Прості сухі нерозкривні плоди: 1 – горіх, 2 – горіх у розрізі, 3 – жолудь, 4 – сім'янка. 5 – крилатка, 6 – зернівка

Сім'янка – однонасінний одногніздий плід, що утворився переважно з двох плодолистків. Особливістю його є те, що утворює шкірястий оплодень, який не зростається з насінною шкіркою (соняшник, жоржина).

Зернівка – однонасінний плід, який також утворюється двома плодолистками, але відрізняється від сім'янки зростанням плівчастого оплодня з насінною шкіркою. Такі плоди в багатьох зернових культур.

Горіх – однонасінний плід, в утворенні якого беруть участь два плодолистки. Оплодень кам'янистий або дерев'янистий і не зростається з шкіркою насінини (ліщина). Якщо в горіха є мисочка, що виникла від зростання приквітників, то такий плід називають жолудем (дуб).

Горішок – однонасінний плід, подібний до горіха, але малих розмірів (гречка, липа, щавель).

Крилатка – це однонасінний плід, який розвивається з одного або двох плодолистків. Оплодень сухий, шкірястий або плівчастий, утворює крилатку, за допомогою якої поширюється (ясен) або двокрилатку (клен).

Прості соковиті плоди. Оплодень їх містить близько 95 % гігроскопічної вологи. Серед них вирізняємо такі (рис. 89):

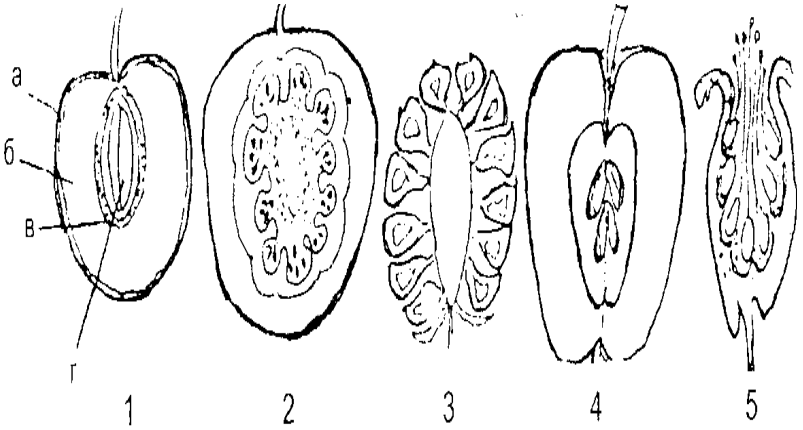

Рис. 89. Соковиті плоди: 1 – кістянка: а – екзокарпій, б – мезокарпій, в – ендокарпій, г – насінина, 2 – ягода, 3 – складна кістянка, 4 – яблуко, 5 – несправжній плід шипшини.

Кістянка – однонасінний і одногніздий плід, що утворився з одного або кількох плодолистків. Оплодень диференційований: екзокарпій тонкий, шкірястий; мезокарпій дуже розвинений, соковитий; ендокарпій – тонкий,

дерев'янистий, складається з кам'янистих клітин. Звідси і назва плодів — кісточкові. Винятком є плід волоського горіха, в якого зовнішня частина соковита, опадаюча.

Ягода – соковитий багатонасінний плід, в якого ендо- і мезокарпій соковиті, а екзокарпій – шкірястий (виноград, помідор, смородина). Оплодень утворений з одного або багатьох плодолистків.

Гарбузина – соковитий багатонасінний плід, що утворився з трьох плодолистків. Подібні до ягоди, мезокарпій і ендокарпій — соковиті, а екзокарпій забарвлений, твердий, нерідко дерев'янистий (гарбуз, кавун).

Яблуко – несправжній багатонасінний плід, що утворився кількома плодолистками. Оплодень диференційований на шкірястий екзокарпій, соковитий мезокарпій і хрящуватий (перламутровий) ендокарпій (яблуня). В утворенні плода беруть участь також основи андроцею й оцвітини.

Складні, або збірні плоди. Вони виникають у квіток, що мають кілька маточок, а отже і зав'язей.

Сухі складні плоди. *Складна листянка* – плід, що сформувався на місці багатоматочкової квітки, з кожної зав'язі якої виникає проста листянка (купальниця, дельфіній).

Складний горішок – багатонасінний апокарпний плід, в якого кожний горішок утворюється одним плодолистком у багатоматочковій квітці (жовтець).

Складна сім'янка – багатонасінний апокарпний плід, в якого кожна сім'янка утворюється окремим плодолистком на спільному квітколожі (перстач).

Складні соковиті плоди. *Складна кістянка* – багатонасінний апокарпний плід, в якого на спільному опуклому квітколожі кожна кістяночка утворюється окремим плодолистком (малина, ожина).

Складна сім'янка – багатонасінний несправжній соковитий плід, в якого з кожного плодолистка утворилася проста сім'янка, занурена в розросле соковите квітколоже (суниці).

Розпадні плоди – це такі, в яких зав'язь під час формування плода розщеплюється вздовж по гніздах і виникають два й більше плодиків. Серед них вирізняють двосім'янку (морква), чотиригорішок (воловик, чорнокорінь), двокрилатку (клен).

Членисті плоди – такі, що утворюються з однієї зав'язі, а при визріванні розпадаються на окремі плодики (редька). Мають перетяжки, які ділять плід на однонасінні членики при визріванні.

Контрольні запитання до розділу

1. Назвіть закономірності будови вегетативних органів рослин.
2. Які гістогенні шари властиві для конуса наростання кореня (зони поділу)?

3. Які форми кореня Ви знаєте?
4. Назвіть вегетативні органи рослин.
5. Назвіть типи кореневих систем та для яких класів покритонасінних рослин вони характерні.
6. Наведіть приклади метаморфозів кореня.
7. Охарактеризуйте первинну анатомічну будову кореня.
8. Охарактеризуйте вторинну анатомічну будову кореня.
9. Особливості анатомічної будови кореня водних рослин.
10. Наведіть різницю між пагоном і стеблом.
11. Назвіть типи пагонів за довжиною міжвузлів.
12. Охарактеризуйте будову бруньки.
13. Назвіть типи стебел та наведіть приклади.
14. Назвіть типи життєвих форм рослин за Раункієром.
15. Назвіть типи життєвих форм за біологічними типами стебел.
16. Назвіть типи галуження пагонів.
17. Назвіть підземні і надземні видозміни пагона.
18. Охарактеризуйте первинну анатомічну будову стебла.
19. Охарактеризуйте вторинну анатомічну будову стебла.
20. Особливості анатомічної будови стебла водних рослин.
21. У яких рослин трапляється не пучковий тип будови стебла.
22. З яких частин складається листок?
23. Які функції виконує листок?
24. Назвіть формації листків.
25. Назвіть типи листків за загальною формою листкової пластинки?
26. Охарактеризуйте явище гетерофілії.
27. Які бувають листки за степенем розчленування листкової пластинки?
28. Які бувають листки за формою краю листкової пластинки?
29. Назвіть типи складних листків і для яких рослин вони характерні?
30. Особливості анатомічної будови листка водних рослин.
31. Що таке квітка?
32. З яких частин складається квітка?
33. Охарактеризуйте анатомічну будову пиляка.
34. Охарактеризуйте анатомічну будову зав’язі.
35. Наведіть класифікацію невизначених суцвіть.
36. Наведіть класифікацію визначених суцвіть.
37. Охарактеризуйте теорії походження квітки.
38. Біологічна суть подвійного запліднення.
39. Які типи насінин знаєте?
40. З яких складових насіннєвого зачатка формується насінина?
41. Які складові квітки формують плід?
42. У вигляді чого відкладаються запасні поживні речовини у злаків?
43. Наведіть класифікацію сухих плодів.
44. Наведіть класифікацію соковитих плодів.
45. Охарактеризуйте прості сухі нерозкривні плоди.

IX. ВИЩІ СПОРОВІ РОСЛИНИ

Вищі рослини – багатоклітинні, еукаріотні, фототрофні рослини, вегетативне тіло яких диференційоване на органи й тканини, органи розмноження їх багатоклітинні і в циклі відтворення відбувається чергування двох поколінь – нестатевого (спорофіта) і статевого (гаметофіта).

Вегетативне тіло більшості вищих рослин представлено пагонами і коренями. Однак, серед них трапляються й таломні форми, зокрема, у гаметофітів. Досконалішою формою вегетативного тіла представлений спорофіт.

Особливістю вищих рослин є наявність провідних, механічних, покривних, основних, твірних і видільних тканин, що разом з їхнею морфологічною диференціацією, є наслідком пристосування до наземного способу життя.

Вищі рослини за способом розмноження і розселення видів поділяють на вищі спорові і вищі насінні рослини.

Органи статевого розмноження вищих спорових рослин – антеридій і архегоній – утворюються на гаметофітах. Вони багатоклітинні. Антеридій – чоловічий статевий орган мішкоподібної форми. Зовні антеридії вкриті оболонкою з одного шару клітин, а під нею знаходяться спермогенні клітини, з яких внаслідок мітозу утворюються сперматозоїди.

Архегоній – жіночій статевий орган має вигляд колби. Зовні він покритий оболонкою з одного шару клітин. Архегоній складається з двох частин: нижньої розширеної – черевця і верхньої звуженої – шийки з канальцем. У черевці утворюються яйцеклітина і черевна канальцева клітина, а в шийці – шийкові канальцеві клітини. На час визрівання яйцеклітини канальцеві клітини ослизняються, слиз витісняється назовні і приваблює сперматозоїдів, які по воді підпливають до архегонія і запліднюють в середині нього яйцеклітину. Запліднення у вищих спорових рослин відбувається за допомогою води.

Статеве розмноження є фактором однієї з форм генотипової мінливості – комбінативної мінливості. З диплоїдної зиготи в результаті мітотичного поділу формується багатоклітинний диплоїдний спорофіт. На ньому утворюється спорангій, що має багатоклітинну стінку і спорогенну тканину (археспорій) – материнські клітини спор. Кожна з них ділиться мейозом і утворює по чотири гаплоїдні спори, які по дозріванню висипаються зі спорангія.

Спора - це одна клітина, яка зазвичай вкрита двома оболонками – екзиною (зовнішня) й інтиною (внутрішня). У сприятливих умовах клітина

спори ділиться мітозом і проростає в багатоклітинний гаплоїдний гаметофіт.

Саме за рахунок спор у вищих спорових рослин збільшується число особин, тобто відбувається розмноження. Спори за допомогою абіотичних або біотичних факторів розносяться і відбувається розселення рослин по земній кулі.

Вищі спорові рослини поділяють на сім відділів: ринієфіти, зостерофілофіти, мохоподібні, плауноподібні, псилотоподібні, хвощеподібні і папоротеподібні.

Відділ Ринієфіти, Ринієподібні (*Rhyniophyta*)

Ринієподібні – це виключно викопні вищі спорові рослини. Вони були першими наземними рослинами, які виникли на земній кулі в силурійському періоді палеозойської ери і вимерли в кам´яновугільному періоді. Тому, звичайно, збереглися лише викопні рештки цих рослин. Були знайдені тільки спорофіти, гаметофіти невідомі.

Вегетативне тіло спорофіта ринієподібних не мало листків і коренів і складалося з циліндричних дихотомічно розгалужених органів – теломів, які в нижній частині утворювали вирости – ризоїди, а їхні верхівки закінчувались спорангіями. Теломи ринієфітів вкриті епідермісом з продихами. Під епідермісом розміщена кора, зовнішні клітини якої щільно зімкнені.
У центрі телома міститься концентричний провідний пучок (протостела). Ксилема утворена кільчастими трахеїдами, її оточують 4–5 рядів видовжених клітин флоеми. Теломи не мають камбію і механічних тканин. Росли ринієфіти на мілководдях і болотах, де утворювали суцільні зарості.

Відділ ринієподібні має один клас ринієпсиди і два порядки : ринієві і псилофітові. До порядку ринієвих належать роди: ринія, куксонія, яравія, хорнеофітон, хіклінгія. Порядок псилофітові представлений родами псилофіт, тримерофіт.

Значення ринієфітів полягає в тому, що вони діаметрально змінили напрямок еволюції рослинного світу від таломних форм, пристосованих до життя у воді, до листостеблових форм, що ростуть на суші.

Ринієфіти дали початок філогенезу плауноподібних, хвощеподібних, папоротеподібних і, можливо, мохоподібних.

Відділ Мохоподібні (*Bryophyta*)

Мохоподібні – це вищі спорові рослини, у яких гаметофіт переважає над спорофітом і спорофіт розвивається на гаметофіті. Сліпа гілка еволюції.

Вегетативне тіло гаметофітів мохоподібних представлене таломом, а у досконаліших – стеблом, філоїдами й ризоїдами. Коренів і листків мохи

не мають. Клітини слабо диференційовані. Провідні елементи з´являються у найдосконаліших форм.

На гаметофіті утворюються органи статевого розмноження – архегонії і антеридії. Гаметофіти бувають однодомні (двостатеві), дводомні (одностатеві) і багатодомні (дво- і одностатеві). Сперматозоїди дводжгутикові. За наявності води вони дістаються до яйцеклітини і запліднюють її в архегонії. Із зиготи на гаметофіті виростає спорофіт, який у мохоподібних називається спорогонієм.

У мохоподібних він складається з коробочки, ніжки і гаусторії або стопи, зануреної у тканину гаметофіта. За допомогою гаусторії спорогон вбирає з гаметофіта воду і поживні речовини. У коробочці спорогонія є спорангій з археспоріальними клітинами, з яких внаслідок мейозу утворюються гаплоїдні спори. Дозріла коробочка розкривається і спори розсіюються. У сприятливих умовах спори проростають в багатоклітинну протонему (передросток) нитчастої, пластинчастої або кулястої форми. На протонемі формуються бруньки, з яких і виростають гаметофіти.

До мохоподібних належать понад 25 тисяч видів. Вони утворюють трав´яний покрив на ґрунті, скелях, корі дерев і кущів, у воді й на болотах.

Відділ мохоподібних поділяють на три класи: антоцеротові, печіночники і листостеблові мохи. Серед печіночників і листостеблових мохів трапляються водні й болотні рослини.

Клас Печіночники (*Hepaticopsida, Marchantiopsida*)

До цього класу належать мохи, гаметофіти яких представлені сланевими (маршанцієві) і листостебловими (юнгерманієві) формами. Спорогонії складаються із стопи, ніжки і коробочки. У коробочці утворюються спори і особливі спірально потовщені клітини – елатери. Коробочка розтріскується поздовжніми щілинами на декілька стулок і з неї за допомогою елатер висипаються спори, які проростають в пластинчасту або кулясту протонему.

Клас печіночники поділяється на два підкласи: маршанцієві *(Marchantiidae)* і юнгерманієві *(Jungermanniidae)*. Водні мохи представлені печіночниками з порядку маршанцієвих і родини річчієвих.

Родина Річчієві (*Ricciaceae)*

Гаметофіти річчієвих представлені дихотомічно розгалуженими розеткоподібними діаметром 1–3 *см* водними або наземними рослинами. Верхня частина багатошарової слані з жолобком, а зісподу розміщені амфігастрії (нижні, черевні листочки) і ризоїди у наземних форм. Антеридії й архегонії розміщені в тканині талому.

Спорогони кулясті, занурені в тканину талому гаметофіта. Коробочка спорогона без елатер. Після достигання спори звільняються із коробочки

внаслідок її розчинення і отже, поширюються. Основними родами є річчія і річчіокарп.

З роду річчія в Україні зростає два види: наземна рослина річчія сива *(Riccia glauca)* і річчія водяна *(R. fluitans)* – рис. 90, 91.

Річчія водяна – рослина однодомна. Талом зелений або жовто-зелений плаваючий, рідше поселяється на вологому мулі, із довгими (до 5 см), вузькими (до 1 *мм*), лінійними, дихотомічно розгалуженими гілками.

Рослини формують щільні пучки, що плавають біля поверхні води. Водні форми, на відміну від наземних, не мають амфігастріїв і ризоїдів і не утворюють спор. Вони розмножуються вегетативно. Трапляється річчія плаваюча в заводях річок, ставках, озерах і по берегах водойм. Рослини поїдають ставкові тварини, а також є місцем нересту і сховищем для мальків риб у природних водоймах і акваріумах.

Річчіокарп плавучий (*Ricciocarpus natans*) – однодомна рослина з оберненосерцеподібною або віялоподібною сланню завдовжки до 1 *см* і глибоким серединним жолобком на верхньому зеленому боці товстих м´ясистих гілок. Зісподу слані розміщуються численні лінійні, завдовжки до 1 *мм*, брудно-фіолетові амфігастрії (рис. 92). У наземних форм слань більша за розмірами (діаметром до 2 *см*), амфігастрії недорозвинуті. Трапляються у воді або по берегах слабко проточних водойм. Рослини поїдають представники ракоподібних – бокоплавами.

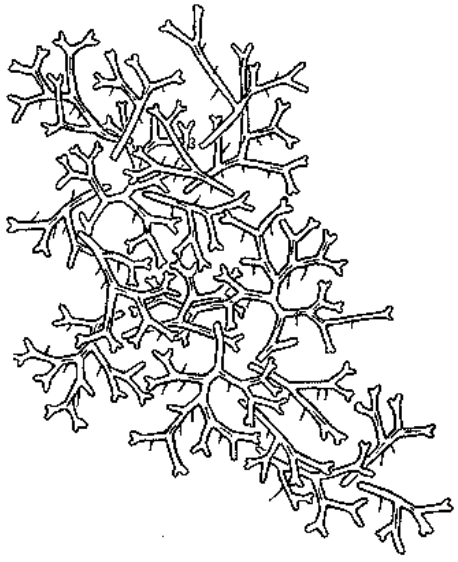

Рис.90. *Річчія водяна*

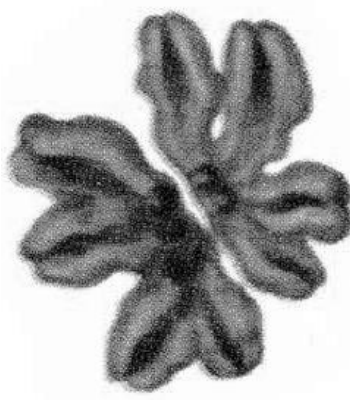

Рис. 91. *Річчія сива*

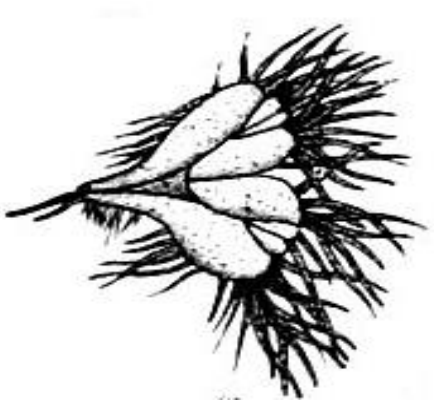

Рис. 92. *Річчіокарп плавучий*

Клас Листостеблові, або справжні мохи *(Bryopsida)*

Гаметофіти листостеблових мохів – рослини, що мають розвинуті вегетативні органи: стебло з диференційованою анатомічною будовою, спірально розміщеними філоїдами та ризоїдами. Філоїди цілісні, часто з жилкою. Антеридії і архегонії розміщуються групами на верхівці стебла або гілок, що від нього відходять. Спорогон складається із стопи, ніжки і

коробочки. У більшості видів коробочка відкривається кришечкою, всередині міститься колонка. Клас листостеблових мохів налічує близько 14 тис. видів і поділяється на три підкласи: сфагнові, андреєві і зелені. Водні і болотні види відомі серед сфагнових і зелених мохів.

Підклас Сфагнові мохи *(Sphagnidae)*.

Підклас містить один порядок сфагнові (*Sphagnales*), одну родину сфагнові (Sphagnaceae), один рід сфагнум (*Sphagnum*) і близько 300 видів.

Сфагнові мохи ростуть переважно на оліготрофних лісових болотах, де утворюють подушкоподібні дернини. Гаметофіти без ризоїдів, мають прямостояче стебло, яке поступово відмирає знизу, і розміщених на ньому і на бічних гілках листків – філоїдів. Вони без жилок, мають один шар клітин: вузьких живих зелених – хлорофілоносних та безбарвних, мертвих – водоносних або гіалінових, які заповнені повітрям або водою.

Стебло вкрите багатошаровим епідермісом (гіалодермісом), спіральні клітини якого мають потовщення і пори. По них проводиться вода. Глибше залягають прозенхімні клітини з потовщеними оболонками, які надають міцності стеблу. У центрі стебла знаходиться потужна серцевина, що утворена крупноклітинною паренхімою. Завдяки таким особливостям будови сфагнум може поглинати і утримувати на одиницю своєї сухої маси до 30 одиниць маси води. Пухирці повітря, що знаходяться в клітинах листків сфагнума, надають рослинам світлого забарвлення, за що їх називають білими мохами. Стеблові листки від трикутних до лопатоподібних, а на гілках – від яйцеподібних до лінійних.

Гаметофіти сфагнів одно- або дводомні. Антеридіальні гілочки на кінцях булавоподібно здуті, часто яскраво забарвлені, розташовані біля верхівки стебла. Антеридії розміщені по одному в пазухах покривних листків. Архегонії, а по заплідненню і спорогони розміщуються поодиноко на верхівках укорочених бічних гілочок. Вони містять коробочки, псевдоніжки і гаусторії. Коробочка спорогона куляста, відкривається маленькою кришечкою. Спорангій розміщується над колонкою у вигляді купола. Коробочка без перистома. Спора проростає в пластинчасту протонему.

Сфагнум може розмножуватися вегетативно (частинами тіла, особливо гілочок).

В Україні росте близько тридцяти видів сфангових мохів. Найвідомішими є такі види сфагнумів: сфагнум загострений (*Sphagnum cuspidatum*), с. центральний (*S. centrale*), с. компактний (*S. compactum*), с. обманливий (*S. fallax*), с. бурий (*S. fuscum*), с. бахромчастий (*S. fimbriatum*), с. дібровний (*S. nemoreum*), с. притуплений (*S. obtusum*), с. болотний (*S. palustre*), с. Магеллана (*S. magellanicum*) – рис. 93, 94.

Рис.93. Сфагнум болотний

Рис.94. Сфагнум дібровний

Сфагнум дібровний *(S. nemoreum)* представлений одно- і дводомними гаметофітами, що утворюють високі, щільні, червоні або пурпурові, часто строкаті, рідше зеленуваті або бурувато-зелені дернинки у вигляді подушок. Гілки по 3 – 5 у пучку. Гілкові листки завдовжки до 2 *мм*, яйцеподібно-ланцетні, із прилеглими верхівками. Стеблові листки трикутньо-язикоподібні або трикутні. Рослини спороносять наприкінці літа. Поширені в сирих і заболочених хвойних лісах, на заболочених вирубках, низинних і верхових болотах.

Сфагнум Магеллана *(S. magellanicum)* – дводомна рослина, утворює великі, високі і пухкі або низькі і щільні дернинки червонуватого або пурпурного, рідше зеленуватого або жовтого кольорів. Гілок до 4 у пучку. Головки гілок ниркоподібні. Листки гілок завдовжки до 2,5 *мм*, широкояйцеподібні, дуже вігнуті, із заокругленою верхівкою. Стеблові листки завдовжки до 2-х *мм*, довгасто-язикоподібні або язикоподібно-лопатчасті, розширені догори. Спороносять в кінці літа. Трапляються на верхових болотах у соснових лісах.

Відмерлі частини сфагнових мохів накопичуються на дні водойм або боліт і в анаеробних умовах утворюють торф. За рік відкладається близько 1 *мм* торфу. Він містить багато (до 60%) вуглецю і мало золи (1–6%), що робить його цінним паливом, а також органічним добривом.Сфагнум володіє високою гігроскопічністю і антисептичними властивостями, завдяки наявності в ньому, зокрема, фенолоподібної речовини сфагнолу. Сухий сфагнум використовують як підстилку для тварин, теплоізоляційний матеріал у будівництві житлових і господарських приміщень та як субстрат у вирощуванні декоративних рослин.

Деякі види сфагнумів (*S. apiculatum, S. contortum, S. platyphylum, S. riparium*) поїдають тварини (дорослі особини ракоподібних і комах або їхні личинки).

Підклас Зелені, або Брієві мохи (*Bryidae*).

Гаметофіти зелених мохів представлені листостебловими пагонами завдовжки від кількох *мм* до півметра. Від стебла в нижній його частині або по всій довжині відростають однорядні багатоклітинні, прості або розгалужені ризоїди.

Листки без черешка, прикріплюються до стебла основою, яка іноді може утворювати піхву, крильця або вушка. Листкова пластинка більшості зелених мохів з жилкою, а по краю розміщена кайма. Пластинка листка (за винятком жилки і кайми) завжди одношарова. Жилка складається з флоеми, ксилеми, механічних клітин, над якими розміщуються зелені пластинчасті вирости – асимілятори.

На стеблах деяких брієвих мохів крім листків розміщуються зелені листкоподібні або ниткоподібні придатки – парафіли, які здійснюють фотосинтез і поглинають воду.

Стебла багатьох бріїдів мають складну будову. Так, стебло зозулиного льону зверху вкрите епідермісом, під яким залягає кора і провідний пучок. Зовнішні клітини кори мають потовщені оболонки і виконують роль механічної тканини. Зовнішня частина провідного пучка у вигляді кільця живих тонкостінних клітин флоеми без ситоподібних пластинок, по яких рухаються органічні речовини. За флоемою розміщується 1–2 шари клітин крохмаленосної піхви. У центрі міститься ксилема, утворена видовженими мертвими клітинами з дуже потовщеними бічними і тонкими поперечними оболонками. Вони проводять воду і мінеральні солі.

Антеридії і архегонії разом з парафізами і листками, що їх оточують розміщуються на верхівках пагонів під захистом покривних листків, де утворюють статеві бруньки. В антеридіях дозрівають дводжгутикові сперматозоїди. Запліднення відбувається за допомогою води. У результаті якого із зиготи в статевій бруньці у більшості мохів розвивається один спорогон. Він складається із стопи, ніжки і коробочки, прикритої зверху залишком шийки архегонію – ковпачком.

Коробочка складається з шийки, апофізи, урночки і кришечки. Шийка - це нижня звужена частина коробочки, що переходить в ніжку. Апофіза це здута нижня частина (основа) коробочки, яка відмежовує урночку і ніжку. Урночка це частина коробочки, в якій внаслідок мейозу розвиваються спори. У центрі урночки міститься колонка. Вона виростає від апофізи, а верхня частина її у політрихових мохів утворює епіфрагму, яка прикриває урночку.

У більшості брієвих мохів по дозріванню спор коробочка розкривається, скидаючи кришечку. По краю урночки розміщуються війки або зубчики, які утворюють зубчастий перистом. Зубчики можуть розміщуватися в один ряд (простий перистом) і в два ряди (подвійний перистом). Зубчики перистому здійснюють гігроскопічні рухи, завдяки чому спори висипаються й розносяться вітром, водою або комахами.

У сприятливих умовах із спори виростає нитчаста протонема. З бруньок, що утворюються на протонемі, виростають листостеблові пагони гаметофітів.

До підкласу зелених мохів належить близько 14 тисяч видів, з яких понад 500 видів трапляються в Україні. Серед них є і водні мохи.

Родина Цинклідотові (*Cinclidotaceae*)

Родина містить один рід і близько 10 видів.

Цинклідот фонтіналеподібний *(Cinclidotus fontinaloides*) має тонке, пучкоподібно розгалужене стебло, 3-10 *см* завдовжки. Листки ланцетні, цілокраї, із жилкою. Спорогони розміщуються на бічних гілочках. Коробочка довгасто-яйцеподібна, коричнева, повністю, рідше частково, занурена в перихеціальні листки. Спори достигають влітку. Ростуть на каменях і деревині в гірських струмках.

Родина Бартрамієві (*Bartramiaceae*)

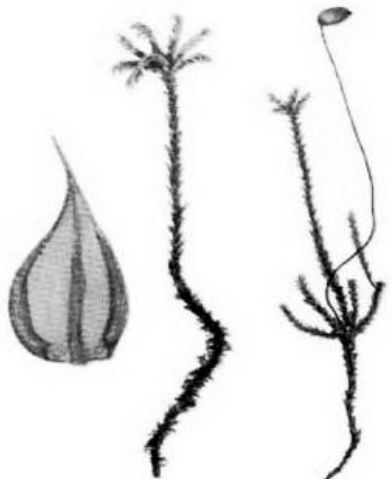

Рис.95. *Філонотіс джерельний*

Родина налічує близько 400 видів.

Філонотіс джерельний *(Philonotis fontana*) – рослина дводомна, утворює щільні, жовтувато-зелені або голубувато-зелені, густоповстисті всередині дернинки (рис. 95). Стебло завдовжки 3–10 *см*. Листки від прямовідставлених до слабообернених в один бік, ланцетні або яйцеподібно-ланцетні із складчастою основою, зубчастими краями і широкою жилкою. Спороносять влітку.

Ростуть на вологих луках, торф'яниках, в канавах, біля джерел, в струмках, по болотах, на мокрих скелях.

Родина Фонтіналієві (*Fontinalaceae*)

Родина представлена кількістю видів близько 70.

Фонтіналіс гіпноподібний *(Fontinalis hypnoides)* – багаторічна дводомна рослина заввишки до 20 *см*. Пагони пухкооблистнені, світло- або темно-зелені, чоловічих рослин – короткі і тупі, жіночих – видовжені й загострені. Листки ланцетні, без кіля, поступово загострені. Коробочка занурена в перихецій, з подвійним перистомом. Ковпачок конусоподібно-шапочкоподібний. Рослина трапляється в стоячих і проточних водоймах.

Фонтіналіс протипожежний *(F. antipyretica)* має пухкооблистнені, блискучі, від темно- до чорно-зелених пагони. Листки яйцеподібно-ланцетні, гострокілюваті, загострені або тупі. Росте в стоячій і проточній

воді на камінні і деревині на глибіні 2 *м* і більше. Його поїдають личинки поденок, веснянок, нематоди, річкові раки, риби з родини коропових.

Родина Амблістегієві (*Amblystegiaceae*)

У цій родині налічується близько 250 видів. З водних і водно-болотних мохів широко представлені види родів кратонеур (*Cratoneurum*), кампілій (*Campylium*), лептодикцій (*Leptodictyum*), гігроамблістегій (*Hygroamblystegium*), дрепаноклад (*Drepanocladus*), гігрогіпн (*Hygrohypnum*), калліергон (*Calliergon*), скорпідій (*Scorpidium*).

Амблістегієві мохи одно-, дво- або багатодомні рослини, що утворюють пухкі або щільні дернинки. Стебла від лежачих до прямостоячих, прості або перисторозгалужені. Листки від яйцеподібних до ланцетних, з вушками, цілокраї або зубчасті, з розвинутою жилкою. Спорогони утворюються на кінцях бічних гілочок. Коробочка довгасто-еліптична або циліндрична, без шийки або зі слабо вираженою шийкою. Перистом подвійний. Кришечка конусоподібна.

Гігроамблістегій річковий (*Hygroamblystegium fluviatile)* – одно-домні темно- або жовтувато-зелені неблискучі водні мохи, що утворюють на каменях і деревині у воді річок і струмків м´які дернинки. Стебла перисторозгалужені, без парафілів. Листки прямовідлеглі, від яйцеподібно- до довгасто-ланцетних, цілокраї, з жилкою, що закінчується біля верхівки листка. Коробочка довгасто-циліндрична, зігнута. Спороносить влітку. Рослини поїдають представники ракоподібних (бокоплави).

Дрепаноклад (*Drepanocladus)* – рід, що представлений одно- або дводомними мохами, які утворюють на вологому ґрунті, болотах, по берегах водойм і у воді зелені, жовто-зелені, коричневі або пурпурні блискучі дернинки. Стебла без парафілів, прості або перисторозгалужені.

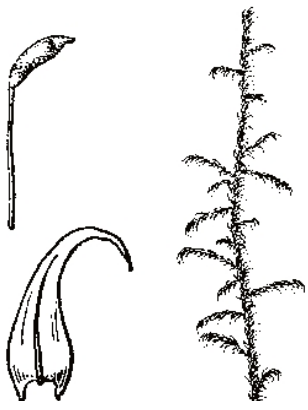

Рис.96. Дрепаноклад викривлений

Листки серпоподібно обернені в один бік, увігнуті, яйцеподібно-, трикутно-, серцеподібно- або довгастоланцетні, шилоподібнозагострені, з простою жилкою. Коробочка циліндрична, зігнута. Кришечка гостроконусоподібна. Найпоширенішими видами є дрепаноклад викривлений (*D. aduncus*) – рис. 96, дрепаноклад безвушковий (*D. vernicosus*), дрепаноклад плаваючий (*D. fluitans*). Рослини поїдаються річковими раками.

Родина Брахітецієві (*Brachyteciaceae*)

До цієї родини належать одно-, дво- і багатодомні рослини, серед яких трапляються водні і болотні мохи. Стебла розгалужені, щільно-облистнені, без парафілів. Листки округлі, ланцетні або довгастоланцетні,

увігнуті, цілокраї або зубчасті, з простою жилкою. Спорогони утворюються на коротких бічних гілочках. Коробочка нахилена або горизонтальна, рідше прямостояча, яйцеподібна або довгастоциліндрична, зі слабо виявленою шийкою або без неї. Перистом подвійний. Кришечка конусоподібна.

Родина налічує близько 500 видів, серед яких є водні і болотні рослини, зокрема брахітецій струмковий (*Brachytecium rivulare*), ринхостегій береговий (*Rhynchostegium riparioides*).

Екологія мохоподібних

Мохоподібні стосовно до вмісту води в субстраті поділяють на такі екологічні групи: гідрофіти (річчія, фонтиналіс), гігрофіти (річчіокарп), мезофіти (зозулин льон, дікран) і ксеромезофіти (мохи на корі дерев). Справжніх ксерофітів серед мохоподібних немає.

Стосовно температурного фактора мохоподібні відрізняються здатністю існувати в широких температурних межах. Вони можуть виживати при дуже низьких і дуже високих (до 100˚ С) температурах. Ця властивість зумовлена здатністю мохів без великої шкоди втрачати воду і в зневодненому стані переживати такі екстремальні умови. Тому вони живуть у тундрі, пустинях, на гірських скелях тощо.

За способом живлення мохи, звичайно, фототрофні рослини, але серед них є сапротрофи і напівсапротрофи.

Мохоподібні відрізняються своєю вимогливістю до освітленості і за цією властивістю вони поділяються на світлолюбні, затінкові і тіньовитривалі. Реакції мохоподібних на довжину світлового дня (фотоперіодизм) не встановлено.

Більшість мохоподібних не вибагливі до субстрату, бо він для цих рослин є місцем прикріплення й джерелом мінеральних речовин. Тому мохи можуть поселятися на різних субстратах: ґрунт, материнська порода, скеля, каміння, стовбури деревних рослин (епіфіти), у повітрі і у воді.

Гідрофітні і гігрофітні мохи ростуть у воді і на болотах з мізерним вмістом кисню і мінеральних речовин та високим вмістом органічних кислот. Деякі з них ростуть в теплій і навіть гарячий воді вулканічних джерел. Але мохи не ростуть у солоній і солонуватій воді морів і океанів.

Мохоподібні, завдяки їхній здатності рости в нормальних і екстремальних умовах, є важливими фотопродуцентами в біосфері Землі.

Болотні мохи є факторами торфоутворення. Завдяки їхній унікальній здатності до поглинання і утримання води болотні і водні мохи відіграють важливу роль в резервуванні прісної води і регуляції гідрологічного режиму грунтових вод, боліт, джерел, струмків, річок.

В трофічних ланцюгах роль водних і болотних мохів невелика. Так, річчію, річчіокарп, сфагнуми, цинклідот, фонтіналіс, дрепаноклад,

гігроамблістегій, еуринхій, гіпн можуть поїдати водні безхребетні і хребетні тварини.

Відділ Плауноподібні (*Lycopodiophyta*)

Плауноподібні – вищі спорові рослини, у яких спорофіт переважає над гаметофітом, спорофіт і гаметофіт рослини самостійні.

Вегетативне тіло спорофіта сучасних плаунів – багаторічна трав'яна рослина, яка складається з дихотомічно розгалужених стебел, додаткових коренів і філоїдів. Стебла вкриті епідермісом з продихами. Під епідермісом залягає потужна первинна кора. У центрі розміщується центральний осьовий циліндр (протостела). Він складається з первинної ксилеми, утвореної трахеїдами, і флоеми, представленої дуже довгими клітинами з ситоподібними ділянками на поздовжніх стінках. Підземні частини пагонів, що несуть розміщені по спіралі корені, називають ризофорами, а листки й корені – кореневищами.

Серед викопних плаунів були поширені досить потужні (до 30 м заввишки) дерева, що мали здатність, завдяки наявності камбія, до вторинного потовщення стебла і ризофорів.

Різноспорові плауноподібні мають біля основи листка невеличкий виріст – язичок, або лігулу. Листки прості, цілісні з 1–2 жилками.

Листки спорофіта поділяються на трофофільні (стерильні) листки і спорофіли, що несуть на верхньому боці спорангій. Спорофіли можуть чергуватися із трофофілами або, розміщуючись на верхівках пагонів, утворювати спороносні колоски або стробіли.

Спори в спорангіях можуть бути морфологічно і фізіологічно однакові (рівноспорові рослини) або відрізнятися за розміром і фізіологічно (різноспорові рослини), а саме, поділятися на дрібні мікроспори і великі мегаспори.

Гаметофіти рівноспорових плаунів двостатеві, однодомні, розміром від 0,2 до 2 *см*. Вони підземні або частково занурені в землю, мають вигляд талому з ризоїдами, що утворюють мікоризу з грибами. На гаметофіті розміщені антеридії і архегонії. Ведуть сапрофітний або напівсапрофітний спосіб життя. Дозрівають 1–15 років.

У різноспорових плаунів гаметофіти одностатеві, дводомні, мікроскопічні, розвиваються в самій спорі протягом кількох тижнів. Сперматозоїди дводжгутикові і лише у молодильникових багатоджгутикові. Запліднення здійснюється за допомогою води. Із зиготи виростає зародок спорофіта.

Плауноподібні виникли від ринієфітів у девонському періоді палеозойської ери. Особливого розквіту набули в кам'яновугільному періоді. Переважна більшість видів вимерла в кінці палеозойської ери.

Відділ плауноподібні налічує близько 1300 видів і поділяється на два класи: плауновидні (*Lycopodiopsida*) і молодильникові або шильникові (*Isoëtopsida*). У флорі України відомо 9 видів плаунів, з яких лише один вид молодильник озерний (*Isoëta lacustris*) належить до водних рослин.

Клас Молодильникові *(Isoëtopsida)*

Клас представлений лише різноспоровими рослинами (близько 800 видів), що поділяються на порядки: селагінелові, або плаункові (*Selaginellales*), лепідодендрові (*Lepidodendrales*) і молодильникові (*Isoëtales*).

Порядок Молодильникові (*Isoëtales*) – різноспорові трав'яністі багаторічні рослини, що мають листки з язичком (лігулою). Гаметофіти одностатеві, дводомні. Сперматозоїди багатоджгутикові. Відомі з крейдового періоду палеозойської ери. Порядок має одну родину молодильникові (*Isoëtaceae*) і один рід молодильник (*Isoëtas*), що налічує близько 70 видів. В Україні трапляється один вид молодильник озерний (*Isoëtas lacustris*), що росте в озерах Західного Полісся на території Рівненської області

Молодильник озерний (*Isoëta lacustris*) – багаторічна трав'яна рослина заввишки 5–20 *см* (рис.97). Стебло вкорочене, бульбоподібне, має камбій. Від стебла вниз відходить пучок численних дихотомічно розгалужених корінців, а вгору – пучок темно-зелених шилоподібних, з язичком, зібраних у розетку листків. Листки з однією жилкою, поділяються на трофофіли і спорофіли. Унизу в заглибинах на внутрішньому боці мегаспорофілів розміщуються мегаспорангії, а у мікроспорофілів – мікроспорангії. У розетці трофофіли і спорофіли чергуються таким чином: зовні розміщуються мегаспорофіли, ближче до центру – мікроспорофіли, а в центрі – стерильні трофофільні листки.

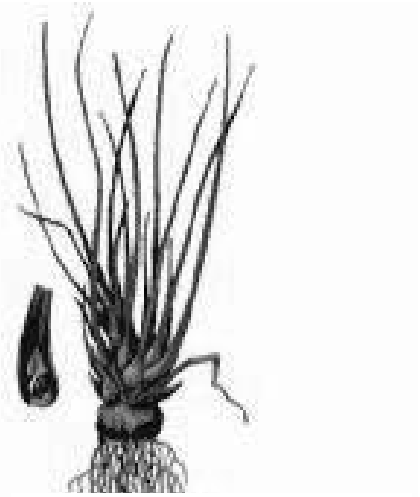

Рис. 97. *Молодильник озерний*

У серпні спорофіли опадають у воду, стінки їхній спорангіїв руйнуються, спори вивільняються, випливають і проростають. З мікроспори виростає чоловічий гаметофіт, що складається з ризоїдальної клітини і антеридія. Антеридій має стінку, утворену декількома клітинами, і дві спермагенні клітини, з яких після мітотичного поділу формується по два багатоджгутикових сперматозоїди.

У мегаспорі утворюється багатоклітинний жиночий гаметофіт з одним архегонієм. Після запліднення із зиготи розвивається спорофіт.

Молодильник іноді може утворювати справжні підводні луки на піщаному, рідше торф'яному або мулистому ґрунті в прибережній зоні озер, в яких можуть переховуватися від своїх ворогів мальки риб.

Спорангії і спори, що спливають восени на поверхню води, можуть поїдатися рибами. Верхівки листків поїдаються ондатрами.

Відділ Хвощеподібні (*Equisetophyta*)

Хвощеподібні – вищі спорові рослини, у яких спорофіт переважає над гаметофітом; спорофіти і гаметофіти рослини самостійні.

Вегетативне тіло спорофіта сучасних хвощів представлено трав'яними рослинами, що диференційовані на стебло, листки і корені. Серед викопних хвощів трапляються деревні рослини.

Листки прості, з однією жилкою, клиноподібні, розвинуті або редуковані, розташовані на стеблі кільчасто. Зростаючись своїми основами, вони утворюють кільчасті піхви. Пагони мають добре виявлені вузли й міжвузля. За форму листків і характер їх розміщення хвощі називають клинолистими, або членистими рослинами.

Стебло хвощів ребристе, зовні вкрите епідермісом з продихами. Оболонки клітин епідерміса потовщені, просякнуті кремнеземом, що надає стеблу жорсткості. Під епідермісом залягає механічна тканина склеренхіма, яка підсилює міцність стебла. За склеренхімою розташована первинна кора, зовнішні клітини якої представлені потужною хлоренхімою, що забезпечує фотосинтетичну функцію стебла. Під первинною корою залягає перицикл, яким починається центральний осьовий циліндр. Провідні пучки колатеральні, розміщені по колу, складаються з флоеми і слабко розвинутої ксилеми, утвореної трахеїдами. Камбій у сучасних хвощів, на відміну від викопних каламітів, відсутній.

Стебло сучасних хвощів у міжвузлях порожнисте. У ньому розрізняють три типи повітряних порожнин: велика центральна порожнина; маленькі порожнини, що розташовані в провідних пучках проти ребер; і порожнини, що розміщені в паренхімі кори проти борозенок.

Для стебел і коренів хвощеподібних характерне кільчасте галуження.

Спорангії по 5-10 розміщені на нижньому боці спорофілів, зібраних в стробіли на кінцях звичайних або особливих спороносних пагонів. Спорофіли мають ніжку, якою вони кріпляться до осі стробіла, і щиток, на нижньому боці якого розміщені спорангії.

Спори, крім екзини та інтини, мають ще третю оболонку – еписпорій, утворений чотирма стрічкоподібними елатерами. Звуженими кінцями вони прикріплюються до спори, а їхні розширені кінці вільні. Елатери у вологу погоду скручуються навколо спор, а в суху – пружинисто випрямляються. Завдяки цьому спори викидаються із спорангія, зчеплюються між собою і за допомогою вітру розносяться купками.

Усі спори морфологічно однакові, але проростають в одностатеві дводомні гаметофіти.

Вегетативне тіло гаметофіта – зелена слань діаметром до 1 *см* з ризоїдами і статевими органами: на чоловічих рослинах антеридії, на жіночих – архегонії. Сперматозоїди багатоджгутикові. Запліднення відбувається за допомогою води. Із зиготи розвивається зародок спорофіта. Серед викопних хвощів відомі різноспорові рослини.

Хвощам властива висока здатність до вегетативного розмноження.

Викопні рештки хвощеподібних трапляються, починаючи з верхнього девону. Особливого розквіту вони набули на початку і в середині кам'яновугільного періоду, а в кінці його почали вимирати. Предками хвощеподібних найімовірніше були ринієфіти.

Відділ хвощеподібні ділять на три класи: гієнієвидні (*Hyeniopsida*), клинолистовидні (*Sphaenophyllopsida*), хвощевидні (*Equisetopsida*).

Клас Хвощевидні (*Equisetopsida*)

Клас представлений двома порядками: викопні каламітові (*Calamitales*) і сучасні хвощеві (*Equisetales*). Порядок хвощеві представлений однією родиною хвощеві (Equisetaceae) з одним сучасним родом хвощ (*Equisetum*), що налічує близько 30 видів. В Україні росте 9 видів хвощів. До водних і водно-болотних рослин належать хвощ болотний і хвощ річковий.

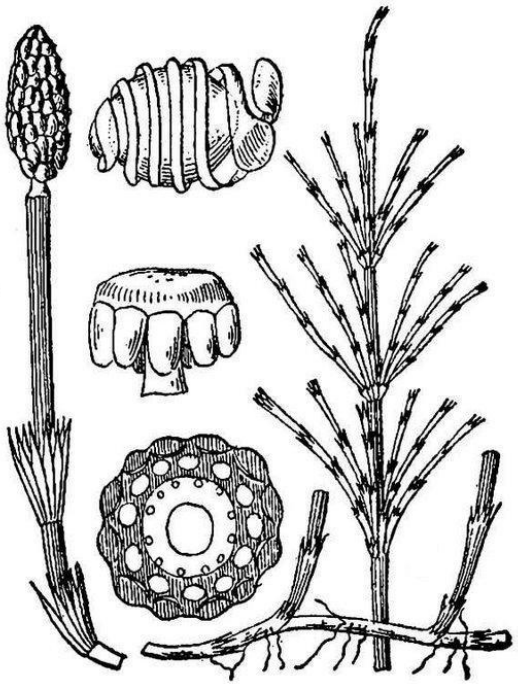

Рис. 98. *Хвощ річковий*

Хвощ річковий (*Equisetum fluviatile*) – трав'яниста, кореневищна рослина заввишки 30–150 *см* (рис. 98). Синонімами латинських назв хвоща річкового є: *E. limosum* і *E. heleocharis*.

Стебла прості або галузисті, гладенькі, завтовшки до 8 *мм*, з 9–30 злегка опуклими реберцями, з широкою центральною порожниною. Піхви, що утворені зрослими листками, притиснуті до стебла, блискучі, нижні – чорні, зближені, верхні – зелені, віддалені. Зубці трикутно-шилоподібні, чорні, з вузькою білою облямівкою.

Росте хвощ річковий на болотах з м'якою водою, по берегах ставків, озер, річок, на мілководді і глибше. Спороношення відбувається в червні – серпні.

Пагони хвоща річкового є дуже добрим кормом для ондатр, бобрів, качок. Ондатри роблять великі запаси цієї рослини на зиму.

Хвощ болотний (*E. palustre*) – багаторічна трав'яна рослина (рис. 99) заввишки 15–50 *см*, стебло завтовшки до 3 *мм*, часто галузисті, з 4–12 дуже опуклими реберцями, із вузькою центральною порожниною, шорсткі. Піхви циліндричні, вгорі лійкоподібні, зелені. Зубці трикутно-ланцетні, гострі, зовні чорно-коричневі, із широкою білою облямівкою. Росте на болотах, заболочених луках, по краю ставків, озер і річок. Спори дозрівають у червні – липні.

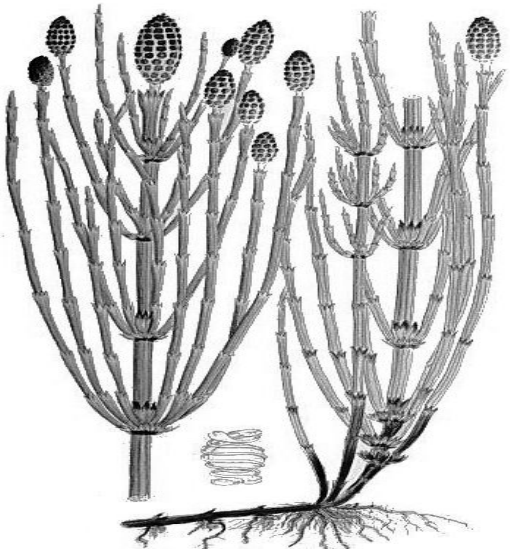

Рис. 99. *Хвощ болотний*

Рослина отруйна для рогатої худоби і коней. Отруєння хвощем болотним часто є причиною загибелі тварин. Свіжі рослини худоба на пасовищі зазвичай не поїдає. Сіно з домішками великої кількості хвоща болотного є причиною захворювання на еквізетоз, більш відомого під назвою «шатун» або «п'яна хвороба». Рослини можуть поїдатися бобрами.

Відділ Папоротеподібні (*Polypodiophyta*)

Папоротеподібні – вищі спорові рослини, у яких спорофіт переважає над гаметофітом, обидва покоління представлені самостійними рослинами.

Спорофіти сучасних і викопних папоротей представлені трав'яними багаторічними, рідко однорічними, і деревними рослинами, вегетативне тіло яких складається із стебла, або кореневища, додаткових коренів і великих, здебільшого перистоскладних листків, що називаються вайями. Вважають, що вайя утворилася із теломів ринієфітів щляхом їх сплющення, або зростання теломів між собою.

Спорангії на листках розміщуються групами вільно, утворюючи соруси, або зростаються в синангії. Більшість папоротеподібних рівноспорові рослини. Різноспоровість властива водним папоротям марсилеїдам і сальвініїдам.

Гаметофіт у рівноспорових папоротей однодомний, а у різноспорових – дводомний. Вегетативне тіло гаметофіта – зелена слань з ризоїдами, на якій утворюються антеридії і архегонії. Сперматозоїди багатоджгутикові. Для запліднення необхідна вода.

Папоротеподібні виникли від ринієфітів на початку девонського періоду палеозойської ери і до цього часу відіграють досить значну роль у рослинному покриві Землі. До цього відділу належить близько 12 000 видів, особливо поширених у тропічних лісах. Відділ папоротеподібні поділяють на сім класів:

Клас 1 – аневрофітопсиди (*Aneurophytopsida*)
Клас 2 – археоптеридопсиди (*Archaeopteridopsida*)
Клас 3 – кладоксилопсиди (*Cladoxylopsida*)
Клас 4 – зигоптеридопсиди (*Zygopteridopsida*)
Клас 5 – офіоглосопсиди, або вужачкові (*Ophioglossopsida*)
Клас 6 – маратіопсиди (*Marattiopsida*)
Клас 7 – поліподіопсиди, або папоротевидні (*Polypodiopsida*)

Перші чотирі класи – вимерлі рослини. Сучасні папороті представлені класами вужачкові, маратіопсиди і папоротевидні.

Водні папороті представлені одним класом папоротевидні та підкласами марсилеїди, сальвініїди.

Клас Папоротевидні (*Polipodsopsida*)

Підклас Марсилеїди (*Marsileidae*). Марсилеєві папороті – трав'яні кореневищні, багаторічні водні або болотні рослини. Провідна система – сифоностела. Від кореневища відростають дворядно розміщені листки і додаткові корені. Молоді листки спірально згорнуті. Біля основи листків розміщені спорокарпії з двома видами сорусів – соруси з мегаспорангіями і соруси з мікроспорангіями. У мікроспорангіях міститься по 64 мікроспори, а в мегаспорангіях – по одній мегаспорі. Після дозрівання стінки спорангіїв руйнуються, спори виходять у воду, де з мікроспори формується чоловічий гаметофіт, а з мегаспори – жіночий. Чоловічий гаметофіт редукований із спрощеним антеридієм, який має стінку, утворену трьома клітинами і одну сперматогенну клітину. Жіночий гаметофіт представлений фактично одним архегонієм з яйцеклітиною, що оточений товстим шаром слизу, який уловлює спірально закручені багатоджгутикові сперматозоїди. Із зиготи без періоду спокою розвивається зародок спорофіта.

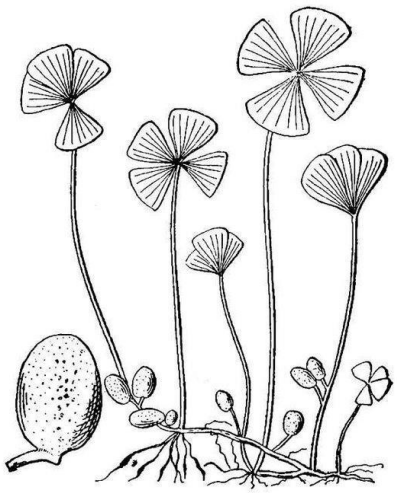

Рис. 100. *Марсилія чотирилиста*

Підклас марсилеїди представлений одним порядком марсилієві (*Marsileales*), однією родиною марсилієві (*Marsileaceae*) і трьома родами – марсилія (*Marsilea*), пілюльниця (*Pilularia*) і регнелідій (*Regnellidium*). Представники перших двох родів зустрічаються у флорі України.

Марсилія чотирилиста (*Marsilea quadrifolia*) – багаторічна трав'яна рослина з повзучим поверхневим кореневищем завдовжки до 20 *см*, на вузлах якого розміщені додаткові корені (рис. 100). Від вузлів відходять дворядно розміщені довгочерешкові (до 15 см) листки з пластинкою, що

утворена четвіркою клиноподібно-оберненояйцеподібних листків, схожих на листки конюшини. Листки на ніч складаються.

Спорокарпії овальні, шкірясті, сидячі або на ніжках, розміщені поодиноко або по 2–3 біля основи листків. Ростуть у стоячий воді або на мілководді в Закарпатті (р. Латориця), на Поліссі (Шацькі озера), на Південному Бузі (біля Ладижина у Вінницької обл.), на Дністрі біля Заліщиків і в пониззях Дунаю.

Рослина охороняється. Практичне значення незначне. Зарості марсилії можуть бути нерестилищем і схованкою для мальків риб. Рослини поїдаються личинками *Nymphula icciusalis*.

Марсилія городчаста (*M. crenata*) – акваріумна рослина.

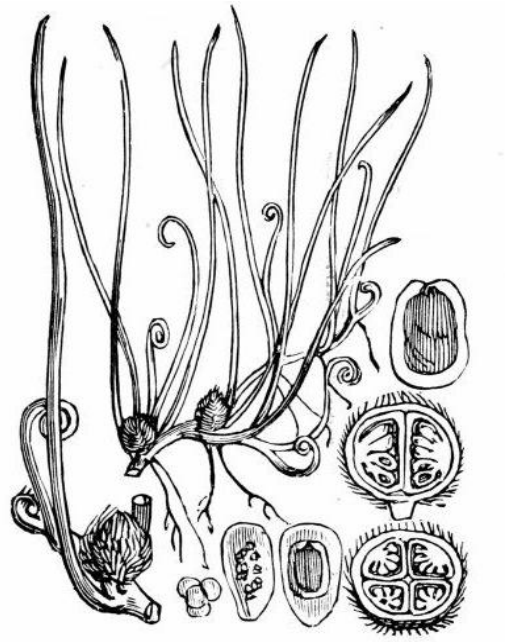

Рис. 101. *Пілюльниця куленосна*

Пілюльниця куленосна (*Pilularia globulifera*) – багаторічна трав'яна, кореневищна рослина (рис. 101). Довжина кореневища від 10 *см* у наземних форм, до 1 *м* – у напівзанурених. У вузлах кореневища знаходяться додаткові корені і вузьколінійно-шилоподібні, завдовжки 1–10 *см* і завширшки 0,2–0,5 *мм*, листки зі спірально закрученою верхівкою. Спорокарпії кулясті, схожі на пілюлі, діаметром близько 3 *мм*, розміщені при основі листків.

Трапляється дуже рідко на перезволожених прибережних ділянках, по берегах водойм і на мілководді в Ренійському районі Одеської області. Рослина охороняється.

Підклас Сальвінієві (*Salviniidae*).

Підклас представлений одним порядком сальвінієві (*Salviniaales*), двома родинами сальвінієві (*Salviniaceae*) і азолові (*Azollaceae*).

Родина Сальвінієві (*Salviniaceae*). Сальвінії – прісноводні, багаторічні, за винятком сальвінії плаваючої, трав'яні, кореневищні рослини, що плавають на поверхні водойм, часто формуючи суцільні зарості.

Вегетативне тіло спорофіта складається із стебла і трьохчленних мутовок листків. Корені відсутні. У вузлах знаходиться по два цілісних зелених надводних листків, що виконують функцію фотосинтезу і один бурий підводний листок, розділений на ряд ниткоподібних, густо вкритих волосками, часток. Підводні листки виконують всисну і механічну (стабілізуючу) функції.

Біля основи підводного листка утворюються два види сорусів. Спочатку утворюються мегасоруси з мегаспорангіями, а потім мікросоруси з мікроспорангіями. У мегаспорангії внаслідок мейозу дозріває одна мегаспора, а в мікроспорангіях 32–64 мікроспори. Соруси дозрівають і опускаються на дно водойми. Після руйнування покривалець сорусів, спорангії спливають на поверхню води, де із спор в середині спорангія формуються гаметофіти. У мікроспорі утворюється чоловічій гаметофіт, який складається з двох вегетативних клітин і одного антеридія. Стінка антеридія утворена двома стерильними клітинами, за якими знаходяться дві сперматогенні клітини, кожна з яких утворює по чотири спірально закручених багатоджгутикових сперматозоїди.

У мегаспорі формується багатоклітинний жіночий гаметофіт з трьома архегоніями. Запліднення яйцеклітини відбувається лише в одному з архегоніїв. Із зиготи утворюється новий спорофіт.

В Україні відомий лише один вид - сальвінія плаваюча (*Salvinia natans*) (рис. 102). Це однорічна трав'яниста рослина із стеблом завдовжки до 20 *см*. Вона трапляється в поволі текучих і стоячих водах в басейнах Дніпра, Дністра, Дунаю, Дінця та інших водоймах. Сальвінія плаваюча охороняється. Рослина добре розмножується вегетативно, розламуючись на частки, і тому швидко вкриває суцільно поверхню водойми. Завдяки цьому зарості сальвінії можуть бути місцем нересту для риб і сховищем для мальків. Сальвінію поїдають бобри, ондатри і деякі види гусей.

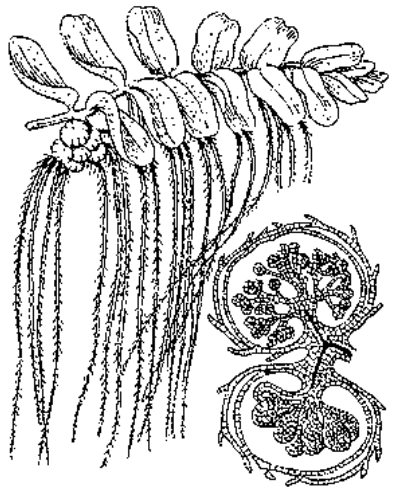

Рис. 102. *Сальвінія плаваюча*

Сальвінія вушкоподібна (*Salvinia ariculata*) – гарна акваріумна рослина.

Родина азолові *(Azollaceae)*. Вона представлена одним родом азола (*Azolla*). Це багаторічні кореневищні трав'яні рослини завдовжки до 25 *см* (рис. 103). Від кореневища звисають у воді довгі додаткові корені, а на верхньому боці його розміщені в два ряди мікроскопічні листочки, що подібно до черепиці накладаються один на одного. Листки дволопатеві – верхня лопать надводна, нижня підводна. На нижніх лопатях утворюються соруси. Рослини різноспорові.

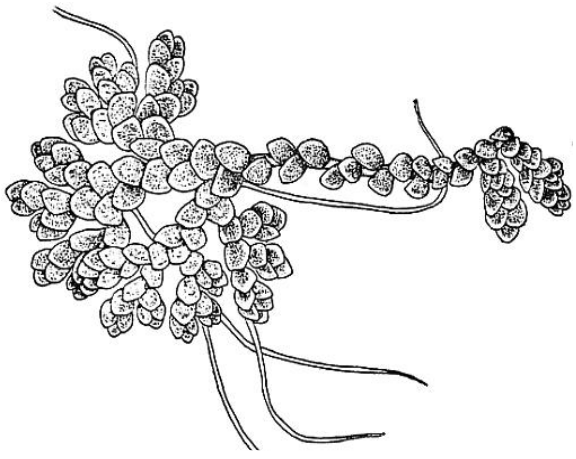

Рис. 103. *Азола папоротеподібна*

Життєвий цикл подібний до сальвінії. Азола добре розмножується вегетативно бічними гілками. Рослина може вступати в симбіоз із синьо-зеленою водорістю анабеною, яка здатна до фіксації азоту повітря. Завдяки цьому азолу використовують на рисових полях як зелене добриво, що збагачує ґрунт азотом. Азолу каролінську розводять у акваріумах.

У природних умовах України в дельті Дунаю ростуть два види: азола папоротеподібна (рис. 103) (*Azola filiculoides*) і азола каролінська (*A. caroliniana*).

Контрольні запитання до розділу

1. Які ознаки вищих спорових рослин?
2. Які відділи рослин належать до вищих спорових рослин?
3. Чим представлено вегетативне тіло гаметофіта мохоподібних?
4. З чого складається вегетативне тіло спорофіта мохоподібних?
5. На які класи поділяють відділ мохоподібні?
6. Назвіть представників водних мохів з класу печіночники.
7. Назвіть представників водних мохів з класу листостеблових.
8. Чим представлено вегетативне тіло спорофіта плауноподібних?
9. Чим представлено вегетативне тіло гаметофіта плауноподібних?
10. На які класи поділяють відділ плауноподібних?
11. Назвіть водні рослини з відділу плауноподібних.
12. Чим представлено вегетативне тіло спорофіта хвощеподібних?
13. Чим представлено вегетативне тіло гаметофіта хвощеподібних?
14. Назвіть представників водних мохів з класу листостеблових.
15. Назвіть представників водних рослин з відділу хвощеподібних?
16. Чим представлено вегетативне тіло спорофіта папоротеподібних?
17. Чим представлено вегетативне тіло гаметофіта папоротеподібних?
18. На які класи поділяють відділ папоротеподібні?
19. На які підкласи поділяють папороті з класу багатоніжкові (поліподіопсиди)?
20. Назвіть представників водних папоротей з підкласу марселіїди?
21. Назвіть представників водних папоротей з підкласу сальвініїди.

X. НАСІННІ РОСЛИНИ

Насінні рослини – це вищі рослини, у яких спорофіт переважає над гаметофітом і гаметофіт розвивається на спорофіті. На відміну від спорових рослин, насінні рослини розмножуються і поширюються за допомогою насіння, яке утворюється із насінних зачатків.

Рослини різноспорові. Мікроспорогенез у них відбувається в мікроспорангіях, які утворюються на мікроспорофілах. У мікроспорангіях із археспоріальних клітин, що діляться мейозом, утворюються мікроспори, а з них формується чоловічий гаметофіт – пилкове зерно.

Мегаспорогенез відбувається в насінних зачатках, які складаються з нуцелуса, оточеного інтегументом. З археспоріальної клітини нуцелуса внаслідок мейозу утворюється мегаспора, яка проростає в насінному зачатку в жіночий гаметофіт. Чоловічі гамети – спермії, не мають джгутиків. Статевий процес – сифоногамія. Спермії по пилковій трубці дістаються до яйцеклітини і в жіночому гаметофіті відбувається запліднення. Із зиготи розвивається зародок спорофіта і насінний зачаток перетворюється в насінину.

Насінина, на відміну від зазвичай одноклітинної спори, утворення багатоклітинне. Вона має три складові частини: зародок із зачатками всіх вегетативних органів спорофіта; багатоклітинне вмістище запасних поживних речовин; багатошарову насінну шкірку.

Великі еволюційні зміни, яких зазнали насінні рослини, а саме, розвиток гаметофіта на спорофіті, статевий процес – сифоногамія і виникнення насінини, як органа розмноження і розселення виду, надало переваг цим рослинам. Завдяки набутим особливостям, вони почали витісняти спорові рослини і зайняли панівне становище у флорі Землі.

До насінних рослин належить два відділи: голонасінні (*Pinophyta*) і покритонасінні (*Magnoliophyta*) рослини.

Відділ Голонасінні (*Pinophyta*)

Голонасінні – вищі насіннєві рослини, у яких спорофіт переважає над гаметофітом і гаметофіти розвиваються на спорофіті.

Спорофіти представлені переважно деревними рослинами, з моноподіальним галуженням стебла, мегафільною або мікрофільною лінією еволюції листка, трахеїдною, рідше трахейною провідною системою.

Рослини різноспорові. Чоловічий гаметофіт – пилкове зерно, розвивається в мікроспорангіях (пиляках) на мікроспорофілах. Жіночий гаметофіт формується в нуцелусі насінного зачатка. Насінний зачаток і насінина, що з нього утворюється, розміщені відкрито на насінних лусках, що стало приводом назвати ці рослини голонасінними.

Відділ поділяють на шість класів: насінні папороті, саговниковидні, бенетитовидні, гнетовидні, гінкговидні, хвойні.

Загальна кількість видів голонасінних становить близько 800. Серед них водні рослини відсутні.

Відділ Покритонасінні (*Magnoliophyta*)

Покритонасінні налічують близько 250 тис. видів рослин і поділяються на два класи: двосім'ядольні та односім'ядольні.

Клас Магноліопсиди, Двосім'ядольні (*Magnoliopsida, Dicotyledones*)

Виділяють такі підкласи двосім'ядольних: Магноліїліди, Ранункуліди, Каріофіхіди, Гамамелідіди, Діленіїди, Ризиди, Ламіїди, Айстеріди.

До цього класу належать рослини, що мають такі ознаки: зародок насінини з двома сім'ядолями, іноді з однією, рідко з трьома–чотирма. Сім'ядолі латеральні (мають бічне розташування), у кожній з них – по три провідних пучки. Коренева система стрижнева, яка формується у зв'язку з тим, що первинний (зародковий) корінець розвивається в головний корінь. Листки з чітко вираженим черешком, різноманітної будови: часто бувають розсіченими і складними, можуть мати піхви й прилистки, яких, як правило, два. Жилкування пірчастосітчасте або пальчастосітчасте (рідше дугоподібне або паралельне). Провідна система стебла з одного кільця провідних пучків, як правило, з камбієм. У флоемі є паренхіма. Кора і серцевина стебла оптимально диференційовані. Квітки найчастіше п'яти– або чотириколові, п'яти–, чотиричленні, і лише в деяких (переважно примітивних) – тричленні.

Двосім'ядольні представлені великою різноманітністю форм дерев'янистих і трав'яних рослин і зростають у різних екологічних умовах. Клас об'єднує вісім підкласів, 429 родин, близько 10 000 родів і понад190000 видів.

Підклас Магноліїди (*Magnoliidae*)

Дерева, кущі, деревоподібні ліани й трави, які мають низку надзвичайно архаїчних примітивних ознак: ациклічні, геміциклічні, рідше циклічні квітки з яскравим забарвленням простої або подвійної оцвітини з численними тичинками, розташованими в певній послідовності; гінецей, зазвичай, апокарпний, рідко – синкарпний; стиглі пилкові зерна – дво–, або триклітинні.

До підкласу входить 16 порядків, з них вісім – це дерева, кущі або деревоподібні ліани, а інші – трав'яні рослини (наземні або водні багаторічні кореневищні чи навіть безхлорофільні паразитні трави, що живуть на коренях рослин-господарів). В Україні відомі представники п'яти порядків, з яких три репрезентують рослини природної флори, а інші два – представлені інтродуцентами (від лат. *introductio* – впровадження).

Порядок Лататтєцвіті (*Nymphaeales*)

Багаторічні кореневищні водні або болотні трави з черговими цілісними листками з медіанно-пазушними прилистками або частіше без прилистків. Квітки великі або невеликі, поодинокі, маточково-тичинкові, переважно спіральноциклічні. Оцвітина подвійна. Тичинки численні. Гінецей апокарпний або частіше синкарпний, з 2–35 плодолистиків, із сидячою променистою або конусоподібною спільною приймочкою, або вільні плодолистики поступово витягнуті в стилодій, увінчаний головчастою приймочкою. Плоди – багатолистянки або перехідного типу від багатолистянки до багатогорішка. Шкірка насінин у всіх видів з кришечкою.

Порядок включає три родини, з яких в Україні – лише одна.

Родина Лататтєві (*Nymphaeaceae*)

Багаторічні водні й болотні рослини з інтинсивно розвинутими кореневищами. Листки на довгих черешках, шкірясті, цілісні, великі, плавають на поверхні води, рідше занурені у воду; тоді вони розсічені на дрібні часточки. Поверхня листків не змочується завдяки восковому нальоту і утворенню горбкуватих виростів на епідермальних клітинах. Молоді листки вкриті слизом, який виділяється спеціальними залозистими волосками. У листках, як і в корневищах, є потужна система повітроносних порожнин, які можна побачити неозброєним оком. Вони забезпечують не тільки дихальний газообмін, але й допомагають листкам утриматися в товщі води і на її поверхні. Квітки поодинокі, актиноморфні, великі, маточково-тичинкові, ентомофільні і самозапильні. Оцвітина подвійна, з нечітким поділом на чашечку й віночок. Чашолистків від трьох до шести, пелюсток багато. Вони поступово переходять у тичинки, яких багато, рідше шість. Маточка утворена з багатьох (5–35) зрослих плодолистиків (синкарпний гінецей), рідше вони вільні (складний апокарпний гінецей), зав'язь нижня, напівнижня або верхня. Формула квітки – $*К_{3–6}С_{\infty}А_{\infty}G_{(\underline{\infty})}$. Плоди – ягодоподібні багатолистянки, губчасті, надзвичайно різні за формою, величиною і будовою. Насіння дрібне з маленьким зародком, зануреним одним кінцем в слабо развинутий ендосперм, під яким є оптимально розвинутий крохмалистий перисперм. Насінна шкірка з кришечкою, яка оточена губчастим арилусом.

Плоди лататтєвих, крім глечиків, дозрівають під водою. У такому разі плід розпадається, насіння спливає на поверхню води і, оточене слизом, деякий час плаває, нагадуючи ікру риб. Очевидно, саме цим вони приваблюють увагу птахів. Оточені слизом, тонкі, губчасті, мішкоподібні арилуси слугують як поплавки. Після руйнування слизу й арилусу насіння опускається на дно, де й проростає. У зимовий час воно не втрачає схожості, навіть потрапивши у замерзлий мул. Здатність до проростання насіння

зберігається впродовж п’яти років і більше. Насіння, постійно занурене у воду, довше не проростає, а те, що перенесло тимчасове висихання, проростає швидше. Насіння поширюється водоплавними птахами і, можливо, також рибами. Але, в основному, представники родини – гідрохори.

Німфейні відіграють велику роль у живленні таких цінних мисливсько-промислових тварин, як лосі, олені, ондатри, нутрії, бобри і дикобрази. Вони мають не тільки певну естетичну цінність, прикрашаючи водойми і оранжереї ботанічних садів, але здавна їх використовують у народній медицині.

Ця родина – давня, переважно тропічна. Налічує 8 родів і близько 80 видів, що ростуть переважно у тропіках, переважно в Південній Америці. В Україні родина представлена двома родами і чотирма видами.

Рис. 104 Латаття біле

Латаття біле (*Nymphaea alba* L.). Багаторічна рослина, водний геофіт, аерогідатофіт, ентомофіл, гідрохор, зоохор. (рис. 104). Кореневище плагіотропне, моноподіально розгалужене, потужне. Корені двох типів: шнуроподібні, ростуть перпендикулярно вниз від кореневища, і мичкуваті, що утворюють суцільну мичку й наростають плагіотропно. Гетерофільний вид. Плаваючі листки з шкірястими, серцеподібно-овальними, округлими, цілокраїми пластинками завдовжки 10–30 *см* на довгих (до 100–150 *см*) циліндричних черешках. Лопаті біля основи листків нерівнобокі, з внутрішньої сторони обмежені майже прямою лінією, тупі. Від місця прикріплення черешка віялом розходяться крупні жилки першого порядку, що утворюють численні анастомози. Прилистки вільні, плівчасті, ланцетоподібні. Підводні листки з тонкими плівчастими пластинками і тригранними жовтуватими черешками.

Квітки крупні (діаметром 12–20 *см*), слабоароматні, двостатеві, поодинокі, на довгих квітконіжках (завдовжки до 150 *см*), актиноморфні, геміциклічні, плаваючі. Оцвітина подвійна, діаметром 10–15 *см*. Чашечка біля основи округла, із чотирьох видовжених чашолистків, зовні зелених та зеленувато-білих, з внутрішнього боку квітки з надзвичайно помітними п’ятьма жилками. Пелюсток багато, видовжених, білих, розміщених спірально, до середини квітки пелюстки поступово зменшуються і переходять у тичинки. Андроцей багаточленний. Ширина тичинкових ниток до центру поступово зменшується. Нитки внутрішніх тичинок не

розширені, лінійні. Гінецей ценокарпний. Маточка з 12–20-променевою сидячою приймочкою. Приймочка плоска або майже плоска, з коротким напівкулястим центральним відростком, сірчано-жовта, 16–22-променева. Генеративна зрілість настає на шостому–дев'ятому році. На поверхні води пуп'янки закриті чотири–шість днів, розкривання триває 4–5 днів. У кінці цвітіння запилені квітки занурюються, не закриваючись. Формула квітки – $*K_4C_\infty A_\infty G_{(\infty)}$. Плід – ягодоподібна соковита багатолистянка, куляста, яйцеподібна або глечикоподібна, діаметром 3–4 *см*, дозріває під водою. Не всі квітки утворюють плоди. В одному плоді міститься до 1060 насінин. Насінина овальна, темна, блискуча, має принасінники, виповнені слизовою масою, що сприяє гідрохорії. Цвіте на поверхні води, в червні–серпні. Розмножується вегетативно – частинами кореневища та насінням.

Вирізняється значним внутрішньовидовим різноманіттям. На території України трапляються три різновидності і шість форм латаття білого. Потребує охорони.

Зростає у стоячих і малопроточних водоймах, заплавах річок, старицях, озерах, ставках на глибині 100–150 *см* по всій Україні, зокрема в басейнах Сули, Псла, Ворскли, Південного Бугу, Сіверського Дінця, затоках Кременчуцького водосховища.

Перспективна декоративна, кормова, дубильна, лікарська, інсектицидна рослина, має водоохоронне значення.

Цей вид є кормовою базою для черевоногих молюсків, зокрема ставковиків, річкових раків, попелиць, жуків-листоїдів, метеликів (воскові вогнівки), гусей, качок, бобрів. У літній період латаття іноді становить до 50% корму ондатри. В умовах Кавказу нутрія живиться значою мірою листками, черешками і квітконіжками латаття, оселяючись в найменш глибоких частинах водойми. Кореневищами латаття живляться черепахи.

Кореневища містять дубильні речовини, крохмаль (до 2%), алкалоїд німфеїн, органічні кислоти, мінеральні солі, цукри, метаарабідонову кислоту та ін.; листки – флавоновий глікозид мірицитрин; квітки – кристалічний глікозид німфалін, а також еукозан, ефірну олію; насіння – крохмаль (до 47%), жирну олію. Квітки виявляють заспокійливу, снодійну, протизапальну, болетамувальну і жарознижувальну дію. Заготівлю кореневищ з коренями здійснюють восени; листків і квіток – під час цвітіння.

Відвар: 1–2 *ст. л.* подрібнених коренів і кореневищ латаття білого на 250 *мл* води варять 6/10 *хв*, настоюють 1 *год*, проціджують. Застосовують зовні при запальних процесах шкіри.

Настій: свіжих пелюсток латаття застосовують як косметичний засіб від вугрів, засмаги, ластовиння.

Подрібнені корені й кореневища використовують як аналог гірчичників.

Латаття сніжно-біле (*Nymphaea candida* C. Presl.). Багаторічна рослина, водний геофіт, аерогідатофіт, ентомофіл, гідрохор, зоохор. Кореневища плагіотропні, завдовжки до 100 *см*. Плаваючі листки з округло-овальними, цілокраїми листковими пластинками завдовжки 8–16 *см*, на довгих черешках (50–100 *см*). Лопаті біля основи листкової пластинки майже рівнобокі, загострені, часто налягають одна на одну, внизу розходяться під невеликим кутом. Нижня поверхня листкової пластинки часто червонувата. Пластинки листків зверху темно-зелені, зісподу червонуваті. Листки з плівчастими ланцетними прилистками. Підводні листки округлі, плівчасті, часто червонуваті, з рельєфними краями.

Квітки ароматні, двостатеві, поодинокі, плаваючі, діаметром 8–12 *см*. Чашечка чотирилиста з чотиригранною основою; чашолистки яйцеподібно-видовжені, загострені. Пелюстки білі, численні (15–25), зазвичай трохи довші за чашолистки. Зовнішні пелюстки крупні, чим ближче розміщені до центру, тим вони дрібніші, внутрішні – схожі на тичинки. Тичинкові нитки внутрішнього ряду розширені, ланцетні. Маточка одна, зав'язь багатогнізда. Приймочка 6–20 – (частіше 8–15) – променева, посередині надзвичайно вдавлена, здебільшого пурпурова, рідше жовта, з довгим конічним центральним відростком, червоного або сірчано-жовтого забарвлення. У квітці тичинки розміщені серпоподібно над приймочкою маточки, однак самозапилення відбувається рідко, оскільки цикли розвитку тичинок і маточки не збігаються. За морфологією квітки ентомофільні: крупні, ароматні, яскраві, з великою кількістю пилку, вони приваблюють різноманітних комах, у тому числі бджіл і джмелів. Незапилені квітки у воду не опускаються. Формула квітки – $*K_4C_\infty A_\infty G_{(\infty)}$. Цвіте на поверхні води в червні–серпні. Впродовж дня квітки відкриті з 7 до 17 *год*. Генеративна зрілість настає на шостий–дев'ятий рік життя. Плід – ценокарпна ягодоподібна соковита куляста багатолистянка, яка дозріває під водою. Поверхня плоду вкрита рубцями. В одному плоді зав'язується до 440 насінин. Насіння блискуче, темно-коричневе, з насінною кришечкою. Розмножується – частинами кореневища й насінням.

Вид характеризується значною кількістю внутрішньовидових таксонів. На території України виявлені три його різновидності.

В Україні трапляється на Поліссі і в Лісостепу. Зростає в заростаючих озерах, руслах рік, заплавах, лиманах, водосховищах, старих меліоративних каналах, водоймах боліт. Оптимальними умовами для проростання є мілководдя з товщею води 50–100 (150) *см*. В умовах надмірного підтоплення формуються тільки підводні гігроморфні листки і особини не цвітуть, при осушені утворюють наземні форми із шкірястими листками. У данному разі цвітіння і зав'язування насіння спостерігається рідко. Рослина здатна переносити помірну течію.

Індикатор евтрофних прісноводних замкнутих водойм, що заболочуються, з коливанням рівня води, мулисто-торф'янистих відкладів.

Перспективна декоративна, кормова, дубильна, лікарська, харчова, водоохоронна, берегозахисна рослина. Корм для жуків-листоїдів, метеликів воскових вогнівок, вихухолів.

Легко вводиться в культуру висадкою корневищ або насінням. Ця рослина прикрашає водойми не тільки чудовими квітками, але й привабливими листками. На жаль, рослина стала зникати з водойм у густо населених містах через те, що постійно зривають її квітки. Забруднення водойм сприяє зникненню латаття, оскільки воно надає перевагу чистій воді. Вид потребує охорони.

Глечики жовті (*Nuphar lutea* (L.) Smith). Багаторічна кореневищна рослина, водний геофіт, аерогідатофіт, ентомофіл, гідрохор, орнітохор. Кореневище плагіотропне, моноподіально розгалужене, завдовжки до 400 *см*, діаметром – 10 *см*. Кореневище потовщене зверху вниз, зеленувате зверху і білувате зісподу; вкрите численними рубцями від опалих черешків (рубці ромбоподібної форми) і квітконіжок (рубці округлі). Гетерофільний вид: з довгочерешковими шкірястими плаваючими і тонкими напівпрозорими зануреними листками. Плаваючі листки черешкові, зелені, яйцеподібні, яйцеподібно-овальні, цілокраї, з глибоко серцеподібною основою і тупими лопатями, верхівка заокруглена; щільні, майже шкірясті, без прилистків. Черешок тригранний, переходить у товсту середню жилку. Бічні жилки косо спрямовані догори, близько середини пластинки роздвоюються. Від місця прикріплення черешка бічні жилки спрямовані у бічні лопаті. Занурені у воду листки численні, на порівняно коротких черешках, напівпрозорі, тонкі, з хвилястими краями.

Квітки двостатеві, поодинокі, плаваючі, крупні, діаметром 4,0–4,5 *см*, на довгих, круглих, товстих, довгих квітконіжках, що дещо піднімають квітки над поверхнею води. Оцвітина актиноморфна, подвійна. Чашолистків – п'ять, великі, округло-оберненояйцеподібні, зісподу зелені або зеленуваті, верхівки інтенсивно жовті, надзвичайно увігнуті. Пелюстки коротші від чашолистків, жовті, з нектарною ямкою збоку маточки. Пелюсток багато (часто 15–20). Андроцей багаточленний. Гінецей ценокарпний, із щитоподібним диском. Зав'язь верхня, глечикоподібна. Приймочка майже лійкоподібно розширена, з цілісним краєм і 10–20 променями, які не доходять до країв. На поверхні води пуп'янки закриті впродовж шести–восьми днів. Розкривання квітки триває три–п'ять днів. Формула квітки – $*K_5C_\infty A_\infty G_{(\infty)}$. Цвіте над поверхнею води в червні–серпні (вересні). Нектар і пилок приваблюють різноманітних комах. За добу квітка може виділити 3–5 *мг* нектару. Основну роль в запиленні відіграють жуки, що поїдають пилок. Плоди дозрівають на поверхні води. Плід –

ягодоподібна соковита багатолистянка, велика, яйцеподібно-конічна або глечикоподібна, зелена, гладенька, рідше – поздовжньо ребриста, завдовжки 4–7 *см*, діаметром 3,5–4,5 *см*. Чашечка зберігається біля плоду і досягає його половини. В одному плоді – до 280 насінин. Насінина видовжено-оберненояйцеподібна, збоку дещо сплюснута, жовто-коричнева, завдовжки 3–7 *мм*, завширки 2–4 *мм*. Розмножується – частинами кореневища та насінням. Генеративна зрілість настає на п'ятому–сьомому році життя. Усі частини рослини містять дубильні речовини.

На території України трапляються дві різновидності: *var.Iuteum* – приймочка не увігнута і *var. urceolatum* – приймочка глибоко вдавлена в маточку, а також дві форми: *f. terrestre* (вирізняється шкірястими блискучими листками і більш дрібнішими, ніж зазвичай, квітками) і *f. demersa* (з листками, що мають витягнуті, гігроморфні пластинки, розміщені в товщі води; особини не цвітуть).

Зростає в стоячих і малопроточних водоймах, на глибині 50–200 *см*, формує зарості. Поширена рослина по всій Україні, крім Криму, на півдні степової зони трапляється серед плавневої рослинності. Наявність глечиків сприяє утворенню піщано-грунтових намивів і заселенню угруповань видами, менш стійкими до течії. Чим вищий рівень води, тим кількість підводних листків менша, а розміри їхні більші.

Індикатор мезо–, евтрофних прісноводних водойм із коливаннями рівня води. *Перспективна декоративна, лікарська (з кореневища готують препарат лютенурин), кормова, рибогосподарська й водоохоронна рослина.*

Глечиками живляться черевоногі молюски, річкові раки, попелиці, жуки-листоїди, двокрилі, в тому числі комарі, метелики, воскові вогнівки, вузькокрилі молі, водоплавальні птахи (гуси, качки), вихухоль, бобри, нутрії.

Закриваючи листками поверхню води, глечики, як і інші види, обумовлюють зменшення випаровування води й зниження її температури. У сприятливих умовах ценози глечиків жовтих сприяють сповільненню заростанню і замуленню замкнутих водойм. У проточних водоймах, де глечики жовті є піонером заростання новоутворених екотопів, вони сприяють осадженню мулистих часток внаслідок сповільнення течії. У верхових сфагнових озерах глечики часто бувають єдиним представником квіткових рослин.

Знаходиться під загрозою у разі порушення екотопів. Належить до зникаючих рослин, потребує охорони.

Порядок Куширoцвіті (*Ceratophyllales*)

Занурені у воду багаторічні трав'яні безкореневі рослини. Листки вилчасто-роздільні, з ниткоподібними або лінійними, шипувато-

зубчастими частками. Листкорозміщення кільчасте. Квітки одностатеві, оцвітина проста. Гінецей апокарпний. Плід – горішок. Монотипний порядок з однією родиною – Куширові.

Родина Куширові (*Ceratophyllaceae*)

Багаторічні трави, що плавають у товщі води, позбавлені коренів. Завжди занурені у воду цілком і ніколи не зростають на суші. Мають поодинокі пазушні гілки, членисті ламкі тонкі стебла й кільчасторозміщені сидячі листки без прилистків, вилчасторозсічені на ниткоподібні хрящуваті сегменти. Точки росту стебел до осені прикриваються зближеними і темно-зеленішими, ніж інші, листками, які, на думку деяких ботаніків, можуть розглядатись як аналоги зимових бруньок. Зимою вони зберігаються на дні, а весною з них виростають нові рослини. Куширові мають оптимально виражене облистнене стебло, яке припіднімається у воді. Листки сидячі багатократно дихотомічнорозсічені, розміщені мутовчасто, ніколи не піднімаються на поверхню води. Їхні кінцеві частки від лінійних до ниткоподібних, часто дрібнопилчасті по краю і жорсткої консистенції. Однак, на відміну від усіх інших представників порядку вони характеризуються слабким розвитком провідної системи. Поглинання мінеральних речовин у них здійснюється всією поверхнею тіла рослини. Редукція ксилеми в процесі пристосування до водного способу життя зайшла так далеко, що трахеїди повністю втратили функцію проведення води і перетворились у повністю позбавлених лігніфікації запасаючі клітини, в яких відкладається крохмаль.

Квітки дрібні, невиразні, сидячі, одностатеві, безпелюсткові, в редукованих суцвіттях. Тичинкові й маточкові квітки розміщені на різних вузлах рослини; запилення підводне.

Оцвітина проста, чашечковидна: у тичинкових квіток з 12 (8–15) білуватих, а в маточкових – з дев'яти–десяти зеленуватих листочків, зрослих біля основи. Деякі ботаніки вважають, що це не чашолистки, а приквітнички і, що квітки кушировых позбавлені оцвітини. Тичинок 10–16 (5–27), вільних, розміщених спірально на випуклому квітколожі; з коротким нитками і довгими в'язальцями. Пилкові зерна крупні, видовжено-округлі, безапертурні, з тонкою екзиною і слабовираженою скульптурою поверхнею. У маточковій квітці один плодолисток. Зав'язь верхня, одногнізда, з єдиним ортотропним висячим насінним зачатком. Стовпчик маточки довгий і гострий, залишається біля плода у вигляді колючки. Формули квіток: тичикової – $*P_{8–15}A_{5–27}$, маточкової – $*P_{9–10}G_1$. Плід – горішок. Іноді плід з крилоподібною облямівкою або двома–чотирма додатковими колючками. Насінина з великим зародком і м'ясистими сім'ядолями, без ендосперму й перисперму. Насіння з тонкою шкіркою.

Кущирові ростуть на різних глибинах, причому межа глибини його зростання іноді доходить до 9 *м*. Рослини тіньолюбні, надзвичайно чутливі до світла. На оптимальній глибині часто розвивають велику біомасу, витісняючи усі інші рослини і формуючи зарості, які нерідко утрудняють рух човнів.

Родина монотипна, представлена одним родом, який налічує 10 видів, поширених майже по всій земній кулі, крім Арктики і Антарктиди. В Україні відомо чотири види.

У культурі кушири використовують як акваріумну рослину, а також як водну рослину в садових ставках. Він більше підходить для холодноводних акваріумів. Листки куширів мають здатність очищати воду. Це явище може бути використано акваріумістами як природний фільтр.

Усі види куширу є кормом для риб, зокрема коропових; бокоплавів, вузькокрилих молей, річкових раків і водоплавних птахів, у тому числі й домашніх.

Кушир донський (*Ceratophyllum tanaticum* Sapjeg.). Багаторічна рослина, завдовжки 30–100 *см*, гідрофіт, гідрофіл, гідрохор, орнітохор. Корені відсутні. Стебло гладеньке, надзвичайно тонке, ниткоподібне, дихотомічно розгалужене. Листки світло-зелені, завдовжки 1,0–1,5 *см*, зібрані по чотири–шість (вісім) у густих кільцях, багаторазово вилчасторозсічені на 8–15 ниткоподібних, віддалено-зубчастих часток.

Квітки роздільностатеві, рослина однодомна. Плід – горішок, завдовжки 3–5 *мм*, по краю зубчасто-крилатий, овальний, сплющений, з двома сплющеними колючками біля основи. Цвіте в травні під водою. На відміну від інших видів цього роду, вирізняється високою насіннєвою продуктивністю, що пов’язано із приуроченістю до мілководних екотопів, які пересихають у кінці вегетаційного сезону.

Рослина рідкісна, реліктова, потребує охорони. Зростає на болотах, в озерах, що добре прогріваються. Відома в Лісостепу (Черкаська область Чорнобаївський район, окол. с. Велика Буромка в долині р. Сули; Харківська обл, Зміївський район, с. Лиман водойми урочища «Горіла долина») та Степу (Дніпропетровська область, окол. м. Новомосковськ, р. Самара; Херсон).

Кушир напівзанурений або підводний (*Ceratophyllum submersum* Cham.). Багаторічна рослина, завдовжки 20–30 (100) *см*, гідрофіт, гідрофіл, гідрохор, орнітохор. Корені відсутні. Стебло ниткоподібне, у верхній частині дихотомічно розгалужене. Листки світло-зелені (іноді червонуваті або коричнюваті), по чотири–вісім (десять) у мутовках, завдовжки 2–3 *см*, вилчасто-трійчасторозсічені на ніжні, ниткоподібні, віддалено шипуваті, зубчасті частки.

Квітки роздільностатеві, рослина однодомна. Плід – горішок, має лише верхівкову колючку. Цвітіння підводне. Цвіте під водою в червні–вересні. Вегетативне розмноження переважає над насіннєвим.

Поширений спорадично у водоймах басейнів Дніпра, Сіверського Дінця та Південного Бугу.

Кушир плоскоостий (*Ceratophyllum platyacanthum* Cham.). Багаторічна рослина, завдовжки 30–100 *см*, гідрофіт, гідрофіл, гідрохор, орнітохор. Корені відсутні. Стебло ниткоподібне, дихотомічно розгалужене у верхній частині. Листки темно-зелені, по шість–вісім у мутовках, завдовжки 1,5–2,0 *см*, вилчасто одно-, дворозсічені на ниткоподібні частки.

Квітки роздільностатеві, рослина однодомна. Плід – горішок, завдовжки 4–5 *мм*, видовжено-овальний, з плоским крилоподібним, зубчастим краєм, трьома основними довгими шилоподібними виростами і двома короткими додатковими. Цвіте під водою в червні–вересні.

Поширений спорадично, переважно у водоймах басейну Дніпра, на Поліссі (Київ), у Степу (Маріуполь, Херсон).

Кушир занурений (*Ceratophyllum demersum* L.). Багаторічна занурена водна рослина, заввишки 20–100 *см*, гідрофіт, гідрофіл, гідрохор, орнітохор, антропохор (рис. 105). Корені відсутні, але рослина заякоряється у придонному мулі за допомогою нижньої частини пагона, який у даному разі втрачає зелений колір. Стебла ниткоподібні, дихотомічно розгалужені, ламкі. Листки темно-зелені, жорсткі, завдовжки 1,5–2,0 *см*, зібрані кільцями на стеблі по чотири–десять, вилчастоодно-, дворозсічені, шипувато-зубчасті ниткоподібно-лінійні частки, з розсіченими по краю тонкими зубчиками.

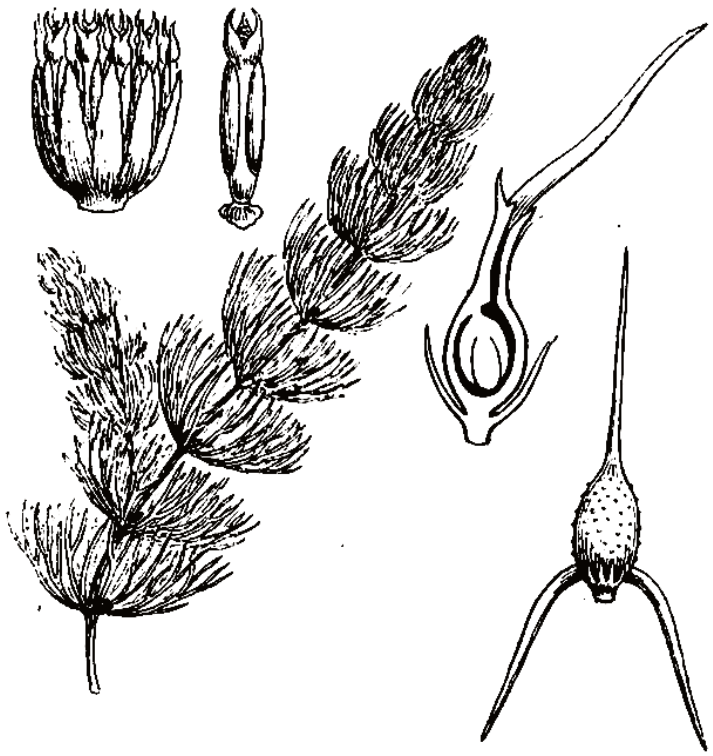

Рис. 105. Кушир занурений.

Довжина міжвузль зменшується до верхівки пагона і становить 1,0–1,5 (2,5) *см*. Зближені потовщені кільця листків утворюються восени на верхівках укорочених пагонів, нагадуючи туріони. Вегетативне розмноження переважає над генеративним, частіше можна знайти рослину у стані вегетації.

Квітки надзвичайно дрібні, роздільностатеві, знаходяться під водою в пазухах листків. Рослина однодомна. Оцвітина редукована. Тичинкові квітки в пуп'янках червонуватого кольору, розміщені купками у вигляді

дрібних розеток на вузлах у пазухах листків. Маточкові – поодинокі в пазухах листків. Плід однонасінний, довгастий або довгасто-овальний горішок, завдовжки до 5 *мм* з трьома колючками: верхівковою, яка дорівнює плоду або довша за нього та двома бічними, спрямованими донизу. Плоди дозрівають у воді. Цвіте в червні–вересні.

Вегетативне розмноження (фрагментами пагонів) переважає над насіннєвим. Восени формуються спеціалізовані органи вегетативного розмноження – вкорочені, завдовжки 2–2,5 *см* пагони із зближеними міжвузлями та потовщеними, за рахунок накопичення крохмальних зерен, листками. Однак справжні туріони не виявлені.

Цим видом живляться черевоногі молюски (ставковики, гідробії), прісноводні креветки, річкові раки, водні ослики, бокоплави, комахи (плавунці, водолюби, вузькокрилі молі, лускокрилі, двокрилі, в тому числі комарі), риби (з родини коропові), птахи (з родини пастушкові, а також гуси, качки), нутрії.

Зростає в прісноводних стоячих, малопроточних і проточних водоймах на глибині (20) 50–100 (250) *см* по всій Україні.

Рослина придатна для холодноводих акваріумів.

Порядок Лотосоцвіті (*Nelumbonales*)

Водні трави з надзвичайно товстими кореневищами і щитоподібними довгочерешковими повітряними листками. Квітки великі, поодинокі, пазушні, маточково-тичинкові, спірально-циклічні. Чашолистків два, пелюстки численні (22–30), розміщені спірально, не чітко відмежовані від чашолистків. Тичинки численні, розміщені спірально, з великим м'ясистим в'язальцем. Гінецей складний апокарпний, з численних спірально або майже циклічно розміщених плодолистків, занурених у розросле квітколоже. Кожна маточка, яка представлена одним плодолистком, має сидячу блюдцеподібну приймочку та містить у зав'язі по одному насіннєвому зачатку. Формула квітки – $*K_2C_\infty A_\infty G_\infty$. Плоди – багатогорішки, занурені в квітколоже. Горішки з надзвичайно твердим оплоднем і дихальним отвором біля приймочки. Сім'ядолі великі, м'ясисті, займають майже всю насінину.

Родина Лотосові (*Nelumbonaceae*)

Багаторічні водні трави з розгалуженим кореневищем. Листки трьох типів: підводні – лускоподібні, плаваючі – великі, округлі плескаті, щитоподібні, верхівки вкриті восковою поволокою, на прямих черешках, розміщені на поверхні води та надводні – такі ж, як і попередні, лише дещо відігнуті та розміщені над поверхнею води. Зверху листка крім воскової поволоки надзвичайно виражені кутинізовані горбочки, утворені виростами на епідермальних клітинах. У тканинах листків лотоса є великі

повітроносні порожнини, які запобігають надмірному зволоженню рослини. Продихи на листках лотоса розміщуються тільки з верхнього боку, глибоко занурені в горбочкувату тканину епідермісу.

Квітки поодинокі, мають слабкий, але надзвичайно приємний запах. Вони високо підняті, як і листки, над водою на прямих довгих квітконіжках, які, як і листкові черешки, покриті шилоподібними виростами. Квітки лотоса характеризуються позитивним геліотропізмом, тобто завжди повернені до сонця. Дещо нижче від місця прикріплення квітки є так звана зона реагування, в якій квітка змінює своє положення. Чашолистків – два. Пелюсток – багато (22—30), розміщуються спірально і не повністю чітко відмежовані від чашолистиків. Численні тичинки – спіральні; вони крупні, з двома довгими пиляками, з великими м'ясистим в'язальцем, яке продовжується вище пиляків і частіше загнуте всередину квітки.

Пилкове зерно триборозенчасте, зі своєрідною поверхнею. Гінецей занурений у розросле квітколоже, яке має оберненоконічну форму. Окремі бочкоподібні за формою плодолистки розміщуються спірально або майже кільчасто і мають сидячу блюдцеподібну приймочку. Дозріваючи, плодолистики утворюють однонасінні горішки з темним надзвичайно міцним дерев'янистим оплоднем і дихальним отвором поблизу маточки. Зародок лотоса крупний, з масивними, м'ясистими безбарвними сім'ядолями і брунькою з двома першими темно-зеленими листками. Запасні поживні речовини насінини містяться у сім'ядолях, слаборозвинутий ендосперм цілком витрачається на ранніх стадіях розвитку зародка, і вся доросла насінина заповнена зародком.

Насіння зберігає схожість упродовж багатьох років. Відомий випадок, коли горішки лотоса, які пролежали не менше тисячі років в погребальних торф'яниках Північного Китаю, після відповідної обробки їхньої шкірки проросли і дали квітуючі рослини.

Монотипна родина, представлена одним родом з двома видами, які зростають у водоймах з прогрітою водою (не нижче 20° С) у південних районах Азії, Австралії, Америки, надзвичайно рідко в Європі (дельта Волги). В Україні зростає тільки один вид.

Лотос горіхоносний або лотос Комарова (*Nelumbium nucifera* Gaertn.). Багаторічна рослина, заввишки до 1 *м*, з вкороченим стеблом (рис. 106). Кореневище плагіотропне, вузлувате, видовжене. Повітряні листки великі, щитоподібні, майже округлі, діаметром до 50 *см*, на довгих прямостоячих шипуватих черешках. Надводні (плаваючі) листки плоскі, щитоподібні, дрібніші – діаметром до 30 *см*, черешки гнучкі; підводні листки сидячі, лускоподібні.

Квітки двостатеві, поодинокі, діаметром 20–25 *см*, квітколоже у формі оберненого конуса, в заглибинах якого розміщені окремі плодолистики. Пелюстки рожеві, еліптичні, нитки тичинок під пиляками

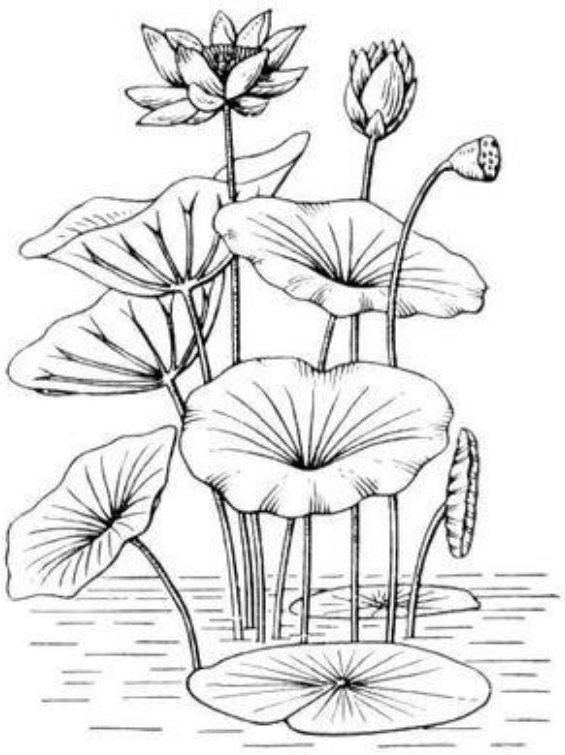

Рис. 106. Лотос горіхоносний

розширені. Цвіте в липні–серпні. Плід – багатогорішок, який формується з горішків (до 25), завдовжки 1,5 *см*, з щільним оплоднем.

Це рідкісна рослина, яка вимерла в дикій природі, але широко культивується і оптимально прижилась у Південній Азії і Австралії, зокрема в північно-східній і південній Австралії, на островах Малайського архіпелагу, Філіппінських островах, на острові Шрі-Ланка, на півостровах Індостан та Індокитай, у Китаї, а також на Далекому Сході в Хабаровському і Приморському краях, Закавказзі і в дельті Волги та Кури (у вигляді ізольованих місце-зростань), куди була занесена людиною. В Україні – це також інтродукований вид. З дослідницькою метою інтро-дукується у гирлових ділянках Дунаю та Дніпра.

Декоративна, кормова, харчова, лікарська, культова рослина. Вид є кормовою базою для фітонематод, деяких двокрилих комах у тому числі комарів, нутрій.

Вирощують в Індії, Китаї, Кореї, Японії заради їстівного насіння та кореневищ, з яких виготовляють борошно, отримують крохмаль, цукор і замінник вершкового масла. З кореневищ варять суп, готують гарнір. Серед кондитерських виробів Китаю і зараз популярні зацукровані нарізані шматочками кореневища лотоса, що смаком нагадують мармелад. Крім того, в їжу вживають молоді проростки лотоса. В Астраханській області лотос до недавнього часу використовувало місцеве населення для відгодівлі свиней і домашньої птиці. До оголошення популяцій лотоса заповідними їхній урожай нерідко знищували цілком, що загрожувало загибеллю цій рослині. Використання кореневищ і насіння лотоса в їжу пояснюється високим вмістом у них крохмалю (до 50%), а також цукрів, жирів і вітаміну С.

Перша згадка про лотос як лікарську рослину зафіксована в китайських джерелах, залишених понад 3000 років до н. е. Ще в давнину народна медицина застосовувала усі частини рослини лотоса для лікування захворювань нервової і серцево-судинної систем. У східній медицині використовують усі частини рослини: кореневище як тонізуючий, седативний, плоди й листки – як антитоксичний, діуретичний і

кровоспинний засоби. У медицині багатьох країн Західної Європи використовують кореневища у разі діареї, дизентерії. Традиційно використовують як компонент препаратів для зупинення кровотеч; для полоскань кровоточивих ясен, застосовується у разі гематурії, дерматозів і дерматомікозів. Входить до складу біологічно активних добавок для контролю маси тіла. Косметичні засоби використовують для відбілювання шкіри, позбавлення від точок і плям на шкірі.

Основні біологічно активні речовини лотоса – флавоноїди (кверцетин, ізокверцетин, нелумбозид та ін.), лейкоантоціаніди (лейкоціанідин, лейкодельфінідин), алкалоїди (нуцефирин), органічні кислоти, вуглеводи, пептиди, жири. Листки лотоса містять отруйний алкалоїд нелюмбін.

З давнини в Китаї, Індії і Стародавньому Єгипті лотос вважали священною рослиною, цьому сприяло його широке практичне значення, а також дивовижна краса і позитивний геліотропізм квіток. Його використовували під час поховання, тому нерідко його квітки знаходять у давньоєгипетських гробницях. Зображения лотоса трапляється надзвичайно часто в пам'ятках архітектури Єгипту і Ассирії, де він поряд з папірусами і лататтями наводиться як характерний елемент водного ландшафту. Нерідко стилізованне зображення лотоса прикрашає колони. Лотос – національна квітка Індії.

Підклас Ранункуліди (*Ranunculidae*)

Переважно трав'яні рослини найчастіше, з маточково-тичинковими ациклічними або частково циклічними квітками з багатьма тичинками і маточками (або маточок кілька з вільними чи зрослими плодолистками); насіння з ендоспермом або без нього. Секреторні клітини в паренхімних тканинах, як правило, відсутні, а продихи зазвичай без побічних клітин. Пилкові зерна ніколи не бувають одноборозенчастими.

Підклас Ранункуліди за багатьма ознаками близький до підкласу Магноліїди, але розвинутіший. Охоплює чотири порядки, 12 родин та понад 3 000 видів. В Україні представлений трьома порядками, п'ятьма родинами, 38 родами, близько 180 видами.

Порядок Жовтецевоцвіті (*Ranunculales*)

Багаторічні або однорічні трав'яні рослини, дерев'янисті ліани, рідше чагарники або малі дерева. Листки чергові, рідко супротивні, прості або рідше складні, без прилистків. Квітки зібрані в різноманітні термінальні або пазушні суцвіття, рідше – поодинокі; актиноморфні, рідше – зигоморфні, маточково-тичинкові або маточкові й тичинкові; спіральні, спірально-циклічні або циклічні; з подвійною або простою оцвітиною, надзвичайно рідко без оцвітини. Тичинки численні або їх шість, рідко три, над-

звичайно рідко одна, звичайно з добре диференційованою тичинковою ниткою і пиляком. Пилкові зерна триборозенчасті або похідні від такого типу, причому апертури ніколи не бувають наскрізними. Гінецей переважно апокарпний. Плоди – листянки, горішки, ягоди або кістянки. Насінина з маленьким зародком і більш чи менш розвинутим ендоспермом, іноді без нього. Відомо п'ять родин, з яких в Україні представлено лише дві.

Родина Жовтецеві (*Ranunculaceae*)

Однорічні, дворічні, багаторічні трави, рідше кущі, напівкущі, ліани. Серед них є наземні й водні рослини. Листки цілісні або пальчасто- чи перисторозсічені, без прилистків; в одних видів – тільки прикореневі, в інших – ще й стеблові. Прикореневі листки, як правило, мають довгі черешки і широкі піхви, у стеблових листків черешки коротші і пластинка часто переходить у піхву. У родині переважає тип листка з сердцеподібною основою, пальчасторозсічений на частки з грубими зубцями або надрізами. Дрібні листки зазвичай округлі, а великі ниркоподібні. Якщо листок цілісний або розчленований на неглибокі частки, край його, як правило, зубчастий або городчастий. Листкорозміщення у більшості чергове. Квітки актиноморфні або зигоморфні, з ациклічним, циклічним або геміциклічним розміщенням частин квітки на квітколожі. У більшості видів квітки двостатеві, а у деяких – одностатеві. Розвиваються квітки поодиноко на верхівці стебла або в листкових пазухах, чи китицях. Оцвітина проста або подвійна, з різними переходами від простої до подвійної; з невизначеною або визначеною кількістю членів (оцвітина типової квітки – п'ятичленна). Тичинок здебільшого багато, маточок кілька або багато, рідше одна. Гінецей найчастіше апокарпний. Зав'язь з одним або кількома насіннєвими зачатками. Плоди різної будови – збірні листянки або сім'янки, рідше ягоди або коробочки.

Учені вважають, що ще й тепер, ця родина перебуває у процесі інтенсивного видоутворення. Поряд з примітивним типом квітки з невизначеною кількістю усіх її членів та ациклічним розміщенням тут спостерігаються усі переходи до більш досконалого її типу. Квітка еволюціонувала від незначної кількості членів простої оцвітини до п'ятичленної подвійної оцвітини, від актиноморфії до зигоморфії, від апокарпії до синкарпії.

Це велика родина, що охоплює понад 66 родів і близько 2 000 видів, поширених головним чином у помірних і холодних областях. В Україні – 25 родів, біля 140 видів. У складі родини є чимало отруйних і небезпечних для тварин та людини рослин, які містять різні алкалоїди, глікозиди тощо. Деякі рослини відомі як лікарські, й декоративні.

Калюжниця болотна (*Caltha palustris* L.). Багаторічна рослина, улігінозофіт, ентомофіл, гідрохор, заввишки 15–50 *см* (рис. 107). Корене-

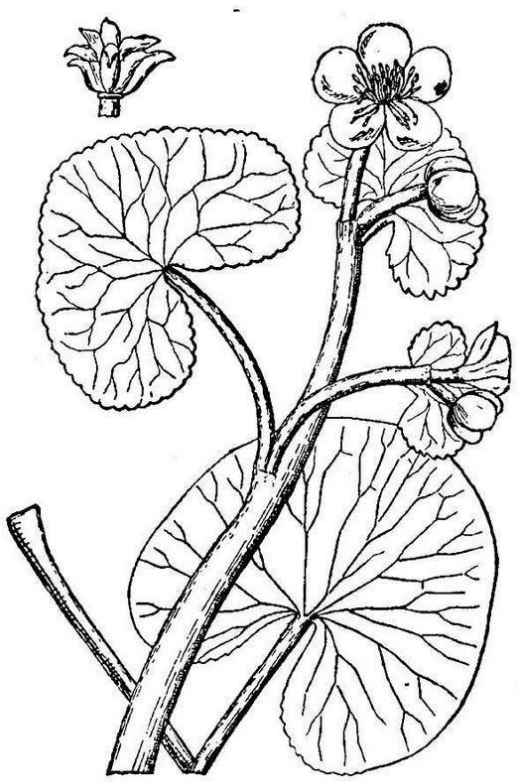

Рис. 107. Калюжниця болотна

вище вкорочене, гіпогеогенне, із розвинутими додатковими коренями. Стебло розгалужене, висхідне, голе, листкорозміщення чергове. Листки темно-зелені, черешкові, цілісні, зарубчасті по краю, блискучі, нижні – серцеподібні, верхні – ниркоподібні. Прикореневі листки на час плодоношення значно збільшуються в розмірах, діаметром до 10–12 *см*.

Квітки двостатеві, геміциклічні, діаметром 2,5–3 *см*, зібрані по дві–п'ять на верхівках пагонів. Оцвітина проста, віночкоподібна, з п'ятьох золотисто-жовтих, овальних або яйцеподібних, рідше майже круглих листочків, завдовжки 15–22 *мм*. Андроцей багаточленний, гінецей – складний апокарпний, із 5–12 плодолистків. Формула квітки – $*P_5A_\infty G_{\underline{5–12}}$. Плід – багатолистянка, утворений 5–12 листянками. Зрілі листянки відігнуті назовні, розставлені, поступово звужуються в прямий носик, завдовжки 1–1,5 *мм*. Цвіте в квітні – травні. Розмножується насінням.

Зростає на болотах, заболочених луках, берегах водойм, у вільшняках, вологих місцях по всій Україні.

Рослина декоративна, лікарська (зовнішньо як болетамувальний, протизапальний засіб). Цим видом живляться попелиці, двокрилі комахи, молі-малютки, вузькокрилі молі, бобри.

Водяний жовтець водний (*Batrachium aquatile* (L.) Dumort). Багаторічна рослина, ентомофіл, гідрохор, орнітохор. Кореневище плагіотропне, завдовжки до 10 *см*. Стебла водної форми заввишки до 50–100 *см*, товщиною 2 *мм*. Стебла наземної форми вкорочені, заввишки 5–10 *см*, надзвичайно розгалужені. Характерна гетерофілія: занурені листки майже сидячі, розсічені на ниткоподібні частки, плаваючі листки в обрисі напівкруглі або ниркоподібні, три-, п'яти-, семилопатеві або три–, п'ятироздільні. Наземна форма гомобластична, з розсіченими листками.

Квітки двостатеві, діаметром 1–1,5 *см*, оцвітина подвійна. Пелюстки завдовжки 6–10 *мм*, білі, з жовтою округлою нектарною ямкою. Квітколоже кулясте, тичинки та маточки числені, гінецей – складний апокарпний, утворений 30–35 плодолистками. Незрілі плодолистки опушені, по мірі дозрівання опушення зникає. Формула квітки – $*K_5C_5A_\infty G_\infty$. Плід – багатогорішок, окремий плодик завдовжки до 2 *мм*,

завширшки 1,4 *мм*. Цвіте над поверхнею води в червні – серпні. Переважає насіннєве розмноження.

Рослиною живляться черевоногі молюски (ставковики, міленіїди), річкові раки.

Зростає в стоячих і повільно проточних водоймах, на глибині 50–100 *см*, у разі зниження рівня води утворює наземну форму. По всій Україні трапляється спорадично.

Водяний жовтець волосолистий (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch). Багаторічна трав'яна водна рослина, що у випадку пересихання водойми утворює наземну форму (рис. 108). Ентомофіл, гідрохор, барохор. Кореневище плагіотропне, тонке. Стебло водної форми заввишки 30–80 (100) *см*, наземної – до 10 *см*. Гомофільний вид. Листки сидячі, жорсткуваті, темно-зелені, з кучерявими частками, які поза водою не опадають. Листкова пластинка в обрисі ниркоподібна, як правило тричіроздільна, середня частка листка коротша за бічні. Піхви широкі, волосисті. Вся рослина, особливо у верхній частині, опушена.

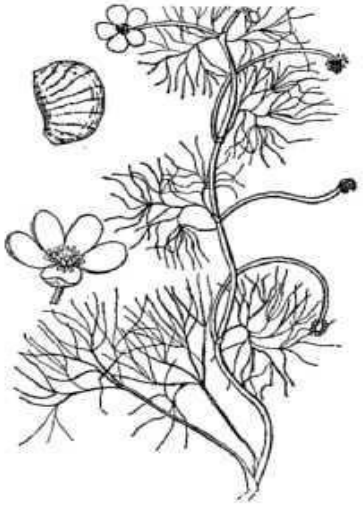

Рис. 108. Водяний жовтець волосолистий

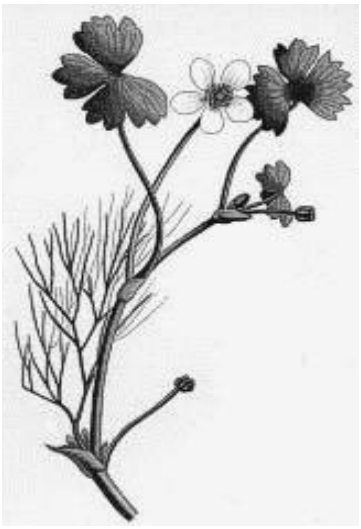

Рис. 109. Водяний жовтець водний

Квітконосні пагони більш-менш дорівнюють листкам, але не перевищують їх. Квітки поодинокі. Пелюстки завдовжки 3,5–5,5 *мм*, білі з жовтим нігтиком. Нектарники серпоподібні. Плодолистків 25–30, надзвичайно щетинисто-волосисті. Плід – багатогорішок з 15–35 (40) нещільно розміщених щетинисто-опушених горішків, завдовжки 1,5 *мм*, завширшки 1 *мм*. Цвіте над поверхнею води в червні–серпні. Формула квітки – $*K_5C_5A_\infty G_\infty$. Переважає насіннєве розмноження. Насіння здатне до проростання після нетривалого періоду спокою в рік утворення (серпні–вересні). Рослина отруйна.

Зростає в повільно проточних водоймах, озерах, болотах, канавах на глибині 40–200 *см*. Зрідка трапляється по всій Україні.

Водяний жовтець кілюватий (*Batrachium carinatum Schur.).* Багаторічна трав'яна рослина (рис. 109). Стебла голі, потовщені, довжиною до 50 *см*. Листки сидячі, або майже сидячі, із п'яти- чи шестикратно трироздільними частками, які втрачають тургор поза водою. Внутрішні частки коротші за бічні. Довжина квітконіжок удвічі перевищує довжину листків. Квітки крупні, діаметром до 1,8 *см*. Формула квітки – $*K_5\ C_5A_\infty G_\infty$. Цвіте в травні–серпні. Плодики нерівнобокі.

Зростає на вологих і заболочених місцях, болотах, берегах водойм, болотистих луках по всій Україні, крім Криму.

Водяний жовтець Ріона (*Batrachium rionii* (Lagger) Nym.). Багаторічна трав'яна рослина, ентомофіл, гідрохор. Кореневище слабко розвинуте, іноді відсутнє. Стебла тонкі, розгалужені, заввишки 15–60 *см*. Гомофільний вид. Листки занурені у воду, черешкові, пластинки напівокруглі, завдовжки 2–3 *см*, ширина яких більша за довжину, двічі–тричі трироздільні на колесоподібні частки, які поза водою не спадаються, середня частка коротша за бічні.

Квітконоси довші за листки. Квітки дрібні, пелюстки білі завдовжки 3–4,5 *мм*. Нектарники серпоподібні. Тичинок 6–16, плодики численні (50–80), дрібні завдовжки 1–1,2 *мм*, майже голі. Формула квітки – $*K_5\ C_5A_\infty G_\infty$. Плід – багатогорішок. Цвіте над поверхнею води в червні–серпні. Розмножується насінням.

Зростає в стоячих, малопроточних, переважно солонцюватих водоймах, що іноді пересихають у другій половині літа. В Україні поширений на сході Лісостепу й Степу.

Водяний жовтець фенхелеподібний або закручений *(Batrachium foeniculaceum* (Gilib.) V. Krecz., *Ranunculus circinatum* Sibth.*).* Багаторічна трав'яна рослина, ентомофіл, гідрохор, орнітохор. Кореневище плагіотропне, тонке. Стебло голе, заввишки 20–100 (до 200) *см* з міжвузлями завдовжки 4–6 (10) *см*. Гомофільний вид. Листки занурені, сидячі, округлі, завдовжки 1–2,5 *см*, стеблообгортні, з опушеними піхвами, тричірозсічені на жорсткуваті розчепірено розгалужені, щетиноподібні сегменти, розміщені в одній площині, з ниспадаючими поза водою частками. Листки сидять майже перпендикулярно до стебла.

Квітки підводяться над поверхнею води на квітконіжках, які в багато разів довші за листки. Квітколоже опушене, циліндричне. Оцвітина подвійна, п'ятичлена. Пелюстки білі завдовжки 6–10 *мм*, з півмісяцевою нектарною ямкою. Тичинок багато (15–21). Нектарники серповидні. Гінецей – складний, апокарпний. Формула квітки – $*K_5\ C_5A_\infty G_\infty$. Цвіте над поверхнею води в червні–серпні. Плід – багатогорішок, формується із 20–30 плодиків (горішків), завдовжки до 2 *мм*, завширшки – 1,2 *мм*. Переважає насіннєве розмноження.

Рослина отруйна. Однак її вживають черевоногі молюски з родини міленіїди.

Зростає на болотах, в річках і озерах спорадично по всій Україні.

Водяний жовтець плаваючий (*Batrachium fluitans* (Lam.) Wimm.). Багаторічна трав'яна рослина. Листки завдовжки 9–16 *см*, зі спадаючими поза водою частками. Квітколоже голе або майже голе. Цвіте в червні – серпні. Формула квітки – *K_5 $C_5A_\infty G_\infty$.

Зростає в повільно проточних водах у Карпатах. Корм для личинок лускокрилих.

Водяний жовтець розчепірений (*Batrachium divaricatum* (Schrank) Schur). Багаторічна трав'яна рослина, з тонкими голими стеблами. Листки завдовжки 3–4 *см*, світло-зелені, черешкові, трикратно трироздільні, з волосистими частками, які поза водою частково втрачають тургор. Усі частки рівні. Квітконоси дещо перевищують листки. Квітки діаметром до 1 *см*, тичинок 9–13. Формула квітки – *K_5 $C_5A_{9–13}G_\infty$. Цвіте в червні–вересні.

Зростає в стоячих і повільно проточних водах спорадично по всій Україні.

Водяний жовтець Кауфмана (*Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz.). Багаторічна трав'яна рослина з голими і непотовщеними стеблами. Листки завдовжки 7–10 *см*, з черешком, багаторазово, до чотирьох – п'яти разів трироздільні на волосисті ніжні частки, які поза водою надзвичайно спадаються. Квітконоси рівні з листками або незначно перевищують їх. Квітки діаметром 1,2–1,5 *см* з оберненояйцеподібними пелюстками. Тичинок 10–12. Цвіте в травні–серпні. Формула квітки – *$K_5C_5A_{10–12}\underline{G_\infty}$. Плодики нерівнобічно-еліптичні.

Зростає в повільно проточних водах зрідка по всій Україні.

Рід Жовтець (*Ranunculus*) – великий і досить поширений у природі, налічує до 600 видів, з яких близько 40 є в Україні (зростають переважно на вогких луках, болотах, трав'янистих схилах, у лісах, по берегах водойм). Водні й наземні багаторічні, рідше однорічні трав'яні рослини, з пальчасторозсіченими, рідше з перистороздільними або цілісними листками і поодинокими або зібраними в суцвіття актиноморфними, з подвійною оцвітиною квітками. Чашолистків п'ять, пелюсток п'ять, з медовою або янтарною ямкою біля основи, здебільшого прикритою лускою. Тичинок і маточок звичайно багато. Формула квітки – *$K_5C_5A_\infty G_\infty$. Плід – багатогорішок або багатосім'янка.

Майже усі види жовтецю містять гостру їдку летючу камфору анемонал, тому свіжозібрані рослини отруйні і небезпечні для тварин (при висушуванні отрута руйнується, і сіно з домішками жовтецiв не шкідливе).

Жовтець багатолистий (*Ranunculus polyphyllus* Waldst et Kit. ex Willd.). Багаторічна трав'яна водна або прибережноводна рослина, зав-

вишки (30) 50–100 *см*; ентомофіл, гідрохор, орнітохор. Гетеробластичний вид: існують форми з двома типами листків – плаваючими клиноподібними або ланцетними та зануреними ниткоподібними; та лише із ниткоподібними або лише із клиноподібними. Стебло ортотропне, розгалужене, завдовжки 5–60 *см*. Нижні ниткоподібні листки (завдовжки 4–6 *см*) розміщені кільчасто або супротивно. Верхні, плаваючі листки, з довгими черешками, розміщені чергово, пластинки від цілісної до трилопатевої, видовжено-клиноподібної форми. Наземна форма гомобластична, із вкороченими стеблами та трилопатевими листками.

Квітки поодинокі або в малоквітковому симподіальному суцвітті, дрібні, актиноморфні, діаметром до 5 *мм*. Оцвітина подвійна, частіше тричленна, пелюстки жовті. Квітконіжки на час достигання плодів видовжені й дугоподібно зігнуті. Плід – багатогорішок, окремі плодики майже кулясті, з коротким прямим носиком. Сім'янки майже кулясті, гладенькі. Цвіте в червні–липні. Розмножується вегетативно та насінням.

Зростає у водоймах, на болотах, по берегах річок, у воді і біля води. В Україні поширений спорадично в Закарпатті, на Поліссі, в Лісостепу і Степу.

Жовтець вогнистий (*Ranunculus flammula* L.). Багаторічна рослина, заввишки 10–40 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор, гідрохор, орнітохор (рис. 110). Кореневище тонке, повзуче. Стебла висхідні, сланкі або повзучі, із додатковими коренями у нижніх вузлах. Листки черешкові, від вузько- до широколанцетних, віддалено-зубчасті, завдовжки 2–6 *см*, завширшки 5–12 *мм*.

Квітки двостатеві, поодинокі на квітконіжках завдовжки до 5 *см* або в малоквіткових симподільних суцвіттях. Оцвітина подвійна, п'ятичленна, пелюстки жовті, завдовжки 3–6 *мм*. Плід – багатогорішок. Цвіте в червні–липні. Розмножується вегетативно й насіннєво.

Поширений у лісових та лісостепових районах на вологих місцях та болотах.

Рослина лікарська (настої використовують у народній медицині зовнішньо), отруйна (спричиняє подразнення і нариви на шкірі рук людини або в роті тварин, що її поїдають), нею живляться мінуючі мухи.

Жовтець язиколистий (*Ranunculus lingua* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–100 *см*; гемікриптофіт, улігінозофіт, гелофіт, геліосциофіт, ацидофіл, мезотроф, галофоб, ентомофіл, гідрохор, зоохор (рис. 111). Кореневище плагіотропне, булавоподібне, завдовжки до 15–80 *см*; корені не потовщені.

Рослина з довгими підземними пагонами, притиснуто опушена. Стебло прямостояче, порожнисте, малогалузисте. Листкорозміщення чергове. Всі листки сидячі, ланцетні, загострені, з рідкими маленькими зубчиками

Рис. 110. Жовтець вогнистий

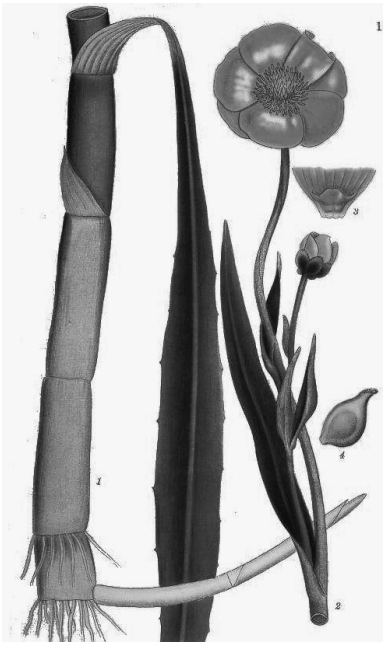

Рис. 111. Жовтець язиколистий

цільнокраї завдовжки 8–12 *см* та завширшки 1,0–1,5 *см*. Це найбільша рослина серед жовтецiв нашої флори. Квітки відносно великі, діаметром 3–4 *см*, двостатеві, поодинокі або по 2–3 на верхівках пагонів, геміциклічні. Оцвітина подвійна, актиноморфна, п'ятичленна, андроцей численний, гінецей – складний, апокарпний. Пелюстки яскраво-жовті, широкообернено-яйцеподібні, квітколоже овальне, голе. Плід – збірна сім'янка, гладенький, із загнутим носиком. Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно й насіннєво.

Зростає на мілководдях та болотистих луках, берегах річок та озер, на болотах по всій Україні, крім Криму.

Індикатор середньо заростих водойм, що заболочуються, піщано-торфянистих і мулистих відкладів, ділянок високотравної рослинності з річковими алювіальними наносами. Зменшення зволоження пригнічує його розвиток.

Перспективна декоративна, лікарська, берегозахисна рослина. Вона є кормом для бобрів.

Жовтець сланкий (*Ranunculus reptans* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–30 *см* (рис. 112). Листки надзвичайно вузькі, майже ниткоподібні, цілокраї. Стебла повзучі, ниткоподібні, галузисті, опушені (рідше голі), укорінюються у вузлах. Листки вузьколінійні або ланцетні, поступово переходять у черешок. Квітки блідо-жовті дрібні, діаметром 1–1,5 *см*. Цвіте в червні–серпні.

Зростає на вологих луках, болотах, берегах водойм зрідка на Поліссі.

Жовтець отруйний (*Ranunculus sceleratus* L.). Однорічна рослина, заввишки 30–50 (80) *см*; улігінозофіт, ентомофіл, гідрохор, орнітохор (рис.

113). Коренева система формується, за рахунок інтенсивного розвитку додаткових коренів. Стебла ортотропні або висхідні, порожнисті, голі, розгалужені. Листки злегка м'ясисті. Нижні листки утворюють розетку, трійчасто- або пальчастороздільні, з надрізаними частками, на довгих черешках. Стеблові листки чергові, до верхівки пагона довжина черешка листка поступово зменшується. Верхні листки сидячі, трилопатеві або цілісні.

Рис. 112. Жовтець сланкий

Рис. 113. Жовтець отруйний

Квітки дрібні, діаметром 5–7 *мм*. Пелюстки світло-жовті, квітколоже випукле. Плід – багатогорішок, із 50–100 (150) плодиків, кожен – завдовжки до 1 *мм*. Цвіте в травні – липні. Розмножується вегетативно і насінням.

Зростає по берегах та мілководдях прісноводних, замкнутих або слабкопроточних водойм, на болотах та заболочених луках по всій Україні, в Степу рідше, відсутній у високогір'ї Карпат.

Рутвиця блискуча (*Thalictrum lucidum* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–80 (150) *см* з коротким кореневищем; гемікриптофіт. Стебло прямостояче, голе, ребристо-борозенчасте, не розгалужене. Листки з верхнього боку блискучі, темно-зелені, зісподу – світліші, злегка волосисті, двічі–, тричіперисті; листочки вузькі, лінійні, у нижніх листків іноді продовгуваті (але не ширші 0,8 *мм*), цілісні або розсічені на три частки. Прилистки відсутні.

Суцвіття – густа яйце– або щиткоподібна волоть. Квітки двостатеві, правильні, ароматні. Оцвітина проста, з чотирьох жовтуватих листочків. Тичинки численні прямостоячі, довші за оцвітину, з тупими пиляками завдовжки 1 *мм*. Маточки численні. Формула квітки –*$К_4А_\infty G_{\underline{\infty}}$. Цвіте в червні–липні. Плід – яйцеподібна сім'янка з 8–10 ребрами.

Рослиною живляться цистоутворюючі нематоди.

Зростає в низинах, на сирих, збагачених мінеральними речовинами місцях, на болотах і заболочених торф'янистих луках у Карпатах, на Поліссі і Лісостепу, в Степу рідко.

Підклас Каріофіліди або Гвоздикоподібні (*Caryophyllidae*)

Багаторічні або однорічні трави, напівкущі, кущі, невеликі дерева. Квітки маточково-тичинкові або маточкові й тичинкові, циклічні. Гінецей частіше ценокарпний (часто псевдомономерний), рідше – апокарпний.

Більшість представників цього підкласу еволюціонували в напрямку пристосування до аридних і семіаридних умов, хоча серед них є чимало лісових, лучних і високогірних родів.

Охоплює три порядки, 19 родин. У флорі України цей підклас репрезентований усіма трьома порядками, 11 родинами, 73 родами і 415 видами.

Порядок Гвоздикоцвіті (*Caryophyllales*)

Багаторічні або однорічні трави, рідше чагарники і невеликі дерева, часто з аномальним вторинним ростом. Листки прості, зазвичай цілісні, переважно без прилистків. Листкорозміщення чергове або супротивне, рідко кільчасте. Суцвіття різних типів. Квітки маточково-тичинкові, рідше маточкові й тичинкові, актиноморфні, з подвійною оцвітиною або частіше безпелюсткові. Тичинки в одному–двох колах або численні. Гінецей ценокарпний (синкарпний, паракарпний, лізикарпний), рідше більш чи менш апокарпний. Зав'язь верхня, напівнижня або нижня. Плоди різних типів.

Характерною й спільною ознакою для представників порядку є зігнутість насіннєвих зачатків і зародка в насінині, оточеного оптимально розвинутим периспермом. Для всіх родин, крім *Molluginaceae* і *Caryophyllaceae*, характерна наявність беталаїнів. Порядок об'єднує 17 родин, представники дев'яти з них трапляються в Україні.

Родина Гвоздичні (*Caryophyllaceae*)

Багаторічні трави чи напівкущі, рідше однорічники. Листки сидячі, рідше черешкові. Листкорозміщення супротивне, рідше чергове. Квітки правильні, з подвійною п'ятичленною оцвітиною, пелюстки на верхівці виїмчасті або двороздільні, суцвіття – дихазій. Тичинок – десять (іноді п'ять); маточка з двох–п'яти плодолистків, зав'язь верхня. Плід – частіше коробочка, рідше горішок або ягода.

Налічує 70 родів і понад 2000 видів, поширених переважно в помірній зоні. У флорі України родина представлена 35 родами та 212 видами.

Зірочник товстолистий (*Stellaria crassifolia* Ehrh.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 20–70 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, гідрохор, анемохор, зоохор (рис. 114). Кореневище плагіотропне. Стебла численні, слабко розгалужені,

лежачі або висхідні. Листкорозміщення супротивне. Листки овально- або еліптично-ланцетні, гострі, товстуваті, голі, завдовжки 5–15 *мм*, завширшки 2–5 *мм*.

Квітки двостатеві, поодинокі або по дві на квітконосі, зрідка в суцвітті дихазій. Оцвітина подвійна, актиноморфна, чашечка і віночок п'ятичленні. Чашолистки завдовжки 2–3,5 *мм*, пелюстки в 1,5 рази довші за чашолистки, дворoздільні майже до основи. Андроцей із десяти тичинок, гінецей – із трьох зрослих плодолистків. Формула квітки – $*K_5\ C_5A_{10}G_{(3)}$. Плід – коробочка, овально-яйцеподібна, завдовжки 4–5 *мм*. Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно й насіннєво.

Трапляється на вологих луках і болотах, спорадично на Поліссі і Лісостепу; в Степу – рідко.

Зірочник болотний (*Stellaria palustris* Retz.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 20–40 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, гідрохор, анемохор (рис. 115). Кореневище плагіотропне, тонке, довге. Стебла ортотропні, чотиригранні, прості. Листки лінійно-ланцетні, сіро-зелені, голі, вузькі, завдовжки 20–30 *мм*, завширшки 3–4 *мм*.

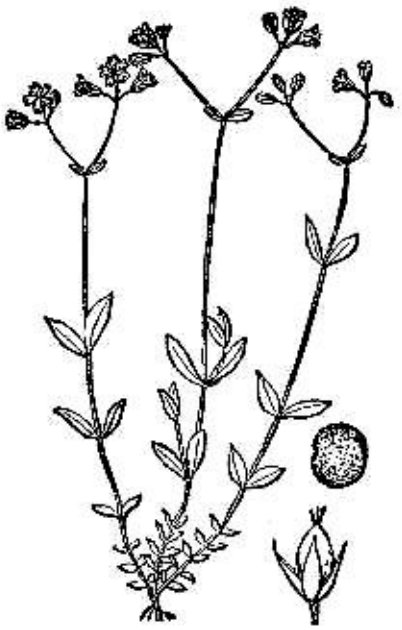

Рис. 114. Зірочник товстолистий

Рис. 115. Зірочник болотний

Суцвіття – дихазій. Квітки двостатеві, оцвітина подвійна, актиноморфна. Пелюстки довші за чашолистки, рідше дорівнюють їм. Пиляки червоні. Плід – видовжено-овальна коробочка, завдовжки до 5 *мм*. Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно і насінням.

Зростає на вологих луках, торф'яних болотах. В Україні трапляється в Поліссі і Лісостепу; в Степу – рідко.

Слабник водяний (*Myosoton aquaticum* (L.) Moench). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 20–70 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, гідрохор, анемохор, зоохор (рис. 116).

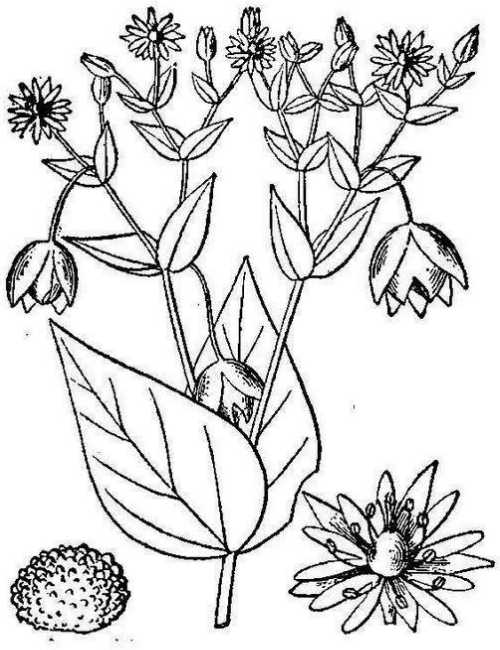

Рис. 116. Слабник водяний

Кореневище плагіотропне, тонке. Стебла лежачі або висхідні, вилчасторозгалужені, залозисто-опушені. Листкорозміщення супротивне. Нижні листки короткочерешкові, верхні – сидячі, серцеподібно-яйцеподібні, загострені. Рослини внизу голі, до верху – залозистоопушені.

Суцвіття – дихазій. Квітки двостатеві. Оцвітина подвійна, п'ятичленна, актиноморфна, чашолистки тупі, залозистоопушені, завдовжки 4–6 *мм*. Віночок з п'яти білих, до основи двічі роздільних пелюсток, у півтора–два рази довших за чашолистки. Андроцей – із десяти тичинок, гінецей ценокарпний, із п'яти плодолистків. Приймочка маточки трійчаста.

Квітконіжки після відцвітання відігнуті. Формула квітки – $*K_5C_5A_{10}\underline{G_{(5)}}$. Плід – коробочка, що розкривається п'ятьма дворозщепленими зубцями. Цвіте в червні–вересні.

Рослина є кормом для жуків-листоїдів, черевоногих молюсків, зокрема ставковиків.

Зростає по берегах водойм, мокрих та заболочених луках, болотах майже по всій Україні, в Закарпатті й Карпатах – рідко.

Порядок Гречкоцвіті (*Polygonales*)

Багаторічні та однорічні трави, кущі, ліани, рідко дерева. Листкорозміщення чергове, рідко супротивне або кільчасте. Листки прості, переважно цілісні, зазвичай (за деяким винятком) мають біля основи трубчастий розтруб, що формується зі зрослих прилистків. Квітки дрібні, маточково-тичинкові, рідше маточкові й тичинкові (тоді звичайно дводомні, актиноморфні, безпелюсткові), зібрані в суцвіття. Чашечка зрослолиста, залишається біля плодів, тричленна (3+3 або 3) або п'ятичленна, рідко двочленна. Тичинок, як правило, шість у двох колах, однак інколи внаслідок подвоєння зовнішнього кола і випадання деяких тичинок внутрішнього кола їх кількість варіює від трьох до дев'яти і більше; нитки вільні або зрослі. Навколо основи зав'язі часто наявний кільцеподібний нектарний диск, або ж нектарники розміщені між основами ниток. Гінецей лізикарпний, з двох–трьох, рідко чотирьох плодолистків, з вільними чи більш або менш зрослими стилодіями. Зав'язь верхня, з одним базальним насінним зачатком. Плід – горішок. Насінина з прямим або зігнутим ексцентричним зародком, оточеним великим борошнистим ендоспермом.

Родина Гречкові (*Polygonaceae*)

Трави, рідше кущі або дерева (в тропіках). Листки з прилистками, які зростаючись, утворюють розтруб. Квітки у волотях, китицях і колосках з простою три–, шестичленною оцвітиною. Тичинок – три–дев'ять, маточка одна з двох–трьох плодолистків; зав'язь напівнижня. Плід – горішок, насіння з борошнистим ендоспермом, зародок прямий або зігнутий. Характерною ознакою майже всієї родини є наявність у листках і молодих пагонах оксалату кальцію, а в підземних органах – танідів. Серед представників родини є *лікарські, овочеві, круп'яні та дубильні рослини*.

Відносно велика родина, яка налічує 40 родів і понад 1000 видів, поширених у всіх частинах світу, у флорі України вона представлена шістьма родами і 66 видами.

Гірчак земноводний (*Polygonum amphibium* L.). Багаторічна трав'яна рослина, завдовжки 15–50 *см*; водний геофіт, гелофіт (наземна форма), аерогідатофіт, геліофіт, нейтрофіт, гемерофіл, ентомофіл, гідрохор, зоохор (рис. 119). Кореневище повзуче, надзвичайно розгалужене, міцне, вкорінюється у вузлах. Стебла прості або розгалужені, завдовжки до 20 *см* у наземних особин і 100–200 *см* – у водних. На стеблах містяться виражені вузли та міжвузлями. Листкорозміщення – чергове. Листки плаваючі. Черешки листків короткі, прикріплені до стебла вище середини піхв. Вони циліндричні, зазвичай з війками по краю. Пластинки листків від довгасто-еліптичних до лінійно-ланцетних, гострі, із заокругленою основою, цілокраї, напівшкірясті, притиснуто-волосисті, часто залозисті, завдовжки 5–12 *см*, завширшки 1,5–2 *см*.

Рис. 117. Гірчак перцевий або водяний

Суцвіття – щільний колос, завдовжки 3–5 *см*, що піднімається над водою. Квітки дрібні, завдовжки 4 *мм*, двостатеві, оцвітина проста, віночкоподібна, із п'яти (чотирьох–шести), до середини зрослих, білих або рожевих пелюсток. Андроцей із чотирьох–восьми тичинок; маточка з двох–трьох стовпчиків і дворозділльною приймочкою. Формула квітки: маточкової – $*P_{4-6}G_{(2-3)}$, тичинкової – $*P_5A_{4-8}$. Плід – горішок, лінзоподібний, чорний, блискучий, двогранний, з обох боків випуклий, вкритий залишками оцвітини, завдовжки 2–3 *мм*. Цвіте в червні–вересні. Водні форми з кінця квітня утворюють плаваючі листки. У наземної форми розвиток прискорюється на місяць, але цвітіння настає пізніше, ніж у водних форм. Розмножується вегетативно – частинами кореневища і рідко – насінням.

Відомо дві природні форми: *var. terrestre* Leyss. – наземна форма з прямостоячим густооблистненим стеблом і ланцетними короткочерешковими листками, опушеними притиснутими щетинистими волосками і *var. natans* Leyss. – водна форма з плаваючими, розгалуженими, довгими стеблами і довгочерешковими голими листками.

Зростає у стоячих і повільно проточних водах, на болотах, по берегах річок майже по всій Україні, за винятком Полинового Степу і Криму.

Індикатор місцезростань з високим ступенем турбулентності води. Піонер заростання новоутворених водойм. При висиханні водойм дає наземну форму.

Перспективна декоративна, кормова, рибогосподарська, берегозахисна, лікувальна, дубильна (танідоносна) рослина, бур'ян рисових полів і частково рибоводних ставків. Цей вид поїдають черевоногі молюски (ставковики, катушки), вузькокрилі молі, жуки-листоїди, довгоносики, двокрилі комахи, в тому числі комарі, риби з родини коропові; гуси, качки, вихухоль, бобри, нутрії.

Гірчак перцевий або водяний перець (*Polygonum hydropiper* L.). Однорічна рослина, заввишки 20–70 *см*. Листки ланцетні, піхви майже голі (рис. 117). Суцвіття довгі, переривчасті. Оцвітина рясно вкрита крапчастими залозками, рожева, нерідко зеленувата, чотири- або п'ятироздільна. Плід – горішок, з одного боку надзвичайно випуклий.

Лікарська, харчова, вітамінна, барвникова рослина, бур'ян. Вона є кормом для жуків-листоїдів, довгоносиків, гусей, качок, бобрів.

Зростає по берегах водойм, на луках, по канавах вологих лісів по всій Україні, крім Полинового Степу.

Гірчак волотистий (*Polygonum paniculatum* Andrz.). Однорічна рослина, заввишки 50–100 *см*, Листки видовжено-ланцетні, завдовжки 4–15 *см*, завширшки 0,2–3 *см*, звужені до основи в короткий черешок, з відтягнутою загостреною верхівкою, зісподу ямчасто-залозисті, зверху дрібно щетинисті. Чашолистки залозисті, залишаються біля плодів, з надзвичайно чітко вираженими жилками.

Рослиною живляться вузькокрилі молі, жуки-листоїди, гуси, качки.

Зростає на вологих луках і піщаних берегах у Лісостепу і Степу.

Рід Щавель (*Rumex*). Багаторічні або однорічні трави з цілісними листками. Квітки дрібні, маточкові й тичинкові або маточково-тичинкові, у волотевидних суцвіттях.

Оцвітина проста, чашечкоподібна, із шести майже вільних листочків (по три в двох колах). Листочки внутрішнього кола біля плодів розпадаються й охоплюють плід. На одному з цих листочків (або на всіх) у деяких видів утворюються горбочки (ґульки). Тичинок шість, маточка з трьома стовпчиками і китецеподібними приймочками. Формула квітки:

маточкової – *$P_{3+3}G_{(3)}$, тичинкової – *$P_{3+3}A_6$, маточково-тичинкової – *$P_{3+3}A_6$ $G_{(3)}$. Плід – тригранний горішок. Рід налічує близько 200 видів, з яких в Україні – 24. Ростуть на луках, біля водойм, часом у лісах або як бур'яни.

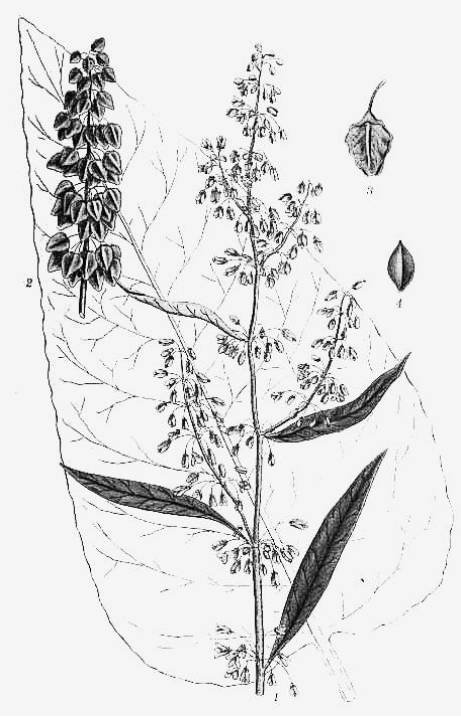

Рис. 118. Щавель водяний

Щавель водяний (*Rumex aquaticus* L.). Багаторічна рослина, заввишки 50–150 *см*; охтогідрофіт, анемофіл, анемохор, ендозоохор (рис. 118). Коренева система стрижнева, із веретеноподібним головним коренем. Стебло ортотропне, притиснуто-волосисте, розгалужене. Листки загострені, голі, нижні – з довгими, жолобчастими черешками, яйцеподібні або видовжено-яйцеподібні, біля основи серцеподібні, нерівномірно-городчасті або майже цілокраї. Верхні листки ланцетні.

Суцвіття – волоть, завдовжки до 25 *см*, майже безлиста, з притиснутими гілками. Внутрішні листочки оцвітини 5–6 *мм* завдовжки, яйцеподібно-трикутні, цілокраї або злегка зубчасті, без горбочків, залишаються біля плодів. Цвіте в червні–липні. Плід – горішок. Розмножується насінням.

Рослиною живляться мухи, комарі, совки, гуси, качки, бобри.

Трапляється по берегах річок та озер, на вогких лісових галявинах, болотистих луках, на Поліссі і в Лісостепу рідко.

Щавель український (*Rumex ucrainicus* Fisch. ex Spreng.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 15–30 *см*. Стебло від основи розгалужене. Листки з виразно відокремленим довгим черешком, довгасто-ланцетні, верхні – лінійні. Внутрішні листочки оцвітини завдовжки до 2 *мм*, яйцеподібно-трикутні, на верхівці з коротким остючком та трьома зубчиками з кожного боку листочків.

Зростає на вологих піщаних і солончакувавих місцях, по берегах річок у долині Дніпра, пониззях Сули, Ворскли і Самари, по Сіверському Дінцю, Осколу, в околицях Одеси, Миколаєва, Асканії-Нової.

Щавель морський (*Rumex maritimum* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–60 *см*. Стебло вгорі розгалужене. Листки вузько-ланцетні або лінійні, звужені в черешок, нижні – завдовжки до 25 *см*. Квітки дрібні, численні, зближені, кулясті. Пазушні пучки квіток утворюють волотеподібне суцвіття, догори вкрите листками. Внутрішні листочки оцвітини завдовжки до 5 *мм*, ромбічні або трикутно-ланцетні, з горбочком, гострі, з кожного боку з двома–трьома довгими щетинкоподібними зубцями. Суцвіття велике, облистнене, зі зближених квіткових мутовок. Цвіте в червні–липні.

Рослина є кормом для цистоутворювальних нематод.

Зростає на вологих, переважно засолених місцях, луках, болотах, по берегах водойм майже по всій Україні, крім гірських районів.

Щавель прибережний (*Rumex hydrolapathum* Huds.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 1–2 *м*; водний гемікриптофіт, геліосциофіт, ацидофіл, охтогідрофіт, гелофіт, анемохор, ендозоохор. Коренева система стрижнева, завдовжки до 30 *см*, часто, з добре вираженими, великими бічними коренями двох типів (шнуроподібні і мочкоподібні). Стебло ортотропне, дрібноборозенчасте, слабко розгалужене. Листки широколанцетні, гострі, біля основи звужені в черешок, по краю дрібнохвилясті, завширшки до 40 *см*, нижні – довгочерешкові, широколанцетні, верхні – майже сидячі, вузьколанцетні. Черешки верхівки плоскі, без жолобка.

Суцвіття волоть – довга, широка, густа. Квітки двостатеві. Внутрішні листочки оцвітини біля плодів завдовжки 4–5 *мм*, широко-трикутно-яйцеподібні, з короткозагостреною верхівкою, всі з довгастим горбочком. Плід – горішок, завдовжки 3,5–4,5 *мм*, майже гладенький, коричневий. Цвіте в червні–серпні. Розмножується насінням і вегетативно. Період спокою в умовах України триває до 6 місяців. У жовтні–листопаді вся надземна частина відмирає. Пластинки листків згорнуті і тісно зібрані в компактну розетку. У заболочених місцях зростання вони удвічі перевищують розміри пластинок листків тих рослин, які зростають на незаболочених ділянках. Рослини починають розвиток у другій декаді квітня. Одна особина зав'язує біля 4–5 тис. насінин.

Зростає по берегах водойм, часто у воді, на болотах, у меліоративних каналах, на пониженнях з поверхневим і ґрунтовим підтопленням. У разі надмірного підтоплення утворює редуковані вузьколанцетні листки. Поширений по всій Україні, крім Карпат і Криму.

Індикатор ділянок прибережних зон водойм з постійним поверхневим і грунтовим підтопленням, мулисто-торфяних відкладів, заболочених ділянок.

Перспективна дубильна, лікарська, кормова, декоративна, берегозахисна, водоохоронна рослина. Вона є кормом для цистоутворювальних нематод, черевоногих молюсок, (зокрема ставковиків), вихухолів, бобрів.

Підклас Діленіїди (*Dilleniidae*)

Деревні і трав'яні рослини, що мають частіше прості, рідше складні листки з прилистками або без них. Квітки різних типів, зазвичай з подвійною оцвітиною, віночок вільно- або зрослопелюстковий. Гінецей частіше ценокарпний, рідше – апокарпний; зав'язь верхня або нижня. Плоди різних типів.

Це один із найбільших підкласів, а у філогенетичному відношенні – одна із центральних груп, примітивні представники якої є сполучною ланкою між магноліїдами та розидами. Охоплює 29 порядків, 94 родини. У

флорі України підклас представлений 14 порядками, 28 родинами, 155 родами і біля 580 видами.

Порядок Чайоцвіті (*Theales*)

Дерева, кущі і трави, іноді деревоподібні ліани, з черговим, рідше супротивним або кільчастим листкорозміщенням. Листки переважно прості, цілісні, з перистосітчастим жилкуванням, з прилистками або без них. Квітки середніх розмірів або великі, зазвичай маточково-тичинкові, переважно актиноморфні, з подвійною оцвітиною, поодинокі або зібрані в різного роду суцвіття. Оцвітина частіше – циклічна, рідше – спіральна або спірально-циклічна, здебільшого п'ятичленна. Чашечка часто підпирається двома–кількома брактеолями, які іноді поступово переходять у чашолистки. Чашолистки і пелюстки переважно вільні, черепитчасті або рідше скручені. Пиляки звичайно численні, вільні або такі, що різною мірою зрослися нитками. Гінецей більш чи менш ценокарпний, паракарпний або несправжньо (вторинно) синкарпний, утворений двома–багатьма плодолистками. Зав'язь верхня, рідко – напівнижня чи нижня, як правило, з багатьма насіннєвими зачатками. Плоди різних типів. Характерна наявність міжклітинних секреторних каналів.

Це великий переважно тропічний і субтропічний порядок, що об'єднує 13 родин, 98 родів і біля 2070 видів, в Україні він представлений 3 родинами і 17 видами.

Родина Руслицеві (*Elatinaceae*)

Однорічні водні і прибережноводні рослини із слабкими прозорими, густо облистненими стеблами, які часто вкорінюються у вузлах. Рослини цілком занурені у воду. Листкорозміщення супротивне або кільчасте. Листки цілісні або крупнозубчасті. Квітки дрібні, двостатеві, поодинокі або зібрані пучками в пазухах листків. Оцвітина подвійна, чашолистків і пелюсток по чотири, тичинок – вісім. Плід – коробочка. Формула квітки – $*K_4C_4A_8G_{(4)}$. Відомо два роди і 40 видів, поширених переважно у тропічних і субтропічних країнах обох півкуль. В Україні родина представлена 4 видами одного роду – руслиця.

Руслиця мокрична (*Elatine alsinastrum* L.). Однорічна рослина, заввишки 5–35 см; тенагофіт, гідроохтофіт, гідрофіл, анемофіл, гідрохор, орнітохор. Стебло порожнисте, прямостояче або висхідне, слабке, прозоре, густо облистнене, біля основи розгалужене, у нижніх вузлах часто вкорінюються. Листкорозміщення кільчасте. Листки сидячі, цілокраї; з дрібними прилистками, диморфні. Підводні листки вузьколінійні, з однією жилкою, по 8–12 у кільцях; надводні – продовгувато-яйцеподібні або овальні, з трьома жилками, по 3–6 у кільці.

Квітки правильні, дрібні, двостатеві, сидячі, пазушні, поодинокі або зібрані пучками в пазухах листків. Оцвітина подвійна, чашолистки завдовжки 1–2 *мм*, пелюстки білі, завдовжки 1,5–2,5 *мм*. Гінецей ценокарпний, зав'язь чотиригнізда. Стовпчики з головчастими приймочками. Плід – коробочка, з численними насінинами завдовжки до 0,1 *мм*. Цвіте у товщі води або над її поверхнею в травні–, (червні)–серпні. Розмножується насінням.

Зростає в стоячих неглибоких водоймах, в плавнях, на болотах розсіяно по всій Україні, крім Криму. Відомі дві водні і наземна форми. Водні форми: *f. aquatica* Seub. – з галузистими стеблами, листками, довшими за міжвузля, квіток в кільцях по три; *f. fluitans* Seub. – з нерозгалуженими слабкими стеблами, плаваючими листками, коротшими за міжвузля; квітки у поодиноких китицях. Наземна форма: *f. terrestris* Seub. з майже простими, низенькими стеблами, завдовжки 2–10 *см*.

Руслиця сумнівна (*Elatine ambiqua* Wight). Однорічна рослина, заввишки 1,5–3 *см*, з розгалуженими, повзучими або висхідними стеблами. Листки супротивні, черешкові. Кількість тичинок дорівнює числу пелюсток. Чашечка трироздільна, частки її у двічі–тричі коротші за пелюстки і коробочки. Квітконіжки завдовжки 1,5–2,5 *мм*, дорівнюють пелюсткам або вдвоє довші за них. Насінини майже прямі або ледве зігнуті. Цвіте в липні–серпні.

Зростає на берегах водойм, по канавах у Закарпатті (окол. Ужгорода і Берегова).

Руслиця угорська (*Elatine hungarica* Moesz). Однорічна рослина, заввишки 2–6 *см*. Стебла розгалужені, листкорозміщення супротивне. Листки довгасто-ланцетні або довгасто-овальні, тупі, здебільшого черешкові. Квітка на квітконіжці. Віночок коротший за чашечку. Цвіте в червні–серпні.

Зростає на берегах водойм, у канавах, воді. Рідко трапляється в Степу (на півдні), Закарпатті.

Руслиця водяноперцева або руслиця звивистонасінна *(Elatine hydropiper* L., *E. gyrosperma* Dueben*)*. Однорічна рослина, заввишки 2–10 *см*; тенагофіт, гідроохтофіт, анемофіл, гідрофіл, гідрохор, орнітохор. Стебла тонкі, розгалужені, повзучі або висхідні, у вузлах укорінюються. Листкорозміщення супротивне. Листки короткочерешкові, довгастоовальні, завдовжки 0,5–1 *см*.

Квітки майже сидячі, двостатеві, пазушні. Оцвітина подвійна. Чашечка завдовжки 0,7 *мм*, чотирироздільна, із широколанцетними частками. Віночок білий або рожевий, довший за чашечку. Плід – коробочка, сплюснуто-куляста, діаметром до 2 *мм*. Насінини зігнуті, підковоподібні, завдовжки до 0,3 *мм*. Цвіте у товщі води або над її поверхнею, в травні–, (червні)–вересні. Розмножується насінням.

Зростає в стоячих водоймах, мулуватих болотах, у воді і по берегу по всій Україні, крім Криму.

Відомі наземна і мілководна форми. Наземна форма: *f. terrestris* Seub. – з надзвичайно розгалуженим, маленьким, стеблом, заввишки до 2 *см*, коротко-черешковими, зібраними на кінцях галузок у розетку листками і рожевими віночками квіток. Мілководна форма: *f. intermedia* Seub. – більша рослина з прозорими листками, черешки яких дорівнюють пластинці й білими віночками; *f. submersa* Seub. – рослина проточних водойм з витягнутим малорозгалуженим стеблом і нечисельними квітками з білим віночком.

Порядок Первоцвіті (*Primulales*)

Дерева, чагарники й трави, з черговим або рідше супротивним чи кільчастим листкорозміщенням. Листки прості, цілісні або зубчасті, без прилистків. Квітки в різноманітних суцвіттях або рідше поодинокі, маточково-тичинкові, рідше маточкові й тичинкові, як правило актиноморфні, переважно п’ятичленні. Чашолистки вільні або частіше більш чи менш зрослі. Віночок зрослопелюстковий, зрідка вільнопелюстковий або взагалі відсутній. Тичинок зазвичай стільки ж, скільки пелюсток, вони супротивні до пелюсток, переважно прикріплені до трубочки віночка або зрідка майже вільні. У представників деяких родин, крім внутрішнього кола проти пелюсткових фертильних тичинок, наявне також зовнішнє коло пелюсткоподібних, схожих на залозки, або лускоподібних стамінодіїв, супротивних до чашолистків. Гінецей лізикарпний, зрослий із п’яти плодолистків, з простим або лопатевим стовпчиком, часто з головчастою приймочкою. Зав’язь верхня, зрідка напівнижня чи нижня, переважно з численними насіннєвими зачатками. Плід – ягода, кістянка або коробочка.

Порядок об’єднує чотири родини, близько 65 родів та понад 2110 видів. В Україні порядок представлений лише однією родиною – Первоцвіті, одним родом і 33 видами.

Родина Первоцвіті (*Primulaceae*)

Багаторічні, рідше однорічні трав’яні рослини, ще рідше кущі або дерева. Листки прості без прилистків, часто зібрані в прикореневу розетку. Суцвіття – зонтик. Квітки маточково-тичинкові, актиноморфні, здебільшого п’ятичленні (рідше чотиричленні або семичленні), зрослопелюсткові, часто гетеростилічні, ентомофільні; з приквітками або обгорткою навколо зонтиків, зрідка сидячі. Віночок зрослопелюстковий, рідше майже до основи роздільний, з довгою трубочкою і виразним відгином. Тичинок п’ять, знаходяться у трубочці або зіві віночка, розміщені проти часток відгину, вільні або скріплені нитками у кільце. Іноді тичинки чергуються зі стамінодіями, які мають форму зубців або лусок. Зав’язь верхня, зрідка

напівнижня, одногнізда з численними насіннєвими зачатками. Стовпчик простий, приймочка голівчаста. Формула квітки – *$К_{(5)}С_{(5)}А_5G_{(\underline{5})}$. Плід – коробочка.

Родина налічує 25 родів і понад 1000 видів космополітів, але переважно поширені в північній півкулі у помірній зоні. В Україні родина представлена 14 родами і 35 видами.

Вербозілля звичайне (*Lysimachia vulgaris* L.). Багаторічна рослина, заввишки 50–120 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор (рис. 119). Кореневище лежаче, з довгими підземними пагонами. Стебло прямостояче, нерозгалужене у верхній частині, листорозміщення мутовчасте (по три–чотири листки в кільці) або супротивне. Листки короткочерешкові, яйцеподібно-ланцетні, цілокраї, на верхівці гострі, з нижнього боку опушені, завдовжки 6–10 *см*, завширшки 1–1,5 *см*.

Суцвіття – пірамідальна волоть. Квітки двостатеві, актиноморфні, оцвітина подвійна, п’ятичленна. Чашолистки яйцеподібно-ланцетні, по краю темно-бурі, коротковійчасті, віночок жовтого кольору, діаметром 20–33 *мм*, по краю не залозистий, з невеликою трубочкою та колесоподібним відгином. Андроцей однобратній, тичинки зрослі основою тичинкових ниток. Плід – куляста коробочка, розкривається стулками. Цвіте в червні–липні.

Зростає на берегах та мілководдях річок, озер, ставків, водосховищ, болотах, заболочених луках, у вільшняках по всій Україні.

Рослина декоративна, медоносна, лікарська. Вона є кормом для жуків-листоїдів, довгоносиків, риб з родини коропові, бобрів.

Вербозілля крапчасте (*Lysimachia punctata* L.). Багаторічна рослина, заввишки 30–100 *см* (рис. 120). Листки по три–чотири в кільцях, яйцепо-

Рис. 119. Вербозілля звичайне

Рис.120. Вербозілля крапчасте

дібноланцетні або ланцетні, загострені, сидячі або на надзвичайно коротких черешках. Квітки в пазушних кільцях, по дві–чотири на коротких квітконіжках. Цвіте в червні–серпні. Зростає на вологих луках, галявинах, по берегам рік у Закарпатті, на Правобережжі Дніпра, зрідка в парках Хмельницької, Вінницької й Київської областей.

Кизляк китецецвітий (*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb.). Багаторічна трав'яна рослина, завдовжки 30–60 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор, гідрохор. Кореневище з довгими підземними пагонами, гіпогеогенне, сланке, розгалужене. Завдяки кореневищу легко розмножується вегетативно, створюючи зарості. Стебло прямостояче, опушене рідкими рудуватими волосками або голе. Листки завдовжки 5–10 *см*, завширшки 0,5–1,5 *см*, сидячі, цілокраї, вузьколанцетні, стеблообгортні, з темними крапками, опушені з нижнього боку по середній жилці, що низбігає на стебло рудуватими волосками. У нижній частині стебла листки редуковані до плівчастих лусок. Листкорозміщення супротивне.

Суцвіття – густі китиці, завдовжки 1,5–3 *см*, розміщуються в пазухах листків попарно в середній частині пагона. Квітки двостатеві, актиноморфні, оцвітина подвійна, чашечки та віночки до основи розділені на п'ять (шість–сім) вузьких часток. Чашолистки лінійні. Пелюстки віночка золотисто-жовті, завдовжки 4–5 *мм*, з лінійними п'ятьма –сімома частками. Цвіте в червні–липні. Плід – куляста коробочка, що розкривається стулками. Розмножується кореневищем та насінням.

Зростає на болотах і болотистих берегах рік, заболочених луках, в канавах на Поліссі, в Лісостепу.

Плавушник болотний (*Hottonia palustris* L.). Багаторічна, занурена у воду трав'яна рослина, заввишки 20–60 (200) *см* (рис. 121). Кореневище плагіотропне, розгалужене, завдовжки до 20 *см*. Фотосинтезуючі пагони висхідні, діаметром 2,5–5 *мм*. Листки кільчасто розміщені, гребінчастоперисторозсічені на вузьколінійні, загострені частки, які поступово зменшуються як до верхівки, так і до основи листкової пластинки.

Квітки двостатеві, актиноморфні, з подвійною оцвітиною, п'ятичленні, діаметром 15(20) *мм*. Чашечка п'ятизубчаста, залишається біля плодів. Віночок лійкоподібний, білий або блідо-рожевий, з жовтим зівом і видовженими тупими частками. Тичинок – п'ять, гінецей ценокарпний, із п'яти плодолистків, виражена гетеростилія. Квітки розташовані по три–шість у кільцях, зібраних у китиці на верхівці безлистої стрілки. Плід – коробочка, завдовжки 5 *мм*, завширшки 3 *мм*, що розкривається стулками. Цвіте над поверхнею води в червні–липні.

Рослина може утворювати наземну форму у разі пересихання водойм. Кільця листків у такої форми зближені, частки листків товстіші. Розмножується вегетативно (кореневищами, зимуючими бруньками) та

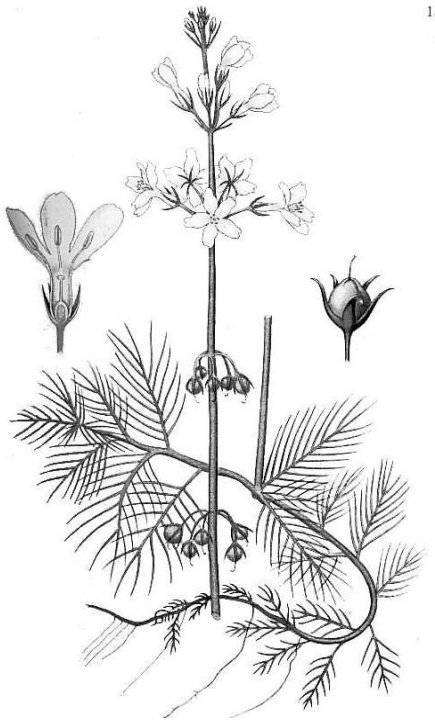

Рис. 121. Плавушник болотний

насінням. Переважає вегетативне розмноження.

Плавушником живляться черевоногі молюски (ставковики, фізиди, катушки, молюски-живородки, гідробії, міленіїди), бокоплави, вузькокрилі молі.

Зростає в заболочених заплавних лісах, струмках, каналах, озерах на Поліссі, в Лісостепу (спорадично), Прикарпатті, Закарпатті, Степу (рідко).

Порядок Фіалкоцвіті (*Violales*)

Дерева, чагарники і трави, з черговими або рідше супротивними, лопатевими листками, частіше з прилистками. Суцвіття різних типів. Квітки маточково-тичинкові або рідше маточкові й тичинкові, актиноморфні, іноді більш чи менш зигоморфні, циклічні, зрідка із спіральною оцвітиною, переважно п’ятичленні, рідко безпелюсткові. Чашолистків від трьох до шести, рідко до 15, найчастіше – п’ять, вони вільні або більш чи менш зрослі, черепитчасті. Пелюсток три–шість, рідко до 15, частіше п’ять, вільних або біля основи коротко зрослих, черепитчастих. Кількість тичинок переважно дорівнює кількості пелюсток, рідко їх більше чи менше, вільних або більш чи менш зрослих; пиляки звичайно відкриваються поздовжньо. Гінецей паракарпний, з двох–п’яти або десяти, але частіше трьох карпел, зі стилодіями, вільними або більш чи менш зрослими; зав’язь верхня, рідко напівнижня або нижня, з численними, або рідше кількома чи лише одним–двома насіннєвими зачатками на парієтальних плацентах. Плоди різного типу, переважно коробочки або ягоди. Об’єднує 14 родин, близько 155 родів та понад 3100 видів. У флорі України порядок представлений двома родинами і 57 видами.

Родина Фіалкові (*Violaceae*)

Переважно трав’яні рослини, але в тропічних і субтропічних країнах є також кущі й невеликі дерева. Листки чергові, рідше супротивні, частіше з прилистками.

Квітки маточково-тичинкові, правильні або зигоморфні, з п’ятичленною чашечкою і з п’ятьма вільними пелюстками; п’ять тичинок чергуються з пелюстками. Маточка утворена трьома (або двома чи п’ятьма) цілком зрослими плодолистками, зав’язь верхня одногнізда із численними пристінно розміщеними насіннєвими зачатками, стовпчик один з приймочками

Рис. 122 Фіалка болотна

різної будови. Формула квітки – *↑$К_5С_5А_5G_{(\underline{2–5})}$. Плід – коробочка або ягода.

Об'єднує 29 родів і близько 900 видів, широко розповсюджених по всій земній кулі, особливо в тропічних і субтропічних областях. У флорі України ця родина представлена лише видами найбільшого (450 видів) роду Фіалка (Viola). Це невеликі трав'яні рослини, однак у країнах Західного Середземномор'я та Північній Америці є чагарникові форми. В Україні відомо 41 вид цього роду.

Фіалка багнова (*Viola uliginosa* Bess.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 5–25 *см*; гелофіт, ентомофіл, автохор, мірмекохор. Листки черешкові (черешки завдовжки до 15 *мм*); листкові пластинки серцеподібно-яйцеподібні, по краю пилчасто-зубчасті, голі. Прилистки майже до середини зрослі між собою і черешком, яйцеподібні або яйцеподібно-ланцетні. Квітки поодинокі, крупні, діаметром 20–30 *см*, без запаху. Пелюстки фіолетові. Цвіте в квітні–травні. Розмножується насінням.

Зростає на болотах і заболочених місцях. Поширена на Поліссі, зрідка – в Закарпатті, Лівобережному Лісостепу. Рослина декоративна.

Фіалка болотна (*Viola palustris* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 5–15 *см*; гелофіт, ентомофіл, автохор, мірмекохор (рис. 122). Листки ниркоподібні, голі, блискучі, зібрані в прикореневу розетку; прилистки яйцеподібні. Квітки поодинокі, діаметром 8–12 *см*. Пелюстки лілово-фіолетові. Шпорка завдовжки до 1 *мм*. Цвіте в квітні–червні. Плід – коробочка. Розмножується насінням та кореневищами.

Зростає на болотах і торф'янистих луках, в заболочених лісах. Поширена в Карпатах, на Поліссі, в Лісостепу і зрідка у Степу.

Порядок Каперцевоцвіті (*Capparales*)

Трав'яні рослини, рідше дерева чи кущі. Листки чергові або зрідка супротивні, прості або складні, як правило, без прилистків. Квітки здебільшого зібрані в термінальні китиці, іноді у волоті або змішані волоті. Квітки маточково-тичинкові або іноді маточкові й тичинкові, актиноморфні чи зигоморфні, переважно з подвійною оцвітиною, іноді безпелюсткові, з нектарниками. Оцвітина чотиричленна, рідше – п'ятичленна, члени оцвітини вільні. Тичинок дві–чотири або багато, які в більшості виникають з обмеженої кількості (найчастіше чотирьох) примордіїв. Гінецей паракарпний, утворений двома, рідше трьома–

шістьома (12) плодолистками, із зрослими стилодіями. Зав'язь верхня, з кількома або багатьма насіннєвими зачатками, іноді лише з одним. Плоди – коробочки, стручки та стручечки або ягоди, іноді горіхи або кістянки.

Цей порядок включає 4 родини, 430 родів та близько 4130 видів. Флора України представлена усіма чотирма родинами, які належать до даного порядку, 68 родами та 237 видами.

Родина Капустяні або Хрестоцвіті (*Brassicaceae*)

Трав'яні рослини, рідше напівкущі або кущі (в тропіках), з простими листками без прилистків. Квітки правильні, маточково-тичинкові, здебільшого зібрані у китиці. Чашечка чотирилиста, віночок з чотирьох пелюсток, розміщених навхрест. Тичинок – шість, розташованих у два кола, з них дві тичинки зовнішнього кола коротші, а чотири тичинки внутрішнього кола – довші. Маточка з двох зрослих плодолистків, зав'язь верхня. Формула квітки – $*K_4C_4A_{2+4}\underline{G_{(2)}}$. Плід – двостулковий стручок або стручечок. Насіння містить жирну олію, нерідко з глікозидами гірчичних олій.

Для зручності представників родини поділяють за типом будови плода: стручок лінійний, розкривний; стручок нерозкривний, членистий; стручечок.

Це велика родина, яка налічує 380 родів і близько 3200 видів, поширених майже по всій земній кулі, особливо в областях із сухим помірним кліматом, найбільша концентрація їх спостерігається в Середземномор'ї, Західній і Середній Азії. В Україні представлена 65 родами та 230 видами. *Серед них – овочеві, кормові, декоративні рослини, бур'яни.*

Рис. 123. Шильник водяний

Шильник водяний (*Subularia aquatica* L.). Однорічна рослина, з безлистими стеблами, заввишки 2–6 *см*; тенагофіт, клейстогам, анемохор, гідрохор (рис. 123). Листки шилоподібні, прикореневі. Суцвіття – малоквіткова, рідка китиця, з 2–5 квіток. Оцвітина подвійна, чашолистки завдовжки до 1 *мм*, пелюстки – 2 *мм*, білі. Цвіте в червні–серпні. Плід – овальний стручечок, завдовжки 3–5 *мм*, завширшки 1,5–2 *мм*, з надзвичайно випуклими стулками і багатонасіннєвими гніздами. Розмножується насінням.

Траплявся в Дніпропетровській обл. (по р. Вовчій) і Вінницькій обл. в ріках і озерах. Можливо у теперішній час вид зник із території України.

Водяний хрін земноводний (*Rorippa amphibia* (L.) Besser). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–100 *см*; гемікриптофіт, гідроохтофіт, гелофіт, геліосциофіт, термофіл, ентомофіл,

автохор, зоохор, гідрохор (рис. 124). Кореневище гіпогеогенне, плагіотропне, завдовжки до 25 *см*. Стебла висхідні, порожнисті, у нижніх вузлах утворюються додаткові корені. Виражена гетерофілія. Надводні листки черешкові, ліроподібні, з крупною овальною або яйцеподібною кінцевою часткою і меншими боковими частками, біля основи листків деякі частки віддалені. Підводні листки гребінчастоподібно перисторозсічені або перисторозділені з лінійними або ниткоподібними частками. Листки нижньої частини стебла з коротким черешком, широкоовально-яйцеподібні або ланцетні, гребінчасто-перисторозділені до перистовиїмчастих. Верхні приквіткові листки сидячі, ланцетні, цілісні і зубчасті лише по краях, їхня довжина в три–вісім разів перевищує ширину.

Рис. 124. Водяний хрін земноводний

Суцвіття – китиця, завдовжки 15–25 *см*. Квітки двостатеві, оцвітина подвійна, чотиричленна. Чашолистки завдовжки 2–3 *мм*, пелюстки яскраво-жовті, завдовжки 4–5 *мм*. Цвіте в травні–липні. Плід – стручечок, удвічі коротший за плодоніжку, завдовжки 2–4 *мм*, завширшки 2,5–3 *мм*, з тонким довгим стовпчиком. Розмножується вегетативно та насінням. У зимовий період розетки листків рослини, а також нижні частини стебла з листками, що знаходяться в товщі води, не відмирають. Насіння сходить на наступний рік на ділянках, які звільнились від води. Деяка частина насінин проростає відразу після періоду спокою. Сходи здатні переносити тимчасове підсушення й підтоплення.

Рослина поширена в більшій частині України, крім Присивашшя і Криму. Зростає по берегах річок з постійним ґрунтовим і поверхневим підтопленням, на прибережних алювіальних мілководдях прісноводних евтрофних замкнутих водойм і тихоплинних вод з багатим на органічні речовини субстратом, мулисто-піщаними, мулисто-торф’яними і щебенистими відкладами, на глибині 5–25 (50) *см*. У разі підсилення антропогенного евтрофування водойм життєвість і продуктивність популяцій різко знижується.

Індикатор мілководних ділянок прісноводних водойм, що заболочуються з коливаннями рівня води, мулисто-торф’янистих відкладів. Витримує помірний антропогенний вплив (викошування, випасання).

Перспективна лікарська рослина (в народній медицині – для збудження апетиту), кормова, декоративна, харчова (салатна), медоносна, берегозахисна, берегоукріплююча. Вона є кормом для цистоутворювальних

нематод, черевоногих молюсків (ставковиків), жуків-листоїдів, довгоносиків, мінуючих мух, гусей, качок, бобрів.

Водяний хрін короткоплодий (*Rorippa brachycarpa* (C.A. Mey.) Hayek). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 20–50 *см*; охтогідрофіт, ентомофіл, автохор, анемохор, гідрохор. Коренева система стрижнева. Стебло прямостояче, листки чергові, перисторозсічені, з вузькими, видовжено-лінійними, цілокраїми або зубчастими частками.

Суцвіття – китиця, завдовжки 5–10 *см*. Квітки дрібні, пелюстки жовті. Плід – стручок, у три–чотири рази коротший за плодоніжку, широкоеліптичний, завдовжки 3 *мм*, завширшки до 1 *мм*, з коротким стовпчиком. Цвіте в травні–серпні. Розмножується насінням.

Зростає на вогкуватих місцях, луках і по берегах. Поширений у більшій частині України, крім Карпат.

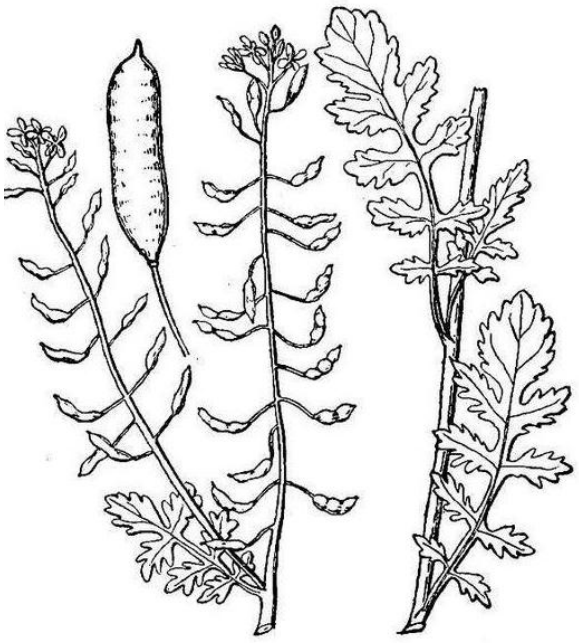

Рис. 125. Водяний хрін болотяний

Водяний хрін болотяний (*Rorippa palustris* (L.) Besser). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 15–30 *см*; охтогідрофіт, ентомофіл, автохор, гідрохор (рис. 125).

Коренева система стрижнева. Стебло прямостояче, малорозгалужене. Листки перистороздільні або розсічені, із зубчастими частками. Квітки дрібні, пелюстки блідо-жовті, майже дорівнюють чашолисткам або коротші за них, завдовжки 2–3 *см*, із коротким стовпчиком. Стручки довгасті, здуті, трохи коротші за ніжку, завдовжки 5–10 *мм*, завширшки 2–3 *см*, з надзвичайно коротким стовпчиком і гладенькими стулками, без жилок. Цвіте в червні–липні. Розмножується насінням.

Цим видом живляться жуки-листоїди, гуси, качки, бобри, вузькокрилі молі.

Росте по берегах та мілководдях прісноводних, замкнутих і малопроточних водойм у більшій частині України, крім Південного Степу і Криму.

Водяний хрін лісовий (*Rorippa sylvestris* (L.) Besser). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 20–50 *см*. Листки перисторозсічені, з довгастими сегментами. Пелюстки жовті, завдовжки 4 *мм*. Стручки лінійні, завдовжки 4–14 *мм*, дорівнюють квітконіжкам. Цвіте в травні–липні.

Зростає на луках, по берегах річок, озер, канав, на вологих місцях. Поширений по всій Україні, але в Криму зрідка. *Кормова рослина*.

Водяний хрін настурцієвий (*Rorippa nasturtium-aquaticum* (L.) Hayek, *Nasturtium officinale* R. Br.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–60 *см*; гідроохтофіт, ентомофіл, гідрохор. Кореневище плагіотропне, повзуче. Стебло повзуче або прямостояче, товсте, порожнисте, розгалужене, голе. Листки чергові перисторозсічені, опушені простими волосками, з широкими черешками. Нижні листки з трьома, а верхні – з трьома–сімома парами овальних, виїмчасто-городчастих бічних часток та крупнішою, округлою або яйцеподібною верхівковою часткою.

Суцвіття – короткі китиці. Квітки двостатеві, з подвійною оцвітиною. Пелюстки білі, продовгувато-оберненояйцеподібні, завдовжки 4–6 *мм*, довші за чашолистки. Плід – здутий стручок, діаметром 13–18 *мм*, голий, із короткою, головчастою приймочкою. Насіння в плоді розміщено дворядно. Цвіте в травні–серпні. Розмножується насінням та кореневищами.

Харчова, жироолійна, кормова, вітамінна, лікарська (протицинготна) рослина. Вона є кормом для черевоногих молюсків (ставковиків), прісноводних черепашкових ракоподібних (остракод), річкових раків, бокоплавів, довгоносиків, попелиць, личинок лускокрилих, нутрій.

Зростає у воді на болотах і зрідка біля джерел у Карпатах, Росточчі-Опіллі (Львів), в Лісостепу (на заході), в Степу (Одеса), Гірському та Південному Криму.

Жеруха гірка (*Cardamine amara* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 15–45 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, гідрохор (рис. 126). Кореневище плагіотропне, довге, повзуче. Стебло без прикореневої розетки листків. Листки чергові, перисті, з трьома–чотирма парами листочків, вузлувато-тупозубчастих або хвилястих по краю: нижні листочки – округло-яйцеподібні, верхні – видовжено-яйцеподібні, кінцевий листочок – крупніший за інші.

Суцвіття китиця. Квітки двостатеві, оцвітина подвійна, чотиричленна. Пелюстки білі, удвічі–тричі довші за чашечку, завдовжки 6–9 *мм*. Цвіте в травні–червні. Плід – стручок, завдовжки 2–4 *см*, прямостоячий, на ніжці, із тонким, шилоподібним носиком, завдовжки 1–3 *мм*. Розмножується вегетативно та насінням.

Рослина лікарська (в народній медицині – при хворобах серця), *медоносна, харчова* (можна використовувати як салат), *кормова* (для бобрів).

Зростає на болотах, заболочених луках, по берегах водойм, у вільшняках на Поліссі, в північній частині Лісостепу, в Степу зрідка.

Жеруха лучна (*Cardamine pratensis* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 20–30 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, гідрохор (рис. 127). Кореневище плагіотропне, коротке. Стебло прямостояче. Листки перистоскладні. Листочки верхніх стеблових листків вузько-видовжені або лінійні, прикореневих, що зібрані у розетку, – округло-ниркоподібні, завдовжки 8–10 *мм*.

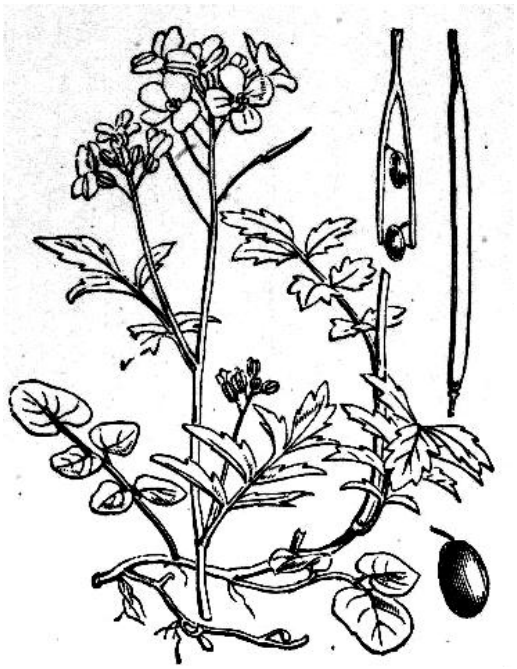

Рис. 126. Жеруха гірка

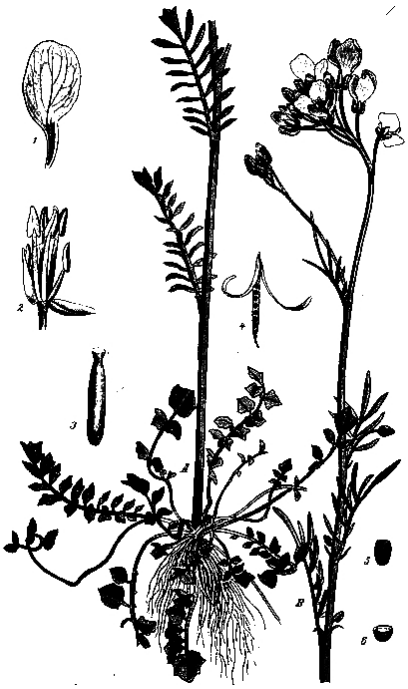

Рис. 127. Жеруха лучна

Суцвіття – китиця, на початку цвітіння щиткоподібна, згодом видовжена, 10–20-квіткова. Квітки двостатеві, оцвітина подвійна, чотиричленна. Пелюстки білі або блідо-рожеві, з темнішими жилками, завдовжки 8–12 *мм*. Стовпчик маточки тонкий, під приймочкою не потовщений. Цвіте в травні–червні. Плід – стручок, на косо догори спрямованій плодоніжці. Розмножується вегетативно та насінням.

Рослина медоносна, лікарська (протицинготний, жовчогінний, діуретичний, глистогінний засіб), *кормова* (для гусей, качок, бобрів).

Зростає на вологих луках, по краях боліт, берегах річок, озер, стариць і вологих чагарниках спорадично в усіх районах Лісостепу України, часто в басейні Сіверського Дінця.

Порядок Вербоцвіті (*Salicales*)

Дерева або кущі, іноді кущики з черговими цілісними або лопатоподібними листками, з прилистками, які часто опадають. Квітки в густих прямостоячих або висячих маточкових та тичинкових сережках (колосках чи рідше китицях з надзвичайно короткими квітконіжками), розміщені в пазухах брактей, але без брактеолей, дводомні, безпелюсткові. Гінецей паракарпний, з двома–чотирма сидячими приймочками. Зав’язь верхня, сидяча або на короткій, рідше – довгій ніжці, з численними або двома–десятьма насіннєвими зачатками, іноді – з одним. Плоди – дво-, чотиристулкові коробочки. Насіння дрібне, з базальним пучком волосків.

Порядок включає лише одну родину Вербові.

Родина Вербові (*Salicaceae*)

Дерева або кущі, звичайно дводомні. Листки чергові, прості, з прилистками, що часом рано опадають. Квітки роздільностатеві, без оцвітини, містяться в пазухах покривних листків, зібрані в прості суцвіття – сережки. Тичинкова квітка має від двох до 40 тичинок, маточкова – одну маточку, утворену двома зрослими плодолистками; зав'язь верхня, одногнізда; насінних зачатків багато. Формула квітки: тичинкової – ♂$A_{2\text{-}40}$, маточкової – ♀$G_{\underline{(2)}}$. Плід – двостулкова коробочка. Насіння дрібне, без ендосперму, з пучком волосків біля основи. Цвітуть вербові рано, до розпускання листків або одночасно з ним. Це швидкорослі, вологолюбні, недовговічні рослини, які легко розмножуються вегетативно. Практичне значення різнобічне: деревину використовують як місцевий будівельний матеріал і паливо, для виготовлення паперу та різних виробів, кору – для дублення шкір і добування саліцину; з молодих пагонів деяких кущових верб плетуть кошики тощо. Деякі види вирощують як декоративні, обсаджують ними дороги, алеї, береги водойм, земляні дамби, яри, балки, використовують для закріплення пісків.

Родина налічує три роди і 550 видів, що поширені переважно у помірних зонах. В Україні ця родина представлена двома родами та 40 видами.

Верба чорнична (*Salix myrtilloides* L.). Кущ заввишки 0,2–1 *м*; гелофіт (сфагнофіт), ентомофіл, анемофіл, анемохор. Гілки тонкі, жовтувато- або червонувато-бурі. Листкорозміщення чергове. Листки завдовжки 1–3 *см*, завширшки 0,6–0,9 *см*; округлояйцеподібні або еліптичні, цілокраї або з поодинокими зубчиками та густою сіткою жилок. Цвіте в травні. Плід – коробочка, вузька, майже шилоподібна. Насінини опушені.

Зростає на болотах, переважно мезотрофних, осоково-сфагнових, рідко осоково-гіпнових на Поліссі часто, у Волинському Лісостепу рідко. Знаходиться під охороною, занесена до «Червоної книги України».

Верба лапландська (*Salix lapponum* L.). Кущ заввишки 0,5–1,5 *м*; гелофіт, ентомофіл, анемохор. Листки ланцетні, оберненояйцеподібні, верхівки зморшкуваті, зісподу білоповстисті, майже цілокраї, завдовжки 2–5 *см*. Прилистки відсутні. Генеративні бруньки видовжено-овальні, надзвичайно товсті, за товщиною перевищують діаметр пагона. Сережки, завдовжки 3–4 *см*. Тичинок дві, пиляки тичинок фіолетово-жовті, зав'язь білоповстиста, стовпчик і приймочка довгі. Плід – сидяча коробочка. Цвіте в квітні – травні.

Зростає на торф'янистих болотах Полісся часто, у Волинському Лісостепу і Росточчі рідко, одне місцезнаходження наводиться в Карпатах, однак не відомо чи збереглось воно тепер.

Верба мирзинолиста, верба чорніюча (*Salix myrsinifolia* Salisb., *S. nigricans* Smith.). Кущ заввишки до 3 *м*; гелофіт, ентомофіл, анемохор.

Листки надзвичайно мінливі за формою: оберненояйцеподібні, округлояйцеподібні, овальні, видовжено-ланцетні. Колір опушення основи пагона і у верхніх листків – сизе, у нижче розміщених на пагоні листків – частково сизе, а у нижніх – зелене. Листки під час гербаризації чорніють. Прилистки зазвичай розвинуті. Тичинок дві, біля основи опушені. Зав'язь на довгій ніжці, гола, стовпчик довгий. Цвіте в квітні – травні. Плід – коробочка, гола або опушена, поступово переходить у стовпчик.

Зростає на заболочених луках, чагарникових болотах, переважно на торф'янистих грунтах. Рідко трапляється в північних районах Полісся і Росточчя (до околиць Львова).

Верба Старке (*Salix starkeana* Willd.). Кущ 0,5–3 *м* заввишки; гелофіт, ентомофіл, анемофіл, анемохор. Гілки тонкі, коричнево-бурі, розгалужені. Листкорозміщення чергове. Листки 2–6 *см* завдовжки, 1,5 *см* завширшки, широколанцетні, плоскі, не зморшкуваті, голі, зісподу сизі, по краю пилчасті. Генеративні бруньки трикутно-ланцетні, зі сплюснутою верхівкою. Цвіте в квітні – травні. Плід – коробочка.

Зростає в заплавах річок, на евтрофних болотах та в чагарниках. Рідко трапляється в Поліссі, Лісостепу і Степу. Знаходиться під охороною, занесена до «Червоної книги України».

Порядок Молочаєцвіті *(Euphorbiales)*

Дерева, кущі або трави, часто із соком білого кольору, або забарвленим. Листки прості, рідше складні, з перистим або пальчастим жилкуванням, переважно з прилистками. Листкорозміщення переважно чергове, рідше супротивне або кільчасте. Суцвіття різних типів. Квітки маточкові й тичинкові, актиноморфні, з подвійною оцвітиною або часто безпелюсткові, нерідко зовсім без оцвітини. Оцвітина п'ятичленнна, рідко три– або чотиричленна. Чашолистки і пелюстки вільні. Тичинок п'ять, може бути багато або, навпаки, одна. Вони вільні чи зрослі, іноді приростлі нитками до віночка. Маточкові квітки із стамінодіями (вільними біля основи чи зрослими) або без них. Гінецей синкарпний – з трьох, рідко двох або чотирьох, іноді багатьох карпел. Зав'язь верхня, тригнізда, рідко дво–, чотири– або багатогнізда, з одним–двома повислими насіннєвими зачатками в кожному гнізді. Плоди різних типів, але в більшості – коробочки.

Порядок охоплює чотири родини і п'ять підродин, 308 родів і близько 770 видів. У флорі України даний порядок представлений лише однією родиною – Молочайні.

Родина Молочайні (*Euphorbiaceae*)

Дерева, кущі, трави, що містять в'язкий молочний сік. Листки прості, чергові, часто з прилистками, які інколи перетворені на залозки. Квітки

дрібні, непоказні, найчастіше маточкові й тичинкові, зібрані в складні суцвіття (зонтико-, волоте-, колосоподібні), складені з елементарних суцвіть оригінальної будови, – ціацій, і зовні схожі на одну квітку. Оцвітини немає або вона чашечкоподібна, рідше подвійна; тичинок п'ять, багато або тільки одна. Маточка з трьох плодолистків з тригніздою верхньою зав'яззю на довгій ніжці. Плід – тригнізда коробочка, яка при достиганні розпадається на три горішки; рідше плід ягода або кістянка.

Це велика, в основному тропічна і частково позатропічна родина, до якої входить близько 300 родів і 7500 видів. У флорі України вона представлена шістьма родами і понад 60 видами.

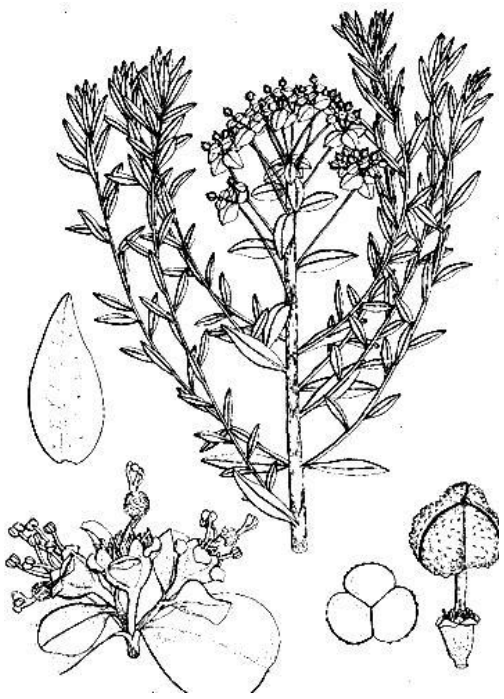

Рис. 128. Молочай болотний

Молочай болотний (*Euphorbia palustris* L.). Багаторічна трав'яна рослина, цілком гола, сиза, іноді червоніюча, заввишки 50–150 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор (рис. 128). Корінь багатоголовий. Стебло прямостояче, трубчасте, розгалужене, з численними неплідними гілочками; діаметром біля основи – до 15 *мм*. Стеблові листки в основному еліптичні, завдовжки 2–11 *см*, на неплідних гілочках – листки лінійно-ланцетні, до основи звужені в коротенький черешок, гострі або тупі, цілокраї, лише на верхівці дрібнопилчасті.

Суцвіття – плейохазій, що має п'ять–вісім головних променів. Квітки без оцвітини, зібрані групами в зонтикоподібні суцвіття, які складаються з кількох тичинкових і однієї маточкової квітки. Квітки оточені досить великими, жовто-зеленими овальними приквітковими листками. Формула квітки: тичинкової – ♂ A_1; маточкової – ♀ $G_{(3)}$. Цвіте в травні–червні. Плід – тригорішок, стиснуто-кулястий, триборозенчастий. Розмножується вегетативно та насінням.

Застосовують у народній медицині. З лікувальною метою використовують траву (стебла, листки, квітки), молочний сік, корені, насіння. Рослина містить органічні кислоти та їхні похідні, дубильні речовини, вищі жирні кислоти, органічні кислоти (винна, лимонна, малинова, янтарна, яблучна, форбієва, фенолкарбонова, галова) катехіни (робіданол, робіданолгалат), флавоноїди (кверцетин, кемпферол, мирицетин, ізомирицетин, стенозид, гіперон). У молочному соці знайдено алкалоїди, каучук і різні смоли. У насінні виявлені жирні олії й вищі жирні кислоти (еленмаргаринова, рицинолева, тиглинова). У невеликих кількостях настій

трави приймають у разі катару шлунка і як послаблювальний, блювотний і антигельмінтний засоби. Настій, а також свіжий або розведений сухий молочний сік використовують як зовнішній косметичний засіб для виведення ластовиння і плям на обличчі, мозолів і бородавок.

Рослина є кормом для жуків-листоїдів і бобрів.

Зростає на заплавних луках, болотах, тальвегах балок, у вільшняках по всій території України, крім високогір'я Карпат і Криму, надзвичайно часто трапляється на Лівобережжі.

Підклас Розиди (*Rosidae*)

Дерева, кущі або трави з простими або перисто- чи рідше пальчастоскладними листками без прилистків або з ними. Квітки маточково-тичинкові, рідше маточкові й тичинкові, актиноморфні чи зигоморфні, циклічні, зазвичай з циклічною основою, зібрані в суцвіття або поодинокі. Пелюстки вільні або більш чи менш зрослі. Тичинок від кількох до багатьох. Гінецей апокарпний або частіше ценокарпний. Зав'язь верхня, напівнижня чи нижня. Плоди різних типів.

Цей підклас один з найбільших серед класу Двосім'ядольні. До нього належать 39 порядків, 64 родини та понад 55 000 видів, які ростуть в обох півкулях. У флорі України підклас Розиди представлений 22 порядками, 44 родинами, близько 1180 видами

Порядок Ломикаменевоцвіті (*Saxifragales*)

Багаторічні або однорічні трави, рідше напівкущі або кущі. Листки прості, цілісні або рідше лопатеві, зазвичай без прилистків чергові або супротивні, зрідка кільчасті. Квітки поодинокі або зібрані в різноманітні суцвіття, зазвичай маточково-тичинкові, актиноморфні, рідше злегка зигоморфні, як правило з подвійною оцвітиною. Пелюстки вільні, рідше більш чи менш зрослі, іноді відсутні. Тичинки вільні, їх стільки ж, скільки чашолистків або вдвічі більше. Гінецей апокарпний або ценокарпний (синкарпний або паракарпний). Зав'язь верхня, напівнижня або нижня, з кількома або багатьма насіннєвими зачатками. Плід – коробочка, багатокістянка, багатолистянка або ягодоподібний.

Порядок налічує 13 родин, 78 родів та понад 2300 видів. В Україні представлений 5 родинами, 15 родами та 58 видами.

Родина Товстолисті (*Crassulaceae*)

Багаторічні, рідше однорічні рослини, з потовщеними м'ясистими листками і стеблами. Квітки здебільшого правильні, циклічні, маточково-тичинкові, рідше маточкові й тичинкові (тоді рослини дводомні). Суцвіття –дихазії або завійки, що зібрані у щитки, напівзонтики або волоті, рідше

квітки поодинокі. Оцвітина подвійна або проста, три-, чотири-, п'яти-, або 12-членна. Чашечка глибоко роздільна. Пелюстки вільні або біля основи зрослі між собою; їх є стільки, скільки часток чашечки. Тичинок стільки ж, як і пелюсток або вдвічі більше, вільних або біля основи зрослих між собою. Плодолистків п'ять або багато, вони більш або менш зрослися між собою. Біля основи кожного з них є по одному лускоподібному нектарнику. Плід – багатолистянка. Насіннєві зачатки численні, розміщені вздовж черевного шва плодолистків; насіння дрібне.

Родина налічує до 35 родів і 1500 видів, поширених переважно в теплих сухих областях Південної Африки, Азії і районі Середземномор'я. У флорі України відомо 24 види, з п'яти родів. Окремі з них уведені в культуру як декоративні.

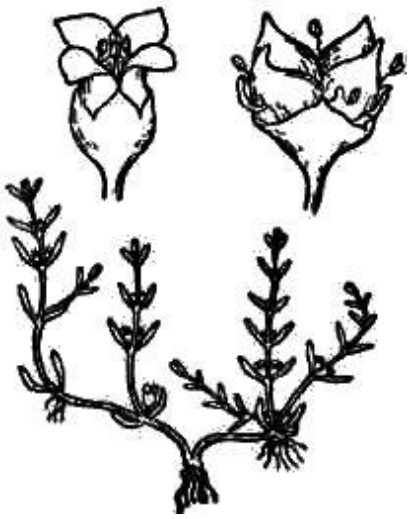

Рис. 129. Тилея Вайяна

Тилея Вайяна (*Tillaea vaillantii* Willd.). Однорічна рослина, надзвичайно дрібна, заввишки 2–6 *см*; тенагофіт, ентомофіл, анемохор (рис. 129). Стебло висхідне або лежаче, мало облистнене. Листки супротивні лінійні, завдовжки 1,5–3 *мм*, біля основи зрослі у піхву.

Квітки поодинокі, пазушні, дрібні, завдовжки 1,5–2 *мм*, двостатеві, на квітконіжках завдовжки 4–6 *мм*. Оцвітина подвійна, чотиричленна; пелюстки рожеві довші, ніж чашолистки. Формула квітки – $*K_4C_4A_4G_{(5)}$. Плоди яйцеподібні, з коротким носиком.

Цвіте в травні–червні. Розмножується насінням.

Зростає по берегах річок на піщаному грунті. Трапляється надзвичайно рідко в Степу.

Родина Ломикаменеві (*Saxifragaceae*)

Трави, кущі або невеликі деревця. Листки прості, чергові, рідше супротивні, без прилистків. Квітки актиноморфні, маточково-тичинкові, рідше маточкові й тичинкові, п'ятичленні, рідше чотиричленні; тичинок багато, часом удвічі більше, ніж пелюсток. Маточка утворена двома–чотирма зрослими плодолистками, більш або менш зрослими між собою. Зав'язь верхня, нижня або напівнижня, багатогнізда, з численними насіннєвими зачатками. Плід – коробочка. Відомо близько 30 родів і майже 600 видів, поширених у північній півкулі в областях з холодним та помірним кліматом. У південній півкулі в областях з помірним кліматом, особливо у верхніх смугах гірських систем, трапляється небагато видів цієї родини. У флорі України відомо чотири роди і 18 видів цієї родини.

Ломикамінь болотний (*Saxifraga hirculus* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–40 *см*; гелофіт (сфагнофіт), ентомофіл, автохор (рис. 130). Пагони повзучі, висхідні. Стебло облистнене, листкорозміщення чергове.

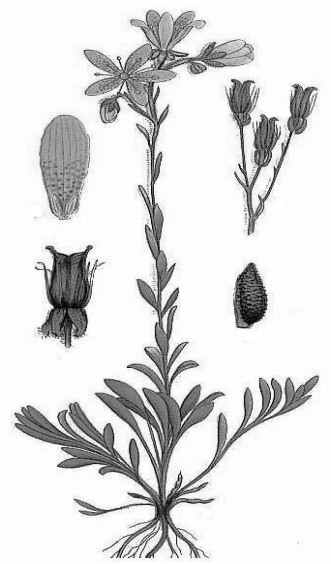

Рис. 130. Ломикамінь болотний

Листки світло-зелені, зісподу блідніші, цілокраї, голі, нижні – оберненояйцеподібно-ланцетні або ланцетні, тупі, біля основи клиноподібно-звужені в іржаво-опушений черешок, середні й верхні – сидячі, лінійно-довгасті. Квіток по одній–чотири на верхівці стебла.

Квітки двостатеві, актиноморфні, діаметром 10–12 *мм*. Оцвітина подвійна, п'ятичленна, чашечка і віночок роздільнолисті. Пелюстки жовті, з оранжевими крапочками, вище основи з двома конічними бородавочками. Тичинок п'ять, маточка одна, формується з п'яти зрослих плодолистиків, зав'язь верзня. Формула квітки – $*K_5C_5A_{10}\ G_{(\underline{5})}$. Плід – видовжена коробочка. Цвіте в липні–вересні.

Зростає на евтрофних, осоково-гіпнових та мезотрофних, осоково-сфагнових болотах і торф'яниках на півдні Полісся, в Лісостепу. Вид знаходиться під охороною, занесений до «Червоної книги України».

Порядок Росичкоцвіті (*Droserales*)

Багаторічні комахоїдні болотні трави, рідше плаваючі у воді, рідко напівкущі. Листкорозміщення чергове, іноді – кільчасте. Листки прості, цілісні, зазвичай зібрані у розетку, переважно з прилистками, як правило, покритими різноманітними залозистими волосками, щетинистими виростами і чутливими щетинками. Квітки зібрані у прості цимозні суцвіття, рідко – поодинокі. Квітки маточково-тичинкові, актиноморфні, п'яти- або чотиричленні, з подвійною оцвітиною. Чашолистиків і пелюсток по п'ять (чотири–вісім). Чашолистки більш-менш зрослі біля основи, черепитчасті. Пелюстки вільні, згорнуті. Тичинок 10–20 або чотири–п'ять, частіше п'ять вільних або рідко зрослих біля основи. Гінецей частіше паракарпний, утворений трьома плодолистками або лізикарпний з п'яти плодолистків. Зав'язь верхня, з численними або рідше кількома насіннєвими зачатками. Плоди – коробочки. Порядок монотипний.

Родина Росичкові (*Droseraceae*)

Болотні або водні трав'яні рослини або напівкущі. Надзвичайно рідкісні і надзвичайно цікаві своєю біологією комахоїдні рослини. У

трав'янистих форм листки зібрані у прикореневу розетку, покриті різними залозистими волосками, щетинками або іншими виростами, що здатні виділяти клейку рідину, що містить фермент, який за своєю дією нагадує пепсин і здатний перетравлювати білкові речовини. Квітки двостатеві, актиноморфні, поодинокі або в китицях, з чотири- чи п'ятичленною подвійною оцвітиною і найчастіше з такою ж кількістю тичинок. Маточка формується з трьох–п'яти плодолистків, з верхньою одно- або двогніздою зав'яззю. Стовпчиків три–п'ять.

Формула квітки *$К_{4–5}С_{4–5}А_{5–20}\underline{G_{(3–5)}}$. Плід – коробочка, що розкривається трьома–п'ятьма стулками.

Налічує п'ять родів і 110 видів, поширених в Євразії, Середземномор'ї, Австралії. В Україні родина представлена двома родами і чотирма видами.

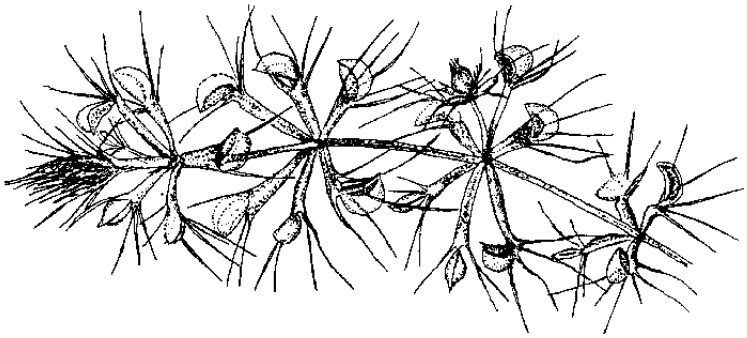

Рис. 131. Альдрованда пухирчаста

Альдрованда пухирчаста (*Aldrovanda vesiculosa* L.). Багаторічна трав'яна комахоїдна рослина, що плаває на поверхні води, з горизонтально розміщеним ниткоподібним стеблом завдовжки 5–15 *см*, без коренів (рис. 131).

Листкорозміщення кільчасте. Листки маленькі, кільчасті по шість–дев'ять у кільці, біля основи зрослі. Черешок листка широкий, на верхівці вкритий шістьма шилоподібними щетинками. Листкова пластинка утворена двома напівкруглими частинами, які закриваються по середній жилці від дотику до них. Таким способом потрапляють до них дрібні личинки водних тварин та інші форми зоопланктону, якими живиться рослина. На листках розміщено по кілька шилоподібних щетинок.

Квітки поодинокі, діаметром 5–6 *мм*, розташовані в пазухах листків. Пелюстки білі, маленькі, завдовжки 4–5 *мм*, на квітконіжках набагато довших за листки. Стовпчиків – п'ять. Формула квітки – *$К_5С_5А_5\underline{G_{(5)}}$. Плід – куляста одногнізда коробочка. Насінина яйцеподібна, чорна, гладенька, завдовжки біля 1 *мм*. Цвіте над водою в червні–липні.

Поширена спорадично в Прикарпатті, на Поліссі, в Лісостепу і Степу в стоячих водоймах (озерах) і в річках (у водозборі Дніпра, гирлі Дунаю). Вид знаходиться під охороною, занесений до «Червоної книги України».

Порядок Розоцвіті (*Rosales*)

Дерева, кущі, трави з простими чи складними листками з прилистками або рідше без них. Листкорозміщення чергове, рідше – супротивне.

Квітки зібрані в різноманітні суцвіття (переважно цимозні), рідше поодинокі. Квітки маточково-тичинкові або рідше маточкові й тичинкові, актиноморфні або більш чи менш зигоморфні, циклічні (рідше геміциклічні або ациклічні), п'ятичлені, з подвійною оцвітиною, рідше безпелюсткові. Характерною рисою порядку є будова квітколожа. Воно буває опукле, увігнуте, плескувате, плодолистки часом зростаються із стінками квітколожа, і зав'язь стає нижньою. Чашолистків і пелюсток п'ять (три–десять), часто зрослих у квіткову трубку (гіпантій). Тичинки численні, рідше їх буває п'ять–десять або одна–три; нитки вільні або зрослі з квітковою трубкою чи між собою. Гінецей апокарпний, рідше синкарпний; стилодії вільні, з маленькими головчастими приймочками. Зав'язь верхня або нижня. У кожному плодолистку чи в кожному гнізді зав'язі декілька або лише один–два насінних зачатки. Плоди різних типів.

До порядку належить 3 родини, 120 родів і близько 3800 видів. У флорі України він представлений однією родиною.

Родина Розові (*Rosaceae*)

Дерева, кущі, трави з простими чи складними листками з прилистками, зрощеними з основою листка. Листкорозміщення чергове. Стебла прямостоячі, виткі, повзучі. Квітки актиноморфні, найчастіше п'ятичлені, з подвійною оцвітиною, а іноді з підчашею. Тичинок багато, як правило, їх буває вдвічі більше, ніж членів оцвітини; розміщені вони циклічно. Квітколоже (гіпантій) чашоподібне, плескувате, увігнуте або опукле. Плодолистків один або багато, вони вільні або зрослі. Зав'язь верхня, нижня або середня. Усі члени квітки, крім гінецея прикріплені до краю квітколожа. Формула квітки – $*K_5C_5A_\infty G_{1,\infty,.(\infty)}$. Плід – листянка, кістянка, сім'янка, горішок чи коробочка. Плоди збірні або поодинокі, справжні чи несправжні.

Родина велика, налічує до 100 родів і 3000–3350 видів, поширених по всій земній кулі, але переважно вони зростають у помірних і субтропічних областях Північної півкулі. Практичне значення родини надзвичайно велике. До неї належать важливі фруктові культури помірного клімату, декоративні й лікарські. В Україні – 40 родів і близько 290 видів. За типом квіток, характером квітколожа і плодів родину поділяють на сім підродин, з яких для флори України характерні представники тільки чотирьох: Таволгові, Розові, Яблуневі та Сливові.

Вовче тіло болотне (C*omarum palustre* L.). Багаторічна трав'яна рослина з довгими повзучими кореневищами (рис. 132). Листки завдовжки 3–10 *см*, непарноперисті, з продовгуватими, зубчастими по краю сегментами.

Суцвіття верхівкові, щиткоподібні. Чашолистки яйцеподібні, гострі, зовні зелені, з середини темно-червоні. Пелюстки червоні, яйцеподібно-

ланцетні, завдовжки 3–5 *мм*. Рослиною живляться жуки-листоїди, довгоносики, гуси, качки, бобри.

Рис. 132. Вовче тіло болотне

Зростає на болотах у Поліссі і Лісостепу, зрідка – в Степу.

Гравілат річковий (*Geum rivale* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 25–70 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор, епізоохор, гідрохор (рис. 133).

Коренева система стрижнева, із потовщеним головним коренем. Стебло прямостояче, шорстке, догори залозисте. Листкорозміщення чергове, біля основи стебла розвивається прикоренева розетка, із більших листків, на довгих черешках. Листкова пластинка опушена шорсткими волосками, переривчастопірчаста, верхня, найкрупніша її частка, округла, біля основи ниркоподібна, бічні частки зменшуються в розмірах у напрямку до основи листка. Прилистки завдовжки 2–3 *мм*.

Квітки двостатеві, поодинокі чи розміщені попарно на пониклих квітконосах. Оцвітина подвійна, чашечка (з підчашею) та віночок п'ятичленні. Чашолистки прямостоячі, буро-червоні, завдовжки 10–15 *мм*. Пелюстки виїмчасті, оберненояйцеподібні, з довгими нігтиками, жовтуваті, з червоними жилками, дорівнюють чашечці. Стовпчик маточки перистоволосистий, залишається біля плодів. Плоди – сім'янки, в яйцеподібних головках. Цвіте в травні–червні. Розмножується вегетативно та насінням.

Рис. 133. Гравілат річковий

Рослиною живляться бобри.

Зростає по берегах водойм, на болотах, у вільшняках по всій Україні, крім Степу і Криму.

Гадючник оголений (*Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch, *F. ulmaria* (L.) Maxim.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–120 (150) *см*; еуохофіт, ентомофіл, автохор, анемохор, гідрохор (рис. 134). Кореневище вкорочене, потовщене. Стебло прямостояче, розгалужене, густо облистнене, листкорозміщення чергове. Листки завдовжки 12–15, завширшки 5–6 *см*, переривчастоперисті, із двох–п'яти

пар широкояйцеподібних, двічізубчастих листочків, кінцевий листочок крупніший, три–п’ятилопатевий. Листки зверху зелені, зісподу сріблясті завдяки павутинистому опушенню, рідше голі.

Рис. 134. Гадючник оголений

Суцвіття велике, завдовжки до 20 *см*, щиткоподібно волотисте. Крайові осі суцвіття видовжені, центральні вкорочені, внаслідок чого суцвіття набуває увігнутої форми. Квітки двостатеві, дрібні, діаметром до 6 *мм*, актиноморфні. Пелюсток і чашолистків по п’ять. Пелюстки жовтувато- або кремово-білі. Плоди – спірально закручені багатолистянки. Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно та насінням.

Харчова, вітамінна, медоносна, лікарська, жироолійна, дубильна рослина. Вона є кормом для довгоносиків і бобрів.

Зростає на вологих луках, берегах річок, по чагарниках, у вологих лісах майже по всій Україні, крім півдня Степу; в передгір’ї Криму трапляється рідко.

Порядок Миртоцвіті (*Myrtales*)

Дерева, кущі й трави з простими і здебільшого цілісними листками, які мають більш-менш рудиментарні прилистки. Листкорозміщення супротивне, рідше чергове, рідко кільчасте. Квітки маточково-тичинкові, актиноморфні або зигоморфні, здебільшого чотири- чи п’ятичленні, з розвинутим гіпантієм, з подвійною оцвітиною, іноді безпелюсткові. Чашолистки у вигляді лопатей гіпантія, іноді редуковані. Пелюстки вільні, чергуються з чашолистками. Тичинки численні. Нитки тичинок у пуп’янку відігнуті всередину або рідко прямі. Гінецей паракарпний або частіше вторинносинкарпний, з двох–багатьох (часто чотири–п’ять) плодолистків, із стилодіями, зрослими в стовпчик з лопатевою або прямою приймочкою. Зав’язь верхня, напівнижня або нижня, від багатогніздої до одногніздої, з одним–двома або багатьма насіннєвими зачатками на кожному плодолистку. Плоди різних типів.

Характерною рисою майже усіх миртоцвітих є наявність увігнутого квітколожа.

Порядок охоплює 16 родин, 428 родів і 9300–10200 видів, значна частина представників яких є тропічними рослинами. В Україні він представлений п’ятьма родинами, 12 родами і 67 видами.

Родина Плакунові (*Lythraceae*)

Трави, у тропіках і субтропіках дерева або кущі, з супротивними листками. Квітки актиноморфні, рідше зигоморфні; оцвітина подвійна, чотири-, або шестичленна. Тичинок стільки ж або вдвічі більше. Маточка з двох–п'яти плодолистків, зав'язь не зростається з увігнутим квітколожем. Плід – коробочка.

Відомо близько 25 родів і більше 560 видів, поширених майже на всіх широтах, переважно в тропіках і субтропіках. У флорі України родина представлена чотирма родами та 13 видами.

Рід Плакун (*Lythrum*) є основним в Україні для родини, налічує девять видів, котрі ростуть повсюди по берегах водойм, на болотах і вогких луках. Квітки правильні, поодинокі, пазушні або в півзонтиках, зібраних у верхівкове китецеподібно-волотеподібне або колосоподібне суцвіття. Чашечка трубчаста або трубчасто-дзвоникувата з чотирма–шістьма чашолистками і такою ж кількістю великих зубчастих придатків між ними. Віночок з чотирьох–шести пелюсток; іноді пелюсток немає. Тичинок 4–12 рідше 2–3. Зав'язь дво-, чотиригнізда, сидяча. Стовпчик з головчастою приймочкою. Плід – видовжена, рідше короткоеліпсоїдна коробочка, дво-, чотиригнізда, багатонасінна, з хрящуватими або грубоплівчастими стінками, яка відкривається двома стулками.

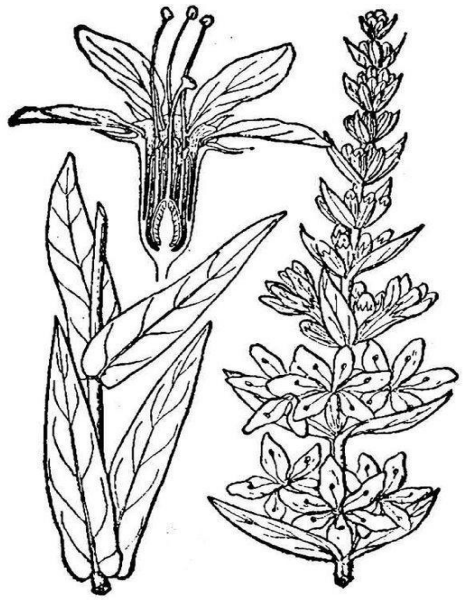

Рис. 135. Плакун верболистий

Плакун верболистий (*Lythrum salicaria* L.). Багаторічна трав'яна рослина заввишки 25–200 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор, епізоохор. Кореневище вкорочене, потовщене, здерев'яніле (рис. 135). Стебло прямостояче, злегка гранчасте, опушене, вгорі розгалужене. Листкорозміщення супротивне, листки сидячі, з округлою або серцеподібною основою, широко- або вузьколанцетні, завдовжки 3–9 *см*, завширшки 0,7–1,5 *см*, спрямовані до стебла під прямим кутом, кожна наступна пара листків розміщена до попередньої хрест-навхрест.

У пазухах верхніх зближених листків квітки зібрані напівзонтиками, які утворюють видовжену колосоподібну волоть. Квітки двостатеві, актиноморфні, з подвійною оцвітиною. Чашечка трубчаста, 12-зубчаста, із зубцями різної форми та довжини: шилоподібні зубці вдвічі довші за трикутні; зовні вкрита жорсткими волосками, на дні її виділяється нектар. Віночок шестипелюстковий, пурпуровий або рожевий. Пелюстки вільні завдовжки до 10 *мм*. Андроцей із 12 тичинок, з яких шість довгих та

шість коротких. Гінецей з головчастою приймочкою. Квітки із вираженою гетеростилією, яка проявляється у наявності трьох типів квіток: із стовпчиком коротким, довгим, середньої довжини; в кожній квітці пиляки довгих і коротких тичинок та приймочки стовпчика розміщені на різній висоті, утворюючи три яруси. Формула квітки – *$К_6С_6А_{6+6}G_{(2)}$. Цвіте в червні–серпні. Плід – двогнізда коробочка, завдовжки до 4 *мм*, та завширшки 2 *мм*, коротша за чашечку, що залишається біля плодів. Розмножується вегетативно та насінням.

Рослина дубильна, декоративна, лікарська, кормова, медоносна. Нею живляться цистоутворюючі нематоди, жуки-листоїди, бобри.

Зростає по берегах річок, озер, на вологих заливних луках по всій Україні.

Плакун прутоподібний (*Lythrum virgatum* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 40–120 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор, епізоохор. Кореневище вкорочене, потовщене, здерев'яніле. Стебло прямостояче, слабко розгалужене, чотиригранне, голе. Нижні листки супротивні, верхні чергові, вузьколанцетні, біля основи клиноподібні, косо догори спрямовані. Опушення на стеблі та листках відсутнє.

Суцвіття – негуста колосоподібна волоть, квітки зібрані напівзонтиками в пазухах верхніх листків. Квітки двостатеві, актиноморфні, з подвійною оцвітиною. Зубці чашечки однакової довжини або шилоподібні. Віночок рожевий. Цвіте в червні–серпні. Плід – коробочка. Розмножується вегетативно та насінням.

Рослина дубильна, кормова, лікарська, медоносна, декоративна. Зростає по берегах водойм, на болотах, заболочених луках. Поширена по всій Україні.

Родина Онагрові (*Onagraceae*)

Переважно трав'яні рослини або напівкущі з цілісними листками, супротивним або черговим листкорозміщенням. Квітки актиноморфні чи інколи трохи зигоморфні, здебільшого чотиричленні, поодинокі в пазухах листків або зібрані в китиці. Чашечка глибоко дво–, чотирироздільна. Віночок з двох–чотирьох (п'яти) вільних пелюсток. Тичинок стільки ж, або вдвічі більше. Маточка з нижньою двох-, чотиригніздою зав'яззю; стовпчик з головчастою або чотирилопатевою приймочкою. Зав'язь нижня, зростається з увігнутим квітколожем. Плід – багатонасінна (рідко одно–двонасінна) коробочка, ягода або горішок. Насінини дрібні, гладенькі або вкриті сосочками, часто на кінці з пучком волосків.

Відомо 21 рід і 680 види, поширені майже на всіх широтах, переважно в західних областях Північної і Південної Америки. В Україні наявні чотири роди і 33 види цієї родини.

Людвигія болотна (*Ludwigia palustris* (L.) Ell.). Однорічна болотна рослина з ниткоподібним повзучим кореневищем і тонким чотиригранним стеблом (рис. 136). Листкорозміщення супротивне. Листки черешкові, товстуваті, блискучі. Квітки поодинокі, пазушні, майже сидячі, з двома приквітками. Оцвітина проста, чашечкоподібна, утворена чотирма листочками, залишається біля плодів. Маточка з ниткоподібним стовпчиком і головчастою двороздільною приймочкою. Формула квітки – $*P_4A_4G_{(4)}$. Цвіте в травні–серпні (вересні). Плід – чотиригнізда, багатонасінна коробочка. Насіння гладеньке, блискуче.

Рис. 136. Людвигія болотна

Використовують людвигію болотну для *фарбування* тканин у жовтий колір.

Зростає в стоячих і тихоплинних водах. В Україні рідко трапляється в Закарпатті (Береговський район, окол. м. Берегово, с. Зміївка, урочище Чорний Мочар). Рослина занесена до «Червоної книги України».

Рід Зніт (*Epilobium*) – найбільший рід родини *Onagraceae*, представлений близько 200 видами. Переважно багаторічні трав'яні рослини з довгими повзучими пагонами. Листки без прилистків, сидячі або короткочерешкові, нижні – супротині, верхні – чергові. Квітки актиноморфні, маточково-тичинкові, без приквіток, поодинокі (в пазухах верхівкових листків), або зібрані в суцвіття. Чашечка глибокочотирироздільна або опадна. Віночок з чотирьох рожевих або білих пелюсток. Тичинок вісім, з них чотири довші за решту. Маточка з чотиригніздою зав'яззю, нитчастим стовпчиком і чотирироздільною або цілісною булавоподібною приймочкою. Формула квітки – $*K_4C_4A_{4+4}G_{(4)}$. Плід – лінійна чотиригранна і чотиригнізда стрічкоподібна коробочка, що розкривається чотирма стулками від верхівки до основи. Насіння дрібне, численне, з дрібним чубком з білих волосків на кінці.

В Україні відомо 17 видів цього роду, деякі з них доволі часто трапляються на болотах, заболочених берегах річок, на вологих луках, у чагарниках.

Зніт шорсткий (*Epilobium hirsutum* L., *Chamaenerion hirsutum* Scop.). Багаторічна рослина, заввишки 50–150 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор (рис. 137). Кореневище вкорочене, висхідне, із значною кількістю додаткових коренів. Восени розвиваються довгі м'ясисті кореневі пагони, покриті лускоподібними листками. Стебло висхідне, біля

основи – гранчасте, вище – циліндричне; вкорінюється у нижніх вузлах. Стебло, листки і зав'язь опушена. Листки завдовжки 6–10 *см*, завширшки 1–2 *см*, сидячі, напівстеблообгортні, дещо низбіжні, довгасто-ланцетні, по краю густо пилчасто-зубчасті.

Рис. 137. Зніт шорсткий

Квітки надзвичайно великі, діаметром 30 *мм*, оцвітина подвійна, чотиричленна. Чашолистки загострені, пелюстки пурпурові, на верхівці злегка виїмчасті. Зав'язь нижня, добре виражена. Приймочка чотирироздільна. Цвіте в червні–серпні. Плід – видовжена стручкоподібна коробочка, що розкривається до основи чотирма стулками. Насінини до 2 *мм* завдовжки, бурі, густо вкриті сосочками. Розмножується насінням і вегетативно – кореневищами та м'ясистими пагонами із лускоподібними листками, які утворюються восени біля основи стебла.

Рослина медоносна, вітамінна, лікарська.

Зростає на заболочених берегах річок, вологих луках, серед чагарників по всій Україні, в Карпатах тільки біля підніжжя гір, в Степу і Криму переважно по долинам річок і струмків.

Зніт дрібноквітковий (*Epilobium parviflorum* Schreb.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 20–60 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор. Кореневище вкорочене, висхідне. Стебло прямостояче, розгалужене. Листки в нижній частині стебла звужені в крилатий черешок, у середній – сидячі, із клиноподібною основою, опушені.

Квітки дрібні, діаметром до 8 *мм*, пелюстки бузкові, неглибоковиїмчасті. Приймочка чотирироздільна. Цвіте в червні–вересні. Волоски у п'ять разів перевищують насінину, розлогі. Волоски чубка набагато довші за насінину. Розмножується вегетативно – кореневищами і прикореневими розетковими пагонами, які утворюються восени.

Зростає на вологих та болотистих місцях по берегах річок, ставків і канав переважно у Лісостепу, рідше в Степу.

Зніт болотний (*Epilobium palustre* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–70 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор (рис. 138). Кореневище плагіотропне, вкорчене, тонке. Стебло прямостояче, голе, діаметром 2–3 *мм*. Біля основи стебла розвиваються додаткові висхідні пагони. Листки завдовжки до 6 *см*, завширшки 2–4 *мм*; сидячі, ланцетні, з клиноподібною основою, майже цілокраї, в пазухах листків формуються бічні пагони.

Рослина небагатоквіткова. Квітки дрібні, діаметром 5–7 *мм*. Пелюстки рожеві, глибоковиїмчасті. Приймочка маточки цілісна. Насінини

веретеноподібні, завдовжки 1,4–1,7 *мм*, із чубчиком рудуватих волосків. Цвіте в червні–вересні.

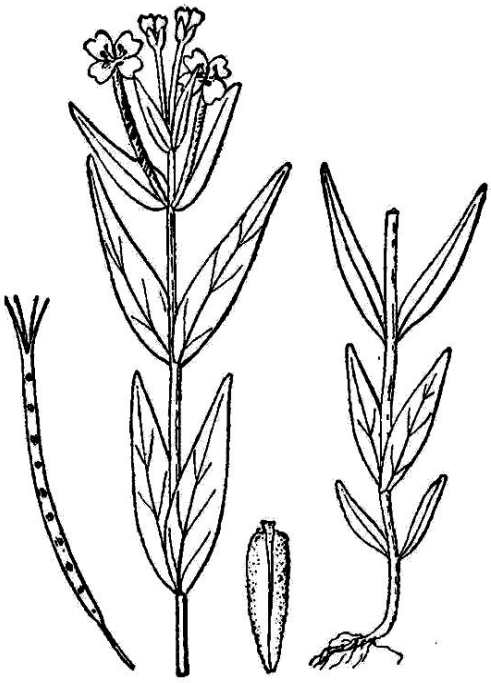

Рис. 138. Зніт болотний

Рослина лікарська, кормова, медоносна. Вона є кормом для довгоносиків.

Зростає на болотах, луках, сирих берегах річок та озер у лісових районах та Лісостепу, зрідка в Степу.

Родина Водяногоріхові (*Trapaceae*)

Однорічні водні трав'яні рослини з гнучким плаваючим у воді стеблом, прикріпленим до дна, мов якорем; нитчастими буруватими коренями. Характерна гетерофілія: спочатку з'являються ниткоподібні листки, які рано опадають; згодом по обидва боки листкових подушок виростають довгі, розсічені на волосоподібні частки фотосинтезуючі органи. Листки утворюють листкову мозаїку, завдяки різній довжині черешків. Квітки дрібні, поодинокі, пазушні, чотиричленні, з подвійною оцвітиною. Чашечка келихоподібна, глибокочотирироздільна, її частки попарно однаково розміщені у два кола, після цвітіння перетворюються на колючки, які залишаються біля плодів. Пелюстки вільні, білі, зрідка рожевуваті, прозорі, довші за чашолистки, діаметром до 8–10 *мм*. Зав'язь двогнізда. Плід однонасінний, кістянкоподібний, з кам'янистим ендокарпієм, який утворює тверду оболонку горіха з двома або чотирма рогами – виростами ендокарпію. Зародок з нерівними сім'ядолями: одна велика і м'ясиста, інша – у вигляді лусочки.

Це монотипна родина з одним родом – водяний горіх, який налічує 25 видів, що зростають у водах майже всієї земної кулі. В Україні відомо 9 видів водяного горіха.

Водяний горіх плаваючий (*Trapa natans L.*). Однорічна прикріплена до дна рослина; водний терофіт, аерогідатофіт, геліофіт, ентомофіл, автогам, барохор, гідрохор, зоохор (рис. 139). Корені двох типів: нитчасті, буруваті, темно-фіолетові, що виконують функцію закріплення, і додаткові водні волосоподібні, перисторозгалужені, блідо-зелені, що відходять із пазух двох відмерлих первинних листків. Стебло тонке, гнучке, інколи (залежно від глибини) надзвичайно довге - 60–120 см (іноді 400–800 см), розгалужене. Листки по 20–30 зібрані на верхівці пагонів у плаваючу розетку, діаметром 15–50 см. Підводні листки лінійні або нитчасті,

супротивні, швидко опадають. Плаваючі листки на черешках різної довжини від 3 до 10 (20) см, із циліндричним або з поздовжньо-еліптичним здуттям поблизу листкової пластинки. У середній частині черешки потовщені, заповнені повітроносною тканиною, виконують роль поплавків (плавальний апарат). Крім підтримання розетки на поверхні води вони ще виконують функцію регулювання її в поверхневому шарі води. У нічний час або напередодні дощу й восени розетки занурюються середньою частиною у воду на 2–3 см, а в денний час в оптимальних температурних умовах спливають на поверхню води. Листкові пластинками плаваючих листків розміром і формою нагадують листки берези, широкоромбічні, крупнозубчасті, завдовжки 3–4 см, завширшки 3–4,5 см, на верхівці надзвичайно зазубрені, зісподу по жилках опушені, розміщені мозаїчно. Квітки дрібні, поодинокі, пазушні, двостатеві, чотиричленні. Квітконіжки короткі й тонкі, із спрямованими догори і напівпритиснутими волосками. Оцвітина подвійна. Чашолистки залишаються біля плодів та розростаються в рогоподібні утворення. Пелюстки біло-рожеві, завдовжки 5–10 *мм*.

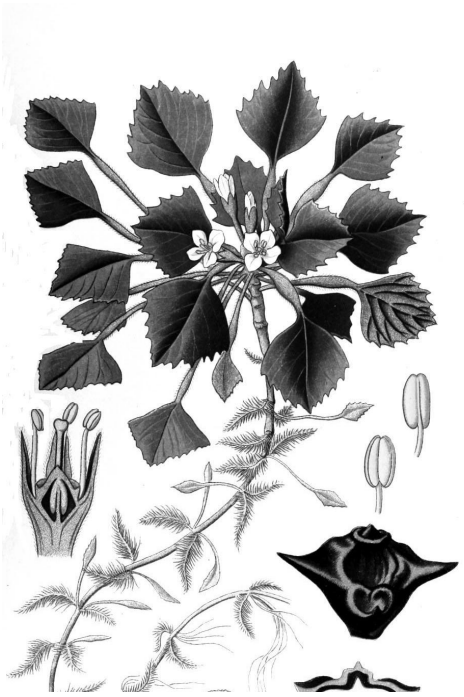

Рис. 139 Водяний горіх плаваючий

Тичинок чотири, маточка одна з двогніздою напівнижньою зав'яззю, тонкоциліндричним стовпчиком і головчастою приймочкою. Формула квітки – *$K_4C_4A_4G_{(2)}$. Цвіте на поверхні води, в травні–червні. Переважає самозапилення, причому іноді квітки не розкриваються, рідше відбувається запилення комахами. Після запилення квітки занурюються у воду, дозрівання плодів відбувається під водою. Плід горіхоподібний, однонасінний, крупний, завдовжки близько 2,5 *см*, завширшки 3–4 *см*, з добре вираженою коронкою діаметром 6–10 *мм*, майже чорного кольору, нечіткоборозенчасті або зовсім гладенькі, без борозенок і помітних скульптурних виступів. Розмножується насіннєво. Одна розетка в умовах України за вегетацію утворює 10–12 (20) плодів, з яких дозріває лише 5–8, інші не встигають дозріти через настання заморозків. Рослина прикріплена до субстрату минулорічним горіхом. При підніманні рівня води водяний горіх може відриватися від ґрунту і переміщуватися на значні відстані. Досягаючи відповідної товщини води, він укорінюється. Для проростання насіння потрібен період спокою 4–6 місяців, а після цього – достатньо висока температура води (не нижче 10–12° С). Перші розетки з'являються на початку червня. Найактивніший розвиток

листків, утворення бокових розеток і пуп'янків починаються за умов коли температура води досягає 20° С, масове цвітіння 20 – 23° С. Більша частина опалих на дно водойми плодів проростає наступної весни, інші – через один–два роки. Плоди зберігають життєздатність за умов наявності постійного шару води до трьох років. Для оптимального проростання потрібне освітлення. У випадку висихання й дії понижених температур (від 8–10° С і нижче) плоди втрачають схожість.

Вид вирізняється значною мінливістю. Цьому сприяє, передовсім, ізоляція раніше поширених місць зростань, швидке наростання змін екологічних чинників і особливо хімічного складу води. Тому в залежності від відмінностей усієї рослини, форми листків й особливо форми і будови плодів розрізняють кілька таксонів у ранзі виду, а також велику кількість підвидів, різновидів і форм.

Зростає у прісноводних евтрофних замкнутих або слабопроточних водоймах з тимчасовим або постійним зв'язком із руслом річки, на ділянках за умов коливання рівня води під час вегетації від 5–10 до 300–400 *см*; в озерах, затоках і руслах річок, мілководдях водосховищ, струмків, у водоймах боліт. У водах із швидкою течією не зростає. Оптимальними умовами є: товща води від 0,5 до 1,5 *м*, нейтральна або слабокисла реакція води. При pH 3,0–4,0 або вище 9,8 вид зникає. Негативно реагує на засолення водойм. При 0,1%-ному вмісті солей, зокрема NaCl, розріджується й зникає. Вегетує в умовах зниження розчиненого кисню і підвищення концентрації вуглекислого газу й сірководню. Слабке антропогенне евтрофування водойм стимулює його розвиток. Поширений у Закарпатті, Росточчі-Опіллі, Західному Поліссі. Рідкісний вид – охороняється, занесений до «Червоної книги України».

Індикатор евтрофних замкнутих або слабо проточних водойм з коливанням рівня води та мулисто-піщаним дном із значним шаром сапропелю.

Рослина має кормове, рибогосподарське, харчове (із просушеного і подрібненого насіння виробляють крупу і борошно), лікарське, барвникове, декоративне, водоохоронне значення. Нею живляться прісноводні криветки, листоїди, двокрилі комахи, в тому числі комарі, метелики воскові вогнівки, риби з родини коропові, гуси, качки, бобри, нутрії.

Перспективна для уведення в культуру. Піонер заростання стариць. Утворює щільний покрив із розеток, ізолює нижче лежачий шар води і сприяє для переходу сполук заліза й фосфатів із донних відкладів у воду. Його угруповання створюють у літній період функціональну неоднорідність в екосистемах водойм. У разі надмірного розростання у струмках проявляє негативну дію на риб. Ефективними методами регулювання чисельності особин водяного горіху є прокоси або використання травоїдних риб.

Порядок Бобоцвіті (*Fabales*)

Дерева, чагарники, напівчагарники і багаторічні або однорічні трави переважно з черговими, рідко супротивними, в основному складними (перистоскладними, рідше пальчастоскладними і трійчастими) або простими листками, в більшості випадків з прилистками. Квітки маточково-тичинкові або рідко маточкові й тичинкові, зигоморфні, рідше актиноморфні, в більшості випадків п'ятичленні, з подвійною оцвітиною, переважно зібрані у суцвіття – китиці, колоси або головки. Чашолистків п'ять (три–шість) вільних або частіше більш або менш зрослих. Пелюстки ізомерні чашолисткам, вільні або два передні зрослі біля основи, стулчасті або частіше черепитчасті, рідко пелюстки відсутні або вона одна. Тичинок в більшості десять, рідше дев'ять, іноді менше або, навпаки, тичинки численні. Нитки вільні або зрослі. Гінецей апокарпний, звичайно мономерний, рідко з двох або більше карпел, із термінальним стилодієм з головчастою приймочкою, з двома–багатьма насіннєвими зачатками в кожній карпелі. Плід – біб, рідше іншого типу.

Представники порядку поширені майже по всій земній кулі. Господарське значення надзвичайно велике: до нього входить багато цінних тропічних і позатропічних дерев та кущів, кормових трав, зернобобових, декоративних, технічних рослин, багато з них культивують.

Монотипний порядок, що включає три підродини, 650 родів і 18000 видів. У флорі України він представленний 59 родами і 340 видами.

Родина Бобові (*Fabaceae, Leguminosae*)

Відомо 650 родів, які налічують 18000 видів, поширених по всій земній кулі. Серед них є багато цінних зернобобових, кормових, лікарських, технічних, пряних, є також отруйні рослини, багато декоративних. Поділяється на три генетично близькі між собою підродини: Цезальпінієві, Мімозові і Бобові. На коренях більшості бобових (близько 70%), частини мімозових (10–15%) та деяких цезальпінієвих оселяються бульбочкові бактерії з роду різобіум (*Rhizobium*). Внаслідок їхньої діяльності, проникнувши до первинної кори, відбувається її розростання з утворенням на поверхні кореня бульбочок. Зрідка в бульбочках поселяються ціанобактерії. У результаті симбіозу з бактеріями бобові засвоюють не менше 100–140 *кг/га* атмосферного азоту і збагачують ґрунт азотними сполуками, що помітно збільшує вміст білка в насінні та зеленій масі бобових. Саме з цієї причини бобові використовують як зелене добриво. Насіння бобових виключно багате протеїном і при цьому містить достатню кількість крохмалю. Деякі культивовані види накопичують у насінні багато жирних олій.

Підродина Бобові (*Fabaideae*). Трави, кущі, рідше дерева, з пірчастими, трійчастими, пальчастими, рідше простими листками. Квітки

зигоморфні, п’ятичленні; чашолистки зрослі, неоднакові; віночок метеликоподібний, в якого верхня (найбільша) пелюстка називається парусом, або вітрилом, дві бічні – весла або крила, дві нижні, що зрослися – човник, тичинок десять, які частіше зрослися нитками в трубочку (однобратній андроцей), або дев’ять зрослися, а одна вільна (двобратній андроцей); біля їхньої основи є нектарники. Маточка одна, з одного плодолистка, з верхньою зав’язю; плід – біб, що розкривається двома стулками, рідше розпадається на окремі однонасінні членики. У флорі України підродина представлена 534 родами та 334 видами.

Рис. 140. Чина болотна

Чина болотна (*Lathyrus palustris* L.). Багаторічна трав’яна рослина, заввишки 30–100 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор (рис. 140). Стебло чіпке, крилате, розгалужене. Листки парнопірчасті, складні з двох–чотирьох пар листочків, рахіс закінчується розгалуженим вусиком. Листочки видовжено-ланцетні, на верхівці гострі, цілокраї, завдовжки 3–4 *см*, завширшки до 5 *мм*. Прилистки напівстрілоподібні, на верхівці загострені, завдовжки 5–10 *мм*, завширшки 1,5–2 *мм*.

Суцвіття – малоквіткова китиця, з трьох–п’ятьох лілових квіток. Оцвітина подвійна, зигоморфна, завдовжки 16–18 *мм*. Формула квітки – $\uparrow K_5C_{1+2+(2)}A_{10}\underline{G_1}$. Плід – біб, завдовжки 3–4 *см*, лінійно-ланцетний, після достигання майже чорний. Цвіте в липні–серпні. Розмножується насінням.

Рослина є кормом для цистоутворювальних нематод.

Зростає на вологих та заболочених луках, болотах, чагарниках у Лісовій зоні та Лісостепу.

Порядок Водянососонкоцвіті (*Hippuridales*)

Багаторічні водні, болотні або наземні трав’яні рослини з простими, лінійними, цілокраїми листками, кільчастим листкорозміщенням. Квітки дрібні, дво- або одностатеві. Плід кістянкоподібний, розпадається на окремі плодики.

Порядок включає три родини, 12 родів і близько 130 видів. У флорі України порядок представлений двома родинами, двома родами і чотирма видами.

Родина Столисникові (*Haloragaceae*)

Багаторічні водні, болотні або наземні трав’яні рослини з простими, рідше розгалуженими, трубчастими, густо облистсненими стеблами.

Листкорозміщення кільчасте. Листки гребінчасто-пірчастороздільні, з супротивними нитчастими, здебільшого цілокраїми частками. Квітки дрібні, одностатеві (рослини однодомні) і двостатеві, чергові, поодинокі або в кільцях, зібрані у верхівкові переривчасті суцвіття – колоси, що на час цвітіння піднімаються над поверхнею води. Верхівкові квітки у суцвітті тичинкові, середні – двостатеві, нижні – маточкові. Чашолистків і пелюсток по чотири, тичинок чотири–вісім. Завязь нижня, чотирироздільна, приймочок – чотири. Формула квітки: двостатевої – *$K_4C_4A_{4–8}G_{(4)}$, одностатевих – ♀*$K_4C_4G_{(4)}$, ♂*$K_4C_4A_{4–8}$. Плід кістянкоподібний, розпадається на чотири плодики.

Налічує 7 родів і біля 130 видів, поширених у водах усієї земної кулі й особливо в Австралії. В Україні родина представлена трьома видами одного роду.

Водопериця черговоквіткова (*Myriophyllum alterniflorum* DC.). Багаторічна трав'яна рослина, завдовжки 30–200 *см*, гідрофіл, анемофіл, барохор, гідрохор. Кореневище плагіотропне, тонке. Стебла тонкі, нерозгалужені, рідше малорозгалужені, світло-зелені, з рідкими бурими бородавочками, густо облистнені. Підводні листки гребінчасто-пірчастороздільні, із волосоподібними, гладенькими, цілокраїми частками, зібраними кільцями по чотири, повітряні приквіткові листки цілісні, чергові. Суцвіття колосоподібне завдовжки 0,5–3 *см*, до цвітіння поникле, із почергово розміщеними роздільностатевими дрібними квітками. Нижні квітки в суцвітті – маточкові, зібрані кільцями або супротивні, верхні – тичинкові, чергові. Пелюстки рожеві, швидко опадають. У тичинкових квіток пелюстки завдовжки до 2,5 *мм*, у 5–6 разів довші за чашечку; у маточкових квіток завдовжки біля 0,5 *мм*. Плід – чотирикістянка, гладенький, завдовжки біля 1,5 *мм*. Цвіте біля поверхні води в червні–вересні. Частіше розмножується вегетативно, рідше насіннєво.

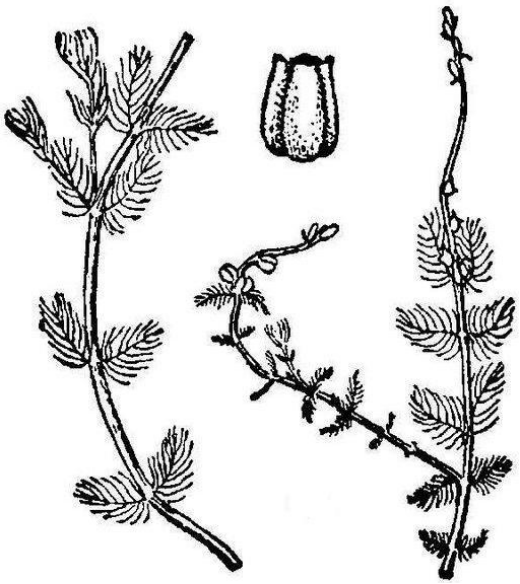

Рис. 141. Водопериця кільчаста

Надзвичайно рідко трапляється на Поліссі і в Лісостепу. Зростає в оліготрофних та мезотрофних, прісноводних, стоячих і повільноплинних водах, на глибині 50–100 (150) *см*.

Водопериця кільчаста (*Myriophyllum vertillatum* L.). Багаторічна трав'яна рослина, завдовжки 10–150 (300) *см*, анемофіл, барохор, гідрохор (рис. 141). Кореневище плагіотропне, завдовжки до 20 *см*, з численними додатковими тонкими корінцями. Стебла прості або

малорозгалужені, жовтуваті або коричнювато-зелені, ламкі. Листки завдовжки 20–40 *см*, зібрані в мутовки по (чотири) п'ять–шість, гребінчасто-пірчасті, із нитчастими супротивно розміщеними частками. Приквітки як і листки, гребінчасто-пірчастороздільні, по одному біля кожної квітки. Нижні приквітки – довші за квітки, верхні – дорівнюють їм. Суцвіття колосоподібне, переривчасте, завдовжки 5–16 *см*. Квітки дрібні, розміщені кільцями по чотири–шість; роздільностатеві та двостатеві, верхні – тичинкові, середні – маточково-тичинкові, нижні – маточкові. Пелюстки верхніх тичинкових і нижніх маточкових квіток білі або зеленуваті, середніх двостатевих – білі або рожеві. Плід кістянкоподібний, завдовжки 2–2,5 *мм*, заокруглений, гладенький, біля основи з горбочком. Цвіте над поверхнею води, в червні–серпні. Розмножується вегетативно – частинами кореневищ, вегетативних пагонів, здатних до утворення додаткових коренів та туріонами, рідше – насінням.

Рослина є кормом для стеблових нематод (тиленхід), черевоногих молюсків міленіїд, довгоносиків.

Зростає в прісноводних стоячих і повільно плинних водоймах, озерах, річках, на болотах, на глибині 20–150 (200) *см*, часто утворює зарості. У разі висихання водойм, на вологих місцях, на берегах дає наземні форми. Поширена по всій Україні, крім районів Полинового Степу

Водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum* L.). Багаторічна трав'яна, занурена, прикріплена до дна водойми рослина, завдовжки 30–150 (300) *см*, анемофіл, барохор, гідрохор. Кореневище повзуче, розгалужене, завдовжки до 30 *см*, утворює в нижніх вузлах білі нитчасті додаткові корені. Стебло прямостояче, округле, гнучке, розгалужене, білувате або світло-зелене, діаметром до 4 *мм*, густо облистнене. Листки пірчастороздільні завдовжки 15–30 *мм*, з нитчастими частками. Листкорозміщення кільчасте, по чотири (п'ять) листків у кільці. Суцвіття колосоподібне, завдовжки 3–10 *см*, полігамне, переривчасте, із розставленими квітками, під час цвітіння піднімається над поверхнею води. Квітки дрібні. Приквіток по три біля кожної квітки: біля верхніх тичинкових квіток – цілісні, коротші за квітки. Пелюстки квіток – блідо-рожеві. Плід кістянкоподібний, горбкуватий; завдовжки 2,5–3 *см*. Цвіте в червні–серпні.

Рослина містить багато кремнезему, її використовуть для полірування. Є кормом для прісноводних ракоподібних, черевоногих молюсків (ставковиків), бокоплавів, жуків-листоїдів, вузькокрилих молей, риб з родини коропові, нутрій.

Зростає в прісноводних та слабко мінералізованих стоячих і повільноплинних водах, у ставках і озерах, на глибині 25–200 *см*, інколи утворює густі зарості. Поширена по всій Україні, в Кримській обл. тільки в степових присивашських районах.

Родина Водянососонкові (*Hippuridaceae*)

Багаторічні напівзанурені або занурені у воду, іноді суходільні рослини, з повзучим почленованим кореневищем, від якого відходять численні порожнисті, міцні, прості стебла. Листкорозміщення кільчасте. Листки лінійні, цілокраї, завдовжки 1–9 *см*, завширшки до 1–2 *мм*, розташовані по 6–12 у кільці. Квітки двостатеві, рідко одностатеві, надзвичайно дрібні, сидячі, поодиноко розташовані у пазухах листків. Чашечка зелена, пелюстки відсутні, тичинка одна. Зав'язь нижня, одногніздна, з одним стовпчиком. Плід – кістянка, овальна, з обрубаною верхівкою, завдовжки близько 2 *мм* і завширшки 1 *мм*. Тичинка та стовпчики залишаються біля плоду. Формула квітки: двостатевої – $*P_4A_1G_{(2)}$, одностатевих – ♀$G_{(2)}$, ♂A_1.

Налічує три види, що належать до одного роду, поширені в Європі, Азії, Австралії, Північній Америці і Гренландії, в Україні є лише один вид.

Водяна сосонка ланцетолиста (*Hippuris lanceolata* Retz., *H. vulgaris* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–45 *см*, наполовину занурена у воду, гола; гідроохтофіл, анемофіл, гідрохор, орнітохор (рис. 142). Кореневище гіпогеогенне, плагіотропне, повзуче, почленоване, у вузлах укорінюється. Квітки поодинокі в пазухах листків, сидячі, дрібні, двостатеві або одностатеві (нижні – маточкові, верхні – тичинкові).

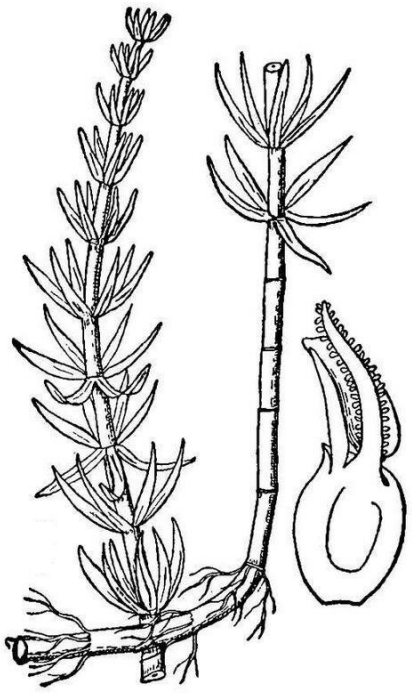

Рис. 142. Водяна сосонка ланцетолиста

Пелюстки розвинені. Зав'язь нижня, одногнізда; стовпчик ниткоподібний, приймочка червона. Цвіте в червні–серпні. Розмножується кореневищами та насінням.

Відомі дві форми*: f. fluviatilis* (Hoffm.) Guss. et Germ. – рослина напівзанурена або цілком занурена і *f. terrestris* Schwarz. – рослина суходільна.

Декоративна (для басейнів), лікарська (в народній медицині) рослина. Нею живляться прісноводні черевоногі молюски, лускокрилі комахи.

Зростає на болотах, у річках, озерах, ставках, на сирих луках по всій Україні, крім Полинового Степу. В Криму рідко, як занесена рослина (Старий Крим, ставок Сутащ).

Порядок Геранієцвіті (*Geraniales*)

Переважно трави, іноді чагарники, рідко невисокі дерева. Листки чергові, рідше супротивні, складні або розсічені чи більш або менш

глибоко лопатеві, з прилистками чи без них. Квітки актиноморфні або злегка зигоморфні, маточково-тичинкові, рідко маточкові й тичинкові, зібрані в цимозні суцвіття. Оцвітина подвійна, чашолистків п'ять, рідко чотири, в деяких – вісім, черепичастих чи скупчених, вільних або рідко зрослих біля основи, інколи пелюстки відсутні. Тичинок десять у двох колах, рідко тичинок 15 у трьох колах; нитки більш або менш зрослі біля основи. Нерідко є нектарні залозки. Гінецей ценокарпний, з двох–трьох, п'яти чи восьми карпел, із стилодіями, що зрослися в простий стовпчик. Зав'язь верхня, з одним, двома або кількома більш-менш повислими насіннєвими зачатками в кожному гнізді. Плоди різного типу.

Налічує девять родин, 22 роди і 1680 видів, з них представники п'яти родин поширені в західній півкулі, особливо в гірських регіонах Центральної і Південної Америки.

Родина Геранієві (*Geraniacaea*)

Трави, рідше кущі або напівкущі, з черговими, часом супротивними листками з прилистками. Квітки п'ятичленні, колові, правильні або неправильні, тичинок десять, рідше п'ять або 15; маточка одна, з п'яти зрослих плодолистків, зав'язь верхня, п'ятигнізда; плід – коробочка. По достиганні коробочки плодолистки роз'єднуються, відстають від центральної колонки і стрімко загинаються вгору, розсіюючи насіння.

Налічує 5–11 родів і 600–750 видів, поширених в основному в помірному поясі. В Україні – три роди і 32 види.

Герань болотна (*Geranium palustre* L.). Багаторічна рослина, заввишки 40–70 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, автохор, баліст. Кореневище товсте, косе. Стебло прямостояче або висхідне, розгалужене, з довгими міжвузлями, потовщеннями у вузлах, короткоопушене жорсткими, відхиленими волосками. Нижні листки, довгочерешкові (черешки завдовжки до 20 *см*), в обрисі п'ятикутні, завдовжки 4–7 *см*, завширшки 7–10 *см*, пальчастороздільні, з широкоромбічними, у верхній третині зубчастими частками. Цвіте в липні–вересні. Розмножується вегетативно та насіннєво.

Квітки поодинокі, актиноморфні, двостатеві. Квітконіжки довгі (6–10 *см*). Оцвітина подвійна, п'ятичленна, пелюстки віночка оберненояйцеподібні, завдовжки до 15 *мм*, удвічі перевищують чашолистки, фіолетово-червоні, біля основи війчасті. Формула квітки – $*K_5C_5A_{10}G_{\underline{(5)}}$. Плоди з видовженим, голим носиком, бурі, розсіяно волосисті.

Зростає на болотах і заболочених луках по всій Україні.

Порядок Селероцвіті або Аралієцвіті (*Apiales, Araliales*)

Дерева, кущі або трави з простими цілісними або пальчасто- чи пірчастоскладними листками з прилистками або з піхвою.

Листкорозміщення чергове, рідко супротивне або кільчасте. Квітки дрібні, п'ятичленні, зібрані у верхівкові або пазушні зонтики, рідко в китиці або колоски. Приросла до зав'язі чашечка має лопаті у вигляді маленьких зубців, які часто редуковані або навіть відсутні. Пелюстки майже завжди вільні, стулчасті або навіть більш чи менш черепитчасті, рідко відсутні. Тичинок стільки ж, як і пелюсток, і вони чергуються з ними, іноді тичинок удвічі більше або навіть багато. Гінецей ценокарпний, з двох, рідше з трьох–п'ятьох (зрідка більше) плодолистків. Часто стовпчик або окремі стилодії розширені біля основи в стилоподій, злитий з нектарним диском. Зав'язь нижня, рідко напівнижня, увінчана залозистим нектарним диском, або стилоподієм. У кожному гнізді зав'язі по одному повислому насіннєвому зачатку. Плід – кістянка, ягода або вислоплідник.

Порядок об'єднує три родини, понад 380 родів і більше як 3800 видів. В Україні – дві родини, 67 родів і близько 160 видів.

Родина Селерові або Зонтичні (*Apiaceae, Umbelliferae*)

Переважно трави, рідше (в тропіках) деревоподібні рослини з порожнистими стеблами і здебільшого складними, надзвичайно розсіченими листками, часто зі здутими піхвами, що охоплюють стебло. Квітки дрібні маточково-тичинкові, зібрані в складні або прості зонтики чи головки; біля основи простих зонтиків – обгорточка, а біля основи складного зонтика – обгортка, проте часом вони відсутні. Членів оцвітини у квітці й тичинок – п'ять. Чашечка редукована, п'ятизубчаста, іноді її немає, пелюстки вільні, у крайових квіток часто неоднакові, верхівки їх загнуті всередину. Маточка утворена двома плодолистками, з нижньою двогніздою зав'яззю. Стовпчиків два, біля основи з нектароносним диском. Формула квітки – $*К_{(5)}С_5А_5G_{(2)}$. Плід – двосім'янка або вислоплідник, у якому дві сім'янки з'єднані між собою карпофором. На спинці сім'янок є п'ять більш або менш помітних ребер, а між ними жолобки або борозенки з олійними канальцями.

Багато зонтичних містять різні ефірні олії у плодах, листках та інших органах, тому деякі види вирощують як цінні ефіроолійні, пряні й городні культури. Серед представників цієї родини є чимало отруйних рослин.

Це велика родина, яка налічує біля 300 родів і понад 3000 видів, поширених майже по всій земній кулі, але переважно у північній помірній зоні і в меншій кількості – в горах тропіків. У флорі Україні – 66 родів і 155 видів.

Щитолисник звичайний (*Hydrocotyle vulgaris* L.). Дворічна болотна рослина, заввишки (5) 10–60 *см*; тенагофіт, ентомофіл, гідрохор, орнітохор (рис. 143). Коренева система вторинна гоморизна, за рахунок розвитку у вузлах плагіотропного повзучого стебла додаткових коренів. Стебло тонке, повзуче, діаметром 2–3 *мм*, завдовжки до 50 *см*, вкорінюється у вузлах.

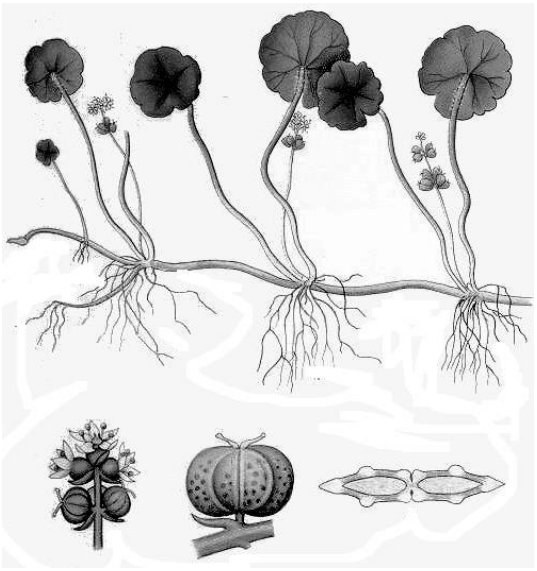

Рис. 143. Щитолисник звичайний

Листки з довгими прямостоячими черешками завдовжки 5–15 (30) *см*, прикріпленими до центра щитоподібної пластинки, діаметром 2,5–5 *см*, з городчастим краєм.

Суцвіття – малоквіткові головчасті зонтики. Квітки двостатеві, майже сидячі, дрібні, діаметром 2–3 *мм*. Пелюстки білі. Плоди двосім'янки, завдовжки 1,5 *мм* і завширшки 2 *мм*, покриті червонуватими бородавочками, стиснутими з боків. Цвіте в червні–серпні. Розмножується кореневищами і насінням.

Ростуть на болотах, іноді в воді, на болотистих луках, у зріджених вільшняках. Трапляються надзвичайно рідко, в Західному Лісостепу (Тернопільська обл., у околицях м. Бучача; Львівська обл., Камянсько-Бузький та Сокальський райони). Вид охороняється, занесений до «Червоної книги України».

Омег водяний (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.). Одно-, дво-, або багаторічна рослина (наземні і земноводні форми, що зростають у мілководних водоймах, є одно- і дворічними, водні – багаторічними рослинами), заввишки 50–150 *см*; терофіт, гемікриптофіт, геліофіт широкої екологічної амплітуди; гідроохтофіт, гелофіт, ентомофіл, анемохор, гідрохор (рис. 144). Коренева система вторинна гоморизна, корені без потовщень, з тонкими, нитчастими додатковими коренями, що розвиваються у нижніх вузлах стебла. Воно прямостояче, порожнисте, борозенчасте, голе, розгалужене, біля основи потовщене, діаметром 3–8 *мм*. Характерна гетерофілія: занурені у воду листки три- або чотирипірчасторозсічені, з нитчастими кінцевими частками, завдовжки 18–60 *см*, повітряні – двічі–тричіпірчасторозсічені, з колінчасто відігнутою донизу пластинкою і дрібними яйцеподібними, пірчастонадрізаними частками завдовжки 4–6 *мм*, завширшки біля 1 *мм*. Пластинка листка вирізняється значною мінливістю.

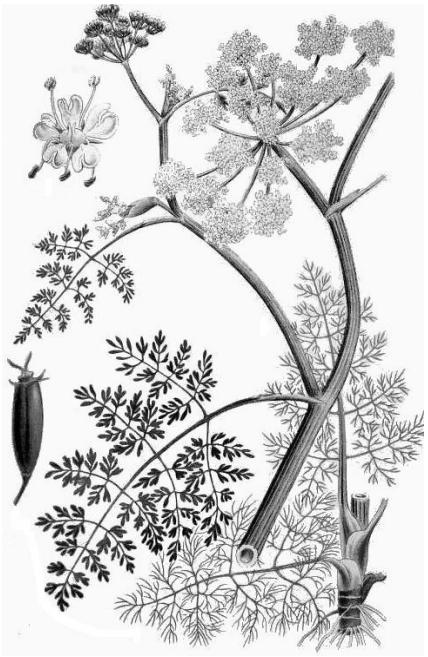

Рис. 144. Омег водяний

Суцвіття – складний зонтик, до 4 *см* діаметром, з 7–12 променями, на коротких ніжках. Суцвіття супротивне листкам або пазушне, без обгортки, але з обгорточками, з п'яти–десяти лінійно-ланцетних

листочків, завдовжки 4–6 *мм* і завширшки до 1 *мм*. Квітки двостатеві, п'ятичленні, із ланцетними зубцями чашечки та білими пелюстками. Для омега водяного характерна протероандрія. Маточкова і тичинкова фаза цвітіння обмежені у часі. У двостатевих квітках стовпчики маточки видовжуються і розходяться в боки тільки після відмирання тичинок. Плід – світло-коричневий веслоплідник (двосім'янка), яйцеподібний, продовгуватий, завдовжки 2–3 *мм*, із п'ятьма широконитчастими маловипнутими ребрами. Одна особина утворює біля 6000 насінин. Цвіте в червні–вересні. Розмножується вегетативно (рідко) і насіннєво.

Характеризується внутрішньовидовим різноманіттям. За формою плодів виділені дві різновидності: *var. aquaticum* (рослини з продовгуватими, циліндричними або яйцеподібними плодами, завдовжки 4–5 *мм*) і *var. microcarpum* (рослини з еліптичними плодами, завдовжки 2–2,5 *мм*)

Зростає на болотах, вологих луках, по берегах евтрофних замкнутих водойм з коливанням рівня води впродовж вегетації, на ділянках з товщею води 0–50 *см*. Трапляється у водоймах, розміщених на висоті до 500 *м* над рівнем моря. Вид здатен розвиватися на бідних грунтах. Задовільно розвивається на ділянках посиленого антропогенного евтрофування водойм і високого вмісту солей у воді. В умовах синантропізації отримує більш широкий розвиток і поширення. Поширена рослина по всій Україні, але в Криму трапляється рідко.

Декоративна, лікарська (при захворюваннях дихальних шляхів, бронхіті, бронхіальній астмі, як сечогінний засіб у разі запалення сечового міхура, як заспокійливий при болях і накопиченні газів у шлунку та кишківнику). ***Вважається отруйною***, на пасовищах худоба уникає її. Однак нею живляться бобри, нутрії, жуки-листоїди, довгоносики, вузькокрилі молі, двокрилі комахи, в тому числі комарі.

Омег морківнолистий (*Oenanthe silaifolia* M. Bieb.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 25–50 *см*; гідроохтофіт, ентомофіл, анемохор, гідрохор. Корені шнуроподібні, потовщені. Стебло прямостояче. Суцвіття – шести–десятипроменевий зонтик, до 4–6 *см* діаметром. Осі суцвіття ребристі, шорсткуваті, під час плодоношення потовщені. Стовпчики товстуваті, прямі. Плоди – мерикарпії, призматичні, верхівка і зісподу зрізані, завдовжки 2–2,5 *мм*. Цвіте в червні–серпні. Розмножується насінням.

Зростає на болотах, вологих луках і біля води в Закарпатті, Правобережному Лісостепу, Правобережному Степу, Північному Криму та на південному березі Криму.

Цикута отруйна (*Cicuta virosa* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–100 *см*; плейстогелофіт, анемохор, гідрохор (рис. 145). Кореневище прямостояче, вкорочене, товсте, м'ясисте, ранньою весною щільне, округле, восени довгасте, поперечнозморшкувате, розділене поперечними

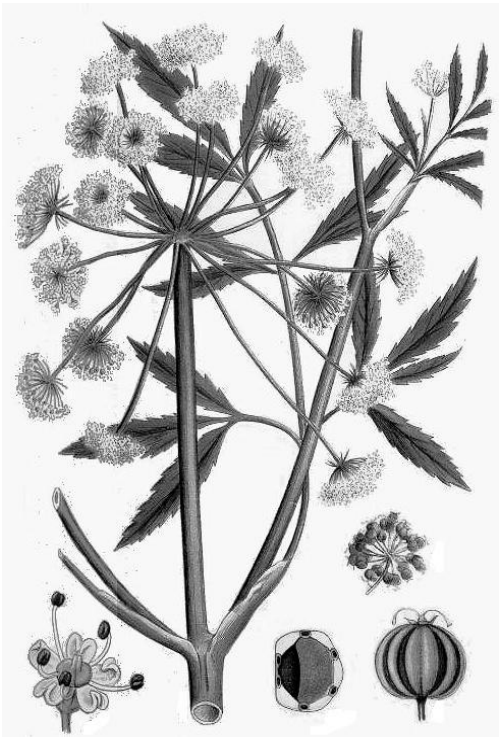

Рис. 145. Цикута отруйна

перетинками на кілька порожнин. Стебло прямостояче, гладеньке, округле, з порожнистими міжвузлями, в нижніх вузлах з довгими додатковими коренями, верхівка розгалужена. Листки черешкові, двічі-, тричіпірчасторозсічені, з вузьколанцетними або лінійними частками, гостропилчастими по краях. Листки генеративних пагонів дрібніші, менш розчленовані за прикореневі, з вираженою піхвою.

Суцвіття – складний зонтик, з 10–20 головними променями, без обгортки або вона з одного–двох листочків, обгорточка – з 8–12 листочків, лінійних, значно коротших, ніж квітконіжки. Квітки двостатеві, дрібні, чашечка редукована, віночок з п'яти білих пелюсток. Плоди – двосім'янки, майже кулясті, завдовжки до 2 *мм*, кожен плодик з п'ятьма товстуватими плоскими ребрами. Цвіте в липні–серпні. Розмножується насінням.

Рослина надзвичайно отруйна! *Інсектицидна, лікарська* (при психозах і епілепсії, як спазмолітичний засіб).

Зростає по болотах, вологих луках, біля берегів, у воді. Розсіяно трапляється по всій Україні, крім Карпат і Криму, переважно на Поліссі і в Лісостепу, Закарпатті – надзвичайно рідко.

Вех сизароподібний (*Sium sisaroideum* DC). Багаторічна рослина заввишки 50–100 *см*; гідроохтофіт, геліосциофіт, гемікриптофіт, ентомофіл, аутохор, барохор, гідрохор (рис. 146). Кореневище повзуче, завдовжки до 30 *см*. Корені додаткові, тонкі, утворюють мичку. Стебло прямостояче, дрібноборозенчасте, порожнисте. Листки непарнопірчасті: нижні – мають три–сім пар яйцеподібно-ланцетних, гострих, біля основи серцеподібних сегментів, верхні – трійчасті з вузьколанцетними, загостреними частками. Черешки листків без поперечних перетинок.

Суцвіття – складний зонтик. Квітки двостатеві, зубчики чашечки малопомітні, віночок білий. Обгортки та обгорточки суцвіття мають п'ять–сім лінійно-ланцетних листочків, зубці чашечки короткі, малопомітні. Плоди – мерикарпії, завдовжки 2,5–3 *мм*, з нитчастими ребрами. Цвіте в липні–серпні. Розмножується вегетативно (пагонами, кореневищами) та насіннєво. Утворює водну форму з гігроморфними стеблами.

Зростає на болотах, по берегах річок, озер, струмків, у меліоративних канавах, на заливних луках по всій Україні, крім Карпат.

Індикатор новоутворених алювіальних ділянок, а також територій з підтопленням і акумулятивними процесами, порушених ділянок (меліоративні канали).

Декоративна, ефіроолійна, лікарська, отруйна рослина, однак корінь містить цукор, за що рослина одержала назву «цукрові чи солодкі корені». Приймають участь у заростанні водойм.

Вех широколистий (*Sium latifolium* L). Багаторічна трав'яна рослина (рис. 147), заввишки 100–150 *см*; гемікриптофіт, улігінозофіт, гелофіт, геліосциофіт, гідроохтофіт, ентомофіл, барохор, гідрохор. Кореневище пряме, потовщене, завтовшки до 5 *см*. Корені шнуроподібні, завдовжки до 15–20 *см*, утворюють густу мичку. Стебло прямостояче, гостроребристе, вгорі розгалужене, заввишки 30–150 *см*. Рослина гетерофільна: нижні під-

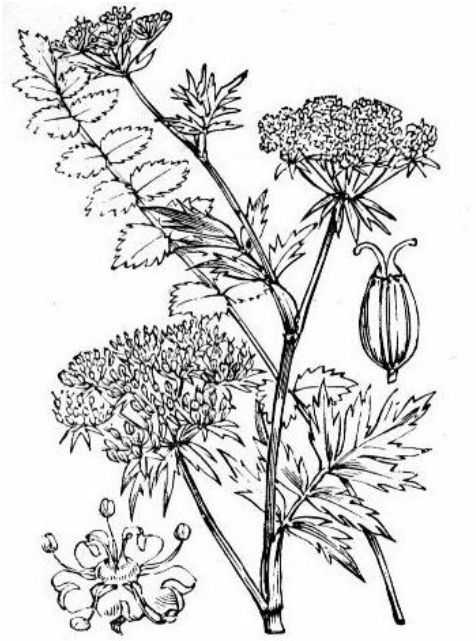

Рис. 146. Вех сизароподібний

Рис. 147. Вех широколистий

водні листки із пластинками дрібнорозсіченими на нитчасті частки, повітряні листки непарнопірчасті, завдовжки 15–30 *см* і завширшки біля 10 *см*, із трьох–семи продовгуватих або ланцетоподібних, сидячих дрібнопилчастих листочків, завдовжки 5–10 *см* і завширшки 1–2,5 *см*. Черешки листків із поперечними перетинками.

Суцвіття – складний 10–14-променевий зонтик, верхівкові зонтики мають до 30 променів, діаметром 6–12 *см*. Листочки обгортки та обгорточок лінійно-ланцетоподібні, відігнуті, тонкозагострені. Квітки двостатеві, оцвітина подвійна, п'ятичленна. Чашечка з п'яти продовгуватих або лінійно-продовгуватих, гострих зубчиків. Пелюстки білі виїмчасті, широкооберненояйцеподібні, вдвічі–тричі довші за зубці чашечки. Плоди – яйцеподібні або овальні двосім'янки, завдовжки до 3 *мм*, з п'ятьма

нитчастими виступаючими ребрами. Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно (кореневищами, кореневими паростками) і насіннєво. Початок вегетації відбувається зазвичай у прибережній екофазі на глибині до 60 *см*, у даному разі утворюється *f. submersa*, цвіте і плодоносить – у болотній і наземній екофазах (*f. terrestris*).

Рослина декоративна, лікарська, ефіроолійна, отруйна, берегозахисна, піонер заростання новоутворених місцьзростань. Нею живляться жуки-листоїди, довгоносики, попелиці, личинки (гусінь) лускокрилих комах.

Індикатор мезо-евтрофних водойм з коливаннями рівня води впродовж вегетації, мулисто-глинистих відкладів, багатих на карбонат кальцію, ділянок з ґрунтовим підтопленням, та місцезростань з тривалим затопленням.

Зростає на берегах та мілководді прісноводних, замкнутих і малопроточних водойм, заболочених луках, болотах в усіх районах Лісостепу України. Зниження рівня води стимулює розвиток. У разі підсилення антропогенного евтрофування водойм життєвість і продуктивність популяцій знижується.

Сієла пряма (*Siela erecta* (Huds.) M. Pimen.). Багаторічна трав'яна рослина заввишки 30–80 *см*; гемікриптофіт, гелофіт, геліофіт, гідроохтофіт, ентомофіл, барохор, гідрохор. Кореневище тонке, з повзучими пагонами та прикореневими розетками листків. Рослина гола. Стебла прямостячі, майже округлі, порожнисті, розгалужені. Листки пірчасторозсічені, нижні на черешках, з чотирма–дев'ятьма парами яйцеподібно-довгастих надрізано-пилчастих часток; листки нижньої пари дрібніші; верхні листки зменшені, сидячі, утворюють розширену, по краю плівчасту піхву.

Суцвіття – складний 10–20-променевий зонтик, на короткій ніжці, обгортка і обгорточка із численних ланцетних цілісних або надрізаних листків. Квітки двостатеві, оцвітина подвійна. Зубці чашечки шилоподібні, пелюстки віночка білі, стовпчики відігнуті вниз. Плоди – двосім'янки, широкояйцеподібні, завдовжки до 2 *мм*. Цвіте в червні–серпні. Розмножується кореневищами та насінням. Утворює плаваючу форму.

Перспективна кормова, декоративна і водоохоронна рослина. Зростає на вологих луках, по берегах річок, канав, на знижених ділянках з поверхневим і ґрунтовим підтопленням, заходить у воду. Індикатор ділянок з постійним грунтовим і непостійним поверхневим підтопленням, прибережних ділянок водойм з коливаннями рівня води. Поширена по всій Україні.

Маточник болотний (*Ostericum palustre* (Bess.) Bess.). Дворічна рослина, заввишки 50–80 *см*. Стебло прямостояче, гостроребристо-борозенчасте, порожнисте (рис. 148). Стеблових листків – два–чотири, вони крупні, широкотрикутні, їхні пластинки зігнуті колінчасто вниз, двічі-тричі пірчасторозсічені, з яйцеподібними крупнопилчастими частками.

Верхні листки з розширеними піхвами, відхиленими від стебла. Суцвіття – складний зонтик, діаметром 5–7 *см*, з 8–30 променями. Обгортка відсутня, обгорточка із багатьох лінійно-ланцетних листочків. Квітки двостатеві, пелюстки – білі. Плоди – двосім'янки, овально-довгасті, 4–5 *мм* завдовжки. Цвіте в травні–серпні. Розмножується насінням.

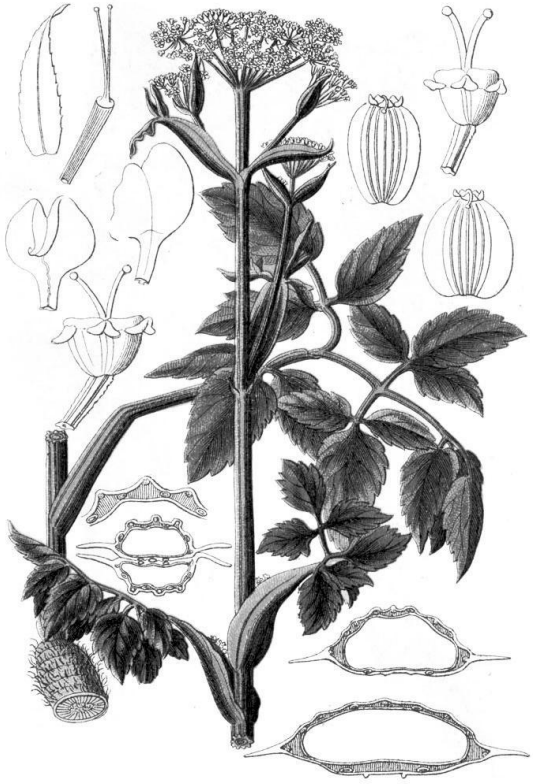

Рис. 148. Маточник болотний

Зростає по берегах водойм, заболочених луках, на болотах, вільшняках на Поліссі, в Лісостепу, Степу.

Дягель лікарський (*Archangelica officinalis* Hoffm.). Дворічна рослина, заввишки 120–180 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор, гідрохор (рис. 149). Кореневище пряме, вкорочене, зморшкувате. Стебло прямостояче, розгалужене, борозенчасте, порожнисте, товсте, діаметром 1,5–6 *см*. Листки завдовжки до 80 *см*, зі здутою піхвою, двічі–тричі пірчасторозсічені, кінцеві частки завдовжки 5–8 *см*, трилопатеві, гостропилчасті. Суцвіття – складний зонтик, діаметром 10–17 *см*, з численними опушеними променями, без обгортки. Обгорточки багатолисті, із багатьох лінійних листочків, що за довжиною дорівнюють квітконіжкам. Квітки двостатеві. Чашечка редукована, пелюсток п'ять, білих або зеленуватих. Плоди – двосім'янки, широкоовальні, завдовжки 5 *мм*, завширшки 3–5 *мм*, із випуклими серединними та крилоподібними крайовими ребрами. Цвіте в червні–серпні (вересні).

Рослина лікарська, *пряна*, *ефіроолійна* (з насіння добувають ефірну олію), *харчова* (молоді зелені пагони і листкові черешки використовують у кондитерській справі). Культивують.

Зростає по берегах прісноводних, проточних водойм, у вільшняках, на заболочених луках, болотах у Закарпатті, Карпатах, Лісостепу, Степу.

Дудник лісовий (*Angelica sylvestris* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 100–200 *см*. Стебло прямостояче, круглясте, дудчасте, гладеньке, вгорі розгалужене і

Рис. 149. Дягель лікарський

трохи гранчасте. Листки з широкими мішкоподібноздутими піхвами; їхні пластинки широкотрикутні, двічі-тричіпірчасторозсічені, завдовжки до 60 *см*; частки яйцеподібнодовгасті, дрібно- і гостропилчасті. Зонтики великі, з 18–30 променями. Обгортки немає або вона з небагатьох листочків; обгорточки багатолисті. Пелюстки білі. Плоди двосім'янки, завдовжки 4–6 *мм*, широкоовальні, стиснуті зі спинки, з серединними ребрами; крайові ребра крилоподібні. Цвіте в липні–вересні. Є кормом для довгоносиків.

Зростає поодиноко в долинах рік, сирих лісах, на вологих луках у більшій частині України, крім Криму. В Степ заходить тільки по долинам рік.

Рис. 150. Смовдь болотна

Смовдь болотна (*Peucedanum palustre* (L.) Moench, *Calestania palustris* (L.) K.- Pol., *Selinum palustre* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–120 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор, гідрохор (рис. 150). Стебло прямостояче порожнисте, ребристо-борозенчасте, розгалужене. Прикореневі листки великі, на довгих черешках, глибоко двічі–тричіпірчасторозсічені, в обрисі трикутні, з довгасто-лінійними гострокінцевими частками. Стеблові листки менш розвинуті, на коротких черешках, верхні майже сидячі.

Суцвіття – складний зонтик, із 15–30 шорсткоопушеними променями. Обгортки та обгорточки з 7–12 яйцеподібно-ланцетних, довгастозагострених листочків, із білою облямівкою, по краю війчастих. Квітки двостатеві, до розпускання рожеві, згодом білі. Плоди широко-еліптичні двосім'янки, завдовжки близько 5 *мм*. Цвіте в липні–серпні. Розмножується насінням.

Рослиною живляться бобри.

Зростає на болотах, по вільшняках в Карпатах, на Поліссі і в Лісостепу.

Порядок Черсакоцвіті (*Dipsacales*)

Невеликі дерева, кущі, трави із супротивними, рідше кільчастими або черговими простими, цілісними, лопатевими або інколи пірчастими листками, без прилистків чи з їхніми рудиментами. Квітки маточково-тичинкові, актиноморфні або зигоморфні, чотири-, п'ятичленні, із зрослопелюстковим віночком, зібрані в різноманітні суцвіття. Частки віночка черепитчасті, іноді стулчасті. Тичинки прикріплені до трубочки або зіву віночка, їх стільки ж, як часток віночка або менше. Гінецей ценокарпний, з двох–п'яти карпел з вільними або більш чи менш зрослими стилодіями; зав'язь нижня, рідко напівнижня, з одним–багатьма

насіннєвими зачатками в кожному гнізді або в єдиній фертильній карпелі. Плоди різних типів, розкривні чи нерозкривні.

Порядок включає вісім родин, 45 родів та понад 1260 видів. В Україні представлений шістьома родинами, 17 родами і 72 видами.

Родина Валеріанові (*Valerianaceae*)

Здебільшого трави, рідше напівкущі або кущі із супротивними, найчастіше пірчасторозсіченими листками. Квітки маточково-тичинкові, зигоморфні або асиметричні. Чашечка під час цвітіння мало помітна, біля плодів розростається і має вигляд пучка волосків (летючки). Віночок трубчасто-лійкоподібний, з відгином із трьох–чотирьох нерівних лопатей, унизу трубочка віночка утворює мішкоподібну шпорку. Тичинок три–чотири (рідше одна–дві), решта недорозвинуті. Зав'язь нижня, тригнізда, але розвивається тільки одне гніздо з одним оберненим висячим насіннєвим зачатком. Плід – сімянка, іноді з летючкою.

Об'єднує 13 родів і близько 400 видів, розповсюджених надзвичайно широко, особливо в помірних широтах північної півкулі (переважно в Середземномор'ї та Західній Азії), а також в Андах Південної Америки; відсутні в Австралії, Новій Зеландії та більшій частині Африки. В Україні родина представлена трьома родами і 31 видом.

Рис. 151. Валеріана висока

Валеріана висока, в. болотна (*Valeriana exaltata* Mikan fil., *V. palustris* Kreyer). Багаторічна трав'яна болотна рослина, заввишки 40–100 *см* (рис. 151). Корені тонкі. Листки пірчасторозсічені. Квітки зигоморфні, маточково-тичинкові, з двома яйцеподібно-ланцетними або широколанцетними приквітками. Віночок трубчасто-лійкоподібний, рожевий або блідо-рожевий, з п'ятилопатевим неправильним відгином, біля основи трубочки з порожнистим горбиком. Тичинок три, прикріплені до основи трубочки віночка. Зав'язь нижня, тригнізда, з одним плідним і двома безплідними гніздами. Формула квітки – $\uparrow K_{(5)}C_{(5)}A_3G_{(1+2)}$. Плід завдовжки 2–4 *мм*, з випуклого боку без волосків, з плоскої – з рідкими волосками або голі. Цвіте в червні–липні.

Лікарська рослина. Нею живляться цистоутворювальні нематоди, мінуючі мухи, бобри.

Зростає на трав'янисто-осокових болотах в Карпатах, на Поліссі, в Лісостепу, Степу (по долинам річок) і Криму.

Підклас Ламіїди або Губоцвітоподібні (*Lamiidae*)

Дерева, кущі, трави, надзвичайно різноманітні на вигляд. Листки без прилистків, рідше з ними, листкорозміщення – чергове або частіше супротивне, іноді кільчасте. Квітки майже завжди зрослопелюсткові, гінецей здебільшого складається з двох плодолистків.

Порядок Тирличецвіті *(Gentianales)*

Дерева, чагарники і трави з простими й цілісними листками, без прилистків, рідше з ними. Листкорозміщення супротивне, іноді – кільчасте. Квітки зібрані в цимозні, рідше рацемозні суцвіття, іноді вони поодинокі. Квітки маточково-тичинкові, рідко маточкові й тичинкові, частіше актиноморфні або майже актиноморфні, з подвійною оцвітиною. Віночок зрослопелюстковий, лопаті віночка згорнуті в бруньці, скручені, рідше стулчасті – це найхарактерніша риса цього порядку. Тичинок стільки ж, як і пелюсток, і вони чергуються з ними, рідше їх менше. Нитки приросли до трубочки віночка. Гінецей ценокарпний, з двох або рідше трьох–п'яти (до восьми) плодолистків. Зав'язь верхня або рідко напівнижня, переважно одногнізда, з (одним-) багатьма насіннєвими зачатками в кожному гнізді або на кожній плаценті. Плід – коробочка або іншого типу.

Надзвичайно значний за обсягом порядок, до якого належать 13 родин і 15 підродин, понад 900 родів та близько 13000 видів, що зростають як у тропіках і субтропіках, так і в областях з помірним кліматом. У флорі України наявні представники 5 родин.

Родина Маренові (*Rubiaceae*)

Трави, а в тропіках і субтропіках – переважно дерева, кущі або ліани. Листки супротивні, часто з великими міжчерешковими прилистками, тому листкорозміщення схоже на кільчасте. Квітки дрібні, актиноморфні, маточково-тичинкові, чотири-, п'ятитичленні, зібрані у волоті, складені з несправжніх зонтиків. Маточка утворена з двох–п'ятьох плодолистків з нижньою двогніздою зав'яззю, у кожному гнізді один або багато прямих насіннєвих зачатків, з одним покривом. Плоди – сухі, горішкоподібні, рідше у вигляді коробочки або кістянки.

Це найбільша родина у порядку Тирличецвіті, яка налічує біля 500 родів і 7000 видів, поширених майже по всій земній кулі, особливо в тропіках та субтропіках, а також в областях з помірно теплим кліматом, небагато видів зростає в холодних областях (навіть в Арктиці і Антарктиці). У флорі України – 6 родів і 77 видів.

Рід Підмаренник (*Galium*). Однорічні і багаторічні трав'яні рослини. Листки в несправжніх кільцях по 4–14. Суцвіття верхівкові або пазушні волоті або напівзонтики; рідко квітки поодинокі, пазушні. Квітки чотиричленні. Віночок колесоподібний, з короткодзвоникуватою надзвичайно короткою трубочкою, інколи без помітної трубочки. Тичинок чотири. Маточка одна складається з двох зрослих плодолистків. Стовпчиків переважно один, іноді їх два, біля основи з'єднаних або вільних завязь –нижня. Формула квітки – $*K_{(4)}C_{(4)}A_4G_{(2)}$. Плоди сухі, розпадаються на два горішки.

Підмаренник багновий (*Galium uliginosum* L.) Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–80 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор. Стебла розгалужені. Листки в кільцях по чотири, шість, вісім, загострені, на верхівці з вістрям. Стебло, листки та плоди покриті жорсткими короткими волосками.

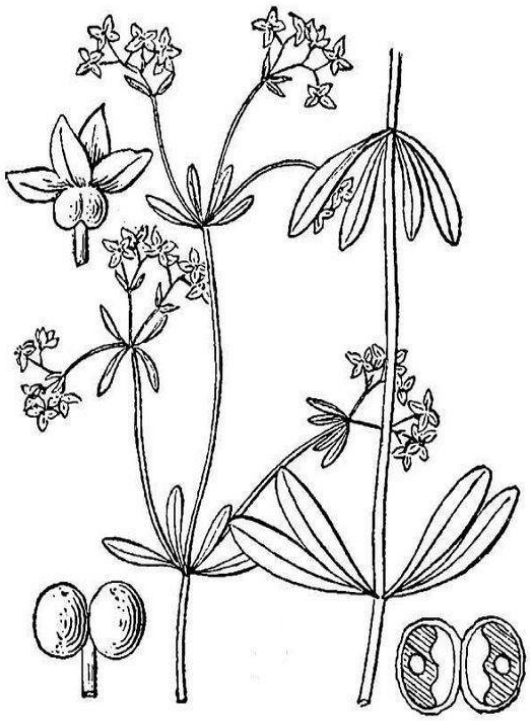

Рис. 152. Підмаренник болотний

Суцвіття верхівкове, волотеподібне, рідке. Віночок діаметром до 3 *мм*, білий. Плід – двогорішок, завдовжки до 1 *мм*, густо вкритий сосочками. Цвіте в червні–вересні. Розмножується вегетативно – кореневищами та насінням.

Зростає на болотах, у заболочених лісах і на луках в Карпатах, Лісостепу та на півночі Степу.

Підмаренник болотний (*Galium palustre* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–60 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор (рис. 152). Кореневище повзуче, стебло тонке, висхідне, розгалужене, гострочотиригранне, вздовж граней шорстке.

Листки по чотири, рідше по п'ять або шість в мутовці. Листки продовгувато-лінійні, завдовжки до 2 *см*, завширшки 0,5–2 *мм*, зісподу голі і гладенькі, по краях і вздовж середньої жилки шорсткі із загнутими назад щетинками, на верхівці тупі без вістря. Суцвіття китицеподібне, рідке. Квітки двостатеві, віночок чотирироздільний, діаметром до 3 *мм*, пелюстки білі гострокінцеві. Плоди – двогорішки, дрібні, завдовжки 1–1,5 *мм*, голі, покриті дрібними горбочками.

Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно – кореневищами та насінням.

Рослиною живляться бобри.

Зростає на вологих луках і болотах по всій Україні.

Підмаренник прибережний (*Galium rivale* (Sibth. et Smith) Griseb.) Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 20–100 *см*; улігінозофіт,

ентомофіл, барохор. Стебла полеглі, чіпкі від спрямованих вниз шипиків, розміщених по ребрах. Листки ланцетні, блискучі, з нижнього боку світліші, по краях, як і стебла, вкриті спрямованими вниз шипиками.

Суцвіття волотеподібне, віночок чотирироздільний, білий. Плоди – двогорішки, голі. Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно та насінням.

Зростає на вологих луках і болотах по всій Україні.

Родина Тирличеві (*Gentianaceae*)

Найчастіше багаторічні трав'яні рослини із супротивними, рідше трійчастими листками без прилистків. Квітки поодинокі або зібрані в цимозні суцвіття, найчастіше великі. Віночок трубчастий, колесо- або дзвоникоподібний. Пиляки тичинок часто спірально закручені. Формула квітки – $*К_{(4–5)}С_{(4–5)}А_{4–5}G_{(2)}$. Плід – здебільшого коробочка, що розкривається двома стулками. Більшість видів містять гіркі глікозиди, деякі види використовують у медицині як цінні лікарські рослини.

Рис. 153. Золототисячник гарний

Родина об'єднує 83 роди і понад 1000 видів, які ростуть майже на всіх широтах (космополіти), але найбільша їхня різноманітність трапляється в помірних та субтропічних областях, особливо в гірських районах. В Україні є шість родів і 24 види.

Золототисячник гарний (*Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce. Однорічна рослина, заввишки 0,5–15 *см* (рис. 153). Стебло прямостояче, гостро чотиригранне. Від самої основи розчепірено розгалужене, з відхиленими гілками. Листкорозміщення супротивне, листки сидячі, довгасті або ланцетні, рідше ланцетно-лінійні, загострені. Суцвіття – пухкі розлогі напівзонтики, що розташовані в розвилках стебла і на верхівках гілочок на різній висоті. Приквітки віддалені від квіток на 2–3 *мм*. Чашечка п'ятироздільна, чашолистки дорівнюють трубочці віночка. Пелюстки рожеві, лопаті віночка завдовжки 3–5 *мм*. Пиляки спірально закручені. Стовпчик нитчастий із дволопатевою приймочкою. Цвіте в липні–серпні. Плід – двостулкова, багатонасінна коробочка, майже двогнізда. *Рослина лікарська*.

Зростає на вологих луках, по берегах водойм, на схилах. Поширений майже по всій Україні (крім гірських районів і Полинного Степу).

Сверція багаторічна (*Swertia perennis* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 30–50 *см*; гелофіт, ентомофіл, автохор. Кореневище вкорочене. Стебло прямостояче, з 5–8 міжвузлями, циліндричне, голе. Листкорозміщення супротивне. Прикореневі листки широкоеліптичні,

звужені у довгий черешок; стеблові листки сидячі, зменшуються за розмірами в напрямку до верхівки пагона.

Суцвіття – пірамідальна волоть. Квітки двостатеві, актиноморфні. Оцвітина подвійна, п'ятичленна, лопаті чашечки й віночок ланцетні, загострені, пелюстки брудно-фіолетові. Плід – коробочка. Цвіте в липні–серпні. Розмножується насінням і кореневищами.

Зростає на торф'яниках, мокрих луках. Зрідка поширена в Закарпатті, Росточчі-Опіллі і на межі Правобережного Лісостепу і Малого Полісся.

Родина Бобівникові (*Menyanthaceae*)

Найчастіше багаторічні трав'яні рослини, з черговим листкорозміщенням листків, стулчастим або черепитчастим віночком, значно розсіченою стелою, утвореною з окремих або іноді розкиданих провідних пучків. оптимально розвинена система міжклітинних ходів і порожнин.

Рис. 154. Бобівник трилистий

Відомо п'ять родів і 50 видів з майже космополітним поширенням, переважно в помірних субтропічних областях земної кулі. В Україні відомо два роди і два види.

Бобівник трилистий (*Menyanthes trifoliata* L.). Багаторічна рослина, заввишки 15–30 *см*; плейстогелофіт, ентомофіл, гідрохор (рис. 154). Кореневище повзуче, потовщене, діаметром до 1,5 *см*, завдовжки 30–60 *см*. Листки прикореневі, довгочерешкові, трійчасті з довгасто-яйцеподібними листочками.

Суцвіття – китиця. Квітки двостатеві, актиноморфні, оцвітина подвійна. Чашечка та відгин віночка п'ятироздільні. Віночок лійкоподібний, зовні майже білий, зсередини рожевий з гострими частками, волохатими на внутрішньому боці. Андроцей із п'яти тичинок, гінецей ценокарпний, стовпчик нитчастий, приймочка дволопатева. Цвіте в травні–червні. Плід – кулясто-яйцеподібна коробочка, одногнізда, двостулкова. Насінини гладенькі, блискучі, завдовжки до 3 *мм*. Розмножується кореневищами і насінням.

Рослина медоносна, лікарська. Відвар з листя вживають як гірку речовину, що збуджує апетит і поліпшує діяльність органів травлення. Вона є кормом для молюсків, вузькокрилих молей, метеликів воскової вогнівки, гусей, качок, птахів родини пастушкові, бобрів.

Зростає на сфагнових болотах, заболочених луках, по грузьких берегах річок і озер. Поширений по всій Україні, переважно на Поліссі, в Карпатах, рідко – в Степу.

Плавун щитолистий (*Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze). Багаторічна трав'яна водна рослина, заввишки 20–150 *см*, ентомофіл, гідрохор, епізоохор (рис. 155). Кореневище повзуче плагіоторопне, членисте, завдовжки 40–100 *см*, симподіально розгалужене, вкорінюється на дні водойми. Стебло довге, більш або менш циліндричне. Листки плаваючі на поверхні води, на довгих черешках (завдовжки до 10–15 *см*), з округлосерцеподібною листковою пластинкою, діаметром 4–10 *см*, цілокраєю або неглибоковиїмчастою, з нижнього боку вкритою дрібними залозками. Рослина в мініатюрі нагадує представників лататтєвих, однак її ниркоподібні листки значно менші. Суцвіття зонтикоподібне, симподіальне, пазушне. У суцвітті зібрано п'ять–шість квіток з неодночасним розкриванням. Пуп'янки завдовжки 1,5 *см*, яйцеподібні з загостреною верхівкою.

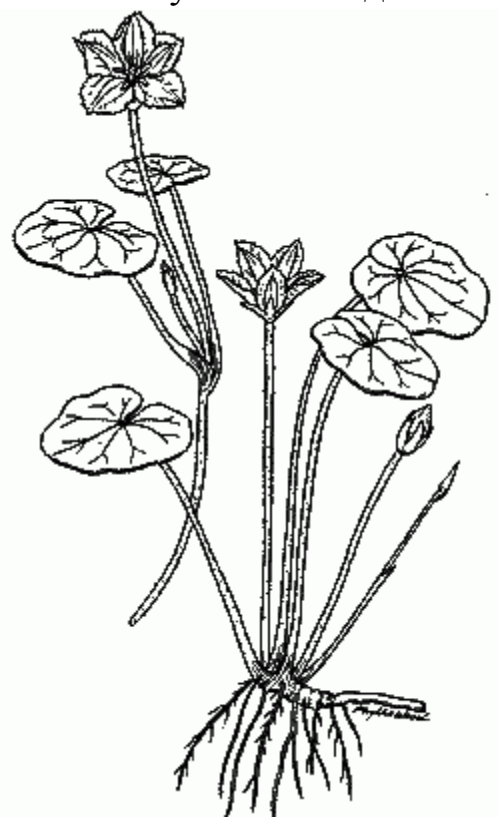

Рис. 155. Плавун щитолистий

Квітки двостатеві, актиноморфні. Оцвітина подвійна, чашечка глибокоп'ятироздільна, чашолистки завдовжки 1–1,5 *см*. Віночок жовтий, із п'ятироздільним відгином і війчастим зівом. Плід – яйцеподібна коробочка, завдовжки біля 2 *см*. Насінина плоска, еліптична, завдовжки 6 *мм*, по краю з війками. Цвіте над поверхнею води, в червні–серпні. Розмножується частинами кореневища і насінням. Насіння з тривалим (до одного року) періодом спокою.

Рослина є кормом для річкових раків, двокрилих комах, в тому числі комарів, водоплавних птахів.

Зростає в озерах, старицях, ставках, на мілководдях прісних лиманів. Поширений на півдні Лісостепу, в Степу (низини Дунаю, Південного Бугу, Дніпра), на Поліссі (річки Уборть, Горинь, Десна). Рідкісний реліктовий вид, охороняється, занесений до «Червоної книги України».

Порядок Пасльоноцвіті (*Solanales*)

Трави, кущі або дерева з черговими простими, іноді складними листками, без прилистків. Для представників родини характерні алкалоїди атропінової, нікотинової і стероїдних груп. Квітки, зібрані в різноманітні суцвіття (цимозні або похідні від цимозного типу) або поодинокі і пазушні, маточково-тичинкові, актиноморфні або майже актиноморфні, рідше зигоморфні. Чашечка зрослолиста, п'ятилопатева, залишається біля плодів.

Віночок зрослопелюстковий, від колесоподібного до трубчастого, звичайно п’ятилопатевий, у бруньці переважно складчастий. Тичинок п’ять, вони чергуються із лопатями віночка і приросли до його трубки, але у деяких видів наявні лише чотири іноді навіть дві фертильні тичинки, а решта перетворились у стамінодії. Гінецей із двох, іноді п’яти, рідко трьох карпел, з термінальним стовпчиком. Приймочка дволопатева. Зав’язь верхня, одно-, дво-, три-, п’яти- гнізда, з одним або частіше з кількома чи багатьма насіннєвими зачатками в кожному гнізді або на кожній плаценті. Плоди різного типу, найчастіше ягоди або коробочки.

До порядку належать п’ять родин, 98 родів і 2980 видів, які поширені переважно у південній півкулі.

Родина Пасльонові (*Solanaceae*)

Трав’яні рослини, в тропіках ще й кущі або деревця, з черговими, здебільшого простими листками без прилистків. Квітки найчастіше зібрані у суцвіття завійка, актиноморфні, злегка зигоморфні, п’ятичленні, зі зрослопелюстковим віночком і п’ятьма тичинками, прикріпленими до його трубочки, маточка з двох плодолистків, з верхньою дво-, три-, п’ятигніздою зав’яззю і численними насіннєвими зачатками. Формула квітки – *$К_{(5)}С_{(5)}А_{(5)}G_{(2)\ (3)\ (5)}$. Плід – ягода або коробочка.

Рис. 156. Паслін солодко-гіркий

Родина охоплює 90 родів і близько 2900 видів, поширених майже повсюдно, найбільше їх у тропіках і субтропіках Південної і Центральної Америки. Характерною рисою родини є вміст у рослинах алкалоїдів (атропіну, атропаміну, бетаїну, нікотину, соланіну, скополаміну тощо). Серед представників родини – *цінні харчові овочеві, лікарські, отруйні рослини*. За типом плоду родину умовно поділяють на дві групи: з плодом — ягода і плодом коробочка.

Паслін солодко-гіркий (*Solanum dulcamara* L.). Багаторічна трав’яна рослина. Улігінозофіт, ентомофіл, зоохор (рис. 156). Напівкущ, заввишки 30-180 *см*, з товстим, дерев’янистим, повзучим кореневищем. Стебла довгі, звивисті, кутасті, розгалужені, плеткі, в нижній частині дерев’янисті.

Листкорозміщення чергове. Листки довгочерешкові, від трійчастих, із крупною яйцеподібною верхівковою часткою та вузьколанцетними

бічними до цілісних яйцеподібно-ланцетних, поступово загострених. Суцвіття симподіальні, півзонтики на довгих квітконосах. Квітки двостатеві, актиноморфні, п’ятичленні, оцвітина подвійна. Віночок фіолетовий, колесоподібний. Жовті пиляки виступають із зіва віночка. Плоди – червоні, кулясто-яйцеподібні ягоди завдовжки до 1 *см*. Цвіте в травні–серпні.

Є кормом для жуків трясинників, вузькокрилих молей, бобрів.

Зростає по берегах річок, озер, серед кущів, на вологих місцях у всіх районах Лісостепу України.

Порядок Шорстколистоцвіті (*Boraginales*)

Трави, кущі, рідше дерева, ліани. Листки чергові або рідше супротивні, звичайно цілісні, іноді пірчасті, рідко пальчасті, без прилистків. Листки і стебла покриті жорсткими одноклітинними волосками, в яких часто наявні базальні цистоліти; трапляються також зірчасті й залозисті волоски. Квітки зібрані в цимозні суцвіття, рідше – квітки поодинокі. Квітки маточково-тичинкові, актиноморфні або злегка зигоморфні, оцвітина та андроцей п’ятичленні. Чашолистки більш чи менш зрослі, черепитчасті, рідко стулчасті. Віночок зрослопелюстковий, черепитчастий або згорнутий, рідко стулчастий. Тичинок стільки ж, як і лопатей віночка, з якими вони чергуються. Тичинки зрослі нитками з трубочкою віночка, рідко вільні. Нектарний диск є або відсутній. Гінецей з двох карпел, рідко їх до 14. Зав’язь верхня або рідко напівнижня, з двома–багатьма насіннєвими зачатками на кожній плаценті або в кожному гнізді. Плоди різного типу.

До порядку входить сім родин, 137 родів і до 2670 видів, поширених переважно в тропіках і субтропіках обох півкуль.

Родина Шорстколисті (*Boraginaceae*)

Здебільшого трави, рідше кущі або дерева (в тропіках). Стебла ребристі. Листки чергові, прості, цілокраї. Як і стебла, вкриті переважно жорсткими волосками. Квітки в поодиноких завійках, актиноморфні або злегка зигоморфні, п'ятичленні, з п’ятилопатевим відгином; у зіві віночка часто є лусочки; віночок трубчастий або колесоподібний, тичинок п’ять; маточка утворена двома плодолистками з верхньою, спочатку дво-, а потім чотиригніздою завяззю, оточеною нектарним диском. Формула квітки – $\uparrow,*К_{(5)}С_{(5)}А_5G_{(2)}$. Плід – чотиригорішок. Майже всі види родини Шорстколистих – комахозапильні рослини, тому вони мають різні пристосування для перехресного запилення (гетеростилія, протерандрія тощо).

Налічує близько 100 родів і 1900 видів, поширених переважно в північній помірній зоні. В Україні – 28 родів, 111 видів.

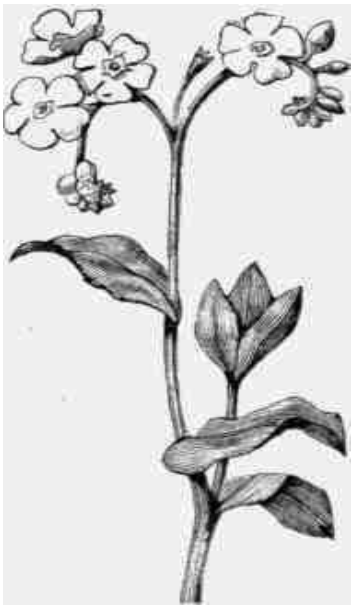

Рис. 157. Незабудка болотна

Незабудка болотна (*Myosotis palustris* L.) Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 15–50 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор, мірмекохор (рис. 157). Стебло висхідне, розгалужене, в нижній частині густо або розсіяно опушене відігнутими волосками, у верхній частині – притиснуто-щетинисті або майже голі. Листки чергові, сидячі, ланцетні, цілокраї, опушені з рідкими, притиснутими догори волосками.

Квітки двостатеві, оцвітина актиноморфна, подвійна, п'ятичленна. Чашечка дзвоникоподібна, п'ятизубчаста, опушена притиснутими догори спрямованими волосками; чашолистки задовжки 2–4 *мм*. Віночок голубий, діаметром 6–9 *мм*, із короткою, циліндричною трубочкою і колесоподібним, п'ятилопатевим відгином. У зіві віночка п'ять жовтих лусочок. Андроцей із п'яти тичинок, стовпчик маточки дорівнює або майже рівний часткам чашолистка. Плід – чотиригорішок. Цвіте в травні–вересні. Розмножується насінням.

Рослина декоративна. Нею живляться черевоногі молюски (ставковики, катушки, молюски-живородки, гідробії).

Зростає по болотах, берегах водойм, на вологих луках. Поширена в Опільських лісах, на Поліссі, в Лісостепу і північній частині Степу. Рідше на півдні Степу.

Рід Живокіст (*Symphytum*). Великі багаторічні трави, здебільшого жорстко опушені, з широкими, довгочерешковими прикореневими і сидячими, більш-менш збігаючими стебловими листками. Квітки актиноморфні, без покривних листків, у поодиноких або парних облистнених завійках, іноді зібраних у волотеподібне суцвіття.

Чашечка п'ятироздільна або п'ятизубчаста, з нерівними частками. Віночок правильний, фіолетовий, брудно-пурпуровий або жовтувато-білий, трубчасто-дзвоникуватий, з широким і коротким п'ятизубчастим відгином та п'ятьма ланцетно-шилоподібними, загостреними, по краю війчастими лусочками у зіві. Тичинок п'ять, з короткими нитками. Маточка з чотиригніздою, чотирилопатевою зав'яззю, ниткоподібним стовпчиком і маленькою головчастою приймочкою. Формула квітки – $*K_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(2)}$. Плід формується з чотирьох косих, яйцеподібних, гладеньких, зморшкуватих, дрібногорбочкуватих горішків, з принасінником. В Україні зростає 11 видів живокосту.

Живокіст лікарський (*Symphytum officinale* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–100 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор (рис. 158). Кореневище гіпогеогенне, плагіотропне. Стебло прямостояче, розгалужене, вузькокрилате. Листки низбігають по стеблу, до основи звужені в крилатий

черешок, цілокраї, видовжено-яйцеподібні, поступово звужені до верхівки, гострокінцеві, завдовжки 10–20 *см* і завширки 3–5 *см*. Вся рослина опушена жорсткими волосками.

Суцвітя – завійка. Квітки двостатеві, актиноморфні, з подвійною оцвітиною, віночок зрослопелюстковий, фіолетовий, трубчастий, удвічі довший за чашечку, довжина якої до 8 *мм*. Плід – чотиригорішок, горішки блискучі, гладенькі. Цвіте в травні–липні. Розмножується кореневищем і насінням.

Рослина кормова, медоносна, лікарська, ***отруйна***. Однак, нею живляться черевоногі молюски (ставковики), вихухолі, бобри.

Зростає по вологих і заболочених луках, берегах річок, у вільшняках у Лісових районах, Лісостепу, Степу.

Рис. 158. Живокіст лікарський

Живокіст донський (*Symphytum tanaicense* Stev.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 60–100 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор. Стебла й листки майже до самого верху голі, блискучі. Листки вузьколанцетні або ланцетно-лінійні, довгозагострені, до основи звужені, нижні на довгих черешках, верхні сидячі, низбіжні.

Суцвіття – завійка. Віночок рожевий або червонувато-рожевий. Плід – чотиригорішок. Цвіте в травні–липні. Розмножується кореневищем і насінням.

Зростає на вологих заболоченених і затоплених місцях, по берегах великих річок і їхніх приток по всій Україні (але найбільше в басейнах Дніпра і Дону); на Закарпатті в околицях м. Берегово.

Порядок Ранникоцвіті (*Scrophulariales*)

Трави і напівчагарники, рідше чагарники й дерева, іноді ліани. Листки чергові або супротивні, іноді кільчасті, прості або складні, як правило, без прилистків. Квітки зібрані в цимозні або рацемозні суцвіття, іноді поодинокі. Квітки, як правило, зигоморфні, маточково-тичинкові, рідше маточкові й тичинкові. Оцвітина п'яти-, рідше чотиричленна. Чашолистки більш-менш зрослі. Віночок зрослопелюстковий, часто двогубий, іноді актиноморфний. Тичинки приросли нитками до трубочки віночка і чергуються з його лопатями. У чотиричленних квітках тичинок стільки ж, як і лопатей, або дві. У пятичленних квітках звичайно лише чотири фертильні тичинки, а верхня (адоксальна) – стерильна або відсутня; інколи тільки дві тичинки фертильні, а решта стерильні або взагалі відсутні. Гінецей переважно з двох медіальних карпел (рідко трьох або чотирьох) з термінальним

стовпчиком з двома приймочками. Зав'язь верхня, рідше напівнижня чи нижня, з одним, двома, переважно з багатьма насіннєвими зачатками в кожному гнізді. Плоди – коробочки, іноді нерозкривні, кістянкоподібні або ягодоподібні, інколи розпадаються на кістякоподібні мерикарпії.

Порядок включає 17 родин, 834 роди та близько 12000 видів, представники яких поширені переважно в тропіках і субтропіках обох півкуль. В Україні – чотири родини, 32 роди і 211 видів, з яких найбільша родина Ранникові.

Родина Ранникові (*Scrophulariaceae*)

Переважно трави, рідше кущі або дерева (в тропіках). Листки чергові, супротивні чи кільчасті, без прилистків. Квітки двостатеві, зигоморфні, рідше майже актиноморфні. Віночок чотири-, пятилопатевий, двогубий, колесоподібний або лійкоподібний. Тичинок здебільшого чотири, рідше дві або п'ять; маточка формується з двох плодолистків, з верхньою двогніздою зав'яззю та багатьма насіннєвими зачатками. Під зав'яззю є нектарний диск. Плід – коробочка, рідко – ягода.

Налічує 300 родів і близько 5000 видів, поширених у теплих і помірних областях обох півкуль. У флорі України – 28 родів, 205 видів.

Мулянка водяна (*Limosella aquatica* L.). Однорічна рослина, заввишки 3–8 *см*, з повзучим пагоном, що вкорінюється. Усі листки прикореневі, на довгих черешках, лінійно-ланцетні, завдовжки 3–5 *мм*, цілокраї. Квітки поодинокі, пазушні, дрібні; зубці чашечки гострі, відігнуті. Віночок завдовжки 2–3 *мм*, білий або бузковий, майже вдвічі довший за чашечку. Формула квітки – $\uparrow K_{(5)}C_{(2)+(3)}A_4G_{\underline{(2)}}$.

Росте в долинах річок і струмків, на вологих грунтах у Закарпатті, басейнах Дністра, Дніпра, рідше – по Сіверському Дінцю.

Ранник тіньовий (*Scrophularia umbrosa* Dumort., *S. alata* Gillb.). Дворічна рослина, 40–120 *см* заввишки; улігінозофіт, ентомофіл, барохор, анемохр. Стебло висхідне, чотиригранне, крилате, з чотирма виростами, вкорінюється у вузлах. Листкорозміщення чергове. Листки яйцеподібно-довгасті, завдовжки 7–9 *см*, завширшки до 4 *см*, біля основи округлі, по краю зарубчасто-пилчасті. Стеблові листки відрізняються від прикореневих, черешки крилаті. Суцвіття розгалужене, із трьох–чотирьох квіткових напівзонтиків. Квітки двостатеві, зигоморфні, оцвітина подвійна. Чашолистки округлі, з широкою білоплівчастою облямівкою. Віночок зигоморфний, зеленувато-червонобурий, завдовжки 4–6 *см*. Формула квітки – $\uparrow K_5C_{(2)+(3)}A_4G_{\underline{(2)}}$.

Плід – яйцеподібна коробочка, широкояйцеподібна, 5 *мм* довжини. Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно та насіннєво. *Медоносна, лікарська, отруйна*.

Зростає по берегах річок та струмків, на вологих місцях. Трапляється на Поліссі й Лісостепу, рідко – в Закарпатті в Марматошській котловині, по берегах р. Тиси, в Степу і горох Криму.

Рід Вероніка (*Veronica*). Однорічні, дворічні або багаторічні голі чи опушені трави або невеликі чагарники з супротивними, кільчастими або черговими цілісними листками. Квітки зигоморфні, поодинокі в пазухах листків чи зібрані в китицеподібні, головчасті або щиткоподібні суцвіття. Чашечка майже до основи розсічена на чотири або п'ять часток. Віночок синій, рожевий, білий або жовтий з короткою трубочкою і колесоподібним чотирироздільним (рідше п'ятироздільним) відгином, верхня частина якого ширша, а нижня – вужча. Тичинок дві, прикріплені до трубочки віночка, далеко видаються з трубки. Маточка з довгим стовпчиком і маленькою цілісною приймочкою. Формула квітки – $\uparrow K_{(4)}C_{(4)}A_2G_{(\underline{2})}$. Плід – сплющена або здута, виїмчаста, тупа або гостра, двогнізда коробочка, з нечисленним насінням, розкривається вздовж двома стулками. Відомо до 200 видів вероніки, з яких в Україні зростає 51.

Вероніка джерельна (*Veronica anagallis-aquatica* L., *V. anagallis* C. Koch.). Багаторічна рослина, заввишки 15–80 *см*; тенагофіт, ентомофіл, автохор (рис. 159). Стебло голе, біля основи повзуче, потім висхідне і галузисте, м'ясисте, тупочотиригранне. Листки сидячі, напівстеблообгортні, цілокраї або злегка пилчасті, голі, еліптичні або ланцетні, завдовжки 2–10 *см*, завширки 1–1,5 *см*.

Суцвіття – китиця, густі, багатоквіткові, виходять з пазух супротивних листків. Квітконіжки завдовжки 4–6 *мм*, надзвичайно тоненькі, під гострим кутом відхилені від осі суцвіття. Квітки двостатеві, оцвітина подвійна, зигоморфна. Віночок світло-голубий або світло-фіолетовий, з синіми жилками. Плоди – коробочки, широкоовальні, трохи звужені до верхівки, коротші, ніж чашечка. Цвіте в квітні – вересні. Розмножується насінням.

Зростає по берегах струмків, річок, озер, по каналах, біля води по всій Україні, але в Криму трапляється рідко.

Рослина харчова, кормова, лікарська. Нею живляться нутрії.

Вероніка грязьова (*Veronica anagalloides* Guss.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–30 *см*; тенагофіт, ентомофіл, автохор. Стебло щільне, виповнене, розгалужене. Листки сидячі, напівстеблообгортні, або нижні короткочерешкові, ланцетні, лінійно-ланцетні.

Суцвіття – китиці, багатоквіткові, із залозисто-опушеною, рідше голою віссю. Віночок діаметром 2–3 *мм*, білуватий або брудно-фіолетовий, з темними смужками. Плід – коробочка, видовжено-еліптична, довжина майже удвічі перевищує ширину. Цвіте в травні (червні) – вересні.

Зростає по берегах струмків, річок, озер, на болотах Полісся, в Лісостепу і значно рідше в Степу.

Вероніка струмкова (*Veronica beccabunga* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–60 *см*; гідроохтофіт, ентомофіл, автохор (рис. 160). Стебло висхідне, м'ясисте, порожнисте, голе, округле. Листкорозміщення супротивне. Листки черешкові, завдовжки 4–7 *мм*, широкоовальні, із заокругленою верхівкою, слабкопилчасті по краю, злегка м'ясисті. У пазухах листків часто розвиваються вегетативні бічні пагони.

Рис. 159. Вероніка джерельна

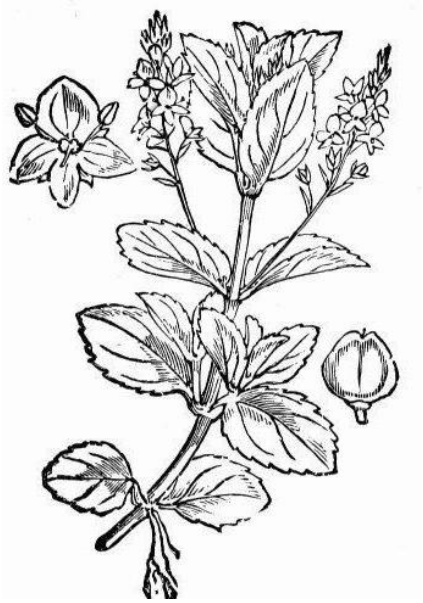

Рис. 160. Вероніка струмкова

Суцвіття – китиці, розміщені попарно у пазухах листків, косо спрямовані догори. Квітконіжки майже однакової довжини з приквітками. Віночок діаметром 4–9 *мм*, блідо-голубий із синіми жилками, яскраво-синій або темно-фіолетовий, перевищує чашечку. Плід – коробочка. Цвіте в травні–вересні. Розмножується насінням та кореневищами.

У проточних водоймах утворює стерильну холодостійку форму, здатну до зимової вегетації. Листки такої форми зближеніші, округлі. *Рослина харчова*.

Нею живляться прісноводні ракоподібні, зокрема гаммаруси, бокоплави.

Зростає по берегах струмків, річок, озер, болотах по всій Україні, але в Криму тільки в гірських районах та на Південному березі.

Вероніка щиткова (*Veronica scutellata* L.). Багаторічна рослина, заввишки 10–50 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, автохор. Стебло висхідне, тонке, соковите. Листки вузьколанцетні, гострі, віддалено-дрібнозубчасті, сидячі.

Суцвіття – китиці, розміщені у пазусі лише одного з двох супротивних листків. Віночок блідо-голубий або майже білий, з рожевими або темно-синіми жилками, діаметром 4–5 *мм*. Плід – коробочка, стиснута, з глибокою серцеподібної виїмкою на верхівці. Цвіте в травні–вересні. Розмножується насінням.

Зростає на вологих луках, болотах, багнистих берегах річок у більшій частині України, але в Степу рідко, в Криму тільки в горах, рідко.

Шолудивник болотний (*Pedicularis palustris* L.). Однорічна або дворічна рослина, заввишки 20–60 *см*; плейстогелофіт, ентомофіл, анемохор. Стебла висхідні, розгалужені, часто червонуваті, вгорі покриті листками. Листки в обрисі ланцетні, пірчасторозсічені, кінцеві сегменти хрящоподібно потовщені.

Суцвіття негусте, колосоподібне. Квітки двостатеві, зигоморфні. Оцвітина подвійна. Чашечка трубчаста, дволопатева, коротша трубки віночка, з трав'янистими надрізано-зубчастими частками. Верхня губа віночка з двома гострими зубцями нижче верхівки і двома тупими зубцями по боках, нижня по краю війчаста, рожева. Формула квітки – $\uparrow К_{(5)}С_{(5)}А_2G_{(\underline{2})}$.

Плід – яйцеподібна коробочка, завдовжки 3–16 *мм*, косо надрізана на верхівці, рівна з чашечкою або на $^1/_3$ довша від неї. Цвіте в червні–серпні.

Зростає на заболочених луках, осоково-гіпнових болотах і торф'яниках у Карпатах рідко, на Поліссі та в Лісостепу часто.

Родина Пухирникові (*Lentibulariaceae*)

Комахоїдні, водні або болотні трав'яні рослини з цілісними, зібраними у прикореневу розетку або з розсіченими на частки листками. Квітки неправильні; чашечка дво- або п'ятироздільна; віночок двогубий, з короткою трубочкою і шпоркою біля основи. Тичинок дві, прикріплених у зіві віночка біля основи верхньої губи. Маточка одна, з одногніздою зав'яззю, з надзвичайно коротким стовпчиком і трилопатевою приймочкою. Формула квітки – $\uparrow К_{(2),(5)}С_{(2)+(2)}А_2G_1$. Плід – одногнізда багатонасінна коробочка.

Родина налічує 4 роди і 180 видів, поширених в арктичній, помірній і тропічній зонах. В Україні – 2 роди, 7 видів.

Товстянка звичайна (*Pinguicula vulgaris* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 30–100 *см*. Віночок синювато-фіолетовий, разом зі шпоркою завдовжки 15–20 *мм*; шпорка шилоподібна, пряма, в два рази коротша за довжину віночка. Листки продовгувато-еліптичні, тупі, майже сидячі, зібрані в густу прикореневу розетку. Цвіте в травні–серпні.

Зростає на мохових болотах і болотистих луках в Карпатах, Прикарпатті, Росточчі-Опіллі, на Західному Поліссі, у Правобережному Лісостепу. Охороняється, занесена до «Червоної книги України».

Пухирник малий (*Urticularia minor* L.). Багаторічна комахоїдна рослина, заввишки 5–25 *см*; гідрофіт, гідатофіт, сциофіт, ентомофіл, гідрохор (рис. 161). Корені редуковані. Стебла нитчасті, завдовжки 5–20 *см*, галузисті, вільно плаваючі в поверхневих шарах води, листкорозміщення чергове. Листки трироздільні, їхні частки повторно

дихотомічно розсічені на нитчасті голі (без війок) частки з маленькими косояйцеподібними пухирцями діаметром до 2 *мм* (іноді їх немає). Усі листки однакові за будовою і можуть нести ловильні пухирці діаметром 1–1,5 *мм*. Пухирець має клапан, який відкривається всередину, і закриває дрібних водних тваринок, що потрапили до нього. Квітки зигоморфні, дрібні, з двогубими чашечкою та віночком.

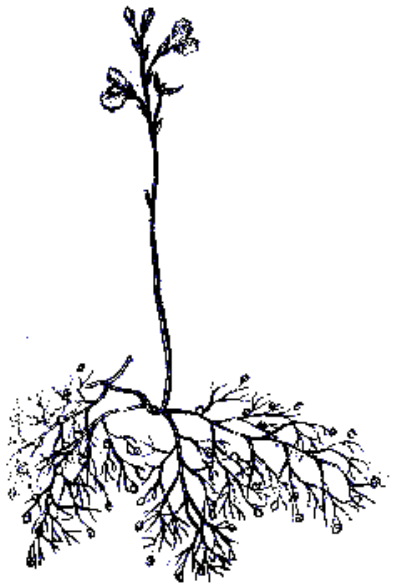

Рис. 161. Пухирник малий

Пелюстки 7–10 *мм* завдовжки, блідо-жовті, з бурувато-червоними смужками на плоскій опуклині нижньої губи. Шпорка коротка, конусоподібна, у вигляді тупого горбочка. Нижня губа віночка з відігнутими вниз краями і невисокою опуклиною, яка не затуляє вхід у зів.

Суцвіття – китиця з двох–семи квіток. Квітконосні пагони безбарвні. Квітки дрібні, двостатеві. Плід – куляста поникла коробочка, діаметром до 5 *мм*. Цвітіння надводне, генеративні пагони підводяться на 10 *см* над поверхнею води. Цвіте в червні–серпні. Розмножується вегетативно (туріонами і окремими частинами рослини), надзвичайно рідко насінинами, яких налічується на одній рослині від однієї до трьох.

Індикатор мілководних, невеликих кислих замкнених і малопроточних водойм з пониженим рівнем води або пересихаючих у літньо-осінній періоди. Піонерний вид бідних на поживні речовини водойм, що знаходяться на початковій стадії розвитку.

Кормова, декоративна рослина. Зростає на торфових болотах, мілководдях малопроточних водойм. Оптимальна глибина від 5 до 100 *см*. В умовах коливання рівня води життєвість видів знижується. Поширена рослина на Західному Поліссі, Лісостепу (розсіяно), Степу (на півночі).

Пухирник середній (*Utricularia intermedia* Hayne). Багаторічна трав’яна рослина, заввишки 7–30 *см*; гідрофіт, ентомофіл, гідрохор. Корені відсутні. Пагони двох типів. Одні – з редукованими, безбарвними, нитчастими, простими або дво-трироздільними листками, на кінцях яких утворюються пухирці, діаметром 2–3 *мм*, якими рослини закріплюються у донному мулі. Інші пагони слабко розгалужені, плаваючі, завдовжки до 20 *см*, густо вкриті зеленими листками без пухирців. Листки розміщені дворядно, дихотомічно розсічені на нитчасті частки (до 1 *см*), по краях яких є 4–10 щетинок. Квітконосне стебло з 2–6 квітками, на довгих ніжках. Квітки зигоморфні, з двогубими чашечкою та віночком, завдовжки 10–12 *см*, двостатеві. Пелюстки завдовжки 12–15 *мм*, світло-жовті, з

червонуватими смужками у зіві, випуклина нижньої округлої губи затуляє зів віночка. Шпорка довгаста, завдовжки 8–15 (18) *мм*, шилоподібно-конусоподібна, довжина її в кілька разів більша за ширину, прилягає до нижньої губи віночка. Суцвіття – китиця, з двох–шести квіток, плід – куляста коробочка. Цвітіння надводне, генеративні пагони підводяться на 10–15 *см* над поверхнею води. Цвіте в червні–серпні. Вегетативне розмноження фрагментами пагона та туріонами переважає над насіннєвим.

Зростає на торфових болотах, мілководдях заболочених стариць, озер на Поліссі і в Лісостепу.

Пухирник звичайний (*Utricularia vulgaris* L.). Багаторічна комахоїдна трав'яна рослина, 30–100 *см*; плаваючий гідрофіт, сциофіт, ентомофіл, гідрохор. Корені редуковані, рослина заякорюється у мулистому дні нижньою частиною пагонів або вільно плаває у товщі води. Вегетативні пагони однотипні з численними пухирцями (до 200) й однаковими, світло-зеленими листками. Листки сидячі, завдовжки 1–8 *см*, багатократно пірчасторозсічені на тонкі нитчасті війчасті частки. На листках розміщені дрібні, всередині порожнисті пухирці з клапанами, які тріщать під час виймання рослини із води. Вхід у пухирець щільно закритий клапаном, який при поштовху легко відкривається досередини, але як тільки тиск із зовні припиниться, клапан завдяки еластичності набуває попереднього положення. Коли дрібна водяна тваринка проникає в пухирець, вона швидко гине, продукти розпаду йдуть на живлення рослини. Довжина листків 1,0–2,5 *см*, діаметр пухирців 2–3 *мм*. Рослина утворює кулясті туріони, діаметром до 1 *см*, і з зближених листків на верхівках пагонів, за допомогою яких перезимовує. Квітки зигоморфні, крупні, двостатеві зі шпоркою. Чашечка та віночок двогубі. Пелюстки завдовжки 10–20 *мм*, жовті, із жовто-гарячими смужками на випуклині нижньої губи і бурувато-червоною, тупо конічною шпоркою. Верхня губа майже дорівнює випуклині нижньої, притупленої, вниз відігнутій губі. Квітконосний пагін буруватий, завдовжки 15–30 *см*. Суцвіття – китиця з п'яти–десяти квіток. Плід – багатонасінна куляста коробочка. Цвітіння надводне. Квітконоси на період цвітіння підводяться на 15–30 *см* над поверхнею води. Цвіте в червні–липні (вересні). Розмножується вегетативно (фрагментацією пагонів та кулястими туріонами) і насінням.

Індикатор евтрофних замкнутих і малопроточних водойм, а також мезотрофних водойм із розвитком процесів підвищення трофності, мулистого, мулисто-піщаного, мулисто-торфянистого і торф'янистого дна. *Перспективна кормова і декоративна рослина*. *Нею живляться* черевоногі молюски (ставковики), попелиці, личинки комах.

Росте в озерах, старицях, у стоячих водоймах, на болотах, у канавах. Оптимальна глибина 25–100 *см*. В умовах коливання рівня води особини

розвиваються слабше. Поширена рослина в Лісостепу, Поліссі, Степу (рідко), Закарпатті (спорадично), Криму (рідко).

Пухирник Брема (*Utricularia bremii* Heer). Багаторічна трав'яна комахоїдна рослина, заввишки 5–50 см; плаваючий гідрофіт, плейстофіт, сциофіл, ентомофіл, гідрохор. Наявні два типи вегетативних пагонів: одні – несуть зелені листки без пухирців, їх частки на верхівці тупі, але з більш менш довгим щетипонодібним вістрям, по краях з 4–12 щетинками; інші – безбарвні листки з вущими частками, але несуть пухирці з клапанами, що відкриваються всередину. У вільно плаваючих рослин спостерігаються перехідні форми між обома видами пагонів. Кожний зелений листок з 8–10 пухирцями, а безбарвні – з 1–8. Листки з 9–25–50 лінійними частками. Корені редуковані.

Суцвіття – китиця із двох–шести квіток. Квітконосний пагін безбарвний. Квітки двостатеві, чашечка і віночок двогубі. Віночок 7–10 *мм* довжини, жовтий, з червоними смужками; шпорка коротка, циліндрична, у вигляді горбочка. Нижня губа віночка велика, кругла, зовсім плоска. Цвіте в червні–серпні. Плід – куляста коробочка. Розмножується вегетативно (бруньками) і насінням.

Трапляється в Закарпатті, рідко. Зростає, в заболочених озерах, старицях, канавах, на торф'яних болотах.

Індикатор оліго- і мезотрофних зазвичай замкнутих водойм і боліт з постійним рівнем води й мулисто-торфянистим дном.

Кормова і декоративна рослина.

Восени на кінцях стебел усіх видів пухирників утворюються щільні клубочки – зимуючі бруньки (туріони), які падають на дно водойми і в такому стані переносять зиму. Весною з них розвиваються молоді рослини.

Порядок Губоцвіті (*Lamiales*)

Багаторічні або однорічні трави, напівчагарники або рідше чагарники й дерева. Листки чергові або частіше супротивні, інколи кільчасті, переважно прості і цілісні або зубчасті, без прилистків. Квітки зібрані в суцвіття різних типів (найчастіше в цимозні), маточково-тичинкові, рідко маточкові й тичинкові, здебільшого зигоморфні, з п'ятичленною оцвітиною, іноді без неї. Чашечка зрослолиста, дволопатева або зубчаста, іноді двогуба, залишається біля плодів. Віночок зрослопелюстковий, актиноморфний або частіше зигоморфний, з черепитчастими, іноді згорнутими чи стулчастими лопатями. Тичинок чотири або дві, рідко п'ять чи одна. Як правило, є нектарний диск. Гінецей з двох карпел, іноді псевдомономерний, із термінальним або гіпобазичним стовпчиком чи з двома нитчастими стилодіями. Зав'язь верхня, зазвичай з одним насіннєвим зачатком у кожному гнізді. Плоди кістянкоподібні або такі, що

розпадаються на чотири (рідко два) однонасінних горішки, рідко коробочки або коробочкоподібні.

До порядку належать три родини, близько 20 підродин, понад 300 родів і до 6500 видів. Найбільше родів і видів об'єднує родина Губоцвіті, яка має космополітне поширення і до неї входить найбільше цінних господарських рослин.

Родина Губоцвіті (*Lamiaceae*)

Переважно трави, рідше напівкущі або кущі, з чотиригранними стеблами і навхрест супротивними листками. У мезофілі листків або в спеціальних залозистих волосках міститься ефірна олія. Квітки в несправжніх кільцях, зібраних у волоті, китиці або головки; чашечка зрослолиста, трубчаста або дзвоникоподібна з п'ятьма зубцями, чи двогуба. Віночок з п'яти пелюсток, часто двогубий, нижня губа трилопатева, верхня – дволопатева, іноді віночок здається одногубим через недорозвиненість верхньої губи або схожим на актиноморфний; тичинок чотири, вони зрослися з трубочкою віночка, дві короткі, дві довгі; іноді внаслідок редукції їх буває тільки дві. Маточка утворена двома плодолистками, з верхньою спочатку двогніздою, а потім чотиригніздою зав'яззю. Формула квітки – $\uparrow K_{(5)}C_{(2)+(3)}A_{(4)}G_{(2)}$. Плід – чотиригорішок.

Більшість рослин містять іридоїдні сполуки і оробанхін. Налічує 180 родів, до 3500 видів, поширених по всій земній кулі, але переважно в Середземномор'ї. В Україні – 40 родів, 167 видів.

Шоломниця звичайна (*Scutellaria galericulata* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 10–50 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, барохор. Стебло прямостояче, розгалужене, заввишки 20–50 *см*, чотиригранне, листкорозміщення супротивне. Листки короткочерешкові, біля основи списоподібні, з одним–двома зубцями, довгасто-яйцеподібні або ланцетні, до верхівки загострені, край листкової пластинки зарубчасто-городчастий.

Квітки пазушні, поодинокі або попарні, двостатеві, зигоморфні; віночок голубувато-фіолетовий, із видовженою світлішою трубкою. Чашечка обрубана на верхівці, з лускоподібним порожнистим відростком, майже гола без залозистого опушення. Плід – чотиригорішок. Цвіте в червні–серпні (вересні). Розмножується вегетативно і насінням.

Зростає по берегах водойм, на заплавних луках, у вільшняках, вогких чагарниках майже по всій Україні, в Криму відсутня.

Рослина кормова, лікарська. Є кормом для жуків-листоїдів, водоплаваючих птахів, бобрів.

Шоломниця списолиста (*Scutellaria hastifolia* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 15–40 *см*. Листки біля основи списоподібні, з одним–двома зубцями, довгасто-яйцеподібні або ланцетні, до верхівки загострені, край листкової пластинки городчастий.

Рис. 162. Вовконіг європейський

Квітки по дві у пазухах листків, двостатеві, зигоморфні, обернені в один бік; віночок синьо-фіолетовий, зісподу блідніший.

Зростає по берегах водойм, на заплавних луках, у вільшняках, вогких чагарниках майже по всій Україні, в Криму відсутня.

Рослина кормова, лікарська.

Вовконіг європейський (*Lycopus europaeus* L.). Багаторічна трав'яна рослина, 30–12 *см* заввишки; охтогідрофіт, ентомофіл, барохор, зоохор (рис. 162). Коренева система стрижнева. Стебло прямостояче, розгалужене. Листки короткочерешкові, супротивні, видовженояйцеподібні, крупнозубчасті, лише нижні біля основи пірчастороздільні, завдовжки 5–8 *см* і завширшки 1,5–2 *см*.

Квітки в густих пазушних півкільцях, віддалених одне від одного. Квітки двостатеві, оцвітина подвійна, зигоморфна. Чашечка колючо-зубчаста, її зубці довші, ніж трубочка, віночок двогубий, білий з рожевими вкрапленнями в зіві. Верхня частина трубочки віночка всередині густо вкрита волосками. Тичинок 2 (інші 2 недорозвинені). Маточка із двороздільною приймочкою. Плід – чотиригорішок. Цвіте в липні–вересні. Розмножується вегетативно (підземними столонами) та насінням.

Зростає на болотах, заплавних луках, по берегах річок, у вільшняках по всій Україні.

Рослина медоносна, дубильна, лікарська, фарбувальна (сік рослини дає чорну фарбу). Нею живляться жуки-листоїди, мінуючі мухи, бобри.

Вовконіг високий (*Lycopus exaltatus* L.f.). Багаторічна трав'яна рослина, до 1,5 *м* заввишки; охтогідрофіт, ентомофіл, барохор. Стебло прямостояче, чотиригранне. Листки супротивні, майже сидячі, широколанцетні, пірчастороздільні або розсічені, завдовжки до 10 *см* і завширшки 2 *см*. Стебло й листки коротко опушені.

Квітки в пазушних півкільцях, зубці чашечки такої ж довжини, як і трубочка. Віночок білий, із плямистою нижньою губою. Плід – чотиригорішок. Цвіте в липні–серпні. Розмножується вегетативно і насіннєво.

Цвіте в липні–серпні. Віночок без рожевих вкраплень. Зростає на болотах, заплавних луках, по берегах водойм, у чагарниках, на вологих місцях по всій Україні.

Чистець болотний (*Stachys palustris* L.). Багаторічна трав'яна, опушена рослина, заввишки 30–150 *см* (рис. 163). Листки видовжено-ланцетні, городчасто-пилчасті, нижні листки короткочерешкові, біля основи округлі

або серцеподібні, верхні листки сидячі. Кільця 4–10-квіткові. Віночок червонувато-ліловий. Рослини з підземними, на кінцях бульбоподібно потовщеними пагонами. Цвіте в червні–серпні.

Рис. 163. Чистець болотний

Зростає на луках, по берегах водойм, болотах, як бур'ян у посівах і городах по всій Україні, рідко в Криму. *Медоносна рослина.* Нею живляться фітонематоди, черевоногі молюски (ставковики), коропоподібні риби, водоплавні птахи, бобри, нутрії.

М'ята водяна (*Mentha aquatica* L.). Багаторічна трав'яна рослина заввишки 30–100 *см* (рис. 164). У вегетативному стані представників роду м'ята легко впізнати за характерним приємним запахом. М'ята водяна відрізняється від інших видів роду великими, довгочерешковими яйцеподібними листками, наявністю, крім двох–трьох пазушних, кінцевого суцвіття кулястої форми.

Оптимально виражене кореневище з додатковими коренями у вузлах, стебло чотиригранне, волосисте, рідше голе. Часто в пазухах листків розвиваються бічні пагони. Листки яйцеподібні, пилчасті. Квітки рожеві, трубочка віночка всередині волосиста. Цвіте в липні–серпні.

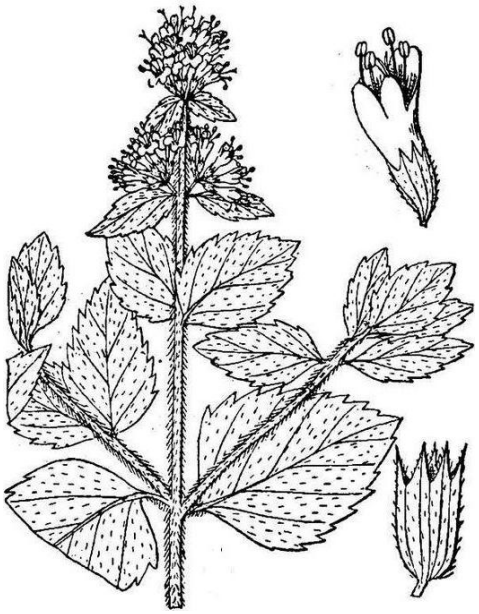

Рис. 164. М'ята водяна

Росте по берегах водойм, у воді на мулистих грунтах майже по всій Україні, в Криму трапляється рідко.

Різновид культивується як м'ята перцева. *Рослина ефіроолійна, лікарська*.

Вона є кормом для черевоногих молюсків (ставковиків, катушок), бобрів.

М'ята польова (*Mentha arvensis* L.). Багаторічна трав'яна рослина заввишки 15–60 *см*. Листки яйцеподібні або видовженоеліптичні. Стебла й листки опушені. Віночок ліловий або рожево-ліловий. Цвіте в червні–серпні. Вид надзвичайно поліморфний, зі складним комплексом форм.

Зростає по берегах водойм, болотах майже по всій Україні, в Криму трапляється рідко (по руслу р. Біюк-Карасу). *Лікарська*. Вона є кормом для водоплавних птахів, бобрів.

М’ята довголиста (*Mentha longifolia* (L.) Huds.). Багаторічна трав’яна рослина заввишки 30–100 *см*. Стебло м’якоповстисте. Листки опушені, видовжені або ланцетні, загострені, пилчасті, майже сидячі. Чашечка опушена, з шилоподібними зубцями. Віночок рожевий або ліловий. Цвіте в липні–серпні.

Ефіроолійна, медоносна рослина. Нею живляться нутрії.

Зростає по берегах водойм, на вологих місцях, іноді культивують. Поширений переважно в Карпатах, на Правобережжі; в Криму і на Лівобережжі трапляється рідко.

Родина Вириницеві (*Callitrichaceae*)

Однорічні дрібні водні або болотні рослини з тонкими, здебільшого розгалуженими стеблами. Листки цілісні, сидячі, з однією–трьома поздовжніми жилками, супротивні, а верхні нерідко зібрані у плаваючу розетку. Квітки дрібні, одностатеві, без оцвітини; біля основи з двома плівчастими приквітками або без них, поодинокі в пазухах листків; нижні квітки маточкові, з сидячою верхньою чотиригніздою зав’яззю і двома стовпчиками; верхні – тичинкові з однією тичинкою на довгій ніжці, двогніздим пиляком. Формула квітки: маточкової – ♀ $G_{(4)}$, тичинкової ♂ A_1; Плід сухий, шкірястий.

Родина представлена одним родам з 25 видами, поширених по всій земній кулі, крім Африки. У флорі України – п’ять видів.

Виринниця двостатева (*Callitriche hermaphroditica* L., *C. autumnalis* L.). Однорічна рослина, заввишки 5–30 *см*, цілком занурена в воду; тенагофіт, гідрофіл, гідрохор. Стебла тонкі, ламкі, біля основи надзвичайно розгалужені, до верхівки густо облистнені. Листки сидячі, супротивні, прозорі, ланцетні, темно-зелені, з однією жилкою, до основи розширені, на верхівці звужені, верхні – ніколи не утворюють розетки, завдовжки 6–15 *мм*, завширшки – 2 *мм*. Квітки поодинокі, роздільно- або двостатеві, без приквіток. Плоди – коробочки, діаметром 1–1,5 (3) *мм*, майже сидячі, їхні частки облямовані по кілю, ширококрилаті. Цвіте у товщі води в червні–вересні. Розмножується насінням.

Зростає в озерах, стоячих водоймах і повільно проточних річках, нерідко формує значні підводні зарості. Трапляється спорадично майже по всій Україні, крім Криму.

Виринниця тупоплідна (*Callitriche cophocarpa* Sendtner., *C. polymorpha* Loennr.). Однорічна рослина, заввишки 5–45 *см*; тенагофіт, гідрофіл, анемофіл, гідрохор, зоохор. Стебла нитчасті, злегка сплюснуті. Листки світло-зелені, диморфні: нижні (занурені у воду) – лінійні, завдовжки 1–2 *см*, завширшки 1–3 *мм*; верхні (плаваючі) – округло-яйцеподібні, діаметром до 4 *мм*, з головною та двома бічними жилками.

Плаваючі листки зібрані в розетку по 10–14. Квітки поодинокі, пазушні, роздільностатеві або двостатеві, з плівчастими приквітками й редукованою оцвітиною. Приквітки серпоподібні на верхівці гачкоподібно зігнуті. Стовпчики товсті, міцні, завдовжки 4–6 *мм*, залишаються біля плодів. Плід – сплюснуто-округла коробочка, завширшки 1,2–1,5 *мм*, частки якої без облямівки по кілю. Цвіте у поверхневих шарах води або над її поверхнею у червні – вересні. Розмножується насінням.

Зростає на мілководді малих річок, канав, заток, по болотах майже по всій Україні, розсіяно. У залежності від умов місцезростання рослини надзвичайно варіюють за формою і розмірами листків, висоти стебла.

Виринниця гачкувата (*Callitriche hamulata* Kutz. ex W.D.J. Koch.). Однорічна рослина, заввишки 5–20 *см*; тенагофіт, гідрофіл, гідрохор. Кореневища нитчасті, прямі. Стебла тонкі, завдовжки 5(20)–50(80) *см*. Листки диморфні: нижні (занурені, підводні) – напівпрозорі, лінійні, на верхівці глибоко виїмчасті, завдовжки 1–2,5 *см*, завширшки 0,5–1,2 *мм*, супротивні; верхні (плаваючі) – округло-яйцеподібні, темно-зелені, зібрані в надводну плаваючу розетку.

Квітки одностатеві, в пазухах листків по одній–дві. Стовпчики тонкі, нитчасті, завдовжки 1–3 *мм*, відігнуті вниз, після цвітіння швидко опадають. Приквітки серпоподібні, на верхівці гачкувато загнуті. Плоди – коробочки, широкояйцеподібні або сплюснуто-округлі, завширки 1–2 *мм*, з широко- або вузькоперетинчастокрилатими частками. Цвіте у поверхневих шарах води в червні–жовтні. Розмножується насінням.

Зростає по берегах з грунтовим підтопленням та на прибережних ділянках мілководь, болотах, в озерах, старицях, канавах зрідка на Поліссі і в Лісостепу.

Виринниця весняна (*Callitriche verna* L., *C. palustris* L.). Однорічна рослина заввишки 50–150 *см*. Стебло висхідне, укорінюється у вузлах, тонке, розгалужене. Листки яскраво-зелені й малопрозорі, диморфні: нижні (занурені) – лінійні, з однією жилкою, верхні (плаваючі) – обернено-яйцеподібні, з трьома поздовжніми жилками, утворюють розетку. Квітки пазушні, роздільно- або двостатеві, зі слабо зігнутими або серпоподібними приквітками, які не мають гачка на верхівці. Стовпчики прямі, опадають задовго до достигання плодів. Плід – коробочка, оберненояйцеподібний, біля основи округлий, з вузькооблямованими частками. Цвіте в червні–жовтні. Розмножується частинами пагонів та насінням.

Рослина надзвичайно мінлива і відома в багатьох формах.

Вона є кормом для черевоногих молюсків з родини міленіїди.

Зростає у канавах, дрібних озерах, ставках, мілких річках, на болотах. Надзвичайно часто трапляється в західних областях України, на Поліссі і в Лісостепу, рідше в Степу, зрідка в Криму.

Виринниця ставкова (*Callitriche stagnalis* Scop.). Однорічна рослина заввишки 5–50 *см*; тенагофіт, гідрофіл, анемофіл, гідрохор, зоохор. Стебло тонке, розгалужене. Листки яскраво-зелені, непрозорі, всі оберненояйцеподібні або нижні листки лінійні, з однією жилкою, всі інші – з трьома або більшою кількістю жилок. Верхні листки утворюють плаваючу розетку із п'яти–восьми листків. Квітки поодинокі, сидячі, роздільностатеві, рідше двостатеві. Плоди – коробочки, діаметром 1,5–2 *мм*, сплюснуто-округлі, з широкоперетинчасто-крилатими частками. Стовпчики деякий час залишаються біля плодів. Цвіте у поверхневих шарах води або над її поверхнею в травні–вересні. Розмножується насінням.

Рослиною живляться деякі ракоподібні (водні ослики), бокоплави.

Росте в стоячих водоймах, у тому числі по гірських лісових озерах, на вологих і заболочених місцях зрідка в Закарпатті, лісових і лісостепових районах, гірському Криму.

Підклас Айстериди (*Asteridae*)

Переважно трави, рідше напівкущі, ще рідше кущі та дерева. Для представників цього підкласу характерна наявність запасного вуглеводу інуліну. У вегетативних органах більшості з них є молочники. Квітки зібрані в різноманітні суцвіття, рідше поодинокі, переважно маточково-тичинкові, актиноморфні або зигоморфні. Віночок зрослопелюстковий. Тичинок п'ять, частіше вони прикріплені до трубочки віночка. Гінецей, як правило, з двох карпел. Зав'язь, за деяким винятком, нижня.

Підклас об'єднує п'ять порядків і 12 родин, біля 1420 родів та близько 27880 видів.

Порядок Айстроцвіті (*Asterales*)

Багаторічні або однорічні трави і напівчагарники, рідше кущі, ліани і невисокі або середніх розмірів дерева. Листки чергові, рідше супротивні, іноді кільчасті, прості, від цілісних до різним чином розчленованих, інколи редуковані, без прилистків. Характерною ознакою його представників є наявність у флоемі системи членистих молочних клітин, які містять багатий тритерпенами латекс, і (або) наявність добре розвинутої системи схизогенних секреторних каналів.

Деякі представники мають як виражені молочники і молочні клітини, так і секреторні канали, інші – мають оптимально розвинуті секреторні канали, а молочники відсутні, молочні ж клітини виявлені в небагатьох родів. Для них характерний також вміст у рослинах запасного вуглеводу інуліну, гірких сесквітерпенових лактонів, тритерпеноїдів і відсутність танінів та іридоїдних сполук. Квітки зібрані в рацемозні суцвіття – головки або кошики, які, в свою чергу, у багатьох випадках утворюють різного роду

складні суцвіття. Головка (кошик) зазвичай оточені обгорткою, складеною з одного або кількох рядів брактей. Окремі квітки кошика, кількість яких може бути зведена до однієї, сидить на плоскому, випуклому, іноді навіть веретеноподібному спільному квітколожі, точніше ложі суцвіття.

У багатьох представників окремі квітки сидять у пазухах лускоподібних або щетинистих брактей, але частіше спільне квітколоже голе. У кошиках з однорідними квітками всі квітки маточково-тичинкові, а в кошиках з різнорідними квітками крайові (променеві) квітки маточкові або нейтральні (стерильні), а центральні (дискові) – маточково-тичинкові або функціонально тичинкові. Оцвітина й андроцей пятичленні, рідко чотиричленні. Трубочка чашечки разом з основою трубочки віночка повністю приросла до зав'язі, а її вільні лопаті зазвичай видозмінені й перетворені в чубок або папус, який часто редукований або відсутній.

Віночок п'яти основних типів: трубчастий (актиноморфний і повністю зрослопелюстковий, на верхівці п'ятилопатевий або п'ятизубчастий); язичковий (на ранній стадії розвитку трубчастий, але під час цвітіння розділяється поздовжньою між двома задніми, або внутрішніми, пелюстками і перетворюється в язичковий); двогубий (перед цвітінням трубчастий, але під час цвітіння розділяється поздовжньо по двох протилежних лініях, що проходять між трьома передніми і двома задніми пелюстками, рідше – між чотирма передніми пелюстками й однією задньою, причому задня губа інколи недорозвинена); променевий (зовнішньо відповідний губі віночка) та лійкоподібний. Рідко віночок повністю відсутній (у крайових маточкових квіток).

Тичинки прикріплені до трубочки віночка, чергуються з пелюстками; нитки зазвичай вільні, іноді зрослися в трубку; пиляки, як правило, склеєні між собою; основи пиляків часто мають чітко виражені придатки. Гінецей з двох медіальних карпел, паракарпний із стовпчиком, що має біля основи кільцеподібний або коротко трубчастий нектарний диск. Приймочка дволопатева. У функціонально тичинкових квіток стовпчик інколи нерозділений. Під приймочкою стовпчик часто несе комірець волосків (збираючі волоски), які служать для вимітання пилку. Зав'язь нижня, одногнізда, з одним прямим базальним насіннєвим зачатком. Плоди – сім'янки, рідко кістянкоподібні, увінчані папусом, який залишається, рідше папус опадний або його немає.

Родина Айстрові або Складноцвіті (*Asteraceae, Compositae*)

Здебільшого трави або напівкущі, у тропіках також кущі, ліани і навіть деревця. Листки чергові, рідше супротивні, без прилистків, різноманітні за формою, розмірами тощо. Квітки дрібні, зібрані на спільному дископодібному квітколожі в характерне для родини суцвіття –

кошик, який зовні вкритий обгорткою з численних видозмінених листочків різної форми. Обгортка може бути одно- або багатоярусною; листочки її лінійні або розсічені, притиснуті або відігнуті, часто з різними придатками у вигляді гачків, шипів, лусок тощо. Кошики різних розмірів (від 1–2 *мм* до 30–40 *см* у діаметрі) і форм, поодинокі або зібрані в складні волоте-, щиткоподібні та інші суцвіття. Квітколоже буває плоске, опукле або увігнуте, голе, лускувате, щетинисте або волосисте.

Квітки п'ятичленні (крім маточки), чотириколові, всі однакові в кошику або зовнішні відрізняються від внутрішніх; чашечка повністю редукована або перетворена на волоски, щетинки чи плівчасті вирости, які залишаються біля плодів. Тичинок п'ять, зрослих пиляками в трубочку, через яку вибивається стовпчик, що несе приймочку. Зав'язь нижня, утворена з двох плодолистків, одногнізда, з одним прямим насіннєвим зачатком. Плід – сім'янка, часто з волосистим чубком або плівчастою коронкою.

За будовою віночка розрізняють такі основні типи квіток Айстрових: трубчасті квітки – маточково-тичинкові, актиноморфні, віночок трубчастий, п'ятилопатевий; несправжньоязичкові квітки – тільки маточкові; часто є крайовими квітками в кошику; внаслідок редукції верхньої губи стали одногубими, язичок віночка закінчується трьома зубцями; язичкові квітки – маточково-тичинкові, зигоморфні, в деяких родів займають усе квітколоже; язичок віночка закінчується п'ятьма зубцями; лійкоподібні квітки – стерильні, крайові, зигоморф$\overline{\text{н}}$і, віночок має п'ять нерівних зубців і здається двогубим; двогубі квітки. Формули квіток: трубчасті – $*P_{(5)}A_{(5)}G_1$, язичкові – $\uparrow P_{(5)}A_{(5)}G_1$, несправжньоязичкові – $\uparrow P_{(3)}A_{(5)}G_1$, лійкоподібні (стерильні) – $\uparrow P_{(5)}A_{(0)}G_0$.

Родина налічує близько 1000–1300 родів з більш ніж 20000 видами. Екологічний діапазон родини надзвичайно великий – від вологих і жарких тропіків до сухих пустель Азії й Африки та холодних областей Арктики й Антарктики поширеними по всій земній кулі. В Україні – 121 рід, близько 700 видів, трапляються в усіх зонах.

Айстрові мають неабияке господарське значення. Серед них є цінні *олійні рослини, каучуконосні, кормові, овочеві та лікарські, надзвичайно велика група декоративних, а також злісні бур'яни*.

Сідач конопляний (*Eupatorium cannabinum* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–150 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор (рис. 165). Кореневище видовжене, плагіотропне. Стебло прямостояче, розгалужене у горішній частині, густо улистнене. Листкорозміщення супротивне, листки глибоко розсічені на три–п'ять ланцетних, загострених, по краю нерівно-великозубчастих часток.

Суцвіття великі, щиткоподібно-волотеподібні, складаються з елементарних суцвіть – дрібних (близько 6 *мм* завдовжки, 2 *мм* завширки),

малоквіткових (4–7 квіток) кошиків. Обгортка продовгувато-циліндрична, черепитчаста. Всі квітки в кошику трубчасті, двостатеві. Віночки рожеві, різних відтінків (від брудно-рожевих до темно-червноних або майже білих). Плід – сім'янка, довгаста, гостроребриста, з чубком із білих волосків. Цвіте в червні–серпні (вересні). Розмножується вегетативно та насінням.

Рис. 165. Сідач конопляний

*Лікарська, **отруйна**, барвникова, жироолійна рослина.*

Зростає по берегах річок, у вологих лісах і по чагарниках майже по всій Україні.

Череда поникла (*Bidens cernua* L.). Однорічна рослина, заввишки 15–100 *см*; пелохтотерофіт, ентомофіл, екзозоохор, антропохор (рис. 166). Коренева система стрижнева, з оптимально розвиненими коренями першого та другого порядків. Стебло прямостояче, опушене або голе, зелене або червонувате, листкорозміщення супротивне. Листки сидячі, цілісні, видовжено-ланцетні по краю віддалено пилчасті, завдовжки 7–10 *см*, завширшки 1,3–2 *см*, червонуватою випуклою середньою жилкою.

Рис. 166. Череда поникла

Суцвіття поодинокі кошики, на квітконосах завдовжки 3–5 *см*, спочатку прямостоячих, згодом пониклих, діаметром 1–1,5 (при плодах до 2 *см*). Обгортка дворядна, зовнішній ряд із видовжено-ланцетних листочків, завдовжки до 25 *см*. Листочки обгортки із внутрішнього боку жовті, зі зовнішнього – вкриті густими поздовжніми коричневими смужками. Язичкові квітки яйцеподібно-ланцетні, завдовжки 10–15 *мм*, завширшки до 5 *мм*, жовті, іноді відсутні. Трубчасті квітки світліші, численні. Плоди сім'янки, обернено-клиноподібні, з чотирма поздовжніми ребрами та чотирма остюками, що вкриті виразними, спрямованими вниз гачками. Цвіте в липні–серпні. Розмножується насінням. *Рослина лікарська*.

Зростає по берегах річок, озер, на болотах по всій Україні.

Череда променева (*Bidens radiata* L.). Однорічна рослина, заввишки 15–60 *см*; пелохтотерофіт, ентомофіл, екзозоохор. Стебло прямостояче,

розгалужене тільки вгорі, голе, округле, листкорозміщення супротивне. Листки жовтувато-зелені, глибоко-три–, п'ятироздільні, з ланцетними або яйцеподобідно-ромбічними частками, кінцева з яких значно більша за бічні. Краї листкових пластинок гостропилчасті. Виїмки між зубцями напівкруглі.

Суцвіття – кошики, діаметром 1–1,5 (біля плодів до 2 *см*), випуклі, на квітконосах завдовжки 1–3 *см*. Обгортка дворядна, зовнішні листочки лінійно-ланцетні, значно перевищують кошик, оточуючи його у вигляді променів, внутрішні яйцеподібні, жовтуваті. Квітки у кошику лише трубчасті. Плоди сім'янки завдовжки 4–5 *мм*, завширшки 2–2,5 *мм*, клиноподібні, сірі, гладенькі. Приквіткові луски значно перевищують сім'янки. Цвіте в серпні–вересні. Розмножується насінням.

Зростає по берегах річок, озер, сирих луках, болотах по всій Україні, розсіяно.

Череда листяна (*Bidens frondosa* L.). Однорічна рослина, заввишки 20–100 *см*. Листки черешкові, пірчасті, кінцевий листочок довгастий. З нижньої сторони листка помітно виділяються жилки.

Кошики з жовтих квіток. Сім'янки клиноподібні, завдовжки 5–7 *мм*, сплюснуті, по боках несуть по одному поздовжньому серединному ребру. Поверхня сім'янок бородавчаста, вкрита притиснутими, спрямованими вперед волосками. Остюків два, вдвічі коротших за сім'янки. Приквіткові луски малочисленні, лінійні, на верхівці різко загострені. Цвіте в липні–серпні.

Адвентивна рослина – заносний північноамериканський вид, що інтенсивно поширюється Європою, витісняючи череду трироздільну. В басейнах крупних річок України – трапляється спорадично. Зростає по берегах річок, на забур'янених місцях, у скверах.

Череда трироздільна (*Bidens tripartita* L.). Однорічна рослина, заввишки 15–80 (150) *см*; пелохтотерофіт, ентомофіл, екзозоохор, антропохор. Стебла майже від основи розгалужені. Листки звужені в короткий, крилатий черешок, трироздільні, їхні частки ланцетні, по краю пилчасті, середня крупніша, іноді пірчасто-надрізана. Листки зісподу без помітних жилок.

Суцвіття – кошики, прямостоячі, діаметром 1 (біля плодів до 2) *см*, на квітконосах завдовжки 2–5 *см*. Обгортка дворядна: зовнішній ряд із 5–8 видовжено-ланцетних листочків, внутрішній ряд – із чорно-зелених листочків. Усі квітки кошика трубчасті, буро-жовті. Плоди сім'янки, волосисті, без бородавок, завдовжки 5–7,5 *мм*, із двома (рідше трьома–чотирма) остюками. Волоски по краю сім'янок направлені вниз. Приквіткові луски численні, ланцетні, поступово загострені. Цвіте в липні–вересні. Розмножується насінням.

Лікарська, вітамінна, фарбувальна, бур'янова рослина, є кормом для цистоутворювальних нематод, мінуючих мух, риб з родини коропові.

Зростає по берегах річок, озер, на болотах, вологих луках, забур'янених місцях по всій Україні, крім південних районів Криму.

Підбіл звичайний (*Tussilago farfara* L.). Багаторічна рослина, заввишки 10–25 *см* (рис. 167). Кореневище повзуче, покрите яйцеподібно-ланцетними лускоподібними листками. Листки квітконосного стебла лускоподібні, яйцеподібно-ланцетні, часто буруваті. Після цвітіння розвиваються прикореневі розеточні, округло-серцеподібні, кутасто-нерівнозубчасті, зісподу білоповстисті, зверху голі, листки з широкою виїмкою біля основи.

Рис. 167. Підбіл звичайний

Суцвіття – поодинокі кошики з циліндричною обгорткою. Квітки золотисто-жовті. Крайові – язичкові, маточкові, плідні, розміщені кількома рядами; серединні – трубчасті, двостатеві, неплідні. Плід – сім'янка, циліндрична, з 5–10 реберцями, гола, з чубком. Цвіте в квітні–травні.

Рослина медоносна, лікарська (як відкашлювальний засіб у разі запалення верхніх дихальних шляхів). Зростає на глинистих схилах, берегах ставків. Поширена по всій Україні.

Жовтозілля болотне (*Senecio paludosus* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 80–120 *см*; улігінозофіт, енотомофіл, анемохор (рис. 168). Стебло павутинистоопушене. Листки лінійно-ланцетні, до основи звужені, по краю глибокопилчасто-зубчасті, верхівка темно-зелені, здебільшого голі, зісподу сіруватоповстисті, біля основи звужені, по краю зазвичай глибокопильчасто-зубчасті.

Рис. 168 Жовтозілля болотне.

Суцвіття – кошики, напівкулясті, на довгих квітконіжках, зібрані у щитоподібну волоть, численні. У кошику 12–18 жовтих язичкових квіток. Плоди – сім'янки, завдовжки 2,5–3,5 *мм*, ребристі, опушені, рідше голі, чубок удвічі довший за сім'янку. Цвіте в червні–вересні. Розмножується насінням.

Зростає по берегах річок і озер, на болотах, вологих луках на Правобережному і Західному Поліссі, рідше в Правобережному Степу.

Жовтозілля татарське (*Senecio tataricum* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 60–200 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор. Стебло

прямостояче, біля основи розсіяно-павутинисте або голе, вгорі павутинисто-повстисте. Нижні та середні стеблові листки видовженоланцетні, неглибокогостропилчасті, верхівкові павутинисті, зісподу густо-білоповстисті.

Суцвіття – кошики, напівкулясті, діаметром до 1 *см*, на довгих квітконіжках, зібрані у верхівковий щиток. Кошики з 15–20 жовтих язичкових квіток. Плоди – веретеноподібні сім'янки, невиразно ребристі, голі або біля основи чубка короткоопушені, чубок довший, ніж сім'янка. Цвіте в липні–вересні. Розмножується насінням. Рослина є кормом для бобрів.

Зростає по берегах водойм, у чагарниках, на високотравних болотах. Поширена рослина в Лівобережному Лісостепу: басейни Хоролу, Сули, Псла, Ворскли.

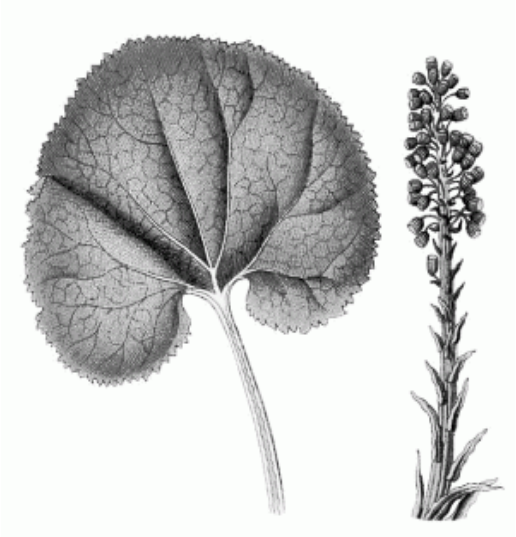

Рис. 169. Кремена гібридна

Кремена несправжня (*Petasites spurious* (Retz.) Reichenb. Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 15–70 *см* (рис. 169). Прикореневі листки трикутно-серцеподібні, з двома–трьома лопатями біля основи, зісподу білувато-повстисто опушені, згодом майже голі. Стеблові листки стеблообгортні, широколанцетні, голі. Квітконосні стебла гранчасті, опушені. Суцвіття кошики, завдовжки 5–8 *мм*, завширшки 1–1,5 *мм*, зібрані у складні колосисто-щиткоподібні суцвіття. Сім'янки циліндричні, злегка ребристі, в 3–4 рази коротші за чубок.

Рослина є кормом для вузькокрилих молей.

Росте на піщаних берегах річок у Лісостепу, Степу, Криму, рідше трапляється на Поліссі.

Кремена гібридна (*Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey. et Scherb.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 30–60 *см*. Кореневище бульбисте потовщене. Прикореневі листки довгочерешкові, округло-трикутні, біля основи серцеподібні, зісподу сіруватоповстисті. Серединні стеблові листки широкояйцеподібні, верхові – ланцетні. Квітки брудно-пурпурові або червонуваті, пахучі. Цвіте в квітні–травні. *Медоносна рослина*. Є кормовою базою совок.

Зростає на вологих місцях, по берегах річок. Поширена на Поліссі та Лісостепу, в Карпатах; спорадично трапляється в Криму.

Осот болотний (*Cirsium palustre* (L.) Scop., *Carduus palustris* L.). Багаторічна або дворічна рослина, заввишки 50–150 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор, антропохор (рис. 170). Коренева система мичкувата.

Стебло прямостояче, колючокрилате. Листкорозміщення чергове, листки завдовжки до 8 *см*, завширшки 1–1,5 *см*, сидячі, незбіжні, пірчастороздільні, з дво–, трилопатевими колючозубчастими частками, павутинно-повстисті, по краях з короткими шипуватими війками. Колючки, якими закінчуються лопаті й зубці листків та крил стебел, завдовжки 1–5 *мм*, тонкуваті, бурувато-світло-жовті.

Рис. 170. Осот болотний

Суцвіття кошики, скупчені на верхівці стебел. Обгортка кошика яйцеподібна, густопавутинна, бурувато-пурпурова. Квітки пурпурові, віночок завдовжки до 15 *мм*, третину становить довжина трубочки, відгин віночка менше, ніж до середини п'ятироздільний. Плід – сім'янка, завдовжки близько 3 *мм*, із чубком – 10–12 *мм*. Цвіте в червні–вересні. Розмножується насінням.

Росте на болотах і заболочених луках у більшій частині України, крім Степу й Криму.

Осот городній (*Cirsium oleraceum* (L.) Scop.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 50–200 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор. Кореневище горизонтальне, зі шнуроподібними коренями. Листки м'які, голі, часто покриті звивистими волосками, глибокоперистороздільні; верхні – сидячі, цілісні, крупнозубчасті, нижні та прикореневі – крилаточерешкові.

Суцвіття – кошики, скупчені на верхівці стебла та щільно обгорнуті верхівковими листками. Листочки обгортки ланцетні, гострокінцеві. Квітки трубчасті, світло-жовті, трубочка віночка (завдовжки до 10 *мм*) коротша за відгин (12 *мм*). Плід – сім'янка, завдовжки 4–4,5 *мм*, із чубчиком сіруватих волосків утричі довшим за його довжину. Цвіте в червні–вересні.

Зростає на вологих луках, по заболочених чагарниках, вільшняках і берегах річок у більшій частині України, крім Степу й Криму.

Осот прибережний або осот джерельний (*Cirsium rivulare* (Jacq.) All., *Carduus rivularis* Jacq.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 60–120 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор. Стебло прямостояче, лише під суцвіттями білувато-повстисте, облистнене в нижній частині. Листки з обох сторін зелені. Прикореневі та нижні стеблові листки короткочерешкові, пірчасторозсічені, в обрисі еліптичні, завдовжки до 10–15 *см*, завширшки 2,5–4 *см*, з ланцетними лопатями, що закінчуються тонкою колючкою. Середні та верхні стеблові листки сидячі, біля основи стеблообгорнуті, поступово зменшуються в розмірах.

Суцвіття – кошики, завдовжки 20–30 *мм*, скупчені на верхівці нерозгалуженого стебла, здебільшого по три. Обгортка кошика широкояйцеподібна, діаметром до 15 *мм*. Зовнішні й середні листочки обгортки по кільовій жилці залозисто-клейкі. Квітки червоні (пурпурові), віночок завдовжки 15–20 *мм*. Відгин віночка до середини п'ятироздільний. Плід – сім'янка. Цвіте в червні–липні.

Зростає на вологих луках і болотах у Карпатах, Росточчі-Опіллі, на Поліссі та на півночі Лісостепу.

Жовтий осот болотний (*Sonchus palustris* L.). Багаторічна трав'яна рослина, заввишки 100–180 *см*; улігінозофіт, ентомофіл, анемохор (рис. 171). Корені короткі. Стебло прямостояче. Листки біля основи з гострими, стрілоподібними вушками, пірчастолопатеві, з двома–трьома парами віддалених ланцетоподібних лопатей, верхні листки цілісні, ланцетні.

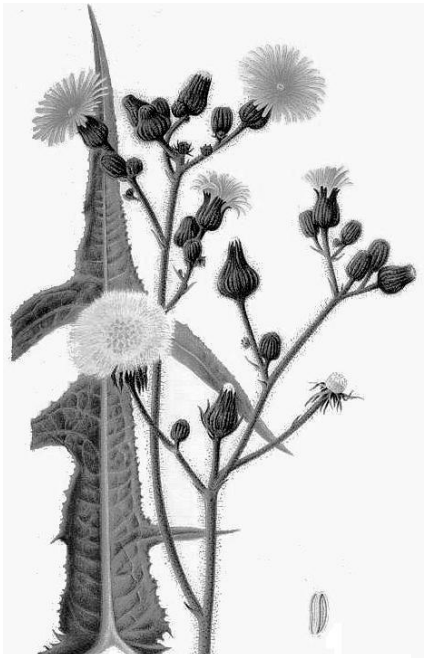

Рис.171. Жовтий осот болотний

Суцвіття – кошики, діаметром до 3 *см*, зібрані у щиток або щиткоподібну волоть. Обгортки кошиків і гілочки суцвіття покриті короткими, чорнуватими, залозистими волосками. Квітки язичкові, жовті. Плоди – сім'янки, жовтуваті, надзвичайно випуклим серединним ребром з кожного боку, чубок із жовто-білих, м'яких волосків, що легко опадають. Цвіте в липні–вересні. Розмножується насінням.

Зростає на болотах і заболочених місцях майже по всій Україні, в Криму – надзвичайно рідко.

Клас Односім'ядольні (*Monocotiledones*) або Ліліопсиди (*Liliopsida*)

До цього класу належать рослини, що мають такі ознаки: мичкувату кореневу систему, яка формується у зв'язку з тим, що первинний корінець зародка насінини рано відмирає і формується мичка додаткових коренів. Стебла позбавлені камбію, провідна система – атактостела (складається із серії закритих провідних пучків, оточених паренхімою), флоема без паренхіми, зазвичай відсутнє чітке розмежування на кору й серцевину. Листки прості, часто не розділені на черешок і пластинку, іноді основа пластинки розростається, утворюючи листкову піхву. Жилкування паралельне, рідше дугове. Зародок насінини з однією сім'ядолею.

Клас об'єднує чотири підкласи, 38 порядків, 104 родини, до яких належить 63000 видів. В Україні зростає 834 види, що належать до трьох підкласів, 20 порядків, 32 родин.

Підклас Алісматиди (*Alismatidae*)

Водні або болотні рослини з черговими, супротивними або кільчасто розташованими піхвовими листками. Квітки актиноморфні або зигоморфні, зібрані у різноманітні суцвіття, двостатеві або роздільностатеві. Плоди різних типів.

Цей порядок один з найпримітивніших і древніх груп односім'ядольних, включає 11 порядків, 18 родин, 490 видів. В Україні зростає 44 види, що належать до 10 родин.

Порядок Сусакоцвіті (*Butomales*)

Це багаторічні трави з повзучим кореневищем. Листки чергові, лінійні або тригранні з розширеною піхвою біля основи. Квітки в пазушних зонтикоподібних суцвіттях, оточених обгорткою, двостатеві, актиноморфні, тричленні з подвійною оцвітиною. Тичинок 6 або 9, розташованих у два кола, гінецей з 6 плодолистків, плід – збірна листянка. Монотипний порядок з однією родиною Сусакові.

Родина Сусакові (*Butomaceae*)

Багаторічні болотні або прибережні рослини. Стебло безлисте, листки зібрані у розетку. В Україні є тільки один рід з одним видом – сусаком зонтичним.

Сусак зонтичний *(Butomus umbellatus* L.*).* Багаторічна трав'яниста рослина, кореневище діаметром 1,5–2 *см* з рясними додатковими коренями завдовжки 12–15 *см*, на кореневищі розташована розетка довгих лінійних листків, біля основи їх є піхва, а в пазухах – безбарвні лусочки (рис. 172). Суцвіття зонтикоподібне, квітконос безлистий, циліндричний. До цвітіння суцвіття оточене приквітками, які пізніше відгинаються вниз. У суцвітті 10–30 квіток. Вони двостатеві діаметром до 25 *мм*, рожеві з темнішою смужкою на пелюстках. Тичинок 6–9, гінецей апокарпний, складається з 6 зрослих біля основи плодолистків. Формула квітки: * P_{3+3} A_{6-9} $G_{\underline{(6)}}$. Цвіте протягом травня – серпня. Плід – збірна листянка, насіння дрібне, безбілкове.

Рис. 172. Сусак зонтичний

Поширений по всій Україні, зростає вздовж берегів річок, озер, на заболочених луках, заливних ділянках з товщею води 0–80(200) *см*.

Невибагливий до родючості ґрунтів, зростає на кислих і лужних субстратах, задовільно росте у водоймах, де

спостерігаються процеси антропізації, а також у місцях, де скидаються стічні води. При пересиханні або значному обводненні зберігається у стані кореневищ. Є індикатором слабокислих і слабкомінералізованих грунтів, збільшення площ розповсюдження сусака зонтичного вказує на коливання рівня грунтових вод і процеси антропізації.

В кореневищах міститься до 60% крохмалю, 13,5% білків, жири, безазотисті екстрактивні речовини, клітковина, мінеральні солі, а в листках – аскорбінова кислота.

Харчова, лікарська, декоративна, медоносна і фітомеліоративна рослина. Висушені кореневища розмелюють, з борошна випікають хліб, готують каші, киселі, сурогат кави. З одного кілограма сухих кореневищ можна отримати 250 *г* борошна.

У народній медицині кореневища застосовують як сечогінний, відкашлювальний, послаблюювальний і протизапальний засоби. Сусак зонтичний цінний поживний корм для представників родини коропових, окуневих, водних гризунів – нутрій, ондатр, десятиногих раків, гусей і качок, на листках відкладають яйця представники деяких водних двокрилих та прямокрилих.

Рослина придатна для декорування водойм, створення водних композицій у приміщеннях. Масовий розвиток сусака зонтичного в літоральній екофазі сприяє накопиченню поживних речовин у ґрунті, а також замуленню каналів і обмежує течію. Він є піонером заростання мілководь.

Порядок Жабурникоцвіті (*Hydrochariales*)

Багаторічні, рідко однорічні водні рослини, повністю або частково занурені у воду. Листки прикореневі або стеблові, чергові, супротивні або кільчасті, іноді диференційовані на черешок і пластинку. Квітки зібрані у цимозні напівзонтики, двостатеві або роздільностатеві, тричленні. Тичинок 2–3 або багато. Гінецей з 2–3–6 (15–20) плодолистків, зав'язь нижня, плід сухий або соковитий, залишається під водою. Об'єднує три родини, з яких в Україні поширена одна *Hydrochariaceae*.

Родина Жабурникові (*Hydrochariaceae*)

Плаваючі або занурені у воду рослини, листки прикореневі або стеблові, різноманітної форми і розмірів. Суцвіття зонтикоподібне, або ж квітки поодинокі, здебільшого актиноморфні, двостатеві або роздільностатеві, і тоді рослина дводомна, тичинок три або багато, гінецей з трьох–шести плодолистків, рідше їх від 2 до 15. Зав'язь нижня. Формула квітки – * P_{3+3} $A_{3,20}$ $G_{3–6(15)}$. Плід ягодоподібний. У флорі України є чотири види, що належать до чотирьох родів.

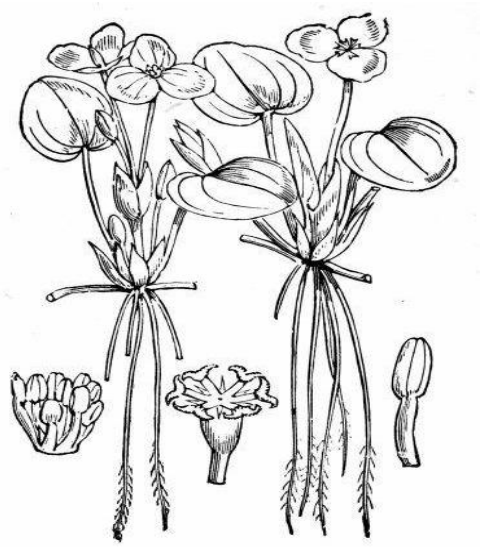

Рис. 173. Жабурник звичайний

Жабурник звичайний *(Hydrocharis morsus-ranae* L.*).* Багаторічна плаваюча рослина, стебла ниткоподібні, занурені, з бічними пагонами, на верхівках яких утворюються зимуючі бруньки (рис. 173). Вони вкриті слизом і легко прилипають до лапок птахів і ними розповсюджуються. Листки округлі або яйцеподібні з виразними жилками і двома великими плівчастими прилистками, черешкові, зібрані розеткою. Квітки роздільностатеві, внутрішні листочки оцвітини білі, зовнішні зелені, тичинкові квітки зібрані по декілька в одному покривальці, тичинок 12, зрослих біля основи. Маточкові квітки поодинокі, на довгих ніжках, приймочок шість. Цвіте в травні–липні.

Поширений по всій Україні у повільно текучих водах, ставках, канавах, озерах, заплавах. *Декоративна, кормова, лікарська рослина*. Хімічний склад листків не вивчений. Але у народній медицині листки застосовують як заспокійливий при хворобливому статевому потязі і як протизапальний засіб. Не рекомендують вживати у разі проносів і гіпотонії. Заготовляють в екологічно чистих місцях, бо рослина накопичує радіонукліди. Поживний корм для білого амура, коропа. Придатний для розведення в акваріумах, штучних водоймах.

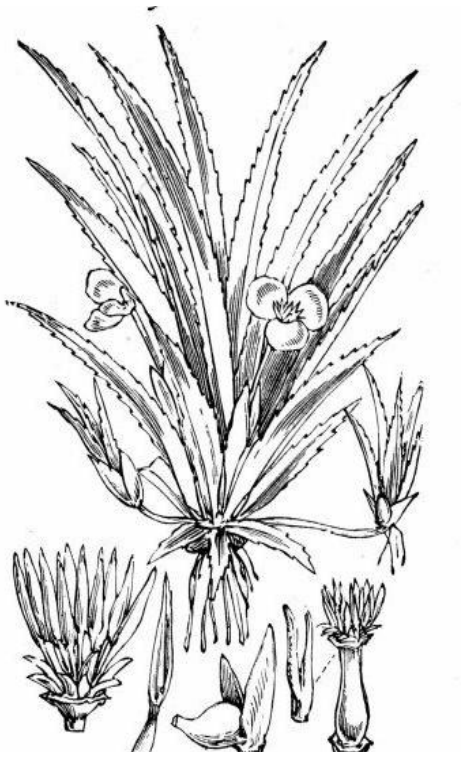

Рис. 174. Водяний різак алоєвидний

Водяний різак алоєвидний (Statiotes aloides L.*).* Багаторічна підводна рослина з укороченим стеблом і листками 15–45 *см* завдовжки, що підносяться над водою і зібрані розеткою (рис. 174). Листки тригранно-мечовидні, по краю шипувато-пилчасті. Суцвіття пазушні, квітконоси довгі, сплюснуті, покривало дволисте. Рослини дводомні. Внутрішні листочки оцвітини білі. Тичинкові квітки розташовані по декілька в одному покривалі, тичинок 10–15 з розвиненими пиляками і численними, ниткоподібними стамінодіями. Маточкові квітки сидячі, по одній–дві, приймочок шість. Цвіте в травні–серпні.

Росте у заводях, озерах, ставках розсіяно по всій Україні. *Декоративна, кормова рослина*. Придатна для розведення в акваріумах, декорування штучних водойм. Накопичує значну біомасу, застосовують як корм для свиней і добриво. У водоймах ним живляться черевоногі та двостулкові молюски, коропи, личинки двокрилих.

Елодея канадська (Elodea canadensis Michx.*).* Водна багаторічна рослина, стебла завдовжки до 30 *см*, розгалужені, занурені у воду, листки дрібні, довгасті або довгасто-яйцеподібні завдовжки до 10 *мм*, по краю дрібно-пилчасті, розміщені кільцями, з лускоподібними прилистками (рис. 175). Рослини дводомні, тичинкові рослини в Україні відсутні, маточкові квітки поодинокі, розташовані на довгих ніжках у пазухах листків, покриті дволопатевим покривальцем, досягають поверхні води. Оцвітина біла, приймочок три.

Рис. *175. Елодея канадська*

Спорадично зустрічається по всій Україні, за винятком Карпат, Прикарпаття і Криму. *Кормова, декоративна рослина*. Занесена, походить з Північної Америки. Швидко розмножується вегетативно. Придатна для розведення в акваріумах, сприяє очищенню води, добрий корм для коропа, лина, вобли, свиней та інших тварин, ракоподібних, черевоногих та двостулкових молюсків, листками живляться личинки водних двокрилих, рівнокрилих, жуків, прямокрилих, метеликів, на них оселяються попелиці. В затоках, де є зарості елодеї канадської, гніздяться лебеді і чорні крячки. Прекрасний матеріал для лабораторних дослідженнь хлоропластів та руху цитоплазми у клітині. Не виносить засолення води та надлишку в ній солей заліза. У разі масового розмноження засмічує водойми, перешкоджаючи судноплавству, рибальству.

Валіснерія спіральна (Vallisneria spiralis L.*).* Занурена у воду дводомна рослина, з повзучим кореневищем, вкороченим стеблом і розеткою довгих 25–75 *см* лінійних листків (рис. 176). Тичинкові квітки численні, дрібні, скупчені на верхівці квітконосного стебла кулястою головкою і вкриті однолистим покривальцем. Тичинок дві, одна з них – стамінодій. Під час запилення квітки відриваються і плавають на поверхні води. Маточ-

Рис. 176. Валіснерія спіральна

кові квітки поодинокі, на довгих, пізніше спірально закручених ніжках, які досягають поверхні води. Листочків оцвітини три. Цвіте в червні–липні.

Трапляється у Південному Лісостепу, Степу в ріках Дніпро, Південний Буг, Дністер.

Валіснерія спіральна є однією із найпопулярніших акваріумних рослин, придатна для очистки міських стоків, її листками живляться карасі.

Порядок Частухоцвіті (*Alismatales*)

Багаторічні, рідше однорічні водні або болотні рослини. Листки чергові або більш менш скупчені на верхівці кореневища чи столона, піхвові. Жилкування паралельне або дугове. Суцвіття різноманітні, квітки актиноморфні, роздільностатеві. Тичинок багато або 6–9 (3), гінецей з 3, 6, (15–20) плодолистків. Плоди – збірні листянки або збірні горішки, рідко кістянкоподібні.

Порядок включає дві родини, з яких у флорі Україні є одна – родина Частухові (*Alismataceae*).

Родина Частухові (*Alismataceae*).

Багаторічні водні чи болотні рослини. Кореневище завдовжки 10–60 *см*. Листки зібрані розеткою, овальні або яйцеподібні, цілокраї з виразними дугоподібними жилками. Рослини мають водні й наземні форми. У водних – листки сидячі, лінійні. Підводні листки завдовжки до 1 *м*, завширшки 3–15 *мм* надводні листки мають розширену пластинку, що клиноподібно переходить у довгий черешок. У наземних форм листки довгасто-еліптичні, або лінійно-ланцетні з добре диференційованою пластинкою. Суцвіття – рідкувата кільчасто розгалужена волоть, у кожному кільці є по 10–12 гілочок. Пелюстки рожеві, у півтора рази довші за чашолистки. Тичинок і маточок по шість. Плід – збірна листянка або сім'янка. Формула квітки $*P_{3+3}\ A_{3+3}\ \underline{G_{3+3}}$.

Рис. 177. Частуха подорожникова

Родина налічує 13 родів і 90 видів, поширених по всій земній кулі. У флорі України – чотири роди і сім видів. Центральним родом є рід частуха (*Alisma*), *який включає в Україні три види, найпоширенішою є частуха подорожникова.*

Частуха подорожникова (A.plantago-aquatica L.*).* Багаторічна рослина з бульбоподібним кореневищем до 2 *см* у діаметрі і додатковими коренями завдовжки до 25 *см* (рис. 177). Нижні листки сидячі, широколінійні, підводні. Надводні листки на довгих черешках,

пластинки яйцеподібні з серцеподібною основою. Суцвіття волотисте, пірамідальне, з 5–6(10) кілець і 6–9 гілочками у кожному кільці. Квітконіжки довгі, тонкі, квітки двостатеві, чашолистків три, зелених, пелюсток три білих або блідо-рожевих. Тичинок шість, гінецей з шести плодолистків. Цвіте в червні–липні.

Плід – збірна сім'янка, сім'янки не щільно прилягають одна до одної, розповсюджуються вітром. Зростає по берегах водойм, канавах, на заболочених луках і болотах по всій Україні. Рослина з широкою екологічною амплітудою, добре розростається на глибині водного горизонту 5–30 *см*, індикатор відносно багатих ділянок водойм, витримує помірне антропогенне навантаження, зникає при регулярному викошуванні травостою.

Менш поширеними є *частуха ланцетна (A. lanceolatum* With.*)*, що відрізняється лінійними або ланцетними листками і *частуха злакоподібна (A. gramineum* Ley.*)*, у квітках якої стовпчик маточки гачкоподібно зігнутий. Цвіте в червні–липні. Господарське значення має тільки частуха подорожникова.

Кормова, харчова, декоративна, фітомеліоративна, лікарська рослина. Кореневі бульби містять крохмаль, цукри, ефірні олії, смоли, алкалоїди, сапоніни. У народній медицині висушені кореневища застосовують як сечогінний, протизапальний, антитоксичний засоби. Висушені й розтерті в порошок кореневища вживають у разі ниркових набряків, ниркових каменів, геморою, як жарознижувальний засіб, відвари коренів – як засіб від укусів скажених тварин або для зменшення лактації, відвари листків – при жовтусі, а свіжі листки прикладають до чиряків.

У Західній Європі рекомендують для лікування діабету, а в США – рослина визнана офіційною медициною, як діуретичний засіб. При лікування слід бути обережним, тому що свіжа рослина отруйна, але при висиханні алкалоїди розпадаються і тому печені корені можна вживати в їжу. Частуха добрий корм для домашніх свиней, нею живляться ондатри, нутрії, качки та інші птахи, коропи, карасі, раки. Рослина придатна для укріплення глинистих берегів водойм, для декорування водойм і басейнів, висушені суцвіття – для створення зимових букетів. Масове розмноження сприяє замуленню водойм і є бур'яном рисових полів.

Рід Стрілолист (Sagittaria). Листки черешкові із стрілоподібною пластинкою. Суцвіття китицеподібне, квітки роздільностатеві, трічленні, зібрані кільцями по три, у тичинкових квіток квітконіжки довші. Плоди – крилаті сім'янки, зібрані у кулясті головки. В Україні росте два види, один з яких адвентивний.

Стрілолист стрілолистий (Sagittaria sagittifolia L.*).* Багаторічна рослина з безлистим тригранним квітконосом 10–80 *см* завдовжки (рис. 178). Кореневища завдовжки 25–40 *см* з бульбоподібними потовщеннями на

Рис. 178. Стрілолист стрілолистий

кінцях. Листки у прикореневій розетці, плаваючі і надводні стрілоподібні, рідше листки ланцетні або довгасто-ланцетні Суцвіття китицеподібне, з трічленними кільцями. Квітки одностатеві, одне-два нижніх кільця – маточкові, інші – тичинкові. Чашолистки зеленуваті, залишаються біля плодів, пелюстки довші за чашечку, білі, біля основи рожеві або темно-фіолетові, завдовжки до 1,5 *см*. Пиляки темно-фіолетові. Цвіте в червні–липні. Сім'янки завдовжки до 5 *мм*.

Вирізняється внутрішньовидовою мінливістю, особливо мінливі за формою пластинки, якщо рослини постійно знаходяться у воді.

Росте по берегах водойм, у мало проточних водоймах, в заплавах, канавах по всій Україні. Розмножується частіше вегетативно – столонами і бульбами. Потерпає від засолення, невибагливий до родючості ґрунту, у разі пересихання водойм зберігається у вигляді бульб, випадає при забрудненні водойми або після чищення дна. Індикатор водойм із замуленим або глинистим субстратом, кислою або нейтральною реакцією середовища. *Декоративна, кормова, харчова, пергоносна рослина*.

У наземній масі містяться протеїни (до 22%), клітковина (до 37%), небагато жирів, безазотисті екстрактивні речовини. У бульбах – до 35% крохмалю, що у півтора рази більше, ніж у бульбах картоплі, 10,5 % білків, цукри, ліпіди, макро- і мікроелементи, таніди. Бульби вживають у їжу свіжими, сушеними і печеними. Варені – за смаком нагадують каштани, а свіжі – горіхи. У Китаї і Японії культивують, розводять на рисових полях, одержуючи до 2 *кг* бульб з одного квадратного метра, у Північній Америці різні види стрілолиста називали білою картоплею індіанців, У Франції з бульб готують вишукані страви. Сухі корені перемелюють на борошно, що має різноманітне застосування, з нього печуть оладки, готують киселі, креми, желе.

Пагонами стрілолиста живиться водна фауна: коропи, карасі, сазани, ондатри, нутрії, водоплавні птахи, листки об'їдають личинки (гусінь) метеликів, в заростях нереститься риба.

Придатний для декорування водойм, басейнів, розводиться в акваріумах.

Інший вид – *стрілолист широколистий* (*Sagittaria platyphylla* (Engelm.) J.G. Smith.) – адвентивна рослина, походить з Північної Америки.

Зростає на болотах, в озерах, знайдена у водоймах поблизу Ялти, відрізняється еліптичними або широколінійними надводними листками, має властивості, подібні до попереднього виду.

Рис.179. Кальдезія білозоролиста

Рід *Кальдезія (Caldesia),* в Україні трапляється лише один вид – кальдезія білозоролиста (*C. parnassifolia* (L.) Parl.).

Багаторічник, з коротким кореневищем, заввишки 10–50 *см*, листки черешкові, яйцеподібно-серцеподібні або яйцеподібні, завдовжки до 4 *см*, суцвіття зонтикоподібне або китицеподібне. Квітки двостатеві, чашечка зеленкувата, пелюстки темні, тичинок шість, плодолистиків шістьдесять. Цвіте в липні–вересні.

Плід – кістянкоподібний, з губчастим мезокарпом і здерев'янілим ендокарпом, в умовах України плодоносить рідко, тому розмножується зимуючими бруньками. Трапляється зрідка на Поліссі і в Північному Лісостепу, росте по берегах водойм, на мілководдях, на піщаних заплавах рік. Потребує охорони, занесена до Червоної книги. На поширення кальдезії впливає осушення боліт, забруднення водойм, вона потребує кришталево чистої води. Є водні форми з плаваючими листками, подібними до листків щавлю кислого і дрібніші наземні форми. Її поїдають ондатри.

Рід *Зіркоплідник (Damasonium).* В Україні зрідка зустрічається лише один вид – *зіркоплідник білолистий (D. alisma* Mill.*).* Багаторічна рослина заввишки 10–30 *см.* Листки довгасто-яйцеподібні, черешкові. Суцвіття зонтикоподібне або китицеподібне, квітки двостатеві, зовнішні листочки оцвітини зеленуваті, внутрішні – білі. Тичинок шість, гінецей складається з шести–восьми плодолистків. Цвіте в травні–червні.

Плід – збірна листянка. Трапляється тільки у південних областях України, дуже рідко у Луганській, Запорізькій і Херсонській областях, занесена до Червоної книги України, потребує охорони.

Порядок Шейхцерієвоцвіті (*Scheuchzeriales*)

Багаторічні болотні рослини з кореневищем і висхідним стеблом з листками. Квітки двостатеві, оцвітина проста, квітка тричленна. Включає лише одну родину шейхцерієві з двома видами, з яких в Україні є тільки один вид.

Родина Шейхцерієві (*Scheuchzeriaceae*)

Багаторічні трав'яні рослини. Суцвіття китицеподібне, формула квітки – *P_{3+3} A_{3+3} $G_{\underline{3(6)}}$. Плід – збірна листянка.

Шейхцерія болотна (Scheuchzeria palustris L.*).* Рослина з коротким тонким кореневищем і стеблом заввишки 15–25 *см*. Кореневище повзуче, вузлувате, покрите залишками листкових піхв. На стеблах два–три лінійні листки з довгими піхвами, листкорозміщення чергове. Суцвіття верхівкове, китицеподібне з трьох–восьми квіток з приквітками. Оцвітина жовтувато-бура, тичинок шість, довших за оцвітину, стовпчиків 3, рідше 6, плодолистків три. Цвіте в травні–липні.

Плід – збірна листянка, листянки здуті, насіння дрібне, без ендосперма, розноситься водою.

Зростає на оліготрофних сфагнових болотах, переважно в Карпатах і на Поліссі, зрідка у лісових районах Лісостепу. Торфоутворювач.

Порядок Рдесникоцвіті (*Potamogetonales*)

Багаторічні або однорічні прісноводні рослини. Кореневища й стебла занурені у воду. Листки чергові або майже супротивні, зрідка у кільцях, сидячі або черешкові, різної форми. Квітки дрібні у пазушних колосоподібних суцвіттях. Квітки двостатеві, актиноморфні, переважно чотиричленні. Гінецей апокарпний з двох–трьох (п'яти, восьми) плодолистків. Включає до 107 видів, дві родини – Рдесникові та Рупієві.

Родина Рдесникові (*Potamogetonaceae*)

Багаторічні трав'яні рослини, цілком або частково занурені у воду. Листки чергові, з піхвами або пазушними прилистками. Квітки невиразні, двостатеві або роздільностатеві, зібрані у колосоподібні суцвіття або поодинокі, оцвітина проста, чотиричленна, іноді відсутня, тичинок і маточок по чотири, рідше маточка одна, гінецей апокарпний. Формула квітки – * P_{2+2} $A_{2+2}$$G_{\underline{4(1)}}$. Плід кістянкоподібний або горішкоподібний.

У родині налічується два роди і близько 100 видів, поширених по всій земній кулі, в Україні трапляється один рід і 18 видів.

Рдесник гребінчастий (Potamogeton pectinatus L.*).* Рослина з ниткоподібним, дуже розгалуженим стеблом, завдовжки 20–15 (200) *см*, кореневище горизонтальне, розгалужене, з бульбоподібними потовщеннями, завдовжки 10–30 *см*, корені тоненькі (рис. 180). Листки вузьколінійні, нитчасті, завдовжки 2–15 *см* і завширшки до 2 *мм*, з трьома жилками. Прилистки зростаються з нижньою частиною пластинки, утворюючи трубкоподібні піхви завдовжки до 2,5 *см*. Суцвіття колосоподібне, квітконіжки довгі, ниткоподібні, кільця квіток під час цвітіння розташовані на поверхні води. Квітки двостатеві, чотиричленні. Цвіте в червні–серпні. Плід складається з одного–чотирьох кістянкоподібних однонасінних плодиків.

Поліморфний вид, утворює багато екологічних форм. Зростає у прісних водоймах по всій Україні. Не уникає водойм, забруднених стічними водами.

Кормова, декоративна, технічна рослина, перспективна для впровадження в культуру. У його заростях концентруються водоплавні птахи, нерестяться риби, листками живляться сазани, вусачі, коропи, плотва, амур білий, вобла, лящі, лини, язі, але при масовому розмноженні може сприяти загибелі мальків риб. Рослина придатна для компостування і отримання добрива. Збагачує водойми киснем, є окрасою водойм, його застосовують для їх декорування.

Рдесник стиснутий (P. compresus L.*).* Рослина з дуже стиснутим стеблом до 2 *м* завдовжки, з видовженими міжвузлями завдовжки (3–20 *см*). Листки видовжені, чергові, цілокраї, сидячі, завдовжки 5–20 *см*, завширшки 2–4 *мм*, з 5 головними жилками (рис. 181).

Прилистки довгі, завдовжки до 3 *см*, білуваті, загострені на верхівці. Суцвіття – густий циліндричний колос, квітки двостатеві, оцвітина відсутня, тичинок – чотири, маточок – чотири. Цвіте в травні–липні. Плід – кістянка, завдовжки до 2 *мм*, ниркоподібної форми.

Трапляється в мезо-евтрофних проточних і замкнутих водоймах з товщею води 20–150 *см*, старицях, озерах, водосховищах, на прибережних ділянках русел рік, поверхні боліт. Поширений на Поліссі, спорадично – в Лісостепу, Степу, Карпатах і Прикарпатті.

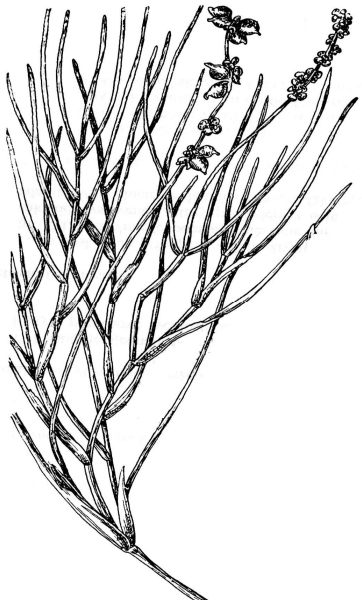

Рис. 180. Рдесник гребінчастий

Рис. 181. Рдесник стиснутий

Кормова, декоративна, водоохоронна рослина. У наземний частині є білки, вуглеводи, безазотисті екстрактивні речовини, різноманітні макро – і мікроелементи. Якісний корм для більшості представників водної фауни, придатний для декорування водойм.

Рдесник туполистий (P. obtusifolius Mert. et Koch*).* Відрізняється квітконосами, що мають однакову довжину з суцвіттями, рідко вони коротші за них. Суцвіття густе, коротке, циліндричне, шести–восьмиквіткове. Квітки двостатеві, цвіте в червні–серпні, плід – горішкоподібний, завдовжки 2–3 *мм*, горбочкуватий, з носиком.

Трапляється на Поліссі, спорадично – у Лісостепу, Степу (гирла великих рік), у Карпатах – від низинного до передгірного поясів. Зростає на озерах, у заплавах, каналах, на мілководдях штучних водосховищ. Не витримує промерзання дна, у забруднених непрозорих водоймах не утворює квіток.

Кормова, водоохоронна рослина, піонер заростання аллювіальних ділянок водойм. Занесений у Зелену книгу України.

Рдесник Фріса (P. friesii Rupr.*).* Квітконоси у два–шість разів довші за суцвіття, які містять 3–4 (10) квіток, листки лінійні, прилистки на верхівці двічі розщеплені. Цвіте в червні–серпні. Плід – горішкоподібний, косо-еліптичний завдовжки до 3 *мм*, з коротким, прямим або відігнутим носиком.

Поширений спорадично на Поліссі і в Лісостепу в озерах, старицях рік, каналах, ставках, мілководдях водосховищ.

Рдесник волосовидний (P. trichoides Cham. et Schlecht.*).* Рослина з вузькими, щетинкоподібними листками, центральна жилка випнута. Стебло ниткоподібне, розгалужене. Квітконоси у двічі–тричі довші за суцвіття. Цвіте в червні–серпні. Плодики завдовжки 2-3 *мм*, з коротким прямим або зігнутим носиком.

Трапляється рідко в невеликих стоячих водоймах у Закарпатті, на Поліссі, в Лісостепу.

Рдесник червонуватий (P. rutilus Wolfg.*).* Рослини з тонким стеблом, завтовшки 0,5-2 *мм*, листки з червонуватим відтінком, вузьколінійні, з довгою загостреною верхівкою, завдовжки до 7,7 *см*. Прилистки зрослись краями, утворюючи розтруб. Квітконоси у чотири–шість разів довші за рідкі суцвіття. Цвіте в червні–серпні. Плодики завдовжки до 2 *мм*, напівкулясті, із зігнутим носиком.

Зрідка трапляється на півночі Полісся та Лісостепу. Занесений у Зелену книгу України.

Рдесник гостролистий (P. acutifolius Link*).* Рослина з плоским стеблом і зближеними гілками. Стебла й листки майже однакові за шириною (до 4 *мм*). Листки лінійні, тонко загострені, біля основи з червонуватими горбочками. Квітконоси дорівнюють або трохи коротші за суцвіття, що складається із чотирьох–восьми квіток. Цвіте в червні–серпні. Плодики завдовжки до 3 *мм*, з горбочком біля основи і зігнутим носиком.

Зростає в стоячих і тихоплинних водах по всій Україні, у Закарпатті – рідко, спорадично на Поліссі, в Лісостепу і Степу.

Рдесник маленький (P. pusillus L.*).* Стебло циліндричне або трохи сплюснуте, галузисте, завдовжки 15–70 *см,* кореневище тонке, галузисте, завдовжки до 30 *см.* Листки лінійні, ниткоподібні, без піхви, прилисток один, перетинчастий, жилок три. Квітконоси завдовжки 1–3 *см,* у двічі–чотири рази довші за колосоподібне суцвіття з трьома–шістьома зближеними триквітковими кільцями. Квітки двостатеві з чотиричленною простою оцвітиною. Цвіте в червні–серпні. Плід – кістянкоподібний, завдовжки до 2,5 *мм,* еліптичний, з коротким носиком.

Відзначається різноманітністю екологічних форм. Поширений у Закарпатті, на Поліссі, в Лісостепу – часто, у Степу – спорадично, Криму – рідко.

Зростає у мезо-евтрофних водоймах з помірною течією і рівнем води до 2,5 метрів.

Кормова, технічна рослина, перспективна як органічне добриво.

Рдесник Берхтольда (P. berchtoldii Fieb.*).* Відрізняється від попередніх видів вільними прилистками, стебло завдовжки 15–70 *см,* плоске. Цвіте в червні–серпні Плодики опуклі з черевного боку. Трапляється у озерах, ставках, заплавах рік, на болотах майже по всій Україні, за винятком Карпат і Криму.

Рдесник сарматський (P. sarmaticus Maemetas*).* Рослина з циліндричним галузистим стеблом, завдовжки 15–60 *см,* міжвузля у середній частині стебла завдовжки 3–4 *см,* у верхній – до 10 *см.* Листки непрозорі, тьмяні, майже сидячі, завдовжки до 10 *см* і завширшки до 3 *см.* Середня й бічні жилки занурених у воду листків, мають світлу смужку. Цією ознакою вид відрізняється від інших видів. Плаваючі листки майже сидячі, розеткоподібно зближені. Квітконоси товщі за стебло, на верхівці потовщені. Квітки двостатеві. Цвіте в червні–серпні. Плід – горішкоподібний, завдовжки до 3 *мм.*

Зрідка трапляється у прісноводних або трохи солонуватих водоймах у Лісостепу і Степу.

Декоративна, кормова, водоохоронна рослина.

Рдесник вузлуватий (P. nodosus Poir.*).* Рослина з товстим, циліндричним, дуже галузистим стеблом. Занурені листки завдовжки 10–30 *см,* ланцетні, на верхівці притуплені, з семи жилками, черешкові, під час цвітіння відмирають. Плаваючі листки шкірясті, еліптичні, завдовжки 2–12 *см,* загострені. Прилистки до 10 см завдовжки, буруваті, рано опадають. Квітконоси довші за суцвіття, вони завдовжки 2–6 *см,* щільні, багатоквіткові. Цвіте в червні–серпні. Плід – горішкоподібний, завдовжки 2–3,5 *мм* з коротким носиком.

Поширений у проточних, рідше замкнутих прісних або слабо солоних водоймах з мулистим дном, на глибині 100–150 *см.* в Лісостепу і Степу. Наземна маса містить вуглеводи, білки (21,55 %), клітковину (27,45%),

каротиноїди, мікро- й макроелементи. *Декоративна, кормова, водоохоронна рослина*. Акумулює радіонукліди.

Рдесник злаколистий (P. gramineus L.*).* Рослина з галузистим стеблом завдовжки від 30 до 150 (300) *см*. Листки двох типів – підводні й надводні. Підводні листки сидячі, загострені, ланцетні, плоскі або складені двічі, серповидно зігнуті. Надводні – еліптичні, рідше ланцетні, біля основи округлі, прилистки невеликі, черешкові, черешки втричі довші за пластинки. Суцвіття колосоподібне, завдовжки 2–3 *см* і завширшки до 0,4 *мм*. Квітки двостатеві. Цвіте в травні–серпні. Плід – збірний, кістянкоподібний, складається з одного–чотирьох плодиків. Поліморфний вид, вирізняється значною кількістю форм і екотипів. Зростає в озерах, ставках, каналах, майже по всій Україні, за винятком Криму та як бур'ян рисових полів. У разі антропізації, забруднення водойми і евтрофізації поступово випадає.

Біомаса містить білки (21,5%), клітковину (26,3%), мікро- і макроелементи. *Кормова, фітомеліоративна, декоративна, водоохоронна рослина*. Біомаса – прекрасний корм для риб, укріплює береги.

Рдесник плаваючий (P. natans L.*).* Рослина із слабко галузистим циліндричним стеблом, завдовжки 100–200 *см* (рис. 182). Листки чергові, надводні – на довгих до 12 *см* черешках, овально-серцеподібні або широколанцетні, шкірясті, підводні – вузьколінійні, напівциліндричні, завдовжки до 50 *см*, їхня вегетація триває 25–30 днів. Суцвіття колосоподібне, завдовжки 4–5 *см*, на довгих квітконосах. Квітки жовтуваті, двостатеві. Цвіте в червні–серпні. Плоди – збірна кістянка з одного–чотирьох плодиків.

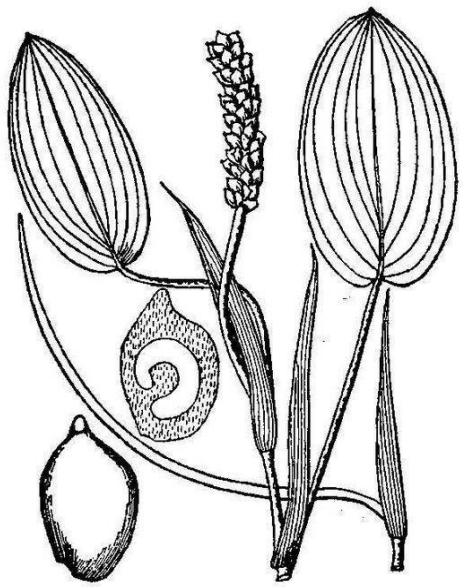

Рис.182. Рдесник плаваючий

Поширений майже по всій Україні, в Криму і Степу – рідко. Вирізняється поліморфізмом, утворює гібриди з рдесником злакоподібним і блискучим. Зростає на мілководдях, слабо проточних і проточних водоймах, в озерах, ставках, руслах рік, заводях, затоплених кар'єрах, канавах, каналах, струмках. Утворює щільні зарості в невеликих водоймах.

У листках і стеблах містяться органічні й неорганічні сполуки, аскорбінова кислота (50 *мг*/100 *г*), особливо вони багаті на марганець. У кореневищах є білок (до 14%), жири (до 2,4%).

Водоохоронна, цінна кормова, харчова, лікарська, рибогосподарська, декоративна і рослина. З лікарською метою використовують листки, настій

вживають у разі висипів на шкірі, сверблячок, як протизапальний і заспокійливий засіб, промивають рани й виразки.

Рдесник альпійський (P. alpinus Balb.*).* Стебло циліндричне, просте, вгорі червонувате. Надводні листки шкірясті, оберненояйцеподібні, сидячі або на коротких черешках. Занурені листки сидячі, ланцетні, на верхівці тупуваті, цілокраї. Цвіте в червні–серпні. Плоди завдовжки до 3 *мм*, з прямим або трохи зігнутим носиком. Зростає в гірських озерах, ставках, канавах, витримує пересихання водойм. Трапляється на Закарпатті, в Карпатах і на Поліссі. *Індикатор чистих водойм, потребує охорони.*

Рдесник блискучий (P. lucens L.*).* Рослини з циліндричним галузистим стеблом, завдовжки 20–200 (250) *см*, листки чергові. Усі листки підводні, плівчасті, прозорі, з коротким черешком, довгасто-ланцетні або еліптичні, яскраво-зелені, блискучі. Іноді пластинка недорозвинена і представлена лише центральною жилкою. Квітконоси завдовжки 10–15 *см*, суцвіття густе, завдовжки до 6 *см*. Квітки двостатеві. Цвіте в червні–серпні. Плід складається з одного–чотирьох кістянкоподібних плодиків. Вони майже кулясті, діаметром близько 4 *мм*.

Трапляються надземні тимчасові форми з короткими малорозвиненими листками. Поліморфний вид. Поширений по всій Україні, у Степу і Карпатах – спорадично, в передгірному поясі Криму – рідко. Зростає в озерах, річках з повільною течією, старицях, ставках, як бур'ян на рисових полях. Часто трапляється в системі зрошувальних каналів, на окремих озерах формує густі підводні луки, площею у кілька гектар. Біомаса містить протеїни до 17,4%, цукри – 1,1%, клітковину – до 30%, мікро- і макроелементи.

Цінна кормова, технічна (як добриво), водоохоронна і декоративна рослина. Зарості є місцем нересту цінних видів риб.

Рдесник пронизанолистий (P. perfoliatus L.*).* Рослина з галузистим стеблом завдовжки до 150 *см*. Має тільки занурені у воду листки. Вони широкояйцеподібні або довгастояйцеподібні із стеблообгортною основою і дрібнозубчастим краєм. Прилистки рано опадають. Квітконоси в два–два з половиною рази довші за густе колосоподібне суцвіття. Квітки двостатеві. Цвіте в липні–серпні. Плід складається з одного–чотирьох кістянкоподібних плодиків.

Поліморфний вид, що має багато внутрішньовидових таксонів, як екологічних, так і онтогенетичних. Іноді в умовах проточного режиму утворює бордюрні зарості.

Поширений по всій Україні, в Криму – рідко. Зростає в ріках, озерах, ставках, старицях, каналах, мілководдях водосховищ.

Рослина накопичує мікро– і макроелементи, білки (16,6%), жири (до1%), клітковину (33,6%).

Кормова, декоративна, рибогосподарська, технічна (як добриво), водоохоронна рослина. Індикатор евтрофних і замкнених мезотрофних водойм та забруднення води солями важких металів. Піонер заростання мілководь, бур'ян рисових полів. Рослина перспективна для уведення в культуру рибних і мисливських господарств. В її заростях спостерігається масова концентрація водоплавної птиці, риби, інших водних тварин. Перспективна як біофільтр і активний акумулятор біогенних елементів.

Рдесник довгий (P. praelongus Wulf.*).* Стебло циліндричне, завдовжки до 300 *см*, міжвузля звивисті. Листки сидячі, 10–15 см завдовжки, довгасто-ланцетні, цілокраї. Прилистки 1,5–6 см завдовжки, жовтуваті. Квітконоси завдовжки 15–20 *см*, суцвіття завдовжки 3–6 *см*, щільне, багатоквіткове. Квітки двостатеві. Цвіте в червні–серпні. Плоди горішкоподібні, завдовжки 4–5 *мм*.

Зростає в евтрофних прісних водоймах: ставках, озерах, старицях, рідше в руслах рік в Карпатах, на Поліссі і в Лісостепу. *Кормова, технічна водоохоронна рослина*.

Рдесник кучерявий (P. crispus L.*).* Стебло сплюснуте, чотиригранне, завдовжки 30–50 (200) *см*. Листки тільки занурені, ланцетні або широколінійні, завдовжки 4–9 *см*, зубчасті по краю. Квітконоси завдовжки 2–3 *см*, червонувато-бурі, суцвіття колосоподібні, завдовжки 1,5–2 *см*. Квітки двостатеві, цвіте в червні–серпні, плодики завдовжки до 2,0 *мм*, з довгим серпоподібним носиком.

Росте в озерах, річках, водоймах, що утворились на місці кар'єрів, ставках, канавах по всій Україна, в Криму – рідко. Навіть при значному забрудненні водойм стічними водами, посиленні процесів антропізації, життєвість рослин не знижується, часом спостерігається розширення площ зростання. Коливання рівня води спричиняє зміну морфологічних ознак листків.

Кормова, водоохоронна, рибогосподарська рослина. Є індикатором евтрофних, багатих кальцієм водойм. Розростається в ставках з інтенсивним риборозведенням.

Родина Рупієві (*Ruppiaceae*).

Об'єднує шість–вісім видів, поширених в солоних, рідше прісних водоймах. Близька до попередньої родини, але вирізняється тим, що квітки позбавлені оцвітини. Тичинок дві, маточки сидячі, складаються з 4 (10) плодолистків. Формула квітки * $P_0 A_2 G_{\underline{4(10)}}$. Плоди кістянкоподібні. В Україні є три види.

Рупія морська (Ruppia maritima L.*).* Багаторічна рослина із зануреними ниткоподібними стеблами і ниткоподібними листками, які біля основи мають розширені піхви. Квітки двостатеві, квітконоси завдовжки 1–3(6) *см*, які несуть по дві зближені квітки (рис. 183). Оцвітина у вигляді двох трикутних плівочок. Тичинок дві, гінецей апокарпний, складається з 2(10)

плодолистків. Цвіте в червні–вересні. Плід – збірна кістянка, плодики завдовжки до 2,4 *мм*, з відносно довгим носиком.

Рис. 183. Рупія морська

Зростає на приморських лагунах, у солоних озерах, на глибині 100–150 *см*, у разі пересихання водойм вегетує, як однорічник.

Поширена на півдні Степу, Дніпровському лимані, мілководдях узбережжі Чорного моря. У Північній Америці культивують як кормову рослину для водоплавної птиці. *Технічна, кормова, фітомеліоративна водоохоронна рослина*.

Інші види: *рупія спіральна (R. spiralis* L.*)* вирізняється плодиками, що закручені у вигляді спіралі і *рупія великовусикова (R. cirrisa* (Petanga) Grande*)* – з довгими зігнутими плодоніжками.

Порядок Камкоцвіті (*Zosterales*)

Багаторічні морські трави з тонкими стеблами. Листки лінійні, або ниткоподібні, піхвові. Квітки роздільностатеві, рослини дводомні. Монотипний порядок з однією родиною – камкові.

Родина Камкові (*Zosteraceae*).

Включає три роди і 20 видів, поширених у морях помірних областей обох півкуль. Трави, занурені у воду. Кореневище повзуче, стебло плоске, листки чергові, лінійні або ниткоподібні, біля основи піхви з прямими прилистками. Квітки роздільностатеві, сидячі, розміщені дворядно з одного боку осі початкоподібного суцвіття. Тичинкова квітка має один сидячий пиляк, маточка – два плодолистки, одногнізда. Плід – сім'янка з перетинчастим оплоднем. У флорі України є два види.

Камка морська (Zostera marina L.*)* Рослина з пагонами двох типів: укороченими вегетативними і довгими, розгалуженими репродуктивними, завдовжки 60–150 *см*. Кореневище просте, потовщене, завдовжки 10–15 *см*. Листки лінійні, завдовжки 5–100 *см* і завширшки до 20 *мм*, з трьома–сімома жилками, піхва незамкнута, без вушок. Суцвіття у вигляді віялоподібного початка, завдовжки до 8 *см*. Віяло складається з осі, на одному боці якої чергуються маточкові і тичинкові квітки. Тичинкова квітка має один сидячий пиляк, гінецей – з двох плодолистків, Цвіте в червні–серпні. Плід – сім'янка з білуватим перетинчастим оплоднем.

Зростає в солоних водоймах, на прибережних ділянках морських мілководь вздовж берегів Чорного та Азовського морів, у гирлах рік.

Біомаса містить білки (до 19,4%), жири (до 1%), накопичує різноманітні мікроелементи, такі, як кадмій, мідь, цинк. Кореневище нагромаджує солі важких металів.

Кормова, рибогосподарська, технічна і водоохоронна рослина. Нею живляться вусачі, вобла, плотва, в акваріумах охоче поїдається барбусом, використовують на добриво. Піонер заростання берегових мілководь. Висушену траву використовували для набивки матраців.

Інший вид – *камка мала (Z. noltii* Hornem.*)* відрізняється листками, що мають одну жилку. Зустрічається рідше, ніж попередній вид, росте вздовж берегів Чорного й Азовського морів, на Сиваші.

Порядок Наядоцвіті (*Najadales*).

Водні однорічні або багаторічні рослини з тонкими стеблами. Листки майже супротивні, лінійні. Квітки дрібні. Включає одну родину.

Родина Різухові (*Najadaceae*).

Об'єднує 2 роди з 40–50 видами, поширеними по всій земній кулі. Однорічні рослини, стебла вилчасто розгалужені, листки супротивні, з розширеними біля основи піхвами, по краю виїмчасто-зубчасті. Квітки поодинокі, позбавлені оцвітини, роздільностатеві. Формула чоловічої квітки: $P_0\ A_1$, маточкової – $P_0\ G_{(2-3)}$. Плід однонасінний, кістянкоподібний. В Україні є 2 роди і 3 види.

Різуха морська (Najas marina L.*).* Дводомна рослина, стебло розгалужене, ламке, завдовжки 10–60(100) *см* Листки лінійні, по краю хвилясті, виїмчасто-зубчасті. Пластинка завдовжки 1–4 *мм*, розташовані півкільцями, прилистки широколопатеві. Стебла й листки вздовж середньої жилки вкриті шипами. Квітки роздільностатеві, розташовані в пазусі листкової піхви біля основи гілок, цвіте в червні–вересні. Плід – однонасінна крилатка. Вид дуже поліморфний. Зростає в солонуватих озерах, приморських лагунах, у старицях, басейнах великих рік – Південного Бугу, Дніпра, Дунаю.

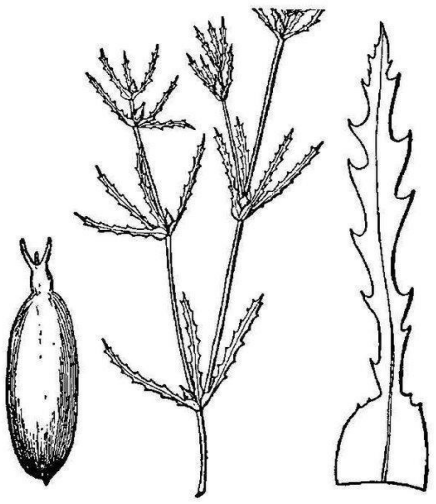

Рис. 184. Різуха морська

Вегетативна біомаса містить білки (до 18,5%), жири (до 2%), клітковину (до 33 %), каротин (3 *мг* на *кг*), вуглеводи (до 26%), мікро- і макроелементи.

Кормова, рибогосподарська рослина, нею живляться краснопірка, річкова камбала, короп. *Водоохоронна* – можливе використання для очистки стічних вод.

Інший вид роду – *різуха велика (N. major* All.*)*, відрізняється від попереднього виду крупнішими листками (до 6,6 *мм*), з ледь помітним зубцем по краю. Трапляється в прісних водоймах по всій Україні. Є індикатором забруднення і антропізації водойм.

Каулінія мала (Caulinia minor (All.) Coss.et Germ.*).* Однорічник, стебла й листки занурені у воду. Листки лінійні, піхвові, із зубчастим краєм, середня жилка без шипів. Квітки поодинокі, роздільностатеві. Тичинкові квітки з однією тичинкою і дволопатевою оцвітиною, часто з покривальцем. Маточкові квітки голі, з покривальцем або без нього. Цвіте під водою в червні–вересні. Гідрофільна рослина. Плід – вузькоеліптична коробочка. Насіння вкрите зморшкуватою шкіркою.

Росте в стоячих водоймах і водоймах з малою течією, поширена по всій Україні, переважно в Лісостепу і Степу. У Львівській області занесена до Регіонального списку рослин, що охороняються.

Родина Цанікелієві (*Zannichelliaceae*).

Болотні й водні рослини з повзучими кореневищами. Листки лінійні, з великими прилистками, занурені у воду. Рідко листки піхвові з двома вушками. Квітки роздільностатеві, рослини однодомні, тичинкові й маточкові квітки зближені, розташовані по одній або по дві у пазухах листків. Оцвітина відсутня, тичинок одна, рідко дві на коротких нитках, пиляки двогнізді, приросли до в'язальця. Квітки оточені прозорим покривальцем, що опадає. Зав'язь складається з двох–п'яти плодолистків, стовпчик довгий, приймочка щитоподібна або лійкоподібна. Плоди довгасті, трохи сплюснуті.

Налічує три роди і 15 видів, поширених у прісних і солоних водоймах обох півкуль. В Україні – один рід і три види.

Цанікелія болотна (Zannichtllia palustris L.*).* Водна рослина, стебла повзучі, тонкі, ниткоподібні завдовжки 8–40 *см*, галузисті з додатковими коренями у вузлах. Листки завдовжки 1,5–4,5 *см*, вузькі, ниткоподібні, світло-зелені. Тичинкове суцвіття на довгій ніжці, маточка з коротким стовпчиком, складає половину довжини плодика. Плодики довгасті, вузенькі, завдовжки до 2 *мм* і завширшки 0,75 *мм*, сидячі або на коротких ніжках. Цвіте в червні–серпні. Відзначається поліморфізмом.

Зростає у евтрофних слабосолоних або прісних водоймах, лиманах, заплавних озерах по всій Україні, в Степу – звичайно, у Лісостепу – спорадично, на Поліссі і у Прикарпатті – зрідка.

По берегах морських заплав, солонуватих озер і водойм, в морських лиманах Степу і в Криму зростають *цанікелія стеблиста (Z. pedunculata* Reichenb.*) і цанікелія велика (Z. major* Boenn. ex Reichenb.).

Технічні, кормові, декоративні та берегозахисні рослини. У листках містяться жири (2,6%), протеїн (27,8 *мг*/*кг*), клітковина, мікро- і макроелементи. Цанікелія велика – перспективна рослина для введення в культуру.

Підклас лілії (*LILIIDAE*)

Один з найбільших підкласів Односім'ядольних, охоплює 21 порядок рослин, що поширені по всій земній кулі.

Порядок Лілієцвіті (*Liliales*)

Багаторічні, іноді однорічні трави, рідко дерева або кущі. Більшість представників має підземні органи у вигляді кореневищ, бульб бульбоцибулин, цибулин. Листки прості, піхвові. Квітки тричленні, зібрані у різноманітні суцвіття або поодинокі. Плоди – збірні листянки або коробочки.

Родина Понтедерієві (*Pontederiaceae*)

Родина налічує 7 родів і близько 30 видів, поширених здебільшого у тропіках і субтропіках Азії, Африки, Америки й Австралії. В Європі – адвентивна. В Україні є тільки один вид – монохорія Корсакова, батьківщиною якої є Далекий Схід.

Монохорія Корсакова (Monochoria korsakowii Regel et Maack*).* Багаторічна рослина, стебло прямостояче або висхідне, заввишки 20–60 *см*, прикореневі листки довгочерешкові, черешок завдовжки до 40 *см*, серцеподібні, м'ясисті, із здутими піхвами (рис. 185). Стеблові листки на черешках завдовжки до 12 *см*. Суцвіття – китиця, квітки майже правильні, оцвітина шестироздільна, віночкоподібна, яскраво-синя, з жовтою смужкою посередині. Тичинок 6, з яких одна трохи довша за інші. Зав'язь тригнізда, цвіте в липні–вересні. Плід – багатонасінна тригранно-округла коробочка.

Рис. 185. Монохорія Корсакова

Зростає на рисових полях, в стоячих водоймах, на мулистих грунтах по берегах рік тільки в Криму і в Херсонській області.

Декоративна рослина, бур'ян рисових полів. Масове розростання знижує урожайність рису на 20–50%. Придатна для декорування штучних водойм, басейнів, оформлення прибережної зони. Є вказівки про лікарські властивості.

Родина Півникові (*Iridaceae*)

Багаторічні, сухопутні або болотні рослини. Підземні органи – кореневища, бульбоцибулини, рідко цибулини. Листки мечоподібні, або лінійно-ланцетні. Квітки у верхівкових суцвіттях або поодинокі, актиноморфні чи зигоморфні, оцвітина шестичленна, тичинок три, зав'язь нижня. Формула квітки * $P_{3+3}\,A_3\,\underline{G_3}$. Плід – коробочка.

Родина включає близько 1800 видів, поширених у субтропіках, тропіках і помірних областях, видова різноманітність зосереджена у Південній Африці, Східній і Західній Азії, Центральній та Південній Америці. В Україні 25 видів, поширених у природній флорі, також чимало культивованих декоративних та пряних рослин. На болотах і надмірно зволожених місцях поширені два види – півники болотні і півники сибірські.

Півники болотні (Iris pseudoacorus L.*).* Рослина з прямим, галузистим у верхній частині стеблом, заввишки до 150 *см*. Кореневище товсте, діаметром до 20 *мм*, бульбоподібно потовщене, з довгими коренями. Листки лінійно-мечоподібні, зелені, завширшки 1–2 *см*, з добре помітною центральною жилкою. Квітки двостатеві, зібрані групами на розгалужених стеблах. Оцвітина віночкоподібна, пелюстки світло-жовті з пурпуровими жилками, внутрішні лопаті оцвітини помітно коротші за зовнішні. Тичинок три, прикріплених до основи пелюсток. Зав'язь тригнізда, цвіте в травні–червні, плід – коробочка, з коротким носиком на верхівці.

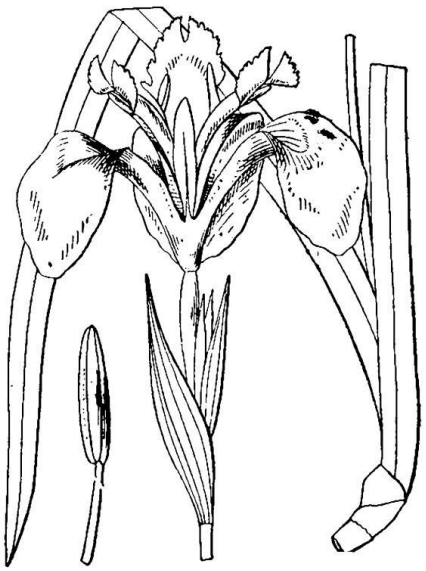

Рис. 186. Півники болотні

Зростає на мезо- і евтрофних болотах, по берегах водойм, стариць, заплавах річок по всій Україні.

Декоративна, лікарська, танідоносна, кормова рослина. Кореневища часом поїдають коропи, підгризають бобри, жуки водолюби, листки – гусінь деяких метеликів. Перспективна для уведення в культуру. В садово-парковому господарстві півниками декорують зволожені місця, оформляють водойми. Півники болотні легко розмножується кореневищами, стійкі проти хвороб, витримують затоплення. У кореневищах містяться ефірні олії (до 0,09%), дубильні речовини, слиз, віск, фурфурол, феноли, органічні кислоти, глікозид іридин. Під назвою «фіалковий корінь» у народній медицині застосовують кореневища. Його відвари вживають як відкашлювальний, сечогінний, болетамувальний засоби. Примочки з відвару кореневищ застосовують при ракових захворюваннях молочної залози. Витяжку з коренів використовують у парфюмерії.

На сирих місцях заплавних лісів, по берегах річок, окраїнах боліт трапляються *півники сибірські (I. sibirica* L.*)*, поширені на Поліссі, в Карпатах, Лісостепу. Має сині пелюстки, декоративна рослина.

Порядок Зозулинцецвіті (*Orchidales*)

Характерною ознакою порядку є редукція кількості тичинок до двох або однієї, нитками вони зростаються із стовпчиком, утворюючи колонку (гімностемій). Квітки зигоморфні, яскраво забарвлені, пилок розсіюється грудочкою (полінієм). Насіння надзвичайно дрібне. На підземних органах розвивається мікориза. Включає родину зозулинцевих.

Родина Зозулинцеві (*Orchidaceae*)

Багаторічні рослини, в тропіках часто епіфіти, підземні органи – кореневища, бульби. Листки чергові, рідше супротивні або кільчасті, піхвові або стеблообгортні, цілісні. Квітки пазушні, здебільшого двостатеві, ентомофільні із складними пристосуваннями до перехресного запилення. Зібрані у колоски, китиці, волоті або ж поодинокі. Оцвітина віночкоподібна, з двох тричленних кіл, один з листочків оцвітини внутрішнього кола майже завжди відрізняється від інших за формою, розмірами і забарвленням і утворює губу, що часто має шпорку. Тичинки редуковані до однієї, рідше до двох, зростаються із стовпчиком, маточка утворена трьома зрослими плодолистиками, зав'язь нижня, одногнізда, плід – коробочка, насіння дрібне, численне. Родина налічує близько 25000 видів, поширених переважно у вологих областях тропіків і субтропіків. У природній флорі України є 28 родів і 66 видів, більшість з яких занесені до Червоної книги України. На торфових болотах зростає більша кількість видів, з яких найпоширенішими є види з родів зозулинець, пальчатокорінник, жировик, зозулині сльози, коручка.

Рід Зозулинець (Orchis L.*).* Налічує в Україні 26 видів, поширених переважно по всій Україні і в горах Карпат. Багаторічні рослини з двома пальчасто-лопатевими або цілісними яйцеподібними бульбами. Листки чергові, нерідко плямисті. Квітки зібрані в більш-менш густі китиці, невеликі, рожеві, фіолетові (різних відтінків), білі або жовті. Два внутрішні і один або всі зовнішні листочки оцвітини сходяться верхівками, утворюючи шолом. Губа три- або чотирироздільна або цілісна, біля основи має шпорку. Тичинка одна, полінії на довгих ніжках. Зав'язь сидяча, скручена. Всі види, що ростуть в Україні, занесені до Червоної книги. Чисельність зозулинців скорочується у зв'язку із заготівлею їх як лікарської сировини, для букетів як надзвичайно декоративних рослин, осушенням територій, тощо. Висушені бульби, під назвою „салеп» здавна застосовувались як загально зміцнювальний засіб, у разі інсультів у

відновлювальний період, герпесних висипів, для лікування виразок, що довго не гояться.

Зозулинець жилкуватий (Orchis nervulosa Sakalo*).* Приквітки нижніх квіток у суцвітті з дрібнозубчастими краями, з трьома темними жилками. Квітки коричнево-пурпурові із запахом ванілі. Губа трилопатева, із видовженою середньою лопаттю. Цвіте в травні–червні. Зростає на заплавних луках, зрідка трапляється у Чернігівській і Черкаській областях, у долинах Дніпра.

Зозулинець блощичний (O. coriophora L.*).* Рослина заввишки 15–35 *см*. Шпорка завдовжки 4–6 *мм*, удвічі коротший зав'язі, середня лопать губи на верхівці тупувата. Квітки коричнево-пурпурові, з характерним запахом. Бульби еліптичні. Цвіте в червні–липні. Зростає на заболочених луках у Карпатах, Росточчі-Опіллі, Поліссі, в Лісотепу, рідко в Степу.

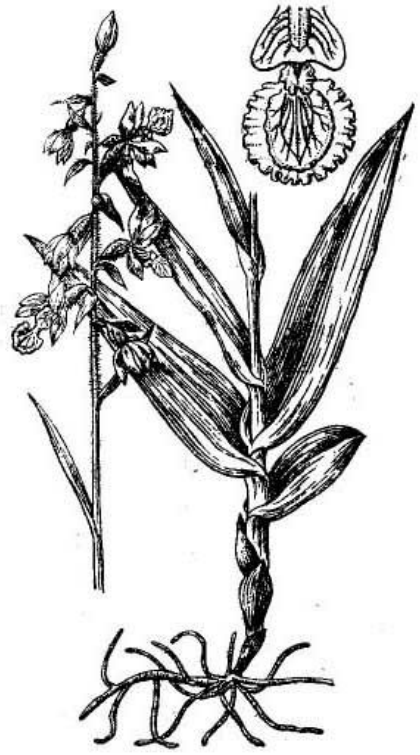

Рис. 187. Зозулинець болотний

Зозулинець болотний (O. palustris L.*).* Рослина заввишки 18–80 *см*, губа неглибокотрилопатева, середня лопать її широка, трохи довша за бічні, на верхівці дволопатева, шпорка майже пряма (рис. 187).

Зростає на сирих солонцюватих луках, на болотах у Закарпатті, Криму, Лісостепу.

Зозулинець шоломоносний (O. militaris L.*).* Рослина заввишки 10–40 *см*. Приквітки рожево-фіолетові, губа завдовжки 10–14 *мм*, глибокотрироздільна, дорівнює шолому, середня частина губи блідо-рожева з пурпуровими ворсинками в середній частині, на верхівці розділена на дві лопаті з шилоподібним зубчиком у виїмці між ними. Шпорка 6 *мм*, вузькоциліндрична. Зростає на вологих луках, між кущами, на лісових вологих полянах. Поширений переважно у Правобережному Лісостепу і в Поліссі, в Степу – рідко. Цвіте в квітні–червні.

Більшість зозулинців є цінними лікарськими рослинами, використовуються сушені бульби, які в старовину мали назву «салеп». Їх застосовували у народній медицині у вигляді порошку, що вживався для приготування відварів при отруєннях, як зміцнювальний засіб після перенесення тяжких хвороб. У бульбах зозулинців міститься до 50% слизу, 27% крохмалю, 5% білкових речовин, 1% вуглеводів, мінеральні сполуки, щавлево-кислий кальцій. З цієї причини, а також у зв'язку з меліорацією боліт, більшість представників родини зозулинцевих віднесені до рідкісних видів і занесені у Червону книгу України.

Хамарбія болотна (Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze*).* Рослина заввишки 6–20 *см,* з потовщеним біля основи стеблом, листків три–чотири, яйцеподібних або видовжених, розташованих у нижній частині. Квітки дрібні, жовтувато-зелені, зібрані в густу китицю. Цвіте в липні–серпні. Зростає на торфових болотах і вологих луках. Трапляється дуже рідко в Карпатах, Прикарпатті, Лісостепу, на Поліссі

Жировик Лезеля (Lyparis loeselii (L.) Rich.) Рослина заввишки 10–20 *см,* кореневище коротке, стебло біля основи здуте, нижні три листки піхвові, верхні розвинені, довгасті, переходять у крилоподібний черешок, майже супротивні. Китиця негуста, квітки дрібні, жовтувато-зелені. Цвіте в червні–липні. Зростає на торфових болотах і болотистих луках. Рідко трапляється в Карпатах, Прикарпатті, Лісостепу, Степу, на Поліссі.

Коручка болотна (Epipactis palustris (L.) Crantz.*).* Стебло заввишки 20–50(70) *см,* знизу голе, у верхній частині злегка опушене. Листки довгасті або довгасто-ланцетні, голі, завдовжки 8-15 *см,* верхні листки дрібніші, ланцетні і подібні до приквіток. Китиця завдовжки 6-15(20) *см,* рідко-квіткова, приквітки ланцетні, коротші за квітки (рис. 188). Пелюстки оцвітини зеленуваті, зісподу з нечіткими брудно-фіолетовими смужками, губа перевищує зовнішні листочки оцвітини, задня частка губи трохи ввігнута з двома трикутними боковими лопатями, передня частка губи біла, трохи виїмчаста з хвилястими краями. Колонка завдовжки 4–5 *мм,* опушена. Цвіте в червні–серпні.

Рис. 188. Коручка болотна

Зростає на сирих заболочених луках, торфових болотах, трапляється в Карпатах, Поліссі, Лісостепу, в Степу (в долинах Дніпра і Сівер.Донця), в Криму.

Пальчатокорінник Траунштейнера (Dactylorhiza traunsteineri (Saut.) Soo*).* Стебло заввишки 20–35 (50) *см,* пряме або трохи звивисте, бульби два - три лопатеві з довгими коренеподібними кінцями на лопатях, листків три-п’ять, вони плямисті, часто складені вздовж центральної жилки, дугоподібно зігнуті, рідко прямі, лінійні, завдовжки 6–14 *см,* верхні коротші. Колос короткоциліндричний або майже яйцеподібний, густий, завдовжки 3–6 (9) *см,* приквітки ланцетні, нижні трохи довші за квітку або дорівнюють їй. Квітки фіолетово-пурпурові, губа з темнішим ромбічним малюнком із суцільних або переривчастих ліній, зовнішні листочки оцвітини ланцетні з трьома-чотирма жилками, губа зовні вкрита

дрібними сосочками, оберненояйцеподібна або широкоромбічна, шпорка циліндрично-конічна, пряма, звужена на кінці. Цвіте в травні–серпні. Зростає на болотах, на Поліссі, в околицях м. Львова, Житомира, Києва.

Пальчатокорінник плямистий (D. maculate (L.) Soo*).* Відрізняється короткотрилопатевою губою, з маленькою часто зубчастою середньою лопаттю. Зростає на болотах і заболочених луках, лісових галявинах. Трапляється в Закарпатті, Карпатах, Розточці-Опіллі.

На сирих луках зрідка росте *пальчатокорінник травневий (D. majalis (Reinchenb.)* P. F. Hunt et Summerhayes*).*

Порядок Ситникоцвіті (*Juncales*)

Багаторічні, рідше однорічні рослини. Листки чергові, прості, лінійні або циліндричні, з незамкненою або закритою піхвою, іноді листки редуковані до піхв. Оцвітина невиразна, плівчаста, тричленна. Тичинок три, гінецей з трьох зрослих плодолистків, зав'язь верхня. Плід – коробочка з трьома насінинами. До порядку належить дві родини і понад 400 видів. В Україні є тільки одна родина – ситникові.

Родина Ситникові (*Juncaceae*)

Багаторічники, рідше однорічники, листки лінійні або циліндричні, піхвові. Суцвіття – щиток, волоть, головка або напівзонтик. Оцвітина шестичленна, плівчаста або шкіряста. Тичинок шість або три, гінецей з одного або трьох плодолистків, зав'язь верхня. Формула квітки: $*P_{3+3}A_{3+3(3)}G_{\underline{1(3)}}$. Плід – коробочка.

У флорі України є два роди, з яких на болотах трапляється тільки один рід – *ситник (Juncus).*

Ситник (Juncus) – найчисленніший рід, на земній кулі, трапляється понад 250 видів, а в Україні – 27 видів. Ситники, переважно, багаторічники, з потовщеними, циліндричними, плоскими або шилоподібними листками. Листки з відкритими піхвами. Суцвіття верхівкове, китицеподібне або напівзонтичне. Плід – тригранна, багатонасінна коробочка. Ситники здебільшого ростуть на заплавних і гірських луках, болотах, по берегах водойм, а деякі – на солончаках і солонцях. Місцями вони формують зарості, але практичне значення має тільки ситник бульбистий.

Ситник бульбистий (J. bulbosus L.*).* Рослина з прямостоячим або висхідним стеблом, у верхній частині галузистим, заввишки 2–15 (40) *см*, біля основи бульбоподібно потовщеним, утворює дрібні кущисті дернинки (рис. 189). Листки циліндричні, прикореневі коротші за стеблові, завдовжки 3–11 *см*. Верхні листки з тонкою пластинкою, завширшки 0,5 *мм*. Піхвові листки з довгими тупими вушками. Стеблових листків один-два, вони коротші за суцвіття. Квітки скупчені на гілочках суцвіття, двостатеві,

листочки оцвітини світло-бурі або зеленкуваті. Тичинок три. Приквітки плівчасті, трохи довші за оцвітину, цвіте в травні–червні. Плід – довгаста коробочка, з коротким носиком.

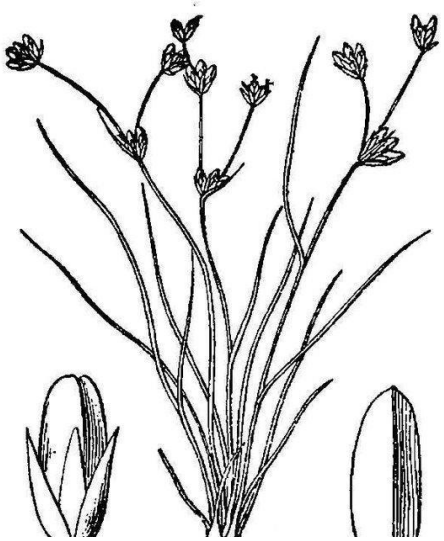

Рис. 189. Ситник бульбистий

Зростає на лісових болотах, на болотистих луках, у канавах, невеликих ставках. Чутливий до пересихання. Поширений спорадично на Поліссі, зрідка в Закарпатті. Занесений до Червоної книги України.

Декоративна, кормова, берегозахисна рослина. Усі ситники низької кормової якості для водної фауни, за відсутності інших кормових рослин можуть поїдатись під час затоплення боліт деякими рибами, зокрема білим амуром.

З інших видів на Україні поширені малоцінні в господарському відношенні види ситників: *ситник членистий (J. jamprocarpus* Ehrh. et Hoffm.*)*, що відрізняється блискучими горішками, циліндричними, стебловими і прикореневими листками; ситник *стиснутий (J. compressus* Jacg.*)*, що має рідке зонтикоподібне суцвіття; *ситник скупчений (J. conglomeratus* L.*)*, висока рослина з головчастим суцвіттям; *ситник поникліий (J. inflexus* L.*)*, із борознистим стеблом, що легко здавлюється, ситник розлогий *(J. effusus* L.*)*, з безлистими, гладенькими, м'якими іноді полеглими стеблами; ситник прирічковий (*J. tenageia* Ehrh. et L.*)*, що має піхвові листки з двома вушками біля основи, листкові пластинки жолобчасті, лінійно-шилоподібні; *ситник темноцвітий (J. aratus* Krock.*)* з чорно-бурими, блискучими листочками оцвітини.

Порядок Осокоцвіті (*Cyperales*)

Багаторічні, рідко однорічні трави, стебла переважно тригранні. Листки чергові, часто трирядні, лінійні, піхвові, піхва замкнута. Квітки дрібні, часто позбавлені оцвітини, зібрані в складні суцвіття, елементарне суцвіття – простий колос. Квітки здебільшого роздільностатеві, рідше двостатеві, тичинок три, гінецей складається з трьох зрослих плодолистків. Плід – горішок, рідко кістянкоподібний.

До порядку належить лише одна родина – Осокові.

Родина Осокові (*Cyperaceae*).

Велика родина, яка включає понад 5600 видів, поширених майже по всій земній кулі. В Україні росте 140 видів. Багаторічні, рідше однорічні трав'яні рослини з довгими або короткими кореневищами. Стебла

тригранні, виповнені паренхімою. Листки лінійні, трирядні, піхвові; піхви замкнені. Суцвіття складні, квітки дрібні, двостатеві, або тичинкові і маточкові, рослини однодомні, рідше дводомні. Оцвітина редукована, часто має вигляд щетинок або плівочок. Тичинок три, рідше дві, маточка одна з одним стовпчиком і двома–трьома приймочками. Запилюються вітром. Зав'язь верхня. Плід – горішок.

В Україні є 14 родів, з яких найважливішими в господарському значенні є 8 родів.

Рід Смикавець (Cyperus). Однорічні та багаторічні рослини. Стебла з численними листками, розміщеними в нижній частині листка. Суцвіття складається з декількох пучків колосків, які сидять на ніжках різної довжини. Квітки двостатеві. В Україні росте 7 видів, з них – шість – це види природної флори, що зростають по берегах водойм. Практичне значення мають два види.

Смикавець різнорідний (C. difformis L.*).* Адвентивна рослина з прямими, гостро-тригранними стеблами (рис. 190). Листки коротші за стебло, завширшки 2–4 *мм*, загострені. Суцвіття зонтикоподібне, складається з 3–12 променів, які несуть головчасті колоски завдовжки 2–8 *мм*. Приквіткові листки (два–три) нерівні, один з них довгий, іноді завдовжки до 20 *см*. Покривні луски червонувато-бурі, із зеленим кілем. Квітки двостатеві, тичинок – одна–дві, цвіте в липні–серпні, плід – горішок.

Рис. 190. Смикавець різнорідний

Трапляється в степових районах України, на мілководних ділянках прісних або слабосолоних водойм з товщею води до 25 *см*.

Кормова, декоративна, технічна, берегозахисна рослина, бур'ян рисових полів.

У південних областях України культивують смикавець їстівний або чуфу (C. *esculentus* L.*),* як харчову рослину. Підземні бульби і кореневища багаті на крохмаль, за смаком нагадують лісові горіхи. Їх вживають у їжу, це прекрасна вітамінна добавка до кормів домашніх тварин, риби.

Ситовник жовтуватий *(Pycreus flavescens (*L.*)* Reichenb*).* Однорічна рослина, стебла тупотригранні, заввишки 5–40 *см*. Листки завширшки 1–5 *мм*. Суцвіття зонтикоподібне, з нерівними короткими променями. Колоски завдовжки 5–12 *мм*, жовтуваті, або жовтувато-бурі. Тичинок три, маточка з двома приймочками. Цвіте в червні–серпні. Плід – плоский горішок, звернутий гострим краєм до осі колоска. Бур'ян рисових полів.

Росте вздовж берегів рік, озер, на болотистих луках. Поширений у Закарпатті, на Поліссі, в Лісостепу звичайно, в Степу тільки на піщаних терасах рік.

Пухівка вузьколиста (Eriophorum angustifolium Honck). Багаторічна рослина з довгими повзучими пагонами, що відходять від кореневища та кількома прямостоячими стеблами, заввишки 20–70 *см*, циліндричними вгорі, внизу – слабко тригранні. Листки коротші за стебло, лінійні, завширшки 3–5 *мм*, тонко борознисті, загострені на верхівці (рис. 191). Піхви довгі, нижні у кінці вегетації стають сітчасто-волокнистими. Суцвіття зонтикоподібне, з довгим приквітковим листком, складається з трьох–десяти простих колосків, які мають квітконоси різної довжини. Волоски оцвітини білі, м'які, з нерозгалуженими кінчиками, до 3 *см* завдовжки. Цвіте в травні–червні, плід – тригранний, загострений догори горішок, завдовжки 1–2,5 *мм*.

Рис. 191. Пухівка вузьколиста

Зростає на трав'яно-мохових болотах в Карпатах, на Поліссі, спорадично в Лісостепу.

На сфагнових оліготрофних і мезотрофних болотах в Карпатах, на Поліссі і в північній частині Лісостепу зрідка трапляється *пухівка піхвова (E. vaginatum* L.*)*, яка вирізняється поодинокими колосками, що не мають покривного листочка. У північних районах Лісостепу, в Карпатах, Прикарпатті і на Поліссі трапляються пухівка струнка *(E. gracile* W. D. J. Koch*)* і пухівка широколиста *(E. latifolium* Hoppe*)*, які часто утворюють мальовничі куртини на заболочених луках і осоково-мохових болотах. *Декоративні, кормові рослини, торфоутворювачі.*

Всі пухівки декоративні під час плодоношення, завдяки сніжно-білим пухівкам, придатні для декорування берегів водойм, зимових букетів. Відіграють велику роль в утворенні так званого пухівкового торфу. Колись їх використовували для виготовлення паперу, додавали до овечої вовни, бавовнику, шовку. Стебла молодих пухівок добрий весняний корм для оленів і водоплавної птиці. Водний відвар стебел пухівки широколистої використовують у народній медицині у лікуванні невралгій, міозитів, простуд.

Комиш лісовий (Scirpus sylvaticus L.*).* Багаторічна рослина заввишки 40–100 *см* (рис. 192). Стебла вкриті плоскими листками з добре помітною жилкою. Суцвіття зонтикоподібне, з трьома–чотирма покривними

листками, колоски дрібні. Оцвітина редукована, у вигляді шести щетинок. Тичинок три, маточка з трьох плодолистків, приймочок три, цвіте в травні–червні. Плід – тригранний горішок. Зростає в заболочених лісах, на низинних евтрофних болотах, по берегах озер, ставків. *Фітомеліоративна, декоративна рослина*. Під час весняних повеней молодими листками і стеблами живиться білий амур, короп.

Рис. 192. Комиш лісовий

Комиш укорінливий (S. radicans Schcuhr.*)*. Відрізняється від попереднього виду загостреними чорнуватими ланцетними колосками, завдовжки 5–8 *мм*, що сидять по одному на кінцях гладеньких гілочок розсунутого волотистого суцвіття. Цвіте в червні–серпні. Навесні рослина має червонувато-бурий колір, потім світло-зелений. Бічні гілочки, що нахилені до води, здатні укорінюватись верхівкою і утворювати на воді нові рослини. Поширений переважно у Поліссі, спорадично трапляється в басейні Сіверського Дінця. Росте по берегах водойм, річок, озер, на заболочених луках.

Декоративна, фітомеліоративна рослина, придатна для озеленення великих водойм. Підземні органи містять кумарини й флавоноїди, в народній медицині рекомендують як снодійний, седативний, протиепілептичний засіб.

Комиш озерний (S. lacustris L., *Schenoplectus lacustris* (L.) Pala). Багаторічна рослина, з горизонтальним кореневищем і безлистим стеблом, стебла заввишки 100–250(400) *см*, завтовшки 2–3 *см*, біля основи з ланцетними піхвами, всередині стебла багато повітряних комірок (аеренхіми). Суцвіття зонтикоподібне, осі закінчуються групами колосків, Колоски бурі, завдовжки 8–12 *мм*. Оцвітина редукована і має вигляд щетинок, цвіте в травні–червні. Плід – тригранний горішок, завдовжки близько 3 *мм*, з довгим носиком.

Росте по берегах водойм, на мілководдях, у воді звичайно по всій Україні.

Фітомеліоративна, технічна, декоративна рослина. З пресованих стебел виготовляють будівельний матеріал, конопатять діжки, стебла придатні для грубого плетіння. Часом ондатри перегризають стебло і тримають його в зубах для того, щоб довше плавати. Торфоутворювач.

На солончакуватих луках і болотах, по берегах водойм в Лісостепу і Степу, трапляється *комиш Табернемонтана (S. tabernaemontanii* Gmel.*)*, що

відрізняється щитковидно-волотистим, компактнішим суцвіттям, дрібнішими колосками і горішками. Має таке ж значення, як і попередній вид. У Закарпатті, на заболочених луках і по берегах річок трапляється *комиш американський (S. americanus* (Pers.) *Volkart.)*

Ситняг болотний (Eleocharis palustris (L.) Roem.*).* Багаторічна рослина, стебло циліндричне, заввишки 10–60 *см*, діаметром 0,1–0,8 *мм*. Листки редуковані до буро-червоних піхв. Суцвіття – верхівковий колос, завдовжки до 2 *см*. Квітки двостатеві, розташовані спірально, квіткові луски бурі або червонувато-коричневі із зеленою або безбарвною смужкою посередині. Колоски дрібні, багатоквіткові. Оцвітина редукована до щетинок, їх чотири, зубчастих по краю. Цвіте в травні–червні. Плід – горішок, завдовжки до 1,5 *мм*, щетинки оцвітини коротші від горішка.

Росте по берегах прісних або солонуватих водойм, прибережних мілководдях, вологих луках по всій Україні.

Кормова, берегозахисна, водоохоронна рослина, бур'ян рисових полів. Створює щільні зарості, піонер заростання нових територій. Індикатор місцезростань з різким коливанням рівня грунтових вод, ділянок з порушеною поверхнею субстрату, а також незабруднених водойм.

Ситняг голчастий (E. acicularis (L.) Roem. et Schult.*).* На тонких розгалужених кореневищах формуються стебла заввишки 3–12 *см*, які формують щільну дернину. Листки редуковані, піхви плівчасті, бурувато-червоні. Суцвіття – колос завдовжки до 3(7) *мм*, біля його основи відсутні стерильні луски. Квітки двостатеві, оцвітина у вигляді трьох–чотирьох щетинок, завдовжки до 1,2 *мм*, цвіте в травні–липні. Плід – довгастий ребристий горішок, завдовжки до 1,2 *мм*.

Рослина відзначається внутрішньовидовою різноманітністю, утворюючи наземні і плаваючі форми. Зростає по берегах прісних водойм, на мілководдях, прибережних територіях, заплавах, старицях, на рисових полях. Поширений по всій Україні.

Кормова, берегозахисна, фітомеліоративна, рибогосподарська рослина. Її стебла поїдають коропи, карасі, ракоподібні, молюски. Перспективна у боротьбі з розвитком бур'янів у магістральних каналах. Піонер заростання новоутворених водойм, але при масовому розростанні популяції може негативно впливати на газовий стан водойм. Індикатор порушених субстратів, збіднених сполуками кальцію, а також процесів заболочування (тоді вегетує рясніше).

Ситняг однолусковий (E. uniglumis (Link) Schult.*).* Кореневищна рослина, стебла численні, заввишки 10–30 *см*, слабко борозенчасті, прямостоячі, порожнисті. Листки редуковані, піхви листків пурпурові. Колос кінцевий, циліндричний, завдовжки 5–15 *мм*. Покривна луска одна, яка охоплює його майже повністю. Оцвітина складається з чотирьох

щетинок, приймочок дві. Анемофільна рослина, цвіте в травні–червні, плід дрібний оберненояйцеподібний, двоопуклий горішок.

Зростає по берегах водойм, низинних болотах, мокрих луках. Поширена переважно у Лісостепу. Господарське значення таке ж, як і попереднього виду.

Ситняг п'ятиквітковий (E. quanqueflora (Hartm.) O. Schwazz.*).* Дерниста рослина, ща має стебла заввишки 5–25 *см*, піхви коричневі, зрідка зелені. Колос яйцеподібний або округлий, дво-, семиквітковий, завдовжки 3–6 *мм*. Покривні луски яйцеподібні, кілюваті, чорно-бурі, по краю білі. Оцвітина з шести щетинок, приймочок три, цвіте в червні–липні, плід оберненояйцеподібний, тригранний горішок сірого кольору, завдовжки до 2,5 *мм*.

Зростає на низинних болотах, мокрих луках, по берегах водойм, поширений дуже рідко в басейні річки Ворскла, Полтавська область.

Бульбокомиш морський (*Bulboschoenus maritimus* (L.) Pala*).* Багаторічна рослина заввишки до 100 *см*. Кореневище повзуче, з чорними бульбоподібними потовщеннями, які довго не втрачають здатності утворювати пагони у разі пересихання водойм. Стебло тригранне, листки лінійні, пластинки завдовжки до 40 *см*. Суцвіття волотисте, із кількох зближених колосків, що сидять на видовжених ніжках. Колоски багатоквіткові, завдовжки 1–1,5(3–4) *см*, темно-коричневі, з довгими приквітками. Квітки двостатеві, оцвітина у вигляді однієї–шести зазубрених щетинок, тичинок три, маточка з двох або трьох плодолистків, приймочок дві–три, цвіте в травні–червні. Плід – горішок, близько завдовжки 3 *мм*, з одного боку плоский, з іншого вдавлений. Рослина має екологічні форми, що варіюють за формою суцвіття, кольором колосків.

Зростає на вогких луках, в оліго- або мезотрофних водоймах, по берегах озер, мокрих солончаках, в каналах, струмках, на рисових полях майже по всій Україні, на Поліссі – рідко.

Кормова, харчова, берегозахисна, декоративна рослина, бур'ян рисових полів. У разі масового розростання погіршує кисневий баланс водойми. Зарості виконують фільтруючі функції.

Кореневища і бульби містять білки (до 8,5%), жири (до 2,55%), крохмаль (до 70%), каротин (10 *мг*/*кг*), мікро- і макроелементи. Придатні в їжу у сирому і висушеному стані. З висушених бульб виготовляють борошно, яке додають у хліб, печуть оладки. З 1 *га* можна зібрати до 15–18 *ц* бульб.

Меч-трава болотна (Cladium mariscus (L.) Pohl*).* Багаторічна рослина, стебло заввишки 100–150 *см*, листки широколінійні, гострокілюваті, шершаві від шипиків по краю і кілю (рис. 193). Суцвіття – кінцева складна волоть з багатьма бічними волотями в пазухах листків. Колоски зібрані пучками, бурі, завширшки 4–6 *мм*, завдовжки 2,5–5 *мм*, цвіте в червні–липні. Плід – яйцеподібний горішок.

Зростає на болотах, по берегах річок і морів. Поширений на Західному Поліссі, у Західному Лісостепу, дельті Дунаю, Криму.

Рис. 193. *Меч-трава болотна*

Декоративна рослина, придатна для декорування басейнів, ставків. Занесена до Червоної книги України. Охороняється у Джарилгацькому заказнику державного значення. Потребує репатріації і збереження існуючих популяцій. У східній кухні листки використовують як пряноші.

Рід Осока (Carex). Це найбільший рід не тільки в родині, а й серед покритонасінних, налічує до 2500 видів, поширених переважно в помірних областях північної півкулі. В Україні росте 92 види. Це багаторічні трав'яні рослини, стебла тригранні, вузли не виражені. Листки лінійні, піхвові, трирядні. Квітки в колосках, що зібрані у волотисті, китицеподібні або колосоподібні суцвіття. Квітки роздільностатеві, тичинкові й маточкові квітки розміщуються або в різних колосках, або в одному суцвітті. Тичинкові квітки голі, мають три тичинки, маточкові квітки – з однієї маточки, замкнутої в мішечок, що являє собою зрослий краями приквіток. Мішечок вгорі звужений у носик, з якого висувається стовпчик з двома або трьома приймочками. Плід – тригранний дрібний горішок.

Деякі високорослі осоки використовують для грубого плетива, а також як декоративні й фітомеліоративні рослини. Майже всі осоки мають певне кормове значення, їх роль в пасовищному господарстві чимала, бо вони займають близько 5% травостою заплавних лук і пасовищ. У свіжому стані осоки поїдаються тваринами погано, тому що їх клітини просякнуті солями і дуже жорсткі. Але, якщо вони скошені у молодому стані, то придатні для силосування, особливо у посушливі роки, коли цінніші кормові рослини страждають від посухи. За хімічним складом вони не дуже поступаються злакам і містять протеїни (до 13%), жири (3,5%), вуглеводи (28–30%), мікро- і макроелементи. Поїдають осоки білий амур, а також переважно велика рогата худоба, вівці, коні. Не рекомендується згодовувати їх молодим тваринам, тому що недостача кальцію в них може спричиняти рахіт.

Осока богемська (C. bohemica Schreb.). Багаторічник, стебла 15–20 *см* заввишки, листки завширшки 2–3 *мм* (рис. 194). Суцвіття округле або довгасте, із кількох, тісно зближених колосів, що мають вигляд кінцевої го-

ловки. Покривні листки колосків довгі, перевищують у кілька разів суцвіття. Лусочки ланцетні, загострені, зелені або жовто-зелені. Мішечки плоскі, завдовжки 7–9 *мм*, з довгим двозубим носиком. Цвіте в червні–липні.

Рис.194. Осока богемська

Зростає на піщаних слабко заростлих берегах рік і озер. Поширена спорадично, в околицях м. Києва, Яворова (Львівська обл.), в заплавах Дніпра і його приток. Занесена в Червону книгу України, потребує охорони.

Осока гостра (C. acuta L., *C. gracilis* Curtis). Рослина з гостро тригранним стеблом, заввишки 50–120(150) *см*, біля основи з червонувато-бурими піхвами. Кореневище повзуче, товсте. Листки яскраво-зелені, плоскі, завширшки 5–8 *мм*, дорівнюють стеблу. Суцвіття довге, складається з трьох–чотирьох зближених тичинкових і двох–шести розсунутих маточкових колосків. Маточкові колоски циліндричні, завдовжки до 10 *см*, на довгих ніжках, пониклі, рідше прямостоячі. Нижній приквітковий листок перевищує суцвіття або дорівнює йому. Покривні луски гострі, чорно-бурі, з білою смужкою посередині. Мішечки оберненояйцеподібні, двоопуклі, іржаво-бурі, завдовжки 3 *мм*. Цвіте в травні–червні. Плід – горішок. Рослина поліморфна, має кілька підвидів і форм.

Зростає по берегах водойм, на евтрофних болотах, вологих луках, в озерах, старицях, у заплавних лісах, вільшняках на Поліссі, в Лісостепу, Прикарпатті, спорадично у Степу, рідко в Карпатах.

Кормова, декоративна, водоохоронна, берегозахисна, технічна рослина (як підстилка для худоби). Зелена маса містить протеїн (22,3%), білки (15,5%), жири (3%), мікро- і макроелементи. Придатна для декорування берегів водойм, басейнів, добре росте у воді.

Осока гостровидна (C. acutiformis Ehrh.*).* Рослина з прямостоячим, гостротригранним стеблом заввишки 50–120 *см*, біля основи з червонувато-бурими розщепленими піхвами. Листки плоскі, зісподу кілюваті завширшки 3–8 *мм* (рис. 195). Суцвіття – китиця з чотирьох–семи простих колосків, верхні колоски тичинкові, нижній маточковий колосок на ніжці завдовжки до 1 *см*. Покривні луски з однією жилкою. Мішечки завдовжки до 4 *мм*, сірувато-зелені або оливково-зелені, цвіте в травні–червні. Носик короткий виїмчасто-двозубий. Зростає по берегах мезо-, евтрофних

водойм, на болотах, заболочених луках, у ставках, вільшняках, заплавних лісах, канавах. Поширена по всій Україні, у Степу – тільки в долинах рік.

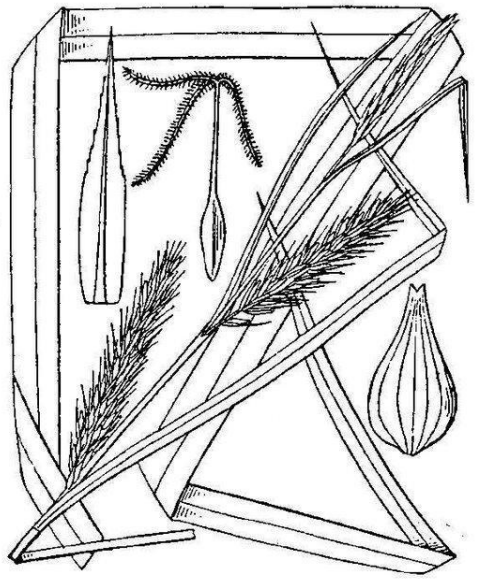

Рис. 195. Осока гостровидна

Кормова, декоративна, лікарська, берегозахисна рослина. Наземна маса містить білки (11,5%), жири (до 5,3%), неорганічні сполуки.

Осока зближена (C. appropinguata Schum.*).* Багаторічна рослина, що утворює щільні дернини заввишки до 80 *см*. Суцвіття завдовжки 4–10 *см*, волотеподібне, тичинкові колоски численні, дрібні, жіночі – з матовими яйцеподібними мішечками, що різко звужуються у видовжений розщеплений носик. Цвіте в травні–червні. Зростає на осокових та мохових болотах, на заболочених берегах озер, у вільшаниках, чагарниках на Поліссі, Прикарпатті, в Лісостепу.

Осока чорна (C.nigra (L.) Reichard). Стебла тонкі, заввишки 10–50 *см*, стеблові листки вузьколінійні, сизувато-зелені, листки, що розташовані біля основи стебла червонувато-бурі, блискучі. Верхні один–два колоски у суцвітті тичинкові, нижні маточкові, нижній покривний листок перевищує суцвіття або дорівнює йому. Мішечки яйцеподібні, завдовжки 2,5–3 *мм*, на короткій ніжці, без носика або з дуже коротким округлим носиком. Цвіте в травні–червні.

Зростає на сирих луках, окраїнах боліт, по берегах водойм, у придорожніх канавах на Поліссі і в Лісостепу звичайно, у Степу – зрідка.

Осока двотичинкова (C. diandra Shcrank). Стебла заввишки 40–80 *см*, корені тонкі. Листки жолобоподібні або вздовж складені, лускоподібні листки чорні або чорно-бурі, вузькі завширшки до 5 *мм*, не розпадаються на волокна. Мішечки яйцеподібні, завдовжки 2,5–3 *мм*, після дозрівання каштанові, блискучі, поступово звужені в носик. Цвіте в травні–червні.

Зростає на осоково-мохових болотах, болотистих луках, заболочених берегах водойм, у вільшняках на Поліссі, у Лісостепу зрідка.

Осока здута (C.rostrata Stoces*).* Багаторічна рослина заввишки 50–100 *см* (рис. 196). Стебла тупотригранні, оточені бурими або червонувато-бурими сітчасто-волокнистими піхвами. Листки сірувато-зелені, завширшки 2–4 *мм*, трохи загорнуті. Суцвіття складається з двох–трьох тичинкових і двох–трьох маточкових колосків. Маточкові колоски циліндричні, завдовжки 4–10 *см*, на ніжках, завдовжки до 3 *см*. Тичинкові колоски лінійні завдовжки 3–6 *см*. Нижній приквітковий листок довший за суцвіття.

Мішечки з коротким двозубим носиком, завдовжки 5–5,5 *мм*, кулясті, цвіте в травні–червні. Плід – горішок. Рослина вирізняється значною морфологічною мінливістю, що пов'язана із зміною водного режиму.

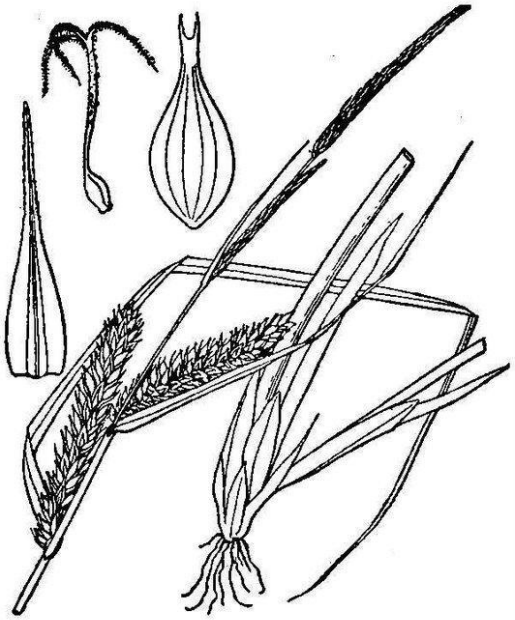

Рис. 196. Осока здута

Зростає по берегах мезо-евтрофних водойм, у заболочених лісах, мілководдях з товщею води до 0,6 *м*, канавах, на вироблених торфовищах на Поліссі, в Лісостепу, Прикарпатті. При підвищеній антропізації водойми площі популяції поступово скорочуються.

Кормова, декоративна, фітомеліоративна, берегозахисна рослина. Надземна маса містить білки (9,3%), жири (3,5%), клітковину (24,8%), мікро- і макроелементи.

Осока лисяча (C. vulpina L.*).* Рослина з потовщеним, прямим, гостротригранним, шорстким стеблом, заввишки 50–100 *см*. Біля основи пагонів є чорно-бурі розщеплені піхви. Утворює дернини. Листки лінійні, завширшки 4–10 *мм*. Суцвіття колосовидно-волотисте, густе, завдовжки 3–8 *см*. Покривні луски овальні, з шорстким остюком, іржаво-бурі, з зеленим кілем, коротші за мішечки або дорівнюють їм. Кожен колосок несе вгорі тичинкові, а внизу маточкові квітки. Мішечки яйцеподібні, шкірясті, двозубчасті, цвіте в травні–червні. Плід – горішок. Зростає по берегах евтрофних водойм, на болотистих луках, трав'яно-осокових болотах, в канавах по всій Україні, рідко в Карпатах і в Криму.

Кормова, декоративна, берегозахисна рослина.

Осока побережна (C. riparia Curt.*).* Рослина з прямим, гостротригранним стеблом, заввишки 60–150 см, біля основи з буруватими або червоно-бурими нерозщепленими піхвами. Листки лінійні жорсткі, завширшки 5–15 *мм*, дорівнюють стеблу, або довші за нього. Суцвіття з 3–6 зближених тичинкових і 2–4 маточкових колосків. Тичинкові колоски циліндричні, завдовжки 2–6 *см*, з ланцетними і гострими лусками. Маточкові верхні колоски циліндричні завдовжки, 2–10 *см*, завтовшки 1 *см*, густі, прямостоячі, а нижні – на потовщеній і гладенькій ніжці, іноді звисаючі. Нижній приквітковий листок довший за стебло. Покривні луски з трьома жилками, мішечки 5–6 *мм* завдовжки, двозубчасті, цвіте в травні–червні. Зростає по берегах мезо- і евтрофних водойм, на мілководдях, болотах, болотистих луках по всій Україні, спорадично – в Карпатах і рідко в Криму. Популяції переносять, як затоплення навесні, так і пересихання влітку.

Кормова, берегозахисна, декоративна, водоохоронна, технічна рослина. Зелена маса містить протеїн (9,5%), клітковину (32,5%), мінеральні речовини.

Осока несправжньосмикавцева (C. pseudocyperus L.*).* Рослина з гостротригранним стеблом, заввишки 40–80 *см*, яке оточене світло-бурими, частково безлистими піхвами. Листки шорсткі, перегородчасті, завширшки 5–10 *мм* (рис. 197).

Рис. 197. Осока несправжньосмикавцева

Суцвіття однобоке, в ньому один тичинковий і два-шість маточкових, зближених колосків, які розташовані на тоненьких, завдовжки до 5 *см*, ніжках. Нижній приквітковий листок майже без піхви, довший за суцвіття в багато разів. Покривні луски ланцетно-шилоподібні, з довгим шорстким остюком, зелені, з трьома жилками. Мішечки спрямовані до осі під прямим кутом, довгасто-ланцетні, завдовжки 4,5–5,5 *мм*, зеленувато-жовті, блискучі, з довгим двозубим носиком. Цвіте в травні–червні.

Зростає по берегах і прибережних ділянках оліго – мезотрофних водойм, на трав'яних та вільхових болотах, заплавах Дніпра. Трапляється по всій Україні.

Декоративна, кормова, водоохоронна, берегозахисна рослина.

Осока пухирчаста (C. vesicaria L.*).* Рослина з прямостоячим, гостротригранним, догори дуже шорстким стеблом, заввишки 30–100 *см*. Листки лінійні, завширшки 3–6 *мм*, зелені, шорсткуваті, дорівнюють стеблу. Суцвіття з одного-трьох тичинкових, більш-менш зближених і двох-трьох маточкових колосків. Тичинкові колоски лінійні, завдовжки 4–7 *мм*, з іржастими, ланцетними лусками. Маточкові колоски з косо вгору спрямованими мішечками, циліндричні, завдовжки 4–7 *мм*, на коротких ніжках, пониклі. Мішечки яйцеподібні завдовжки 7–8 *мм*, носик гостродвозубчастий. Цвіте в травні–червні.

Зростає по берегах і мілководдях заболочених мезо-евтрофних водойм, на болотах, сирих луках, ставках, канавах, вільшняках. Поширена по всій Україні, у Степу – спорадично, рідко у Гірському Криму.

Кормова, берегозахисна, водоохоронна, технічна рослина. У наземній масі містяться білки (8,2%), протеїни (8,4%), жири (4,3%), клітковина (35,22%), мінеральні речовини, каротин (10,7 *мг/кг*).

Осока чорноколоса (C. melanostachia Bieb.ex Willd.*).* Рослина з тонким, шорстким у верхній частині стеблом, заввишки 15–60 *см*, з

червоно-бурими розщепленими піхвами біля основи. Листки шорсткі, жолобчасті, із загорнутим всередину краєм, розташовані переважно біля основи, завширшки 2–4 *мм*, майже дорівнюють стеблу. Суцвіття – складний колос, з трьох-семи колосків, верхні, зближені, тичинкові, видовженобулавоподібні, завдовжки 1,5–3 *см*, інші – маточкові, багатоквіткові, густі, довгасті, сидячі або на коротких ніжках. Нижній приквітковий листок довший за суцвіття, без піхви або з коротенькою, до 5 *мм* піхвою. Покривні луски з коротким вістрям. Мішечки округлі, овальні, шкірясті, завдовжки 5–6 *мм*, коротко-двозубчасті. Цвіте в травні–червні.

Зростає на сирих, переважно солонцюватих берегах водойм, зволожених западинах, в Степу, рідше – в Лісостепу.

Кормова, декоративна, берегозахисна рослина.

З інших видів осок на болотах, мокрих луках рідко трапляються такі види, як осока *остюкова (C. atherodes* Spreng.*)*, *осока Буксбаума (C. buxbaumii* Wahlenb.*)*, *осока дерниста (C.caespitosa* L.*)*, *осока тонкокореневищна* (*C. hordorrhiza* Ehrh.*)*, *осока Двелла (C. davalliana* Smith*)*, *осока дводомна (C. dioica* L.*)*, *осока їжакова (C .echinata* Murray*)*, *осока Гартмана (C. hartmanii* Cajand.*)*, *осока ситничкова (C. juncella* (Fr.) Nh. Fr.*)*. Їх не поширення обмежується окремими регіонами Полісся і Лісостепу.

Торулініум родючий (Torulinium ferax (Rich.) Urb.*)*. Рослина з тригранним стеблом, заввишки 10–120 *см*, листки прикореневі, ланцетоподібні, з плівчастими, білуватими біля основи піхвами, пластинка завширшки 0,5- 10 *мм*. Суцвіття – багатоколоскова волоть з чотирьма-вісьмома приквітковими, горизонтально, відігнутими листочками, довшими за суцвіття. Колоскові луски не опадають, плівчасті, завдовжки 1,5(2)–1,7(2) *мм* і завширшки до 1 *мм*, з зеленою жилкою посередині. Квітки двостатеві, верхня квітка недорозвинено. Вісь колоска члениста. Тичинок три, маточка з трьома приймочками. Цвіте в травні–червні. Плід – тригранний, світло-бурий горішок.

Зростає на прибережних мілководдях у перезволожених ділянках прісноводних водойм, в озерах, старицях, лиманах, заплавах, меліоративних каналах, в посівах рису, як бур'ян. Часто утворює зарості. Поширений тільки у долині Дунаю.

Декоративна, кормова рослина, піонер новоутворених субстратів.

Порядок Тонконогоцвіті (*Poales*)

Багаторічні, рідше одно- або дворічні трави або вторинно деревоподібні рослини, позбавлені камбію. Стебла звичайно у міжвузлях порожнисті. Листки чергові, диференційовані на довгу піхву і пластинку. Суцвіття волоть, складний колос. Елементарне суцвіття – простий колос. Квітки двостатеві, рідше одностатеві невиразні, з редукованою плівчастою оцвітиною. Плід – зернівка. Включає одну родину – злакові.

Родина Злакові, Тонконогові (*Poaceae*)

У світовій флорі налічують 900 родів і близько 11000 видів, у флорі України – 331 вид і 90 родів. Рослини мають ряд специфічних ознак: стебла порожнисті, зрідка виповнені паренхімою, на відміну від осокових мають чітко виражені вузли і міжвузля, біля основи вузлів є інтеркалярна (вставна) меристема – зона утворення додаткових коренів і закладання пазушних бруньок. Листки чергові, розташовані дворядно, нижня частина листка – відкрита піхва, у місці переходу у листкову пластинку є плівочка – язичок, а по боках пластинки – два вушка, що охоплюють стебло і утримують біля нього листок. Листки лінійні, різної ширини – від широколінійних до щетинкоподібних, жилкування паралельне. Квітки дрібні, двостатеві, за винятком кукурудзи, що має тичинкові й маточкові квітки, зібрані на одній рослині. Суцвіття – волоть, або складний колос. Елементарним суцвіттям є простий колос, який має дві, рідше одну колоскові луски. Квітки з редукованою плівчастою оцвітиною, вітрозапильні. Кожна квітка має нижню квіткову луску (фактично приквіток), часто з остюком і верхню квіткову луску, яка утворилась від зростання двох плівочок і всередині є дві лодикули, що прикривають зав'язь. Тичинок здебільшого три, з тичинковими нитками, спрямованими донизу. Маточка з двох-трьох плодолистків, у деяких – з двох або одного, приймочок – дві-три, здебільшого пірчастих. Формула квітки для більшості злаків – $\uparrow P_{(2)+2}\underline{G_{(3)}}$. Плід – зернівка. Зародок слабо диференційований, його частини конусоподібно налягають одна на одну, прилягає збоку до ендосперму.

Злакові мають надзвичайно велике значення у біосфері і в господарстві. Вони є домінантами рослинних угруповань лук, степів, прерій, пампасів та саван. Разом з бобовими травами, вони є головними компонентами сіножатей і пасовищ, прекрасним кормом для тварин. До них належать основні продовольчі культури – роди пшениця, рис, кукурудза, сорго, просо, ячмінь, овес. Багато дикорослих злаків уведено в культуру, мають сортову базу і вирощують як кормові рослини. Серед них чимало водних рослин, це важлива основа кормів водної фауни.

Родину поділяють на дві підродини – бамбуковидні (*Bambusoideae*) і тонконоговидні (*Pooideae*).

Підродина Бамбуковидні (*Bambusoideae*). Переважно деревні рослини або трави. В Україні вирощуються в оранжерейній культурі, як декоративні рослини.

Підродина Тонконоговидні (*Pooideae*). Колоскових лусок дві, рідко одна. Колоски одно – багатоквіткові. Суцвіття – складаний колос, волоть.

Мітлиця повзуча, польовиця (Agrostis stolonifera L.*).* Багаторічна рослина, стебло заввишки до 70 *см* (рис. 198). Стебла і надводні пагони в нижній частині на значному протязі лежачі, вкорінюються у вузлах, вище –

підведені. Листки лінійно-ланцетні, завдовжки 2–7 *см*, ніжно-зелені, язичок плівчастий, завдовжки 1–3,5 *мм*. Суцвіття – волоть, завдовжки 5,5–9 *см*. Колоски сірувато-фіолетові, одноквіткові, дрібні, стиснуті з боків. Колоскові луски загострені, довші за квіткові, нижня – довша за верхню. Нижня квіткова луска плівчаста з добре помітними жилками, без остюка, або з коротким остюком. Верхня квіткова луска значно коротша за нижню або недорозвинена, цвіте в травні–червні. Зростає на заболочених луках, лісових болотах, прирічних і приморських пісках, іноді вздовж берегів озер і річок, на Поліссі, в Лісостепу, Карпатах, в Степу, Криму – рідко.

Декоративна рослина, один з найкращих видів газонних трав, прекрасний сидерат, її охоче поїдають водоплавні птахами – гуси та качки.

Мітлиця собача (A. canina L.*).* Багаторічна кореневищна рослина, яка утворює нещільні дернини (рис. 199). Стебла заввишки 15–40 *см*, здатні укорінюватись у вузлах. Листки з довгими гладенькими або трохи шорсткими піхвами. Суцвіття волоть, завдовжки до 15 *см*, її гілочки тоненькі і шорсткі. Колоски одноквіткові, дрібні. Колоскові луски рівні, квіткова луска одна, з колінчасто зігнутим остюком, рідше безоста. Цвіте в червні–липні.

Рис. 198. Мітлиця повзуча, польовиця

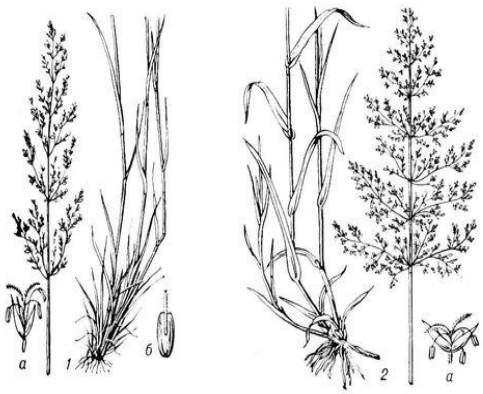

Рис. 199. Мітлиця собача

Зростає на заболочених луках, болотах на Поліссі і в Карпатах, зазвичай, у Лісостепу і Степу, рідко. Рекомендується для створення газонів усіх типів.

Китник рівний, лисохвіст (Alopecurus aequalis Sobol.*).* Однорічна рослина, заввишки 20–45 *см*. Стебла колінчасто-висхідні, або майже лежачі, рідко прямі. Листки коротко-лінійні, завдовжки до 10 *см*, сизувато-зелені. Суцвіття – надзвичайно стиснута волоть, завдовжки 2–6 *см* і до 5 *мм* завширшки. Колоски розташовані по 4–5 на тоненьких гілочках, завдовжки 2–2,5 *мм*, овальні. Остюк короткий, майже не виступає із колоска. Квіткова луска звужена до верхівки, косо зрізана. Пиляки до 1 *мм* завдовжки, жовтогарячі. Цвіте в травні–червні. Зернівки дрібні.

Зростає на болотах, вологих і сирих луках, по берегах водойм і канав.

Поширена по всій Україні, на півдні – рідко.

З інших видів на вогких луках і по берегах водойм спорадично по всій Україні трапляється *китник тростиновий (A. arundinaceus* Poir.), рослина з довгим, повзучим кореневищем і стеблом заввишки 50–150 *см*, а також *китник колінчастий (A. geniculatus* L.*)* – однорічна рослина з колінчасто-зігнутими стеблами (рис. 200).

Всі лисохвости – декоративні й кормові рослини різної якості, швидко розростаються, довговічні.

Бекманія звичайна (Beckmania eruciformis (L.) Host.*).* Багаторічна рослина, кореневище довге, стебло заввишки 50–150 *см*, біля основи бульбоподібно потовщене. Листки завширшки 3–7 *мм*, жорсткі язичок завдовжки до 6 *мм*. Суцвіття складається із колосоподібних гілочок, притиснутих до головної осі. Колоски двоквіткові оберненояйцеподібні, стиснуті з боків, 2–2,5 *мм* завдовжки, розташовані в два ряди з одного боку гілок. Колоскові луски здуті, човникоподібні. Нижні квіткові луски ланцетні, на спинці трохи опушені.

Рис 200. Китник колінчастий

Зростає на вологих і заболочених луках, мілководдях з грунтовим і поверхневим підтопленням. Поширена по всій Україні.

Цінна кормова, декоративна, харчова рослина. У зеленій масі містяться протеїни (до 11%), жири (3,7%), клітковина (34,3%).

Куничник сіруватий (Calamagrostis canescens (Weber) Roth*).* Кореневищна рослина, стебла прямостоячі, заввишки 50–100(130) *см*, розгалужені у нижніх вузлах. Листки сіро-зелені, лінійні, завширшки 3–4 *мм*, з виступаючою середньою жилкою. Піхви листків довгі, гладенькі або вгорі шорсткі. Язичок тупий, розщеплений. Суцвіття волоть, завдовжки 12–16 *см*, із слабо шорсткими гілочками в розсунутих пучках. Колоски зелені або фіолетові, завдовжки до 6 *мм*. Колоскові луски гострі, довші за квіткові. Нижня квіткова луска тупа, зубчаста, з коротким остюком. Цвіте в травні–липні.

Зростає на болотах, заболочених луках, заболочених зріджених лісах по всій Україні, за винятком Криму, в Степу зрідка.

З інших видів зрідка у верхів'ях та середній течії Південного Бугу, верхів'ї Росі, Лівобережному Придніпров'ї трапляється *куничник стиснутий (C. stricta* (Timm) Koeler*)*, що відрізняється коротшою волоттю

завдовжки (7–10) *см* і прямим остюком, що відходить від основи нижньої квіткової луски.

Є вказівки відносно використання коренів куничника, як сечогінного засобу. В давні часи стебла куничників застосовували для покрівлі дахів, плели циновки, мати, міцні вірьовки. У насінні містяться жири, протеїни, кальцій, фосфор, магній.

Катаброза водяна (Catabrosa aquatica (L.) P. Beeauv.*).* Багаторічна рослина (рис. 201). Стебла заввишки 20–70 *см*, з лежачої основи висхідні, часто вкорінюються біля основи. Листки лінійні, завширшки 2–9 *мм*. Суцвіття – розлога волоть, завдовжки 10–20 *см*, з довгими гладенькими гілками. Колоски одно-, дво-, рідше триквіткові, завдовжки 2,5–3 *мм*. Колоскові луски нерівні, значно коротші за квіткові, тупі, нижня квіткова луска на верхівці широка, перетинчаста, з трьома виразними жилками. Цвіте в травні–червні.

Рис. 201. Катаброза водяна

Зростає на заболочених берегах річок, водойм, струмках, часто у воді по всій Україні, рідко на півдні Степу. Індикатор ділянок з ґрунтовим підтопленням, місць виходу ґрунтових вод, новоутворених ділянок мілководь з поступовим зниженням рівня води. *Кормова, берегозахисна, декоративна рослина.*

Щучник дернистий (Deschampsia caespitosa (L.) P.Beauv.*)* Багаторічна рослина, стебла заввишки 70–150 *см*, утворює купини (рис. 202). Листки жорсткі з верхнього боку, язичок плівчастий, завдовжки до 8 *мм*. Суцвіття розкидиста, багатоколоскова волоть, з довгими гілочками. Колоски дво-триквіткові, завдовжки 3,5–5 *мм*, світло-фіолетові або білі чи золотисті. Колоскові луски нерівні. Цвіте в червні–липні.

Зростає на вологих луках, болотах, у вільшняках по всій Україні і тільки зрідка трапляється у північній частині Лівобережного Лісостепу.

Декоративна, лікарська рослина. Придатна для декорування водойм. Із з листків щучки і куничника наземного виділені флавоноїдні глікозиди, що увійшли до складу противірусного препарату «протефлозид», який застосовують для лікування герпесних інфекцій, змішаних бактеріально-вірусних інфекцій, хронічних вірусних гепатитів.

Лепешняк великий (Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmberg*).* Багаторічна рослина, стебло високе, заввишки 100–200 *см*, товсте, біля

основи діаметром до 1 *см*, прямостояче. Листки завширшки 10–20 *мм*, лінійні, кілюваті, коротко загострені, вкриті розсіяними шипиками. Суцвіття – густа волоть, завдовжки 20–40 *см*, колоски численні, багатоквіткові, зелені або більш-менш фіолетові, завдовжки до 8 *мм*. Нижні квіткові луски завдовжки 3–4 *мм*, тупі, з різко випнутими жилками і відносно крупними шипиками. Нижня колоскова луска завдовжки 2–3 *мм*, а верхня – 3–4 *мм*. Цвіте в травні–червні.

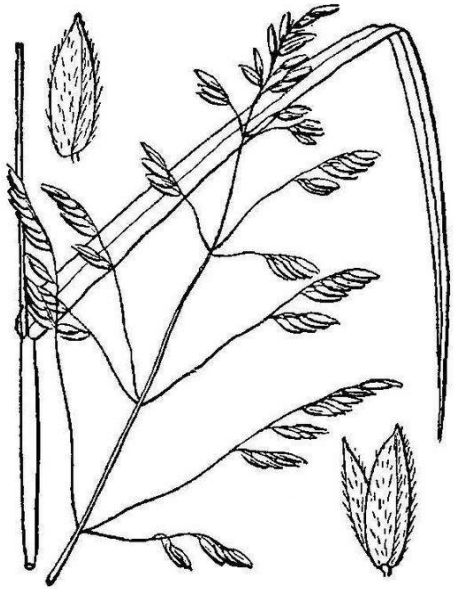

Рис. 202. Щучник дернистий

Зростає на заболочених місцях, в озерах, старицях, заболочених луках, в прибережних водах, часто утворює зарості. В умовах значного обводнення утворює не квітучі форми з плаваючими і витягнутими листками. Поширений по всій Україні, за винятком Криму.

Лепешняк складчастий (G. notata Chevall.). Багаторічна рослина, від попереднього виду відрізняється густішою волоттю, внизу має по три – п’ять гілочок, з яких найкоротша несе два – чотири колоски, колоски завдовжки до 25 *мм*. Зростає в тих же умовах, що і попередній вид.

Лепешняк плавучий (G. fluitans (L.) R. Br*).* Має вузьку, майже однобічну волоть, в нижній частині несе 2 гілочки, з яких коротша несе лише один колосок.

Лепешняк тростиновий (Glyceria arundinaceae Kunth*).* Волоть з тригранною віссю і здебільшого шорсткими гілочками. Піхви замкнені по всій довжині. Листки завширшки 5–12 *мм*, з добре виявленими поперечними анастомозами. Колоски 2–6 квіткові, завдовжки до 5 *мм*. Зростає по берегах річок, озер і ставків. Поширений зрідка в Лісостепу і Степу.

Усі лепешняки кормові, водоохоронні, берегозахисні, харчові, декоративні рослини, придатні для декорування водойм і басейнів. Мають здатність поглинати хімічні сполуки і очищати воду. Молоді пагони лепешняків містять протеїн (11,4%), жири (1,8%), клітковину (31%), мікро– і макроелементи. В зернівках міститься крохмаль і цукри (75%), білки (9,7%), жири (0,47%). їх поїдають білий амур, краснопірка. Влітку ними підживлюються бобри. Недоліком лепешняків є здатність виділяти фітонциди, які негативно впливають на зародки водного зоопланктону.

Леерсія рисоподібна, дикий рис (Leersia orizoides (L.) Sw.*).* Багаторічна рослина з повзучими кореневищами (рис. 203). Стебло заввишки 50–150 *см*. Листки лінійні, завширшки до 10 *мм*, як і піхви, жорсткі.

Язичок короткий. Суцвіття – рідка волоть з тонкими звивистими гілочками. Колоски одноквіткові, дуже стиснуті з боків, завдовжки 4–6 мм, колоскові луски відсутні. Квіткові луски шкірясті, нижня – з п'ятьма жилками і шипувато-війчастим кілем. Тичинок три, рідше одна – шість. Цвіте в травні–червні. Плід – зернівка. Зростає на болотах, берегах річок, струмків, підтоплених місцях, часто утворює зарості. Поширена по всій Україні, часто в Поліссі і Лісостепу, рідше в Карпатах і на півдні, відсутня в Криму.

Рис. 203 Леерсія рисовидна, дикий рис

Берегозахисна рослина, придатна для декорування букетів.

Молінія голуба (Molinia caerulea (L.) Moench*).* Багаторічник, стебла заввишки 40–150 *см*, часто утворюють досить пухкі дернинки, кореневища короткі, повзучі (рис. 204). Стебла прямостоячі, позбавлені вузлів, листкові пластинки лінійні, завширшки 3–8 *мм*, плоскі, жорсткі, з випнутими жилками; язички листків від основи переходять у густо розташовані гнучкі, довгі волоски. Суцвіття - вузька, стиснута після цвітіння волоть, завдовжки 8–25 *см*, колоски дрібні, завдовжки 3–4 *мм*, дво-п'ятиквіткові, як правило фіолетові, нижні квіткові луски завдовжки 3–6 *мм*, довші колоскових, ланцетні, безості. Цвіте в червні–серпні.

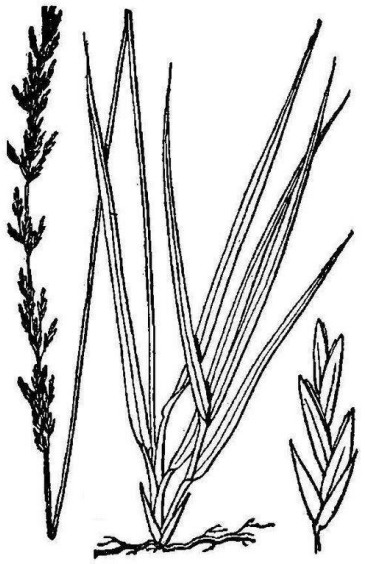

Рис. 204. *Молінія голуба*

Зростає на болотах, заболочених торфових луках, сирих лісах, по берегах, притерасних і центральних частинах заплав річок. Поширена на Поліссі, спорадично у Лівобережному Лісостепу, рідко у Правобережному Лісостепу.

Декоративна рослина, зелена маса низької кормової якості, придатна, як корм тільки у молодому стані.

Вона містить білки (15,6%), жири (2,2%), клітковину (до 31%), безазотисті екстрактивні речовини (47%). Отруйна рослина, різні частини пагонів і особливо волоті, під час цвітіння містять синильну кислоту, яка відсутня у молодих рослинах. Придатна для декорування берегів водойм, заслуговує на увведеня в культуру, особливо на заболочених ділянках.

Очеретянка звичайна (Phalaroides arundinaceae (L.) Rausch.). Багаторічна рослина, стебло заввишки 50–200 *см*. Листки широколінійні завширшки, до 20 *мм*, язичок завдовжки до 6 *мм*. Суцвіття – густа, більш-менш лопатева волоть, завдовжки 8–20 *см*. Колоски лінійні, завдовжки 4–6 *мм*, одноквіткові. Колоскових лусок чотири, дві зовнішні довгасто-ланцетні, без крила по кілю, дорівнюють колоску, дві внутрішні – лінійні, завдовжки до 1 *мм*, волосисті. Квіткові луски шкірясті, блискучі, завдовжки до 3 *мм*. Зростає по берегах річок, джерел, піщаних кар'єрів, канав, на заболочених луках. Нерідко утворює зарості. Поширена по всій Україні, за винятком південного Криму.

Декоративна, водоохоронна, берегоукріплююча, перспективна кормова рослина. Є декоративна форма із смугастими листками, яку культивують у садах і парках під назвою „шовкова трава». У фазі вегетації зелена маса містить протеїн (до 8%), білки (6,8%), жири (2%), клітковину (24,4%), мікро– і макроелементи, каротин (33,3 *мг/кг*)

Очерет звичайний (Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steuud.). Багаторічна кореневищна рослина (рис. 205), стебло заввишки 80–500 *см*, листки широколінійні, завширшки 10–50 *мм*, жорсткі, по краю гострошершаві, з піхвою, що здатна обертатися навколо стебла і залежно від напрямку вітру, листкова пластинка звернена в один бік, за що рослина дістала назву «флюгера». Суцвіття – волоть, забарвлення якої залежить від стадії цвітіння: від світло-коричневого до темно-коричневого, стиснута волоть значно темніша, ніж розлога. Генеративні пагони після цвітіння відмирають. Колоски завдовжки 6–17 *мм*, темно-фіолетові. Колоскові луски плівчасті, загострені, нерівні, нижня колоскова луска завдовжки 2,5–5 *мм*, верхня колоскова луска завдовжки до 3–9 *мм*, шилоподібно загострена, з вістрям, що в 2–3 рази перевищує саму луску. Цвіте в травні–червні. Зернівки залишаються у волоті тривалий час після дозрівання.

Рис. 205. Очерет звичайний

Зростає по берегах річок, озер, на болотах, у плавнях, утворюючи значні зарості. Поширений по всій Україні.

Технічна, харчова, лікарська, фітомеліоративна, кормова рослина. Стебла очерету використовують як будівельний і покрівельний матеріал і паливо, для побудови парканів, дрібно посічені стебла додають до саману, пресовані – замінюють корок, як ізоляційний матеріал, з них виготовляють

сувенірні речі: люльки, мундштуки, плетуть циновки, кошики та інші побутові речі. Стебла придатні для виготовлення паперу. Молоді листки й пагони містять 3000–5000 *мг* вітаміну С, їх можна використовувати на салати. Висушені кореневища перемелюють на борошно, а смажені – вживають як сурогат кави. У народній медицині настій з листків і стебел рекомендують як сечогінний й потогінний засоби. На корм, використовують стебла тільки до початку цвітіння, з 1 *га* заростей отримують 8–9 *т* зеленої маси. Їх їдять на початку літа коропи, білий амур, окуні, рослина придатна для силосування. Вона має важливе екологічне значення, її зарості випаровують багато води і сприяють осушенню заболочених територій. А при неглибокому заляганні грунтових вод можна застосовувати для закріплення пісків.

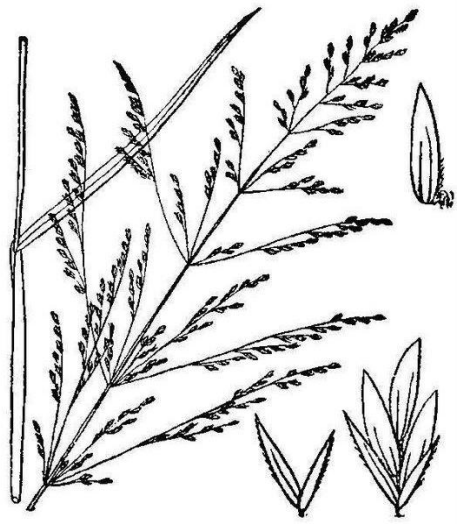

Рис. 206. Тонконіг болотний

Тонконіг болотний (Poa palustris L.). Багаторічна рослина, стебла заввишки 30–120 *см* (рис. 206). Листки вузьколінійні, язички верхніх стеблових листків тупо-трикутні. Суцвіття – волоть, колоски багатоквіткові, завдовжки 3–4 *мм*, вісь колоска гладенька. Нижня квіткова луска по крайових жилках коротко-опушена, 2-3 *мм* завдовжки, з тупою або заокругленою верхівкою, зелена, без помітних середніх жилок. Цвіте в травні–червні.

Зростає на заплавних луках і болотах по всій Україні. Усі тонконоги – цінні кормові й декоративні рослини. Придатні для створення звичайних газонів в умовах підвищеної вологості.

В аналогічних умовах в Україні поширений тонконіг звичайний (*P. triviales* L.*)*, який вирізняється тим, що стебла під суцвіттям шорсткі, а язички листків загострені. Рослину поїдають білий амур, краснопірка.

Підклас Арециди, або пальміди (*Arecidae. Palmidae*)

Цей підклас є найдавнішою лінією еволюції односім'ядольних, яка вирізняється великою морфологічною і екологічною різноманітністю. Серед них є як деревоподібні, так і численні трави, ліани, епіфіти, водні рослини. Цей підклас об'єднує п'ять порядків, сім родин і понад 6500 видів, поширених переважно в тропіках і субтропіках. У флорі України в природному стані трапляються представники двох порядків – ароїдноцвітих та рогозоцвітих.

Порядок Ароїдноцвіті (*Arales*)

Переважно трави, іноді ліани та епіфіти, рідше водні рослини. Листки прикореневі або стеблові, чергові, спіральні, рідко дворядні, здебільшого черешкові. Жилкування листків перисте або сітчасте. Квіти дрібні, зібрані в початок, з більш менш розвиненим покривалом, двостатеві або роздільностатеві, оцвітина з шести або чотирьох сегментів, вільних або зрослих, тичинок шість або чотири, гінецей утворений двома-трьома зрослими плодолистками. Зав'язь вільна або занурена у вісь суцвіття, одногнізда, рідко три–, багатогнізда, плоди ягодоподібні, рідше сухі. Представлений у флорі України двома родинами – ароїдними та рясковими.

Родина Ароїдні (*Araceae*).

Багаторічні трави з повзучими кореневищами або бульбоподібно потовщеними коренями. Листки звичайно прикореневі, серцеподібні, стрілоподібні, цілісні або розсічені, найчастіше на довгих черешках, біля основи розширені у великі піхви, часто з сітчастим жилкуванням. Суцвіття – м'ясистий початок з великим, здебільшого яскраво забарвленим покривалом біля основи. Квітки різноманітної будови, роздільностатеві, рідше двостатеві, дрібні. Оцвітина шестичленна, іноді відсутня. Тичинок від шести до однієї. Маточка утворена з трьох або одного плодолистків, плід ягода, насінина з ендоспермом .

Ароїдні налічують 110 родів і близько 2500 видів, поширених переважно в тропіках і субтропіках. У флорі України є шість видів, що належать до трьох родів, з яких до водних рослин належать два види.

Лепеха звичайна, аїр тростиновий, татарське зілля (Acorus calamus L.*).* Багаторічник, з товстим повзучим кореневищем, у якому багато повітряних каналів (рис. 207). Листки довгі, мечоподібні, завдовжки до 60 *см*, яскраво-зелені з паралельним жилкуванням. Квітконосне стебло сплюснуте, жолобкувате з одного боку і гостроребристе – з іншого. Суцвіття – початок, завдовжки 4–12 *см*, жовтувато-зелене, з листкоподібним, довгим покривалом, яке ніби продовжує стебло. Квітки двостатеві, оцвітина з шести зеленуватих плівчастих листочків. Тичинок шість, маточка дво–тригнізда. Цвіте в червні. Плід сухий, з шкірястим оплоднем.

Рис. 207. Лепеха звичайна

Зростає по болотистих луках, вздовж річок і струмків, окраїнах ставків, заводей. Поширений по всій Україні. Батьківщиною рослини є Північна Індія.

У Європу була завезена у 1576 році до Віденського ботанічного саду і звідти швидко поширилась по всій території.

Берегозахисна рослина, придатна для декорування водойм, басейнів, лікарська, декоративна, ритуальна рослина. З лікарською метою використовують кореневища. В кореневищах міститься до 20% крохмалю, 2–6% ефірної олії, камфара, глікозид акорин, аскорбінова кислота терпеналь-дегіди, дубильні речовини, смоли. В офіційній медицині входить до складу препаратів «Вікалін» і «Вікаїр», шлункового збору; в народній медицині настій кореневищ вживають, як жовчогінний, сечогінний засоби, при печінкових коликах, проносів, запалення гортані. З кореневищ добувають ефірну олію, яку застосовують у харчовій промисловості і парфумерії.

В Україні є обов'язковою ритуальною рослиною, що входить до складу букетів, які висвячують на свято „Трійці».

Образки болотні (Calla palustris L.*)*. Рослина до 20–30 *см* заввишки, з довгим і товстим членистим кореневищем (рис. 208). Листки довгочерешкові, серцеподібні, загострені, блискучі. Квітконоси за довжиною майже дорівнюють листку. Покривало плоске, із загостреною верхівкою, однобічне, під час цвітіння зсередини білосніжне. Квітки двостатеві, лише на верхівці початку можуть бути одностатеві, без оцвітини, дрібні, Тичинок шість, зав'язь одногнізда, приймочка сидяча. Цвіте в травні–червні. Плід – червона ягода, заповнена слизом, що оточує насіння.

Рис. 208. Образки болотні

Зростає по берегах заболочених водойм, на болотах, по берегах річок у лісових районах Полісся і Лісостепу.

Декоративна, лікарська, кормова рослина. Придатна для декорування штучних водойм, морозостійка, невибаглива, декоративна не тільки під час цвітіння, але й під час дозрівання, яскравих ягід. У свіжому стані рослина отруйна через наявність сапонінів. Під час висихання або теплової обробки, сапоніни руйнуються і рослина придатна для вживання як лікарська.

Висушені листки і кореневища у народній медицині використовують як сечогінний засіб у разі водянки і набряків, болезаспокійливий – при ревматизмі. Ягоди рекомендують як послаблювальчий засіб, а розпарені у молоці листки прикладають до панариція і укусів змій. Насінням живиться водоплавна птиця.

Родина Ряскові (*Lemnaceae*)

Водні, плаваючі або занурені у воду, дуже дрібні рослини, що мають вигляд зеленої пластинки або лусочки, стеблового походження. Корені ниткоподібні, іноді відсутні. Квітки й суцвіття дуже редуковані. Рослини рідко цвітуть, розмножуються здебільшого вегетативно, за допомогою бічних пагонів, які утворюються у невеликих заглибинах пластинки. Квітки роздільностатеві, розташовані у заглибинах листка по дві–три, біля основи оточені спільним плівчастим покривальцем. Маточкові квітки одноматочкові, тичинкові – однотичинкові. Плід – нерозкривний, з однією–шістьома насінинами.

В Україні три роди і чотири види, з яких найпоширенішими є ряска мала, спіродела багатокоренева, вольфія безкоренева.

Ряска мала (Lemna minor L.*).* Рослина з плаваючими, округлими, еліптичними або неправильно ланцетними непрозорими пластинками, з однією – трьома жилками, завдовжки 2–4 *мм* і завширшки 2–3 *мм*, з коренем завдовжки 1–4 *см*. Довжина кореня залежить від вмісту поживних речовин у воді. Квітки одностатеві, у суцвітті – дві тичинкові і одна маточкова квітки, рослини однодомні. Цвіте рідко, у червні-липні, стимулює цвітіння висока літня температура, коли падає рівень води у водоймі. Плід – дрібна, безкрила сім'янка з одним ребром. Розмноження вегетативне, насінням – рідко.

Зростає в озерах, старицях, стоячих природних і штучних водоймах, ставках, старих меліоративних каналах, може опускатись на глибину води 30–100 *см*. Формує зарості і, вкриваючи всю поверхню води, впливає на розселення інших водних рослин. Часто ці зарості обмежують розселення безхребетних тварин. Поширена по всій Україні. Крім цього виду надзвичайно поширеними є ряска триборозенчаста *(L. trisulca* L.), яка відрізняється прозорими ланцетними пластинками, завдовжки 5–9 *мм*, часто зубчастими по краю, а також ряска горбата *(L.gibba* L.*),* що має зелені, плоскі, або трохи опуклі пластинки, завдовжки 7 *мм* і завширшки 5-7 *мм.*

Кормові, водоохоронні (природний біофільтр), декоративні, харчові, лікарські рослини. Піонери заростання новоутворених мілководь. Зелена маса рясок містить протеїн (21,2 –38%), жири (3,7–4,7%), клітковину (до 28%), мікро– і макроелементи, вітаміни А, групи В, С, флавоноїди, тритерпени. Продуктивність – 0,14–1,0 *кг*/м^2. Прекрасний корм для риб, нею живляться близько 40 видів риб, а також молюски, ракоподібні, ногохвостки, поденки, личинки веснянок. Зарості захищають риб від прямих сонячних променів, очищують водойму від вуглекислого газу і збагачують киснем.

У народній медицині ряску малу вживають як протизапальний, протиалергічний, антиканцерогенний, антимікробний засоби. Спиртову

настоянку використовують у разі набряків різного походження, нейродерміту, ревматизму, жовтухи, подагри, глаукоми, диспепсії, запалення слизових оболонок верхніх дихальних шляхів, ларингіту, фарингіту, хронічного нежитю. Водним розчином промивають виразки, прикладають до фурункулів. Зелену масу збирають на салати, з нею варять супи, подрібнюють з маслом і вживають у вигляді бутербродів. Використовувати з харчовою і лікарською метою можна ряску, зібрану тільки в екологічно чистих водоймах.

Спіродела багатокоренева (Spirodela poyrrhiza (L.) Schleid.*).* Рослина з плоскими яйцеподібними або обернено-яйцеподібними, іноді ниркоподібними листками (фрондами) стеблового походження, завдовжки 3–10 *мм*, завширшки 1,2–8,0 *мм*, зеленими, зісподу червонуватими або червонувато-фіолетовими (рис. 209). На пластинках 5–11(15) пар жилок, зісподу до них прикріплюються корені, завдовжки 1–10 *см*. Квітки роздільностатеві, рослини однодомні. Суцвіття складається з двох трьох тичинкових і однієї маточкової квіток, оточене рудиментарним плівчастим покривалом, що утворює мішечок. Цвіте рідко, розмножується вегетативно – бруньками. Плід мішечкоподібний, з однією – двома насінинами.

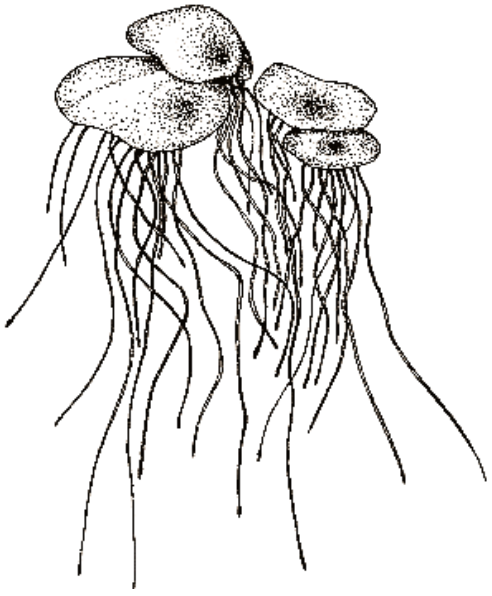

Рис. 209. Спіродела багатокоренева

Вирізняється значною морфологічною пластичністю по відношенню до температури, утворюючи фенотипи, специфічні за розмірами і формою пластинки. Іноді пластинки укорочуються до 2 *мм*. Швидко розростається, утворюючи суцільні зарості.

Зростає в мезо–, евтрофних замкнутих, рідко слабо проточних прісних або солонуватих водоймах з високим вмістом азотистих сполук, а також в озерах, старицях, водосховищах, водоймах боліт, канавах, каналах, рисових чеках, ставках. Індикатор антропогенно порушених водойм. В Україні поширена повсюдно, в Криму – спорадично.

Кормова, лікарська, декоративна, водоохоронна, водоочисна рослина. Зелена маса містить протеїн (до 21%), жири (до 2,7%), клітковину (26,6%), мікро- і макроелементи. Прекрасний корм для риб, ракоподібних, черевоногих молюсків. Перспективна для селекції швидкорослих форм, продуктивність 0,13 *кг/м*^{2}. У народній медицині висушені і розтерті в порошок рослини застосовують як жарознижуючий, потогінний, сечогінний засоби.

Піонер заростання новоутворених водойм, але при масовому розростанні погіршує газовий баланс водойми і обмежує розвиток водних геліофітів.

Вольфія безкоренева (Wolfia arrhiza (L.) Yorkel ex Wimm.*).* Найменша квіткова рослина з еліптичними пластинками (фрондами), завдовжки 0,5–1,2 *мм*, завширшки 0,4–1 *мм*, зісподу трохи здутими, поодинокими або з'єднаними попарно. Біля основи фронди є бічна кишенька, з якої розвивається молода рослина. Корені нерозвинені. Суцвіття містить одну маточкову й одну тичинкову квітку без покривальця. Оцвітина відсутня. Цвіте в травні–червні. Плодик дрібний, кулястий, діаметром до 1 *мм*. В Європі цвіте дуже рідко.

Зростає в евтрофних прісних водоймах, теплолюбна рослина, взимку опускається на дно водойми і зимує у вигляді бруньок. В Україні трапляється на Поліссі, в Лісостепу і Степу – спорадично.

Кормова рослина, перспективна для введення в культуру, швидко розмножується, її охоче поїдають риби й молюски, дрібні рачки. Зелена маса містить крохмаль (до 60%), білки (до 10%), жири (до 20%), вітаміни А, B_6, B_{12}, С, РР. Придатна для розведення в акваріумах.

Порядок Рогозоцвіті (*Typhales*)

Багаторічні кореневищні трави. Листки чергові, дворядні, біля основи піхвові, пластинки лінійні. Квітки дрібні, роздільностатеві, зібрані в густі колоски, початки або кулясті головки. Плоди кістянкоподібні, по мірі висихання стають горіхоподібними, з губчастим мезокарпієм і твердим ендокарпієм. До складу порядку входять дві родини – Рогозові і Їжачоголівкові.

Родина Рогозові (*Typhaceae*)

Багаторічні трави з товстими повзучими кореневищами і нерозгалуженими стеблами. Листки дворядні, лінійні. Квітки роздільностатеві, зібрані в щільні циліндричні початки, у верхній частині яких розташовані тичинкові, а в нижній – маточкові квітки. Біля основи кожної частини суцвіть є один–два великих покривних листки, які швидко опадають. Оцвітина редукована до волосоподібних утворів. Тичинок здебільшого три. Маточка одна, на довгій ніжці, зав'язь одногнізда, з одним насінним зачатком. Плід – горішок з довгим стовпчиком і пучками волосків біля основи.

Невелика монотипна родина з одним родом, що налічує біля 30 видів, поширених у північній півкулі, з них в Україні є 13 видів. Найпоширенішими видами рогозу в Україні є два – рогіз вузьколистий і рогіз широколистий.

Рогіз вузьколистий (Typha angustifolia L.*).* Рослина з циліндричним стеблом, заввишки 100–200(300–400) см. Кореневище потовщене, діаметром до 4 *см*, галузисте, вкрите дворядними лускоподібними листками, що швидко опадають. Корені двох типів: одні тонкі й галузисті, розташовані у воді, інші – товсті, завдовжки до 30 см, знаходяться у грунті. Листки вузько-лінійні, цілісні, плоскі, зелені, пластинка завдовжки до 2,5 *м* і завширшки до 14 *мм*. Початок циліндричний, маточкова частина завдовжки 1—20 см, тичинкова – відокремлена проміжком завдовжки 1–10 *см*. Квітки дрібні, маточкові квітки трьох типів: одні утворюють плодики – завдовжки 3–9 *мм*; інші – з недорозвиненим насінним зачатком і, нарешті – стерильні. Квітки завдовжки до 10 *мм*, біля основи з загостреними темно-бурими приквітками. Вісь тичинкової частини суцвіття з довгими волосками. Цвіте в червні–серпні. Плід – горішок, з летючкою, що розташована на довгій ніжці. Часто утворює гібриди з рогозом широколистим. Розмножується як вегетативно, так і насінням.

Зростає по берегах водойм, в озерах, рукавах, заплавах, старицях, ставках, меліоративних каналах, затоплених кар'єрах, рисових полях по всій Україні, в Криму – рідко. Стійкий проти забруднення. Широка екологічна амплітуда виду визначила багатоманітність його місцезростань. Виділяють заплавні, дельтові, прибережні, куртинні, плесові місцезростання. Рослина є піонером прибережних мілководь, ям, канав.

Кормова, берегозахисна, водоохоронна, технічна, лікарська, харчова, декоративна рослина.

У кореневищах містяться протеїни (до 10%), жири (5,1%), клітковина (до 40%), вуглеводи (7,6%), солі щавлевої кислоти, слиз, таніди, мікро- і макроелементи. У листках є аскорбінова кислота, протеїн (7,3%), жири, клітковина, мікро– і макроелементи. У пилку є жири і вуглеводи. У різних органах рогозу виявлено 34 мікро– і ультрамікроелементів. На початку літа молоді пагони поїдають карасі, білий амур, краснопірка, окуні, коропи, гусінь метеликів. У пазухах листків райдужники відкладають яйця, а трипси – смокчуть листки.

Стебла й листки придатні для виготовлення паперу, декоративних виробів, будівельних матеріалів, штучного шовку, одержання целюлози, використовують як альтернативне джерело енергії. Плоди застосовують як ізоляційний матеріал. Листки можуть замінити луб у щепленні. Сухі кореневища придатні для виробництва спирту. У народній медицині препарати з рогозу вживають як протизапальний, пом'якшувальний, протицинготний, кровоспинний засоби. Лікують гастрити, ентерити, дизентерію. Препарати з пилку зупиняють маткові кровотечі під час пологів, відвар листків вживають при діабеті. Пух прикладають до опіків і обморожень. Свіжі кореневища придатні в їжу як компонент салатів,

приправа до м'ясних і рибних страв, висушені кореневища можуть бути замінником кави. З 1 га заростей можна зібрати 60–100 *т* сирої маси.

Рогіз широколистий(T. latifolia L.*).* Рослина з товстим, циліндричним стеблом заввишки 100–200(300) *см* (рис. 210). Листки широколінійні, до 20 *мм* завширшки. Маточковий початок циліндричний, завдовжки 10–32 *см*, бурий, не відділений від тичинкового. Тичинкове суцвіття трохи коротше або дорівнює маточковому. Цвіте в червні–серпні. Плід – горішок з летючкою.

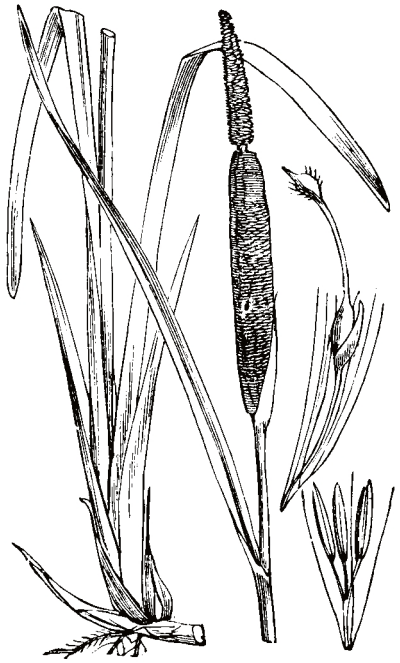

Рис. 210. Рогіз широколистий

Зростає по берегах водойм з поверхневим і грунтовим підтопленням, на прибережних мілководдях, в озерах, ставках, штучних водосховищах, меліоративних каналах по всій Україні звичайно, в Степу – спорадично.

Кормова, технічна, харчова, пергоносна, водоохоронна, берегозахисна рослина. Використовують так само, як і попередній вид.

У Лісостепу і Степу часто трапляється *рогіз Лаксмана (T. laxmannii* Lepech.), що відрізняється коротко-циліндричним маточковим суцвіттям, тичинкове суцвіття вузько-циліндричне, розташоване на відстані близько 5 *см* вище маточкового. Екологія і практичне використання таке ж, як і у попередніх видів.

По берегах гірських річок, струмків, у Криму і в Карпатах зростає *рогіз сибірський (T. sibirica* A. Krasnova), у Закарпатті – *рогіз Шутлеворт*ів (T. *schuttleworthii* Koch et Sond.*),* на півдні України – *рогіз південний (T. australis* Schum.et Thonn.*),* в плавнях та по берегах річок на півдні Одеської та Миколаївської областей трапляється *рогіз Зерова (T. zerovii* Klok.*),* на засолених берегах лиманів на півдні Степу, Сиваші і в Криму – *рогіз понтійський (T. pontica* Klok.*),* у Кілійській дельті Дунаю – *рогіз малий (T. minima* Funk.*)* та *рогіз Гросгейма (T. grossheimii* Pobed.*).*

Родина Їжачоголівкові (*Sparganiaceae*)

Багаторічні трав'янисті болотяні або водні рослини з повзучими кореневищами і простими або розгалуженими стеблами. Листки вузькі, лінійні, розташовані дворядно. Квітки зібрані в кулясті головки, верхні головки складаються з тичинкових квіток, нижні – з маточкових. Оцвітина три – шестичленна, плівчаста, тичинок – три – шість, тичинкові нитки довгі, маточка одна, зав'язь майже сидяча, одногнізда. Плоди – кістянки або горішки з товстим губчастим мезокарпом, поширюються водою, рідше вітром.

Монотипна родина, включає один рід, що об'єднує 20 видів, з яких у флорі України є шість.

Рід *Їжача голівка (Sparganium).* Однодомні рослини, з повзучим кореневищем і лінійними листками.

Їжача голівка пряма (S. erectum L.*).* Рослина з прямостоячим гіллястим стеблом, заввишки 25–150(200) *см*. Кореневище шнуроподібне, завдовжки 30–50 *см* і діаметром до 0,7 *см*. Листки тригранні, зісподу з крилоподібним кілем, завширшки 3–15 *мм*, цілокраї. Плаваючі листки плоскі, витягнуті. Головки кулясті, маточкових дві-три (нижні) , тичинкових –5–12. Листочки оцвітини щільні, темно-бурі, догори розширені. Цвіте в червні–серпні. Плід – кістянка, завдовжки 5–7 *мм*, світло-коричнева вгорі і темно-коричнева або майже чорна знизу. Всі частини рослини містять аеренхіму. Вирізняється внутрішньовидовою мінливістю.

Зростає в слабо проточних прісних або солонуватих водоймах, по берегах річок, озер, стариць, водосховищ, на болотах і на Поліссі. При постійному підтопленні утворює плаваючі листки На Поліссі, і Лісостепу, Степу, спорадично в Прикарпатті й Закарпатті, в Криму – рідко.

Кормова, технічна, декоративна, лікарська, водоохоронна, берегозахисна рослина. Наземна маса містить протеїн (до 14%), жири (до 2%), аскорбінову кислоту, вуглеводи, мікро- і макроелементи. Добрий корм для нутрій, ондатр, єльця, водоплавної птиці.

Рослина малотоксична, має різнобічну фармакологічну дію. Препарати з неї діють заспокійливо, тонізують серцеву активність у разі підвищеного артеріального тиску, мають судиннозвужувальну дію. У китайській медицині кореневища застосовують при маткових кровотечах, болях у животі, як молокогінний і заспокійливий засоби.

Використовують для декорування водойм, створення квіткових композицій. Стебла придатні для виготовлення різноманітних виробів господарського та декоративного призначення.

Їжача голівка мала (S. minimum Wallr.). Рослина з прямостоячим стеблом заввишки до 40 см, рідше стебло плаваюче, завдовжки до 90 *см* із чотирма–дев'ятьма міжвузлями. Кореневище завдовжки до 30 *см*, на верхівці переходить у пагін. Листки стеблові, чергові, дворядні, коротші за стебло, видовжено лінійні, цілокраї, завдовжки 15–30 *см*, завширшки 1,5–2 *см*, поступово переходять у дрібніші листки, що розташовані біля суцвіття. Квітки роздільностатеві, зібрані у кулясті головки. Нижні головки маточкові, верхні – тичинкові. Тичинкових головок одна, рідко дві, маточкових дві–три. Вони пазушні, сидячі або ж нижня на ніжці, розсунуті і віддалені від тичинкових Оцвітина проста, три-шестичленна. Жіноча квітка з однією маточкою, тичинкова – з трьома тичинками. Цвіте в червні–серпні. Плід – горішок, завдовжки 2–4 *мм*.

Росте вздовж берегів на мілководдях знижених ділянках із постійним підтопленням, в озерах, заплавах, старицях, на болотах, у ставках, штучних водоймах, меліоративних каналах із глибиною води 25–100 *см*. В умовах підвищення рівня води утворює водні форми з плаваючими листками. У разі пересихання водойми утворює наземні форми з прямостоячими жорсткими листками. Поширена зрідка на Поліссі і в Лісостепу, а в Степу – тільки в долинах великих рік.

Занесена до Зеленої книги України.

Їжача голівка зринувша (S. emersum Rehm.*).* Диморфна рослина: у проточних водоймах розвивається форма із плоскими, стрічкоподібними листками завдовжки 50–100 *см*, завширшки 5–8 *мм*, на мілководді замкнутих водойм та на болотах – прямостояча форма з коротшими листками, завдовжки до 25 см і завширшки 2–4 *мм*. Суцвіття розвиваються в пазухах листків, оцвітина проста, складається з трьох–шести безбарвних плівчастих листочків. Цвіте в липні–вересні.

Зростає на болотах, по берегах річок, озер, ставків у Прикарпатті, на Поліссі, в Лісостепу, Степу – рідко.

Лікарська, декоративна рослина. У листках і коренях виявлені алкалоїди і аскорбінова кислота. Корені і кореневища застосовують у випадках укусів змій. Китайська медицина рекомендує вживати у разі болей у матці, затримки менструацій, маткових кровотеч.

Їжача голівка непомітна (S. neglectum Beeby). Кореневищна рослина, стебло заввишки 30–50 *см*. Листки тригранні, або широколінійні, без крилатого кілю зісподу. Суцвіття надзвичайно розгалужене, з двома–трьома маточковими і десятьма–двадцятьма тичинковими головками на кожній гілочці. Листочки оцвітини маточкових квіток світло-коричневі. Цвіте – в червні–серпні, плоди оцвітини сухі кістянки, жовті або коричневі, завдовжки 6–10 *мм*.

Зростає по берегах водойм, у водоймах та мілководдях на глибині 20–30 *см*. по всій Україні.

Контрольні запитання до розділу

1.Яка формула квітки у представників родини Лататтєві (Nymphaeaceae) ?

2.Який тип плода у латаття білого (Nymphaea alba L.) ?

3.Які види рослин належать до родина Куширові (Ceratophyllaceae) ?

4.Які типи квіток у представників родини Куширові (Ceratophyllaceae) – одностатеві, чи двостатеві ?

5.До якого порядку і підкласу належить родина Лотосові (Nelumbonaceae)?

6.Який тип плоду у представників родини Лотосові (Nelumbonaceae) ?

7.Які види рослин належать до родини Жовтецеві (Ranunculaceae) ?

8.Яке значення представників родини Жовтецеві (Ranunculaceae) в природі і житті людини ?

9.Які типи плодів властиві для видів родини Жовтецеві (Ranunculaceae) ?

10. Яке листкорозміщення характерне для видів родини Гвоздичні (Caryophyllaceae) ?

11. Скільки тичинок входить до складу квітки представників родини Гвоздичні (Caryophyllaceae) ?

12. Яких представників родини Гвоздичні (Caryophyllaceae) ви знаєте ?

13. Який тип плоду у представників родини Гречкові (Polygonaceae) ?

14. Який тип суцвіття у гірчака земноводного ?

15. Яке значення видів родини Гречкові (Polygonaceae) у природі й житті людини ?

16. До якої родини належить щавель ?

17. Які родини відносять до порядку Чайоцвіті (Theales) ?

18. Яка формула квітки у представників родини Руслицеві (Elatinaceae) ?

19. Який тип суцвіття у видів родини Первоцвіті (Primulaceae) ?

20. Який тип плоду характерний для видів родини Первоцвіті (Primulaceae) ?

21. Яка формула квітки у видів родини Первоцвіті (Primulaceae) ?

22. До якого класу належить родина Фіалкові (Violaceae) ?

23. Скільки пелюсток у квітці видів з родини Фіалкові (Violaceae) ?

24. Який тип плоду у представників родини Фіалкові (Violaceae) ?

25. Які родини належать до порядку Каперцевоцвіті (Capparales) ?

26. Яка формула квітки у представників родини Капустяні (Brassicaceae) ?

27. Який тип суцвіття характерний для представників родини Капустяні (Brassicaceae) ?

28. Які типи квіток характерні для представників родини Вербові (Salicaceae) ?

29. Який тип плоду у представників родини Молочайні (Euphorbiaceae) ?

30. До якого порядку належить родина Товстолисті (Crassulaceae) ?

31. Які родини належать до порядку Миртоцвіті (Myrtales) ?

32. Яких представників родини Водяногоріхові (Trapaceae) ви знаєте ?

33. Які родини належать до порядку Водянососонкоцвіті (Hippuridales) ?

34. Який тип плоду характерний для представників родини Селерові (Apiaceae)?

35. Які родини належать до порядку Черсакоцвіті (Dipsacales) ?

36. Назвіть характерні ознаки родини Валеріанові (Valerianaceae) ?

37. Яка формула квітки і тип плоду у представників родини Пасльонові (*Solanaceae*)?

38. Яких представників родини Ранникові (Scrophulariaceae) ви знаєте?

39. Назвіть характерні особливості родини Пухирникові (Lentibulariaceae)?

40. Які типи віночків характерні для представників порядку Айстроцвіті (Asterales) ?

41. Які ознаки властиві представникам класу Односім’ядольних рослин ?

42. На скільки підкласів поділяється клас Односім’ядольні ?

43. Які ознаки властиві роду водяний різак ?
44. Назвати представників родини Частухових.
45. Які види родини Рдесникових є кормом для риб ?
46. Назвати червонокнижні види з родини Зозулинцевих.
47. Назвати кормові рослини з родини Осокових.
48. Які види з родини Злакових використовують як кормові для водної фауни ?
49. Яка рослина з родини Камкових поширена у прибережних водах Азовського і Чорного морів ?
50. Яка рослина з родини Жабурникових була занесена з Північної Америки і є кормом для риб ?
51. Написати формулу квітки родини Рдесникових.
52. Як вирізняються між собою Рдесник кучерявий і Рдесник плаваючий?
53. Назвати болотні види з родини Півникових.
54. Назвати представника родини Осокових, який розводять як кормову і харчову рослину.
55. Чи завжди представники родини Осокових мають роздільностатеві квітки?
56. Які суцвіття властиві представникам родини Злакових (тонконогових)?
57. Написати формулу квітки родини Злакових.
58. Який злак є кормовою рослиною для водної фауни, а також будівельним матеріалом і сировиною для целюлозно-паперової промисловості?
59. Назвати ознаки родини Їжачкоголових.
60. Які корисні властивості мають представники родини Рогозових?

XI. МІСЦЕЗРОСТАННЯ ВОДНИХ МАКРОФІТІВ І РОЗПОДІЛ ЇХНІХ УГРУПОВАНЬ В УКРАЇНІ

Водні рослини трапляються на мілководдях русел, заток і рукавів річок, міжплавневих водотоків, у струмках. Вони широко представлені зазвичай у водоймах, де швидкість течії незначна, або відсутня, – озерах, старих водоймах боліт, лиманах, мілководдях приморських узбережжь. Вони характерні й для штучних водойм – іригаційних каналів, ставків, водосховищ. Трапляються на територіях із грунтовим і поверхневим підтопленням.

Річки. На території України (603,7 тис. *км*^{2}) налічується близько 71 тис. річок, загальна довжина яких становить 243 тис. км. 160 річок мають довжину понад 100 *км*, близько 4 тис. – більше 10 *км*. Для інших характерні русла, довжина яких не перевищує 10 *км*. Більшість річок України належить до басейнів Чорного та Азовського морів. 2,5 тис. річок належать до басейну Балтійського моря. Майже половина (30 тис. річок) несуть води в Дніпро, 11 тис. – в Дністер, решта – Дунай, Південний Буг, Сіверський Донець та інші дрібніші річки [102].

Щільність річкової мережі становить більше 0,1 *км/км*^{2}, на рівнинній території країни вона зменшується з північного заходу на південний схід. Більша щільність річкової мережі характерна для Полісся (0,18–0,23 *км/км*^{2}), менша – Лісостепу (0,17–0,20 *км/км*^{2}) і ще менша – Степу (0,1–0,05 *км/км*^{2}). У Карпатах вона найвища і становить 0,5–1 *км/км*^{2}.

До великих річок України належать Дніпро (збирає води близько 30 тис. річок), Дунай, Дністер, Південний Буг, Прип'ять, Десна, Сіверський Донець, до середніх – Сула, Ворскла, Псел, Рось, Синюха, Самара, Орель та ін. Найпоширенішими в Україні є річки почленованих рівнин. Вони мають широкі долини з пологими схилами. Нахил долин перевищує 10 см/км, швидкість течії – 0,2–0,3 *м/с*. Частина малих річок цього типу, що течуть у Степу, в літній період можуть пересихати.

Річки Полісся відрізняються ще меншим нахилом (до 10 *см/км*). Вони мають широкі долини, значна частина територій яких заболочена.

Річки гір (Карпат і Криму) характеризуються нешироким долинами і крутими схилами. Їх русла неглибокі, ширина у верхній течії не перевищує 10–20 *см*, в нижній – 80–100 *м*. Нахил складає відповідно 60–70 та 5–10 м/км.

Майже всім річкам властиві весняні паводки, влітку наступає межень з окремими паводками. Ще низькіший рівень їх взимку. Льодостав формується в грудні й триває 2–3,5 місяці.

Річки України переносять значну масу мулистих речовин. Найкаламутніші річки степової (250–500 *г/м*^{3}) і лісостепової (200–300 *г/м*^{3}) зон.

Відзначаються каламутністю води річки Карпат (300–500 *г/м*^{3}) і Криму – з територій, де відбуваються ерозійні процеси (300–500 *г/м*^{3}). Найменш каламутними є води річок Полісся (до 50 *г/м*^{3}).

Невисоким ступенем мінералізації відрізняються води річок Карпат (100–200 мг/л) і Полісся (200–500 мг/л). Висока мінералізація води річок Донецького басейну і південно-західних районів України.

Русла малих річок, зазвичай мають ширину від 1–2 до 10–20 (30) *м*, часто повністю заростають водними рослинами (Полісся, Лісостеп). На Поліссі вони мають середню глибину 50–150 (200) *см*. Дно жолобоподібне, піщане або мулисто-піщане, pH води 6,0–8,0. Водні рослини утворюють різної ширини смуги, що залежить від характеру нахилу дна і швидкості течії, а також від глибини води. У прибережній смузі разташовуються угруповання *Glycerietum maximae, Sparganio-Glycerietum fluitantis* (Полісся, Лісостеп), *Phragmitetum communie, Scirpetum lacustris* (Лісостеп, Степ). На ділянках з постійним обводненням і течією трапляються розріджені угруповання *Nupharo lutei-Nymphaeetum albae, Potametum obtusifolii* (Полісся), *Potametum petfoliati, Myriophyllo-Potametum* (Полісся, Лісостеп), *Elodeetum canadensis, Myriophylletum verticillati* (Лісостеп, Степ). На мілководдях з повільнішою течією і піщаними донними відкладами зростають угруповання *Batrachio trichophylli-Callitrichetum cophocarpae, Ranunculo-Cardaminetum parviflorae* (Лісостеп, Полісся). У Степу внаслідок антропогенної евтрофікації ці території залишаються зазвичай незаростими. На глибших (100–150 *см*) ділянках з постійним оводненням і мулистими донними відкладами на Поліссі нерідко трапляються угруповання *Potameto natantis-Nymphaeetum candidae, Stratiotetum aloidis, Hydrocaaritetum morsus-ranae*. У Лісостепу і Степу в таких місцезростаннях переважають угруповання *Ceratophylletum demersi, Potametum pectinati* та ін. На мілководдях, де швидкість течії більше (0,3–0,6 *м/с*), прибережні смуги зазвичай незаростілі, інколи в руслі окремими куртинами трапляються витягнуті у напрямку течії одновидові угруповання *Potametum perfoliati, Potametum pectinati, Myripohylletum verticillati* (Степ).

Русла середніх і великих річок заростають лише у прибережній частині. На ділянках з повільною течією й пологим дном формуються пояси прибережно-водної рослинності з *Typhetum angustifoliae, Glycerietum maximae, Acoretum calami, Bolboschoenetum maritimi continentale* і справжньої водної з *Potametum perfoliati, Potametum pectinati, Myriophylletum verticillati*. На територіях з похилішим дном смуга прибережно-водних макрофітів зазвичай не формується. Вона відсутня й у місцях, де швидкість течії понад 0,5 м/с. Справжні водні рослини представлені зрідженими угрупованнями з *Potamogetón perfoliatus, Myriophyílum spicatum* і *Nuphar lutea* (занурена форма).

Водні макрофіти характерніші для заток, рукавів та стариць річок, а також і для міжплавневих водотоків. Затоки, як і русла малих річок, надзвичайно часто заростають угрупованнями водних рослин. Вони не відрізняються значною течією в основній частині і лише на ділянках, що прилягають до русла, течія сильніша. Розміри заток від декількох сотень квадратних метрів до 1–2 *га*. Дно рівне, пологе, з нахилом у бік русла річки, з піщаними, мулисто-піщаними й мулисто-донними відкладами. Глибина заток коливається від 50–70 до 150–250 (300) *см*, pH води 6,0–8,0. Водні макрофіти у прибережній частині і на ділянках, що межують з руслом, формують смуги рослинності, в інших частинах – мозаїчні куртини.

Характерними угрупованнями берегових смуг є *Glycerietum maximae, Sparganio-Glycerietum fluitantis* (Полісся), *Phragmitetum australis, Typhetum angustifoliae, Caricetum acutiformis* (Лісостеп, Степ). Нерідко трапляються угруповання *Sagittario-Sparganietum emersi, Sparganietum erecti, Bolboschoenetum maritimi continentale* (всі зони). На ділянках контакту заток із руслом часто трапляються *Potametum graminei, Potametum perfoliati, Myriophylletum verticillati, Potametum pectinati, Nupharo lutei-Nymphaeetum albae.* Куртини частіше формують угруповання *Scirpetum lacustris, Potametum natantis, Nupharo lutei-Nymphaeetum albae, Polygonetum amphibii*. На алювіальних ділянках трапляються рідкісні угруповання *Nymphoidetum peltatae,* на заболочених – *Trapetum natantis, Potameto natantis-Nymphaeetum candidae* (Полісся, Лісостеп). На заболочених ділянках широко розповсюджені *Stratiotetum aloidis, Potametum lucentis, Hydrocharitetum morsus-ranae*.

Рукава річок зазвичай заростають водними макрофітами лише у прибережній частині. Ширина рукавів становлять від 3–5 до декількох десятків метрів. Дно жолобоподібне, пологе, з піщаними і мулисто-піщаними донними відкладами. Глибина рукавів від 100–200 до 500–700 *см*, pH води 6,0–8,0. Течія зазвичай повільна. Водні рослини розташовані у вигляді поясів, рідше у вигляді куртин-поясів або куртини формують угруповання. На прибережних мілководдях і береговій смузі найчастіше трапляються *Glycerietum maximae, Sparganio-Glycerietum fluitantis* (Полісся, Лісостеп), *Bolboschoenetum maritimi continentale, Glycerietum plicatae, Acoretum calami* (Лісостеп, Степ). Широке розповсюдження в інших екотопах мають *Phragmitetum australis, Typhetum angustifoliae, Scirpetum lacustris.* На глибших (до 150–200 см) ділянках поширені *Myriophylletum verticillati, Nymphaeetum albo-luteae, Potametum natanto-lucentis, Potametum pectinati,* рідше – *Trapetum natantis.*

Стариці, які на відміну від рукавів пов'язані з руслом тимчасово, характеризуються зарослішими акваторіями, рідше їх центральна частина

вільна від водних макрофітів. Ширина стариць складає від 20–30 до 200 (500) *м*, довжина досягає декількох кілометрів. Середня глибина – 50–150 (200) *см*, рідше – 10–12 *м*, pH води 6,0–8,0. Угруповання водних макрофітів у прибережній смузі розташовані поясами, на акваторії – куртинами. У поясах переважають угруповання *Phragmitetum communis, Typhetum angustifoliae, Typhetum latifoliae*, на глибших місцях – *Ceratophylletum demersi, Elodeetum canadensis*. У куртинах найчастіше трапляються *Scirpetum lacustris, Potametum lucentis, Potametum crispi, Potameto natantis-Nymphaeetum candidae* (Полісся, Лісостеп), *Nupharo lutei-Nymphaeetum albae*.

Міжплавневі водотоки, які типові для низинних дельтових річок, характеризуються угрупованнями водних макрофітів, що формуються поясами у прибережній смузі. Частіше трапляються *Potametum perfoliati, Potametum pectinati*, рідше – *Elodeetum canadensis* і *Ceratophylletum demersi*. На глибших місцях зростають угруповання *Nupharo lutei-Nymphaeetum albae*. Згасаючі водотоки вирізняються зімкнутішими угрупованнями, які нерідко займають і центральну частину її ложа.

У прибережній смузі розвиваються угруповання *Thelypteridi-Phragmitetum*, за ними у бік збільшення глибини розташовуються *Sparganietum erecti* і *Sagittario-Sparganietum emersi*. Центральні ділянки займають *Elodeetum canadensis, Myriophylletum verticillati, Ceratophylletum demersi, Nupharo lutei-Nymphaeetum albae* та ін.

Біля струмків і місцях виходу грунтових вод формуються угруповання з очерету звичайного (*Phragmites australis*), мітлиці повзучої (*Agrostis stolonifera)*, веху широколистого (*Sium latifolium)*, череди пониклої (*Bidens cernua*), бульбокомиша морського (*Bolboschoenus maritimus)*, рогозу вузьколистого *(Typha angustifolia)*, р. широколистого (*T. latifolia*), сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*), частухи подорожникової (*Alisma plantago-aquatica*).

Озера. На території України налічується понад 3 тис. озер загальною площею близько 2 тис. *км*^{2}. З них лише близько 40 озер мають площу акваторії понад 10 *км*^{2}. Найпоширеніші заплавні озера, які на території України розташовані нерівномірно. Більшість їх знаходяться в долинах річок Дніпра, Прип'яті, Десни, Самари, Сули, Хорола. Велика кількість заплавних озер мають річки Полісся.

Менш поширені позазаплавні озера долин древніх водотоків – карстові, завальні, льодовикові, залишкові та ін. За режимом живлення переважають евтрофні озера, рідше – мезотрофні (Полісся, Карпати), ще рідше – оліготрофні. Останні трапляються переважно в Карпатах і надзвичайно рідко – на Поліссі. Серед озер на Поліссі найбільше – Світязь (карстового походження); площа його 24,2 *км*^{2}, середня глибина – 7 м,

максимальна – 58 *м*. У низині дельти Дунаю розташоване найбільше в Україні прісноводне озеро Ялпуг (площа – 220 *км*^{2}, середня глибина – 2,6 *м*, максимальна – 6 *м*). Значна кількість солоноватоводних озер зосереджено в Степовому Криму. Їх солоність досягає 10–19%. Порівняно небагато озер в Карпатах та Гірському Криму. Найбільшим у Карпатах є озеро Синевир, яке розташоване на висоті 700 *м*, його глибина 16–24 *м*.

Заплавні озера займають площі від 0,1–1 га до декількох сотень гектарів (Дніпро, Десна, Сіверський Донець та ін.). Вони мають витягнутий уздовж русла річки акваторій, рідше – овальної та округлої форми. Їхня середня глибина від 150 до 250 (500) *см*, в окремих озерах досягає 15 м. Дно рівне з піщаними (мезотрофні водойми), мулисто-піщаними і мулисто-торфянистими (евтрофні) донними відкладами, pH води в середньому 6,0–8,0. В озерах водні макрофіти зазвичай займають прибережні мілководдя, формуючи почергово пояса рослинності. У заростаючих водоймах вони розташовані рівномірно по всій акваторії і формують мозаїчні плями. Найвіддаленіші території озера від русла річки інтенсивніше заростають водними рослинами та мають щільний травостій.

Найхарактернішими угрупованнями в поясах рослинності зі збільшенням глибини на Поліссі є *Glycerietum maximae, Glycerio fluitantis-Oenanthetum aquaticae, Typhetum angustifoliae, Potametum obtusifolii, Potametum natanto-lucentis, Potameto natantis-Nymphueetum candidae, Myriophyllo-Nupharetum, Hydrochari-Stratiotetum* та ін. У Лесостепу збільшується роль угруповань *Phragmitetum communie, Glycerietum plicatae, Sagittario-Sparganietum emersi, Typhetum angustifoliae, Myriophyllo-Nupharetum, Potametum crispi* і зменшується роль *Glycerio fluitantis-Oenanthetum aquaticae, Potametum obtusifolii* і *Potameto natantis-Nymphaeetum candidate.* Рослинність поясів заплавних водойм степової зони відрізняються переважанням угруповань *Scirpetum lacustris, Phragmitetum communis, Glycerietum maximae, Bolboschoenetum maritime-maritimi,* а наглибших ділянках – *Batrachio circinati-Alismatetum graminei, Potametum pectinati* та ін. Характерними угрупованнями заростей, які сформовані у вигляді плям, у заростаючих заплавних водоймах на Поліссі є угруповання *Typhetum latifoliae, Scirpetum lacustris,* а на ділянках з постійним рівнем води – *Elodeetum canadensis, Potameto natantis-Nymphaeetum candidate, Potametum lucentis, Ceratophylletum submerse.* У Лісостепу часто трапляються *Alopecuro-Alismetum, Eleocharitetum palustris, Potametum crispi, Nymphaeetum albo-luteae, Schoenoplectetum tabernaemontani, Typhetum laxmannii, Bolboschoenetum maritime-maritimi, Najadetum marinae, Lemno-Spirodele, Parvopotameto-Zannichellietum palustris, Batrachietum rionii* та ін.

У заплавних водоймах усіх регіонів трапляються рідкісні угруповання – *Trapetum natantis, Nemphoidetum peltatae, Spirodelo-Aldrovandetum,*

Salvinio-Spirodeletum та зникаючі – *Potametum natantis, Ceratophylletum submerse, Potametum obtusifolii, Nymphaeetum albo-luteae.* Останніх, за умов антропогенного тиску та евтрофікації едафотопів, зменшуються площі місцезростань. До групи зникаючих угруповань відносять і *Ponametum candidate, Potametum obstusifolii, Nymphaeetum albo-luteae.*

Позазаплавні озера долин древніх водотоків характерні для Полісся. У Лісостепу і Степу таких озер незначна кількість. Ці водойми мають округлу аба овально-округлу форму з низьким нахилом берега площею від 0,1 до декілька десятків гектарів із середньою глибиною 50–150 (200) *см*, зрідка 500 *см*. Поверхня дна рівна, покрита потужними мулистими (Лісостеп, Степ) або мулисто-торфянистими (Полісся) донними відкладами з pH води 7,0–8,0 (Полісся, Лісостеп) до 8,4– 8,7 у Степу. На відміну від північних південні озера майже заросли рослинами. Водні макрофіти займають усю прибережну смугу, а також мілководдя до 200 *см*. Розташування угруповань макрофітів на Поліссі поясне, рідше куртинно-поясне, у Лісостепу і Степу – куртинно-поясне.

У поясах рослинності на Поліссі та в Лісостепу переважають угруповання з великою часткою ценозів *Phragmitetum communis* (Полісся) і *Typhetum angustifoliae* (Лісостеп). У поліських позазаплавних водоймах древніх водотоків угруповання *Trapetum natantis* і *Salvinio-Spirodeletum* трапляються частіше, ніж у заплавних. У лесостепових і степових водоймах зростають рідко угруповання *Ceratophylletum lanaitici, Potarrretum sarmatici, Potametum natanto-lucentis.* Для ділянок з непостійним обводненням характерні *Eleocharitetum palustris, Schoenoplectetum tabernaemontani, Najadetum marinae, Lemnö-Spirodertetum, Salvinieto-Spirodelletum, Potametum pectinati*. Веснянозаливні озера древніх водотоків стічних районів, які піддаються сильному антропогенному евтрофуванню, вирізняються переважанням ценозов *Celatopliylletum demersi, Potametum pectinati*, а також *Parvopotameto-Zanniciliellietum palustris*.

Позазаплавні озера карстового і льодовикового походження характерніші для північно-західної частини України (Волинська, Рівненська області). Вони вирізняються округлою або овально-округлою формою, займають площі від 1–2 до декількох сотень гектарів. Середня глибина озер від 3 до 5 *м*, максимальна 7–8 *м*. Поверхня дна частіше рівна, вкрита піщаними й мулисто-піщаними донними відкладами. У межі озера з болотними масивами є мулисто-торфянисті відклади, pH води 4,5–6,8. Водні макрофіти займають вузьку смугу мілководдя шириною до 50–70 (100) *м* зі смуговим розміщенням. Карстові та флювіоглюціальні озера трапляються зі сфагновими сплавинами і без них. Останні характеризуються поясами макрофітів з *Scirpetum lacustris, Typhelum latifoliae, Typhetum angustifoliae, Glycerietum maximae, Eleocharitetum palustris* і рідше

– *Phragmitelum communis*. На ділянках із постійним обводненням трапляються розріджені ценози *Polygonetum amphibii, Potametum natantis, Nupharo lutei-Nyinphaeetum albae, Potameto natantis-Nymphaeetum candidae*. Інші угруповання трапляються значно рідше. До них належать фрагменти фітоценозів асоціації *Isoeto-Lobelietum*, які приурочені до мілководних ділянок малозаростих водойм і формують пояс зануреної рослинності вздовж її берегів. У випадках, коли водойми оточені повністю або частково болотними масивами, найчастіше мезотрофними, в місцях їх контакту формуються сфагнові сплавини. Останні є рідкісними і характерні для озер лісового і субальпійского поясів Українських Карпат. На сплавинах зростають рідкісні та малорозповсюджені види, суцільні ареали яких розташовані значно північніше. Це, насамперед шейхцерія болотна *(Scheuchzeria palustris)*, росичка англійська (*Drosera anglica*), осока багнова (*Carex limosa)*, о. тонкокоревищна (*C. chordorhiza)* та ін.

Міжплавневі озера характерні для дельтових областей великих річок – Дніпра, Дністра, Дунаю. Вони мають знижені береги їхня середня глибина 50–100 (150), іноді – 200 *см*. Донні відклади мулисті, товщина мулового шару нерідко перевищує 100 *см*, pH води 7,8–8,4. Угруповання водних макрофітів займають усю поверхню цих озер. Вони розміщені смугами і утворюють концентричні кола. У центральній частині переважають куртини угруповань з *Phragmitetum communis, Typhetum angustifoliae*. За ними в бік акваторії також по периметру формуються *Elodeetum canadensis, Potametum perfoliati, Potametum pectinati, Myriophylletum spicati, Potametum lucentis* та ін. Між цими угрупованнями часто трапляються зарості ценозів *Ceratophylletum demersi, Lenmo-Spirodelletum* і *Salvinio-Spirodelletuni*. За ними в напрямку до центру водойми розміщені *Nupharo lutei-Nymphaeetum albae i Nymphaeetum albo-luteae*, які займають усю центральну частину акваторії озер. Тут, особливо на ділянках з локальними течіями, трапляються фітоценози, що є рідкісними: *Trapetum natantis, Trapo-Nymphoidetum peltatae, Nymphoidetum peltatae*, а також *Spirodelo-Aldrovandetum.*

Лимани на території України розташовані переважно в Степу. За ступенем мінералізації води вони поділяються на прісноводні, слабкосолоноватоводні та сильносолоноватоводниі. Найпріснішим водним лиманом є Дністровський (площа 360 $км^2$).

Серед сильносолоноватоводних лиманів великими площами вирізняється Куяльницький і Хаджібейский. Лимани характеризуються невеликими глибинами (в середньому 200–500 *см*). Дно зазвичай рівне, мулисто-піщаної, місцями є значні ілювіальні наноси. Угруповання макрофітів у прісноводних лиманах займають всі мілководні ділянки акваторій, а також прибережні смуги. Тут переважають угруповання

Phragmitetum communis і *Typhetum angustifoliae*, біля берегів та в усій верхній частині лиману формуються *Typhetum laxmannii, Scirpetum lacustris, Schoenoplectetum tabernaemontani*. Між цими угрупованнями, а також на відкритих акваторіях, часто поширені ценози *Parvopotameto-Najadetum*. На захищених ділянках трапляються ценози *Batrachietum rionii, Ceratophylletum demersi, Myriophyllo-Potametum, Potametum crispi* та ін.

У слабкосолоноватоводних лиманах угруповання макрофітів приурочені зазвичай до алювіальних відкладень, які формуються водотоками річки в її авандельтовій частині й розподіляються у вигляді смуг за ступенем зменшення цих наносів і збільшення товщі води. Ці масиви мають форму конуса, спрямованого у бік течії річки. У розширеній частині переважають угруповання *Phragmitetum communis, Typhetum angustifoliae* і *Scirpetum lacustris*. За ними в бік акваторії лиману розташовуються ценози *Sparganietum erecti, Potametum pectinati, Potametum perfoliati, Ceratophylletum demersi*, поміж якими формуються куртини угруповань макрофітів з плаваючими листками: *Nymphoidetum peltatae, Nupliaro lutei-Nymphaeetum albae, Trapetum natantis*. По акваторії лиману на ділянках з товщею води до 300 *см* формуються куртини з *Potametum perfoliati* і *Potametum pectinati* (Дністровський лиман). У прибережних смугах середньої та нижньої частин лиманів угруповань водних рослин трапляються окремими куртинами *Myriophylletum verticillati, Potametum pectinati*.

У складі водної рослинності на мілководдях лиманів, які прилягають до морських акваторій, значну участь беруть види солоноватоводних місцезростань – *Zannichellietum palustris, Ruppietum maritimae* і *Zosteretum marlnae*. Ці ж угруповання представляють рослинність солоноватоводних лиманів, де утворюють мозаїчні куртини. Біля берегів цих лиманів трапляються у вигляді окремих куртин різної форми ценози *Phragmitetum communis, Typhetum laxmannii, Scirpetum lacustris, Bolboschoenetum maritimi*, приурочені переважно до верхів'я лиманів. У сильносолоноватоводних лиманах рослинність, утворена видами широкої екології, зосереджена у верхній її частини, а також (галогідрофітна) на ділянках з товщею води 50–200 *см*. Для них характерні угруповання *Zosteretum marinae* (на ділянках з мулистими відкладами), *Ruppietum maritimae* (на піщаних донних відкладах). На прибрежних мілководдях зі змінним обводненням трапляються угруповання *Scirpetum maritimi, Scirpetum lacustris* і *Bolboschoenetum maritimo-maritimi*. У верхній частині лиманів поширені угруповання *Phragmitetum communis* і *Typhetum laxmannii*.

Мілководні ділянки прибережних морських акваторій. Водні макрофіти трапляються на мілководних прибережних ділянках морських акваторій. Ці місцезростання вирізняються відносно невеликими глибинами (50–250 (500) *см*), черепашково-піщаними, рідше – мулисто-

черепашково-піщаними донними відкладами. Вони виділяються великими площами, зайнятими угрупованнями водних макрофітів широкої екологічної амплітуди та галогідрофітів. Ці угруповання характерні для передгирлових ділянок Дунаю, Дністра, Дніпра та для малих річок, які впадають в Чорне й Азовське моря. Особливо великі території зайняті угрупованнями макрофітів в Ягорлицькій, Тендровській і Джарилгачській затоках Чорного моря, Бердянській, Обіточній, Білосарайській і затоці Сиваша Азовського моря.

На мілководдях, а також на ділянках із непостійним зволоженням зосереджені ценози *Scirpetum maritimi, Scirpetum lacustris, Bolboschoenetum maritimo-maritimi, Phragmitetum communis, Typhetum laxmannii, Schoenoplectetum tabernaemontani* та ін. Ділянки з постійним обводненням зайняті угрупованнями занурених макрофітів. Їх розповсюдження, а також склад залежать від екологічних умов місцезростань. На ділянках передгирлового морського берега, де відбувається змішування морських і річкових вод, великі території займають угруповання *Potametum pectinati* і *Myriohylletum verticillati*; трапляються також *Najadetum marinae* і *Parvopotameto-Zannichellietum palustris*. У морських затоках та місцезростань з мулисто-піщано-черепашковими відкладами переважають ценози асоціацій *Ruppietum maritimae, Zannichellietum palustris, Zosteretum marinae.* На ділянках з піщано-черепашковими відкладами трапляються угруповання *Ruppietum maritimae,* а попередні угруповання трапляються значно рідше.

Болота. Водні макрофіти в Україні широко представлені на болотах, площа яких в країні становить близько 1,2 млн. *га*. Найбільша кількість боліт зосереджена в Українському Поліссі [3]. Середня заболоченость цієї території становить 6,3%, максимальна – 11%. У Лісостепу болота займають 1,6%, Карпатах – 0,4, Степу – лише 0,3%. Переважають болота розмірами до 50 *га*. 40% боліт займають площі понад 100 *га* і лише 7% – близько 1000 *га*. Переважна площа боліт України – низинні, які розташовані у долинах річок (Полісся й північні райони Лісостепу). З великих болотних масивів долин древніх водотоків потрібно назвати Ірдинські і Тясминські болота (Лісостеп). За способом живлення переважають (понад 80%) евтрофні болота. Мезотрофні (11–12%) трапляються в основному на Поліссі і рідше в Лісостепу. Оліготрофні (4–5%) розташовані на Поліссі та в Карпатах.

Водні макрофіти трапляються частіше у водоймах боліт, площа яких зазвичай не перевищує 1000 $м^2$, а глибина – 10–30 (150) *см*, а донні відклади торфянисті й мулисто-торфянисті. Угруповання водних макрофітів формуються окремими куртинами. Частіше трапляються *Ceratophylletum submersi, Ceratophylletum demersi, Potameto natantis-Nymphaeetum candidae, Potametum compressa, Potametum lucentis, Stratiotetum aloidis,*

Hydrocharitetum morsus-ranae. У прибережній смузі зростають угруповання макрофітів, які характерні для болотних місцезростань, – *Thelypteridi-Phragmitetum, Cicuto-Caricetum pseudocyperi* та ін.

Крім водойм значно поширені також угруповання водних макрофітів і на пониженнях боліт. Вони беруть участь у формуванні трав'яного покриву і в зв'язку з цим багатьма дослідниками відносяться до болотних. Зазвичай це угруповання широкої екології, едифікатори яких здатні зростати в умовах заболочування і тимчасового дефіциту зволоження. До них належать очерет звичайний (*Phragmites australis*), рогіз широколистий (*Typha latifolia*), рогіз вузьколистий *(T. angustifolia),* осока гостра (*Carex acuta*), о. гостровидна (*C. acutiformis*), о. висока (*C. elata),* о. богемська (*C. bohemica),* о. несправжньосмикавцева (*C. pseudocyperus),* калюжниця болотна (*Caltha palustris*), чистець болотний (*Stachys palustris*), цикута отруйна (*Cicuta virosa*), бекманія звичайна (*Beckmannia eruciformis),* незабудка болотна (*Myosotis palustris*), лепешняк плаваючий *(Glyceria fluitans*), бобівник трилистий (*Menyanthes trifoliata*), аїр тростиновий (*Acorus calamus*) та ін.

Угруповання водних макрофітів широко поширені на тимчасово затоплюваних, а також на перезволожених територіях. Вони формуються видами, які здатні до швидкого розвитку і до перенесеня певного періоду (2–3 місяці протягом вегетації) без оптимального зволоження. На територіях з поверхневим затопленням і відсутністю заболочування найчастіше трапляються: на ділянках з рівнем води вище 15 см – ряска мала (*Lemna minor),* спіродела багатокоренева (*Spirodela polyrrhiza*), гірчак земноводний (*Polygonum amphibium),* кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*), нижче 15 см – мулянка водяна (*Limosella aquatica*), череда поникла (*Bidens cernua*), вероніка струмкова (*Veronica beccabunga*), гірчак волотистий (*Polygonum lapathifolium*), хрін короткоплодний (*Rorippa brachycarpa*), смикавець голий (*Cyperus glaber*), смикавець скупчений (*C. glomeratus*), рогіз вузьколистий *(Typha angustifolia*). На заболочених ділянках переважають відповідно водяний жовтець розчепірений (*Batrachium divaricatum*), рдесник Берхтольда *(Potamogeton berchtoldii),* рдесник Фріса (*P. friesii),* калюжниця болотна (*Caltha palustris*), ситняг болотний *(Eleocharis palustris),* омег водяний *(Oenanthe aquatica),* вех широколистий (*Sium latifolium),* незабудка болотна (*Myosotis palustris*), рогіз широколистий (*Typha latifolia*). На ділянках із засоленям (грунтове підтоплення), частіше трапляються угруповання, утворені мітлиця повзуча (*Agrostis stolonifera),*), бульбокомиш морський (*Bolboschoenus maritimus*), частуха ланцетна (*Alisma lanceolatum*).

Ставки та водосховища. В Україні з метою регулювання річкового стоку для господарських цілей побудовано понад 23 тис. ставків та водо-

сховищ. Найбільша їх кількість створено в басейнах р. Дніпра, Південного Буга, Дністра. Високим ступенем зарегульованості відзначаються басейни Сіверського Донця та річок Приазовья. По об'єму води виділяються водосховища Дніпровського каскаду. Крім них об'єм води понад 100 млн. $м^3$ мають Ладижинське (Південний Буг), Карачуновське (Інгулець), Печеніжзьке (Сіверський Донець) і Червонооскільське (Оскіл) водосховища. 60 водосховищ мають об'єм 10–100 млн. $м^3$, решта – до 10 млн. $м^3$ води. Водосховища, де побудовано гідроелектростанції, мають непостійний рівень води протягом року.

Найбільша кількість ставків зосереджена у басейнах Середнього і Нижнього Дніпра. Тут їх налічується близько 6,7 тис. загальною площею акваторії 284 $км^2$. Значна кількість ставків у басейні Прип'яті, Південного Бугу, Дністра та вздовж побережжя Чорного моря. Площа більшості ставків не перевищує 10 *га*.

За походженням і способом живлення ставки поділяються на річкові загати, гребельні, копанки та наливні. Перші – невеликих розмірів, розташовані на пересихаючих малих річках або струмках, поповнення їх водою відбувається протягом усього року. Греблі розташовані зазвичай у балках і ярах, поповнюються переважно атмосферних опадів або танення снігу. Крім атмосферних вод ставки отримують і грунтові. Наливні ставки наповнюються водою з річок та інших водойм. Гідрологічні особливості ставків визначаються складом води джерел водопостачання та режимом господарського використання.

Площі водних макрофітів, що виростають у ставках і водосховищах, останнім часом збільшуються у зв'язку з розширенням гідробудівництва в країні. Найбільші масиви трапляються в штучних водосховищах, утворених на річках (Дніпро, Південний Буг, Північний Донець) або частковим (Рось, Інгул, Росава, Синюха та ін) перекриттям водотоків. Угруповання макрофітів переважають у верхніх і прибережних мілководдях середніх частин водосховищ, у нижніх – трапляються рідше. Характер їхнього територіального розподілу тісно пов'язаний з наявністю локальних течій, складом донних відкладів, товщею води, а також із захищеністю місцезростань. У штучних водосховищах серед повітряно-водних макрофітів переважають *Phragmitetum communis, Typhetum angustifoliae, Scirpetum lacustris, Glycerietum maximae, Rorippo amphibiae-Oenanthetum aquaticae, Typhetum latifoliae, Eleocharitetum palustris, Sparganietum erecti, Sagittario-Sparganietum emersi*, а в поліських та лісостепових районах - ще й *Caricetum ripariae, Caricetum gracilis, Caricetum vesicariae, Caricetum vulpinae, Phalaridetum arundinaceae* та багато інших. Частіше вони формують смуги рослинності на прибережних ділянках і куртини на відкритих мілководдях. На ділянках з постійним обводненням

переважають *Potametum perfoliati, Potametum lucentis, Potametum pectinati, Potametum graminei, Myriophylletum verticillati, Nupharo lutei-Nymphaeetum albae, Potameto natantis-Nymphaeetum candidae, Polygonetum amphibii, Potametum natantis*. В останні роки збільшуються площі угруповань *Hydrocharitetum morsus-ranae, Hydrochareto-Stratiotetum*. У південних водосховищах (Каховське) збільшуються площі рідкісних угруповань – *Trapetum natantis* і *Nymphoidetum peltatae,* а в північних – *Potameto natantis-Nymphaeetum candidae*.

Угруповання водних макрофітів у ставках трапляються часто. Вони приурочені до мілководних ділянок і формують зазвичай куртини. В їхньому складі переважають угруповання алювіальних місцезростань. Найпоширенішими серед них є *Typhetum angustifoliae, Glycerietum maximae, Bolboschoenetum maritimi continentale, Glycerio fluitantis-Agrostietum stoloniferae, Sparganio-Glycerietum fluitantis, Rorippo amphibiae Oenanthetum aquaticae,* з справжніх водних – *Ceratophylletum demersi, Myriophylletum verticillati, Potametum natanto-lucentis, Potametum perfoliati, Polygonetum amphibii, Nymphoidetum peltatae* (у південних районах).

У затоплених кар'єрах колишніх торфоразробок угруповання водних макрофітів представлені на мілководних ділянках *Typhetum latifoliae, Typhetum angustifoliae* і рідше – *Phragmitetum communis*. Значні (площі займають ценози *Stratiotetum aloidis, Lemnetum trisulcae, Lemnetum minoris, Lemno-Spirodelletum, Hydrocharitetum morsus-ranae*. Серед них нерідко трапляються куртини *Potameto natantis-Nymphaeetum candidae* і рідше - *Nupharo lutei-Nymphaeetum albae.*

У затоплених кар'єрах колишніх розробок кристалічних порід зростають розріджені угруповання *Potametum pectinati, Potanietum perfoliati, Myriophylletum verticillati* (південні райони), які частіше розташовані у вигляді куртин.

Розміщення угруповань макрофітів у меліоративних каналах залежить від наявності та характеру облицювання, часу функціонування каналів, нахилу берегів, а також від швидкості течії води. Частіше вони зосереджені у берегів каналів; у заростаючих каналах займають все ложе. У формуванні рослинності беруть участь *Phragmitetum communis, Typhetum angustifoliae, Typhetum laxmannii, Typhetum minlmae* (південні райони) і *Glycerietum maximae, Sparganio-Glycerietum fluitantis, Eleocharitetum palustris, Typhetum latifoliae* та ін. На глибших ділянках формуються перш за все *Potametum graminei, Potametum obtusifoii* (Полісся, Лісостеп) і *Potametum pectinati, Potametum perfollati, Myriophylletum verticillati* (Лісостеп, Степ).

Контрольні запитання до розділу

1. Дайте характеристику місцезростання водних рослин у річках.
2. Охарактеризуйте міжплавневі водотоки для низинних дельтових річок?
3. Дайте характеристику місцезростання водних рослин в озерах.
4. Назвіть пояси рослинності заплавних озер у Лісостепу.
5. Для яких регіонів України характерні позазаплавні озера карстового і льодовикового походження?
6. Назвіть види рослин, які беруть участь у формуванні солоноватоводних місцезростань?
7. Назвіть ценози, які трапляються на мілководних ділянках прибережних морських акваторій.
8. Назвіть види рослин, які беруть участь у формуванні болотних місцезростань.

XII. ОХОРОНА РОСЛИН ТА ЇХНІХ УГРУПОВАНЬ

У сучасній геоботаніці сформувався новий напрямок – фітосозології, предметом вивчення якого є природоохоронні ботанічні об'єкти – види рослин і рослинні угруповання. Ці питання нині та в майбутньому будуть актуальними, і перспективи розвитку фітосозології набуватимуть у суспільстві все більшого значення.

Подібно до того, як в екології за об'єктами дослідження виду виділено аутекологію, а рослинності – синекологію, в фітосозології відособляються відповідні розділи аутфітосозології – індивідуальної охорони ботанічних об'єктів і синфітосозології – рослинних угруповань.

Завданням фітосозології є виявлення, категоризація, інформатизація та вивчення динаміки генофонду та фітоценофонду, що потребує охорони; з'ясування причин та наслідків загроз і екобезпеки, їх виникнення під впливом синантропних, техногенних і природних екологічних чинників; розробка теоретичних і практичних питань охорони, ренатуралізації та репатріації гено- та ценофонду в природні екосистеми; створення екологічної мережі та прогнозу збалансування співвідношень природних екосистем і агроландшафтів; фітосозологічне обґрунтування методів раціонального використання та відновлення й збагачення біорізноманіття.

В Україні близько 7 тисяч видів вищих рослин, з них понад 800 потребують охорони та заповідності. Україна – індустріальна й малозаліснена країна, її залісненість становить 14%. Під впливом високого антропогенного тиску зазнають трансформації природні рослинні комплекси. Багато видів природної флори зникли або на межі зникнення. У світі щодня зникає один вид або підвид, а для його відновлення потрібно 6–16 тис. років. Виникає нагальна необхідність охорони генофонду природної та культурної флори України.

До рідкісних рослин належать зникаючі види, що знаходяться на межі вимирання, скорочують свій ареал, зменшують кількість місцезнаходжень. Вони належать до двох категорій природоохоронності: види загальнодержавного або національного й регіонального рівнів. До перших належать види, які потребують охорони з боку держави через ботанічні сади та ландшафтні об'єкти.

У сучасну епоху охорона природи має надзвичайно важливе значення. На значній території знищена лісова рослинність, розорані степи і луки, осушені й освоєні болота, розширюється площа орних земель, відкритих гірських виробок, міліють малі і середні річки тощо. Відбувається небувалий тиск на природні екосистеми. Як наслідок, скорочуються площі екосистем, збіднюється флора. Виникає нагальна необхідність збереження природи.

Завданням ботаніки є створення нових принципів збереження і примноження гено- та ценофонду рослинного покриву України. Особливої гостроти ця проблема набуває у зв'язку з інтенсивністю антропогенного впливу на природні екосистеми. У теперішній час виділяється кілька категорій рослин, що потребують охорони з боку держави та органів місцевої влади. Найпоширенішими є п'ять категорій рідкісних рослин, закодовані цифровими індексами, прийнятими в Міжнародній спілці охорони природи.

Рослини, що ніби зникли та які за останні десятиріччя не трапляються, можливо, зовсім зникли, або десь ще збереглися в малодоступних і недостатньо вивчених місцях, трапляються у культурі, ботанічних садах, господарствах. Це види, чисельність яких настільки скоротилась, що майже неможливе їхнє відновлення без спеціальних заходів щодо відтворення.

Рослини, які знаходяться під загрозою зникнення, виявлені в кількох (1–3) місцях і фактично перебувають на межі зникнення, чисельність їх різко скорочується і якщо не вжити охоронних спеціальних заходів, то можуть зникнути.

Рідкісні рослини – види, які виявлені в 5–10 місцезростаннях, займають незначну площу і трапляються у невеликій кількості. Вони не знаходяться під загрозою зникнення, але за несприятливих природних чи антропогенних умов можуть зникнути.

Зникаючі рослини – види, кількість особин, місцезростань, ареал яких скорочується. Їх називають також малопоширеними або невизначеними. Вони ще недостатньо вивчені, в результаті чого такі рослини не відносять до видів перших трьох категорій.

Невизначені рослини – види, які називають відтворювальними. За них немає достатніх достовірних даних. Вони не підлягають масовому збору і потребують постійного контролю за їхнім станом. Тому ці рослини не зареєстровані як такі, що потребують охорони.

Наукове узагальнення інформації в галузі охорони популяцій окремих видів рослин відображається в Червоних книгах – Міжнародного Союзу охорони природи та природних ресурсів (МСОП), Європейського Червоного списку тварин і рослин, що знаходяться під загрозою зникнення у світовому масштабі (1991), а також окремих країн.

Закон України про Червону книгу України (7.02. 2007 р.) є основним державним документом з питань охорони тваринного і рослинного світу. Ведення Червоної книги України покладено на Міністерство екології та природних ресурсів України.

Уперше Червона книга України була випущена в 1980 р. однотомним виданням. Друге видання Червоної книги (1996) підготовлено у двох томах: "Тваринний світ" і " Рослинний світ". "Червона книга України.

Рослинний світ" включає статті про 541 вид (підвид, різновидність, форма) рослин і грибів, серед яких судинні рослини складають – 439 видів, мохоподібні – 28, водорості – 17, лишайники – 27, гриби – 30. Третє видання "Червоної книги України. Рослинний світ" видане через 13 років після випуску другого і є результатом праці великого колективу авторів з різних наукових установ передусім Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, інших організацій, окремих фахівців. У новому виданні список рослин і грибів, які потребують охорони нараховує 826 видів у тому числі судинні рослини – 611, мохоподібні – 46, лишайники – 52 і гриби – 57 видів. Цей список збільшився на 35%, що пов'язано погіршенням ситуації зі збереженням рідкісних видів рослин та грибів. Нині чисельність багатьох видів продовжує знижуватися, ареали скорочуться або фрагментуються. Ми наводимо лише список водних та прибережно-водних рослин, які занесені до "Червоної книги України. Рослинний світ" (додаток В).

Категорії природоохоронних об'єктів. У природному стані зростає 826 видів рослин та грибів велика чисельність різноманітних рослинних угруповань, які потребують охорони. Але, оскільки ці види займають неоднозначне положення у природних екосистемах і знаходяться на різній стадії розвитку та представленості в різних типах рослинності й рослинному покриві України, вони одночасно набули різної категорії значимості та необхідності охорони. Залежно від рівня представленості у природі та потреби в охороні, науковцями розроблена система категорій природно-охоронних ботанічних об'єктів. Для віднесення ботанічного об'єкта до певної категорії враховується ботанічна значимість, типовість, рідкісність, репрезентативність, созологічна цінність, національна й регіональна раритетність, ендемізм та інші параметри.

В Україні рідкісні та зникаючі види рослин і фітоценози охороняються за такими категоріями: національні парки, заповідники, заказники, пам'ятки природи тощо. Нижче наводиться статус цих категорій природоохоронних об'єктів. В Україні є 7010 заповідних територій загальною площею 2557,8 тис. *га* (4,2%): вони включають два національні парки, 12 державних заповідників, біля 450 заказників і значну кількість пам'яток природи, які слугують еталоном і місцем збереження рідкісних та зникаючих видів рослин і фітоценозів різних типів рослинності. В Україні зростає 700 рідкісних видів рослин і є велика кількість фітоценозів, що потребують охорони з боку держави та місцевих органів влади. Разом з тим мережа природно-заповідних об'єктів ще не повністю сформована відповідно до території країни, репрезентативності різних видів та фітоценозів, їх типовості.

За даних умов, через систему ботанічних садів частина рідкісних видів, у тому числі занесених до Європейського Червоного Списку і

«Червоної книги України», вирощуються, розмножуються з тим, щоб поповнити аборигенні фітоценози зникаючими видами.

Стан та охорона вищої водної рослинності України. За даними Д.В. Дубини [23] вища водна рослинність в України налічує 122 асоціації, що належать до 22 союзів, 11 порядків і 6 класів. Найбільшим синтаксономічним багатством і різноманітністю відзначаються класи (48 асоціацій, 8 союзів, 3 порядки) і *Phragmito-Magnocaricetea* (повітряно-водні угруповання з 35 асоціаціями, 5 союзами і 3 порядками). Дещо меншими розмаїттям представлений в Україні клас *Lemnetea* (21 асоціація, 3 союзи, 2 порядки). Решта класів (*Ruppietea, Zosteretea, Isoeto-Littorelletea*) характеризуються однією, рідше двома асоціаціями.

Вищим синтаксономічним багатством відзначаються водойми Степу (105 асоціацій) і Лісостепу (100 асоціацій), меншим – Українського Полісся (88 асоціацій). У водоймах передгірного і гірного поясів Карпат виявлено 23 асоціації, Криму – 25. Зазвичай поширеними у водоймах Українського Полісся є угруповання 37 (42%) асоціацій, Лісостепу – 39 (39%), Степу – 22 (21%), спорадично – відповідно 30 (34,2%), 34 – (34,0%) і 47 (45%).

Надзвичайно рідко в Українському Поліссі трапляються фітоценози 11 асоціацій (*Batrachietum fluitantis, Hydrochareto-Nymphoidetum peltatae, Lemnetum gibbae, Myriophylletum altemiflori, Nymphoidetum peltatae, Potametum alpini, Potametum nodosi, Wolffietum arrhizae, Zannichellietum palustris, Typhetum laxmannii, Isoetetum lacustris*), Лісостепу – 5 (*Hydrochareto-Nymphoidetum peltatae, Nymphoidetum peltatae, Myriophylletum altemiflori, Sparganietum minimi, Potametum sarmatici*), Степу – 7 (*Aldrovandetum vesiculosae, Calltricho-Lemnetum minoris, Ceratophylletum submersi, Glycerietum fluitantis, Glycerio fluitantis-Oenanthetum aquaticae, Potametum obtusifolii, Veronico beccabungae-Callitrichetum stagnalis*).

Найвищим синтаксономічним багатством відзначаються водойми заплав, гирлових областей великих річок та верхів'їв штучних водосховищ, а найнижчим – водойми гірських річок і озер.

Найвищим показником раритетності ценофонду відзначаються союзи *Nymphaeion albae* (*Potametea*) і *Lemnion minoris* (*Lemnetea*).

Пряма охорона вищої водної рослинності здійснюється на територіях Дунайського і Чорноморського біосферних заповідників, Дністровсько-Орільського, Поліського, Рівненського, «Розточчя» і Черемського природних заповідників, Азово-Сивашського, Вижницького, Галицького, «Гомільшанські ліси», Деснянсько-Старогутського, «Синевир», «Святі гори», «Подільські Товтри», Яворівського національного природного парку. Охорона здійснюється і на територіях регіональних ландшафтних парків «Бокальська коса» АР Крим, «Диканський», «Кременчуцькі плавні», «Нижньоворсклянський» (Полтавська обл.), «Дністровський каньон» (Івано-

Франківська, Тернопільська обл.), «Загребелля» (Тернопільська обл.), «Мальованка» (Хмельницька обл.), «Меотида» (Донецька обл.), «Надслучанський» (Рівненська обл.), «Печеніжське поле» (Харківська обл.), «Прип'ять-Стохід» (Волинська обл.), «Прудищанський», «Сеймський» (Сумська обл.), «Кінбурнська коса» та «Тилігульський» (Миколаївська обл.), «Трахтемирів» (Київська обл.), «Чернігівський» (Чернігівська обл.) та в багатьох заказниках державного й місцевого значення.

Згідно з міжнародними угодами у сфері збереження біорізноманіття, Конвенції про водно-болотні угіддя, що мають міжнародне значення, переважно як середовища існування птахів (Рамсар, 1971), Конвенція про охорону біологічного різноманіття (Ріо-де-Жанейро, 1992), Конвенція про охорону навколишнього середовища басейну р. Дунай (Софія, 1994), Конвенція про охорону дикої флори та фауни і природних середовищ існування в Європі (Берн, 1979), Конвенція про захист Чорного моря від забруднення (Бухарест, 1992) непряма охорона має здійснюватися на всій території України. Нормативно-правові акти, що спрямовані на вирішення завдань щодо збереження різноманіття вищих водних рослин, отже і ценотичного, є Закони України «Про природно-заповідний фонд України» (1992), «Про рослинний світ» (1999), «Про загальнодержавну програму формування національної екомережі України на 2000–2015 роки» (2000), «Про Червону книгу України» (2002) та багато інших актів, якими регулюються правові відносини щодо підтримання стану довкілля, що забезпечувало б ефективне збереження біотичного та ландшафтного різноманіття». Є і ті, що стосуються охорони водних ресурсів: Закон України «Про охорону навколишнього природного середовища» (1991); кодекси України: Про Надра (1994), Лісовий (1994), Водний (1995), Земельний (2001) та постанови Верховної ради України «Про програму перспективного розвитку заповідної справи України» (1994), «Про Національну програму екологічного оздоровлення басейну Дніпра та поліпшення якості питної води» (1997). Як бачимо законодавча база в Україні розвинута на високому рівні, але стан збереження вищої водної рослинності не можна вважати задовільним. Вичерпання можливостей щодо відновлення екосистем водойм, зумовлена слабкою антропотолерантністю рослинних угруповань водної рослинності й нестабільністю екологічних умов місцезростань. За останні 30 років збільшилися площі вищої водної рослинності за рахунок обміління русел річок, заростанням мілководдя штучних водосховищ, однак це не компенсує втрат видового та ценотичного різноманіття цього типу рослинності. На водосховищах Дніпровського каскаду навіть раритетними угрупованнями (*Trapetum natantis, Salvinietum natantis)* відбувається різке нагромадження органічної речовини, зниження якості води та збіднення біорізноманіття водних екотопів. Не

підтверджуються дані щодо поширення угруповань *Marsilietum quadrifolia* (Шацькі озера Волинська обл.) та скорочуються площі місцезростань *Cladietum marisci* (водойми Одеської та Херсонської обл.). За даними О. І. Кузьмичова і О. М. Краснова [48] різко зменшуються площі угруповань класу (*Isoeto-Nanojuncetea*), які сформувалися у вологому і теплому кліматі.

Умовно непорушені угруповання вищої водної рослинності прісних водойм збереглися на території багатьох природних заповідників, а солонуватоводних водойм в Україні знаходяться лише на територіях мілководних ділянок у районі острова Зміїний (Одеська обл.) та окремих озер древньої дельти Дніпра (Чорноморський біосферний заповідник, Херсонська обл.).

Більшість угруповань вищої водної рослинності зазнали різного ступеня антропогенної дигресії. Провідними чинниками такого впливу виступають скорочення природного стоку річок, забруднення його мінеральними і органічними речовинами, токсинами, неочищеними стоками, патогенними організмами із прилеглих територій, техногенного руйнування прибережних смуг, дамбування та обваловування берегів, спорудження гребель і дамб, меліоративне гідробудівництво, рекреація та забруднення побутовими відходами тощо.

У галузі екології рослин актуальним є завдання, які спрямовані на охорону, збереження та невиснажливе використання вищої водної рослинності та їхніх угруповань. Більшість їх в Україні має обмежене (*Marsilietum quadrifolia*) або спорадичне (*Nymphoidetum peltatae, Hydrocharito-Nymphoidetum peltatae, Trapetum natantis, Trapo-Nymphoidetum peltatae*) поширення і потребують першочергової охорони. Ендемічні й реліктові види та їхні угруповання знаходяться на межі екологічного ареалу (*Lemno-Azolletum filiculoides, Lemno-Azolletum carolinianae, Potameto pervofoliati-Vallisnerietum spiralis, Potameto-Zannichellietum palustris, Potameto-Zannichellietum pedicellatae, Potameto natantis-Nymphaeetum candidae, Myriophyllttum altemiflori, Riccio-Azolletum carolinianae, Ruppietum maritimae, Zosteretum noltii, Zosteretum marinae, Isoetetum palustris, Scirpetum maritimi-triqueten*) та потребують ефективної охорони.

Синтаксони вищої водної рослинності відіграють значну роль у водоймах і беруть участь у природному очищенні води від механічного й хімічного забруднення, закріплюють грунт прибережних ділянок, здійснюють інсоляційний, температурний, газовий склад водних екосистем. Вони накопичують торф і сапропель. За надмірної гіперакумуляції органічні речовини розкладаючись негативно впливає на водні екосистеми. Крім того водна рослинність підтримує екологічну рівновагу у водоймах. Ведуться заготівлі очерету звичайного для технічних цілей на площі понад 3000 га. У складі угруповань вищих водних рослин багато видів, що мають

фармакопейну цінність і їх активно заготовляють (*Acorus calamus, Bidens tripartita, Bidens cemua, Gnaphalium uliginosum, Mentha aquatica, Nuphar lutea, Nymphaea alba, Iris pseudacorus, Polygonum hydropiper* та ін.).

Д.В. Дубина [23] поділив раритетні асоціації вищої водної рослинності на синфітосозологічні категорії. До першої синфітосозологічної категорії першого синфітосозологічного класу (він об'єднує угруповання з унікальним типом асоційованості домінуючих видів, які занесені до Червоної книги України) віднесено одну асоціацію (*Trapo-Nymphoidetum*). Спорадично трапляється у водоймах гирла Дніпра і рідше – у водоймах Десни.

До першої синфітосозологічної категорії другого синфітосозологічного класу (він об'єднує угруповання з рідкісним типом асоційованості, в яких домінант занесено до Червоної книги України) віднесено дев'ять асоціацій (*Aldrovandetum vesiculosae, Eleocharito-Marsileetum quadrifoliae, Isoetetum palustris, Hydrocharito-Nymphoidetum peltatae, Nymphoidetum peltatae, Salvinio-Hydrocharietum, Trapetum natantis, Salvinio-Spirodeletum polyrhizae*). З них одна (*Isoetetum palustris*) трапляється лише у водоймах Західного Українського Полісся і одна (*Eleocharito-Marsileetum*) – західної частини Степу і в Закарпатті. Решта поширені спорадично, з яких найчастіші – *Salvinio-Spirodeletum polyntizae*.

До другої синфітосозологічної категорії другого синфітосозологічного класу (він об'єднує угруповання з рідкісним типом асоційованості домінантів, які в Україні знаходяться на межі поширення) віднесено 10 асоціацій, з яких 5 трапляється у північних, а 5 у південних регіонах.

До третьої синфітосозологічної категорії другого синфітосозологічного класу (він об'єднує угруповання з рідкісним типом асоційованості домінантів, які є реліктовими видами, але не мають созологічного статусу) віднесено 17 асоціацій (*Nympharo lutei-Nymphaeetum albae, Najadetum marinae, Najadetum minoris, Lemnetum gibbae, Salvinio-Spirodetum polyrrhizae, Lemno-Salvinietum natantis, Salvinio-Hydrocharitetum, Riccietum fluitantis, Wolffio-Lmnetum gibbae, Lemno-Azolletum carolinianae, Lemno-Azolletum filiculoides, Ricciocarpetum natantis,Trapetum natantis, Eleocharito-Marsileetum quadrifoliae, Hydrocharito-Nymphoidetum peltatae, Isoetetum palustris, Trapo-Nymphoidetum peltatae*).

Раритетні угруповання вищої водної рослинності, що мають охоронятися, поділяють на чотири категорії рідкісності. Перша категорія влючає угруповання, що вже зникли з території України (*Pilularietum globuferae*). Ценози цієї асоціації впродовж останніх десяти років на території України не реєструються. Друга категорія включає угруповання, що знаходяться на межі зникнення, до неї віднесено чотири асоціації (*Eleocharito-Marsileetum quadrifoliae, Hydrocharito-Nymphoidetum peltatae, Trapo-Nymphoidetum peltatae, Mariophylletum alterniflori*). До третьої, що знаходяться під загрозою зникнення, віднесено десять асоціацій (*Ceratophylletum tanaitici, Potametum*

obtusifolii, Wolffio-Lemneetum gibbae, Potameto natantis-Nymphaeetum candidae, Potameto perfoliati-Vllisnerietum spiralis, Lemno (gibbae)-Azolletum carolinianae, Riccietum fluitantis, Ricciocarpetum natantis, Riccio-Azolletum carolianae, Isoetetum palustris). До четвертої категорії віднесено 17 асоціацій (*Batrachietum rionii, Callitrichetum hermaphroditicae, Callitricho-Hottonietum, Callitricho-Ranunculetum fluitantis, Ceratophylletum submerse, Nymphyoidetum peltatae, Sparganietum minimi, Wolffietum arrhizae, Potameto-Nupharetum, Nupharo- lutei-Nymphaeetum albae, Batrachio cirsinnati-Alismatetum graminei, Myriophyllo-Nupharetum, Lemnetum gibbae, Batrachio trichophylli-Callitrichetum cophocarpae, Scirpetum maritimi-triqueteri, Aldrovandetum vesiculosae, Spirodelo-Aldrovandetum*), площі яких нині швидко скорочуються.

Техногенний вплив на рослинний покрив досяг свого епогею, що стало причиною критичного збіднення фітогенофонду й фітоценофонду не тільки в регіональному, але і в глобальному аспектах. На кінець 1983 р. у світі знаходилося під загрозою зникнення 14120 видів рослин. За десять років із дикої природи зникло 326 видів [58]. Під загрозою зникнення знаходяться 2171 вид, 2357 видів є вразливими, 4606 видів – з категорії ризиковано рідких і 4660 – знаходяться в загрозливому стані, вразливі, рідкісні або зникли.

Видовий склад водних макрофітів надзвичайно обмежений. У світовій флорі названих видів налічується близько 1000 видів [140]. На території України зростає близько 195 видів водних макрофітів і гелофітів. Охорона флори і рослинності перезволожених екосистем має важливе екологічне значення для популяцій водоплаваючих птахів.

Червоний список водних рослин України [57].

Рідкісні види водних та прибережно-водних рослин [96а].

Категорії рідкісності.

Категорія 0 –	зниклі: види, які після неодноразових пошуків, проведених у типових місцевостях або в інших відомих та можливих місцях поширення, відсутня будь-яка інформація про їх існування у природі.
Категорія I –	зникаючі: види, що знаходяться під загрозою зникнення, збереження яких є малоймовірним, якщо продовжиться згубна дія факторів, що впливають на їх стан.
Категорія II –	вразливі: види, які у найближчому майбутньому можуть бути віднесені до категорії зникаючих, якщо продовжиться дія факторів, що впливають на їх стан.
Категорія III –	рідкісні: види, популяції яких невеликі, які у даний час не відносяться до категорії зникаючих або вразливих, хоча їм загрожує небезпека.

Категорія IV – невизначені: види, про які відомо, що вони відносяться до категорії зникаючих, вразливих чи рідкісних, однак достовірна інформація, яка б дозволяла визначити їх статус – відсутня.

Категорія V – недостатньо відомі: види, які можна було б віднести до однієї з вище перерахованих категорій, однак у зв'язку з відсутністю повної інформації питання залишається невизначеним.

Категорія VI – відновлені: види, популяції яких завдяки вжитим засобам що до їх охорони не викликають стурбованості, однак не підлягають використанню і вимагають постійного контролю.

Категорія 0 – зниклий у природі. Ситняг багатостебловий (*Eleocharis multicaulis),* людвигія болотна (*Ludwigia palustris*), армерія покутська (*Armeria pocutica*), колючконос Сібторпа (*Echinophora sibthorpiana*), шильник водяний (*Subularia aquatica*), пухирник Брема (*Utricularia bremii*).

Категорія I – зникаючий. Ситник тупопелюстковий (*Juncus subnodulosus*), осока кулястоподібна (*Carex globularis*), о. торфова (*C. heleonastes*), о. Хоста (*C. hostiana*), о. трироздільна (*C. lachenalii*), косарики болотні (*Gladiolus palustris*), філофора псевдорогата *(Phyllophora pseudoceranoides),* пілюльниця куленосна (*Pilularia globulifera*), кальдезія білозоролиста (*Caldesia parnassifolia*), ситняг гостролусковий (*Eleocharis oxylepis*), комишник двороздільний *Fimbristylis bisumbellata,* ситник кулястоплодий (*Juncus sphaerocarpus*), хамарбія болотна *(Hammarbya paludosa*), їжача голівка вузьколиста (*Sparganium angustifolium*), рогіз малий (*Typha minima*), сфагнум блискучий *(Sphagnum subnitens),* сфагнум Вульфа (*Sphagnum wulfianum),* меезія тригранна *(Meesia triquetra).*

Категорія II – вразливий. Пальчатокорінник серценосний (*Dactylorhiza cordigera*), п. м'ясочервоний (*D. incarnata),* п. плямистий (*Dactylorhiza maculata),* ситняг австрійський (*Eleocharis mamillata*), плакун чебрецелистий (*Lythrum thymifolia*), осока тонкокоревищна (*Carex chordorhiza),* о. малоквіткова (*Carex pauciflora*), росичка середня (*Drosera intermedia*), р. англійська (*Drosera longifolia*), ситняг карніолійський (*Eleocharis carniollica*), плавун щитолистий (*Nymphoides peltata),* батрахоспермум зовнішньоплідний *(Batrachospermum ectocarpum),* бріопсіс адріатичний *(Bryopsis adriatica),* бульбохета майже квадратна *(Bulbochaete subquadrata),* калітамніон зернистий *(Callithamnion granulatum),* хетоморфа Зернова *(Chaetomorpha zernovii),* хара Брауна *(Chara braunii), Chara muscosa,* діктиота дихотомічна *(Dictyota dichotoma),* ектокарпус стручкуватий *(Ectocarpus siliculosus var. Hiemalis),* евастропсіс Ріхтера *(Euastropsis richterii),* евпогодон короткогострокінцевий *(Eupogodon apiculatus),*

генікулярія спіротенієва *(Genicularia spirotaenia),* гельмінтора розчепірена *(Helminthora divaricata),* лампротамніум пухирчастий *(Lamprothamnium papullosum),* немаліон глистоподібний *(Nemalion helminthoides),* нітела струнка *(Nitella gracilis),* едогоній косопоровий (*Oedogonium plagiostomum),* осмундея гібридна *(Osmundea hybrida),* о. зрізана *(O. truncata),* педіаструм Каврайського *(Pediastrum kawraisky)i,* пеніум Борге *(Penium borgeanum),* петалонія зостеролисна *Petalonia zosterifolia),* полісифонія дрібношипова *(Polysiphonia spinulosa),* роя англійська *(Roya anglica),* сперматохнус особливий (*Spermatochnus paradoxus),* сфацелярія карликова *(Sphacellaria nana),* Спірогіра Рейнгарда *(Spirogyra reinhardii),* Стигеоклоніум пучкуватий *(Stigeoclonium fasciculare),* Стилофора ніжна *(Stilophora tenella),* молодильник озерний (*Isoëtes lacustris*), *Cladium mariscus,* плавун щитолистий (*Nymphoides peltata), Elatine hungarica, Allium scythicum,* меч-трава болотна *(Cladium mariscus*), куга гострокінцева (*Schoenoplectus mucronatus*), сашник іржавий (*Schoenus ferrugineus*), косарики черепитчасті (*Gladiolus imbricatus*), к. тонкі (*G. tenuis*), півники сибірські (*Iris sibirica*), ситник бульбистий (*Juncus bulbosus*), Плодоріжка болотна (*Anacamptis palustris),* коручка болотна *(Epipactis palustris*), зозулинець шоломоносний (*Orchis militaris*), шейхцерія болотна *(Scheuchzeria palustris),* тофільдія чашечкова (*Tofieldia calyculata*), морковниця прибережна (*Astrodaucus littoralis*), вайда прибережна (*Isatis littoralis*), редька приморська (*Raphanus maritimus*), хамедафна чашкова (*Chamaedaphne calyculata*), молочай прибережний (*Euphorbia paralias*), люцерна приморська (*Medicago marina*), чебрець прибережний (*Thymus littoralis*), пухирник звичайний (*Utricularia vulgaris*), п. середній (*U. intermedia*), п. малий (*U. minor*), гоніолімон сиваський (*Goniolimon rubellum*), кермек чурюцький (*Limonium czurjukiense*), водяний жовтець плаваючий (*Batrachium fluitans*), верба лапландська (*Salix lapponum*), ломикамінь болотний (*Saxifraga hirculus*), Сфагнум м'який *(Sphagnum molle),* Сфагнум тоненький *(Sphagnum tenellum),* Меезія багнова *(Meesia uliginosa).*

Категорія III – рідкісний. Коручка морозниковидна (*Epipactis helleborine),* пальчатокорінник іберійський (*Dactylorhiza iberica*), п. травневий (*D. majalis*), п. Траунштейнера *(D. traunsteineri*), бамбузіна Бребіссона *(Bambusina brebissonii),* батрахоспермум драглистий *(Batrachospermum gelatinosum),* хара сивіюча *(Chara canescens),* хара витончена (*Chara delicatula),* хроодактилон розгалужений *(Chroodactylon ramosum),* х. Волле *(Ch. wolleanum), кладофора* далматська (*Cladophora dalmatica),* кладофора вадорская (*Cladophora vadorum),* кладостефус губчастий *(Cladostephus spongiosus),* кладостефус кільчастий (*Cladostephus verticillatus), кодіум черв'якуватий (Codium vermilara),* десмідіум Бейлі *(Desmidium baileyi),* ентероморфа азовська *Enteromorpha maeotica,*

гонатозігон волохатий *(Gonatozygon pilosum),* лорансія чашоподібна (*Laurencia coronopus),* лофосифонія повзуча *(Lophosiphonia reptabunda),* нітела найтонша *(Nitella tenuissima),* нітеллопсис притуплений (*Nitellopsis obtuse),* едогоній косопоровийдонський *(Oedogonium plagiostomum),* птеросифонія пірчаста (*Pterosiphonia pennata),* пунктарія широколиста (*Punctaria latifolia),* Пунктарія хвиляста (*Punctaria tenuissima),* Пілайєла прибережна *(Pylaiella littoralis),* родохортон пурпуровий *(Rhodochorton purpureum),* сифонокладус маленький *(Siphonocladus pusillus),* Стілонема альсідії (*Stylonema alcidii),* торея найрозгалуженища (*Thorea ramosissima),* Толіпела проліферуюча (*Tolypella prolifera),* вошерия прибрежная (*Vaucheria litorea),* щитолисник звичайний (*Hydrocotyle vulgaris*), альдрованда пухирчата (*Aldrovanda vesiculosa*), цибуля Регеля (*Allium regelianum*), Цинклідот водяний (*Cinclidotus aquaticus).*

Категорія IV – неоцінений. Ситняг багатостебловий (*Eleocharis multicaulis),* пальчатокорінник Фукса (*Dactylorhiza fuchsii),* сальвінія плаваюча (*Salvinia natans*), водяний горіх плаваючий (*Trapa natans*), критмум морський (*Crithmum maritimum*).

У додатку 5 подано всі види водних та прибережно-водних рослин України, які ввійшли до “Червоної книга України. Рослинний світ” (2009).

Контрольні запитання до розділу

1. Яка площа заповідних територій України ?
2. Назвіть завдання фітосозології.
3. Назвіть категорії рідкісних рослин .
4. Скільки видів рослин занесені до Червоної книги України ?
5. Назвіть представників водних рослин, які занесені до Червоної книги України по категоріях.
6. Назвіть рідкісні фітоценози водних рослин ?
7. Назвіть території, на яких прямо охороняється вища водна рослинність?
8. Назвіть нормативно-правові акти, що спрямовані на вирішення завдань щодо збереження різноманіття вищих водних рослин України.
9. Назвіть раритетні асоціації вищої водної рослинності.

XIII. РОСЛИННІ ІНДИКАТОРИ ПОВЕРХНЕВИХ ВОД

Різні елементи гідросфери Землі тісно пов'язані з рослинним покривом. Тому рослинні індикатори можуть бути використані й за вивчення вод морів і океанів, поверхневих вод суші, сніжного покриву, підземних вод.

За вивчення поверхневих вод ботанічні показники використовують для характеристики водного середовища постійних і тимчасових водойм, а також поверхневого стоку з водорозділів.

Акваторії океанів, морів та озер. Склад і розподіл рослинності бентосу і планктону морів та озер є показником освітленості, температури, хімічного складу, маси органічної речовини, переміщення водних мас, льодового режиму [31, 120, 131]. Планктон слугує індикатором гідрологічного стану та походження вод, бентос – показником середнього гідрологічного режиму придонних шарів протягом тривалого часу [38].

Вертикальний розподіл підводної рослинності віддзеркалює зменшення освітленості зі збільшенням глибини. Вздовж узбережжя Чорного моря на верхній субліторалі від 0 до 3–5 *м* освітленість 100000–80000 lux переважають найсвітлолюбивіші види (поліфоти): квіткові *Zostera*, зелені водорості – *Ulva lactuca*, види *Cladophora, Enteromorpha* з домішкою бурих – *Dilophus repens, Padina pavonia* і червоних – *Ceramium ciliatum, Polysiphonia opaca* [38]. Середню субліттораль від 3–5 до 10–15 *м* глибини з освітленням 40000–20000 lux займають помірно світлолюбиві водорості (мезофоти), переважно бурі: *Cystoseira barbata, Dilophus fasciola, Nereia filiformis, Zanardinia prototypus* з домішкою червоних – *Ceramium rubrum*. Нарешті, у нижній субліторалі й еліторалі на глибинах від 10–15 до 50–60 *м*, де освітлення падає до кількох сотень lux, поширені лише тінелюбні (умброфільні) червоні водорості – *Phyllophora nervosa, Dasya pedicellata, Polysiphonia elongata,* а також бурі – *Ectocarpus siliculosus* та ін. За глибиною розповсюдження полі- і мезофітних водоростей можна судити про прозорість води.

Для багатьох водоростей специфічна вузька температурна приуроченість (стенотермність), тому вони можуть бути використані як показники певних теплових властивостей води. Так, наприклад, кріофільна водорість *Phaeocystis pouchetii* з екологічним мінімумом 1,0° С, оптимумом 6° С і максимумом 11,6° С є характерним показником холодних полярних вод [31]. Холодостійкі види родів – *Fucus, Bangia, Enteromorpha* і термофільні водорості родів *Trichodesmium* та більшість *Syracosphaera* трапляються лише у теплих водах за температури близько 20° С. Типовими представниками тропічних вод є донні бурі водорості родів *Sargassum, Sphacelaria*, а також види родів *Siphonaceae, Lithothamnium*.

Зі ступенем мінералізації води тісно пов'язані солестійкі організми. Евгленова водорість *Halosphaera viridis*, наприклад, уникає недостатньо солоні води (нижче 30°/оо). Для солоних морських вод характерні угруповання бурих і червоних водоростей родів *Fucus, Cystoseira, Laminaria, Macrocystis*. Велика кількість водоростей вказує на мезогалобіонтні умови із засоленістю від 3 до 30°/оо. Багато водоростей слугують індикаторами прісних або слабко мінералізованих вод (до 3%), наприклад *Rhizsolenia longyseta*, види *Spirogyra*. У результаті різної чутливості водоростей до засолення їхній розподіл характеризує зміни вод різного ступеня мінералізації. У норвезьких фіордах з падінням засоленості послідовно зникають *Fucus serratus*, потім *F. vesiculosus, F. sherardi* і останнім *F. ceranoides* [98].

Планктонна «мозаїка» також відображає розподіл вод різної солоності. Чутливим індикатором вмісту хлоридів у засолених водах виявилися діатомові водорості [131]. Полігалинні діатомеї – *Nitschia ovalis, Navícula longirostris* – вказують на вміст Cl 60–80 *г/л*, а *Nitschia frustulum* розповсюджена за концентрації Cl 30–50 *г/л*. Відома велика кількість мезогалінніх водоростей – *Amphora commutata, Nitschia apiculata, Melosira nummuloides* – показників умісту Cl від 7 до 20 *г/л* (група *а*), або від 2 до 6 *г/л* (група *в*).

Нарешті, індикаторами низькою засоленості (Cl до 2 *г/л*) слугують *Cyclotella meneghiniana, Thalassiosira fluviatilis*.

В озерах також використовують рослини як індикатори хімічних властивостей води (насиченість органічними речовинами, засоленість легкорозчинними солями). У прісних озерах гумідної зони Європейської частини Російської федерації евтрофні води, які насичені гуміновими сполуками і мінеральними речовинами, супроводжуються багатою прибережної рослинністю з *Oenanthe aquatica, Phragmites communis, Carex lasiocarpa, Menyanthes trifoliata*, а також плаваючими *Nuphar luteum, Nymphaea candida* й зануреними рослинами у воду *Sagittaria sagittifolia, Sparganium simplex*. Оліготрофні, найчистіші бідні органічною речовиною води, характеризуются специфічною рослинністю з видів *Isoetes lacustris, Sparganium affine, Litorella* sp., *Lobelia* sp. Дістрофні води, насичені гуміновими сполуками, кислі, бідні на мінеральні речовини характерні для заболочених лісових і сфагнових торф’янистих територій. У бідних на поживні речовини водоймах перший прибережну смугу формують *Eqisetum fluviatile, Carex acuta*, зелені мохи, які далі у воді змінюються поясами рдесників, гірчака земноводного, їжачої голівки. В озерах арідної зони рослини слугують індикаторами мінералізації води. В озерах Північного Казахстану *Sagittaria sagittifolia, Nymphaea candida, Stratiotes aloides* є індикаторами прісних вод (Поляков, 1952). Інші рослини поширені в засолених озерах (понад 1 *г/л*): *Myriophyllum verticillatum, Nymphoides peltata, Potamogeton compressus* та ін.

Вивчення вертикального розміщення водоростей дає можливість охарактеризувати зміни температури й засоленості. Проводячи гідробіологічні дослідження в оз. Могильному (узбережжя Кольского півострова), С. О. Зернов [31] виявив, що у верхніх шарах (0–5 *м*) живуть прісноводні водорості родів *Rivularia, Enteromorpha, Cladophora*, а на глибині 8–13 *м* удосталь зростає полігалинна червона водорість *Phyllophora brodiaei*. Така вертикальна екологічна сумісність є показником двоярусної природи вод: зверху прісний ярус, внизу – засолений. Прикладом температурної ярусності може слугувати склад і розподіл водоростей Білого моря [35]. Так, у поверхневих відносно теплих (близько 10° С) шарах води поширені бореальні види *Fucus vesiculosus, Laminaria sacharina, Ceramium rubrum*. Глибше 20 *м*, у холодніших горизонтах, де панують нижчі температури, вони змінюються кріофільними арктичними видами *Polysiphonia arctica, Ceratocolax hartzii Phyllophora interrapta*.

Особливістю в розподілі морських водоростей характеризують напрямок та інтенсивність морських течій. Поява теплолюбивої флори у холодних місцях свідчить про наявність теплих течій. Так, поширення теплолюбної водорості *Halosphaera viridis* у холодному Карському морі дозволяє простежити теплі гілки Нордкапської течії [31]. Навпаки, поява холодолюбних водоростей у середніх широтах вказує на проникнення холодних полярних вод. Наприклад, біля західного узбережжя Південної Африки холодостійкі види родів *Laminaria* і *Macrocystis* використовують як індикатори вод холодної Бенгуельської течії [125].

Крім аномалій у розміщенні стенотермних видів, висновки про переміщення водних мас уможливлює вивчення географії водоростей різного ступеня галобіонтності. Прісноводні водорості поширені далеко від берега моря: проти дельт великих (Конго, Амазонка) і дрібних річок (р. Умба) [39], де характерні стокові течії, які опрісняють солоні морські води. Навпаки, полігалинні види проникають у солонуватоводні моря з океанічними водами (атлантичні гілки у Північному морі та ін.).

Гран у 1902 р. встановив, що багато планктонних організмів бувають відмінними індикаторами морських течій. Послідовним розвитком цих ідей стало вивчення планктону Північного моря та складання планктонної «мозаїки», що відображає генетичний склад вод [119, 131]. Автори виділили ряд гідрологічних районів і для кожного дано так названі керівні форми.

Розвиток водної рослинності засвідчує про вертикальне переміщення водних мас. Низхідні потоки, які супроводжують сильні течії, призводять до поліпшення аерації, сольового режиму глибинних шарів і «опусканню» ярусів рослинності. Показником таких явищ слугує поширення великих *Phaeophyceae* до більших глибин близько Оркнейських островів, біля тихоокеанського узбережжя Північної Америки [120]. З підняттям

глибинних вод і збагаченням поверхневих шарів нітратами й фосфатами пов'язані місця найряснішого розвитку фітопланктону біля берегів Алжиру та Аравійського півострова [31]. У полярних морях, навпаки, мінімальна кількість фітопланктону фіксує підняття холодних вод до поверхні, а максимальне – опускання теплих шарів на глибину [38].

В арктичних районах склад фітопланктону може бути використаний як індикатор льодового режиму морів [38]. У цих морях розвиток водоростей починається з того моменту, коли поверхня звільняється від льоду. Отже, ступінь або стадія розвитку планктону свідчить про терміни існування «відкритого» моря. Масовий розвиток «весняних» видів, переважно діатомових, із великим вмістом хлорофілу свідчить про недавнє танення льоду – близько 15–20 днів тому. Причому «ранньовесняні» діатомові – *Thalassiosira gravida, Achnanthes taeniata, Fraguaría oceanica, F. islandica* – розвиваються протягом першої декади, а «пізньовесняні» – *Chaetoceros socialis, Ch. fuгcellatus* – у другу декаду після очищення поверхні моря. Це масове «весняне цвітіння» океану сприяє витрачанню основного запасу поживних речовин у воді, змінюється потім аспектом із переважанням перидіней і незначною кількістю діатомових. Індикатором тривалого (не менше місяця) звільнення води від льоду слугує масовий розвиток «літнього» планктону з малою кількістю хлорофілу – *Peridineum pellucidum, P. brevipes* та ін. з домішкою безбарвних діатомей – *Nitschia seriata, Chaetoceros mitra.*

Прибережно-водну й занурену рослинність можна використовувати як показник гідродинамічних умов в акваторіях озер, річок і водосховищ [13].

У водосховищах і великих річках при невеликих течіях води (до 0,05–0,07 *м/сек*) у помірних хвилях розвиваються смуги рослинних угруповань різноманітного складу: комиш озерний (*Scirpus lacustris*), рогіз широколистий (*Typha latifolia*), глечики жовті (*Nuphar luteum*), водопериця колосиста (*Myriophyllum spicatum*) та ін. На ділянках з швидкою течією (0,07–0,20 *м/сек*) залишаються лише чисті зарості очерету звичайного (*Phragmites communis*), а із занурених – рдесник коливаючий (*Potamogeton fluitans),* образки болотні (*Calla palustris*).

Наявність заростей прибережно-водної рослинності вказує на значне послаблення впливу хвиль на берег. Так, зарості очерету середньої густоти на кожен 1 *м* ширини гасить хвилі на 4–7 % , а підвищеної густоти – на 20 % і зменшують величину динамічного тиску хвилі на берег до 60%. Декілька рядів чагарникових верб (*Salix triandra, S. cinerea*) повністю гасять хвилі висотою 0,5–0,6 *м* і вище. Значно менша хвилезахисна роль дерев.

Зарості занурених рослин гальмують рух води у руслі. Водні рослини за інших рівних умов знижують швидкість течії води на 25% і більше у порівнянні зі швидкістю на вільному від рослин ділянці річки.

Приливні зони морського узбережжя

Розподіл рослинності на низинних морських узбережжях відповідає тривалості припливів [44]. По берегах Мезенской затоки Білого моря на ділянках, які піддаються найтривалішому і щоденному заливанню водами, переважає болотно-солончакова рослинність: угруповання водяної сосонки приморської (*Hippuris maritima),* мітлиці білуватої *(Agrostis albida), мітлиці приморської (A. maritima),* ситняга однолускового *(Eleocharis euuniglumis),* покісниці приморської *(Puccinellia maritima),* покісниці шведської *(P. suecica)* [43]. Ділянки тераси, які заливаються щодня, але на коротший період і краще дреновані, зайняті лучно-солончаковою рослинністю: угруповання подорожника (*Plantago subpolaris),* ситника Жерара (*Juncus gerardii*), подорожника морського (*Plantago maritima),* тризубця морського (*Triglochin maritima),* китника тростинового (*Alopecurus ventricosus),* осоки обгортаючої *(Carex subspathacea)* і пирію повзучого (*Elytrigia repens),* розподіл яких залежить від засоленості ґрунтів. Підвищені й віддалені від узбережжя ділянки морської тераси, не піддаються щоденним припливам, затоплюються біля двох раз на місяць під час високих сізигійних припливів і сильних штормів. Вони зайняті лучно-болотною рослинністю, де в залежності від зволоження й засолення ґрунтів переважають осока норвежська (*Carex norvegica),* костриця червона (*Festuca rubra),* мітлиця велетенська (*Agrostis alba),* куничник непомітний (*Calamagrostis neglecta),* очерет звичайний (*Phragmites communis*). Незаливна приморська рівнина зайнята суходільною рослинністю зі злаково-разнотравними угрупованнями з кострицею червоною (*Festuca rubra),* цибулею скорода (*Allium schoenoprasum),* білозіром болотним (*Parnassia palustris),* шолудивником кільчастим (*Pedicularis verticillata),* горошком мишачим (*Vicia cracca)*.

Характер рослинності приливних зон змінюється у залежності від географічних умов [44]. Для рослинності морських терас, як зазначав А.А. Корчагін [44], характерні такі зональні закономірності: з півночі на південь заболоченість зменшується, а кількість галофітів, навпаки, збільшується. Значний інтерес являє використання ботанічних ознак для визначення повторюваності цунамі і протяжності хвиленебезпечних зон. Як показали спостереження Міллера, здійснені в 1958 р. [133] в одній із заток південно-західного узбережжя Аляски, вздовж берегів, підданих у 1954 р. навалою гігантських хвиль, простягаються смуги повністю порушених деревних насаджень, повалених стовбурів, змитих чагарників та трав'янистих рослин. На узбережжі можна виявити сліди попередніх, ще потужніших хвиль. Так, вище розташована смуга молодих заростей тополі, вільхи, ялини, вік яких, судячи з підрахунку річних кілець, коливається близько 14–17 років. Уздовж верхньої межі цієї смуги на стовбурах найстаріших дерев спостерігаються механічні пошкодження, які дендрометричним методом датуються тим же

часом. Ця смуга завширшки біля 60 *м* маркує зону руйнування гігантської хвилі 1936 р. Ще вище розташована смуга густих зрілих ялинників завширшки близько 600 м. На висоті близько 24 м вона різко переходить у корінні ялинові ліси, які не піддаються із моря хвильовим руйнуванням.

Знайдені пошкодження на викинутих із моря хвилею стовбурах старих дерев дозволяють датувати те цунамі 1850–1853 рр. Отже, завдяки аналізу рослинності узбережжя можна визначити хвиленебезпечні зони.

Розподіл рослинності відображає тривалість затоплення заплави талими водами. У рівнинних умовах помірної зони Європейської частини бувшого СРСР [72, 99] низинні ділянки заплави, заливаються на тривалий термін – понад 50 днів, зайняті простими за складом, несформовані угруповання гігрофільного різнотрав'я, осок і гігромезофільних злаків: лепешняка звичайного (*Glyceria aquatica*), осоки гострої (*Carex gracilis),* осоки водяної *(C. aquatilis),* бекманії звичайної (*Beckmannia eruciformis),* очеретянки звичайної (*Digraphis arundinacea).* Середні рівні заплави затоплюються на коротші терміни – 20–30 днів. Тут поширені складні мезофітні, різнотравно-злакові угруповання: китника лучного (*Alopecurus pratensis),* мітлиці велетенської (*Agrostis alba),* тимофіївки лучної (*Phleum pratense),* конюшини гірської (*Trifolium montanum),* дріка красильного (*Genista tinctoria).* Верхні рівні й віддалені від річки ділянки заплави заливаються на короткий термін (до 10 днів). Вони зайняті зрідженими травостоями з низькорослих заплавних рослин: осоки чорної (*Carex nigra),* осоки Шмідта *(C. schmidtii),* келерії Делявіня (*Koeleria delavignei),* костриці червоної (*Festuca rubra),* тонконога лучного (*Poa pratensis)* та ін.

Індикаторами незаплавних ділянок є різні групіровки суходільних лук-ів, лишайники і сфагнові оліготрофні мохи, які не витримують затоплення. Нижня межа появи епіфітних лишайників на корі дерев, що зростають у межах заплави, слугує індикатором максимального рівня у паводок.

Найстійкіші до затоплення види – верба попеляста (*Salix cinerea),* в. біла (*S. alba),* в. тричинкова (*S. triandra),* в. прутовидна (*S. rossica),* ясен пенсільванський (*Fraxinus pennsylvanica)* – витримують регулярне затоплення до 6 місяців і нерегулярне – протягом усього року. Стійкі до затоплення до 3–5 місяців: вільха клейка (*Alnus glutinosa),* береза пухната (*Betula pubescens),* тополя чорна (*Populus nigra),* маслинка вузьколиста (*Elaeagnus angustifolia),* до 3–4 місяців – верба гостролиста (*Salix acutifolia), верба каспійська (S. caspica).* Витримують затоплення тривалістю 1,5–3 місяці осика (*Populus tremula),* тамарикс галузистий (*Tamarix ramosissima),* крушина ламка (*Frangula alnus),* черемха звичайна (*Padus racemosa)* та ін. Негативними індикаторами затоплення є багато хвойних, зокрема модрина сибірська (*Larix sibirica),* сосна сибірська *(Pinus sibirica),* ялина європейська (*Picea excelsa)* та ін.

Специфічні умови заплавного режиму впливають і на флору заплави. На луках Середньої Волги А. П. Шенніков [100] відзначає ряд різновидів, які приурочені виключно до заплави: *Eleocharis eupalustris* var. *glaucescens*, жовтець великоквітковий *(Ranunculus polyanthemus)* var. *wolgensis*, дрік красильний *(Genista tinctoria)* var. *latifolia*.

Індикаторами періодичного затоплення слугують морфологічні ознаки. У дерев і чагарників, що зростають у межах затопленої заплави, стовбури і гілки бувають зігнуті у напрямку течії. На стовбурах дерев спостерігаються сліди поранень кригою. Висота пошкоджень відповідає рівню води у паводок.

Періодично затоплювальні зниження

Замкнуті зниження зі змінним гідрологічним режимом характерні для субарідних умов степів і напівпустель. Індикатором змінного зволоження слугує екологічна сумісність в однім угрупованні рослин помірно зволожених видів – підмаренник справжній (*Galium verum*), оман британський (*Inula britannica)* й надмірно зволожених луків – куга озерна (*Schoenoplectus lacustris),* сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*). Ця сумісність є наслідком перезволоження ґрунту одну частину вегетаційного періоду, висихання ґрунту та глибокого опускання ґрунтових вод – в іншу. Прямими індикаторами гідрологічного режиму лиманів і впадин слугують рослини, які приурочені до ґрунтів з підвищеною вологістю. Наявність мезогігрофітної рослинності у зниженнях степів та напівпустель вказує на місця тимчасової концентрації поверхневих вод. Чим гігрофільніша рослинність, тим триваліше затоплення цієї ділянки. Негативними індикаторами затоплення ґрунтів є ксерофіти – костриця борозниста (*Festuca sulcata),* полин Лерхе (*Artemisia lercheana*).

Існує тісна залежність між рослинними угрупованнями і тривалістю затоплення лиманів і впадин. На одному з лиманів Цілиноградської області [81] розташоване у центральній частині лиману осоково-ситникове угруповання затоплюється талими водами весною на 67 днів товщею води, яка досягає 67 *см*. Пирієво-бекманієві угруповання затоплюється на 58 днів глибиною 59 *см*, пирієво-стоколосово-китникові – на 50 днів товщею води до 38 *см*. Оточуючі угруповання, займають пологі схили, які затоплюються на коротший термін: пирієво-куничниково-стоколосово-різнотравні на 28–24 дні, різнотравно-злакові – на 22. На нетривалий період не кожного року затоплюються розташовані по краях знижень лучно-степові угруповання. Не затоплюються у звичайні роки різнотравно-пирієво-типчакові, пирієво-типчаково-полинові угруповання.

У напівпустельних лиманах велике значення мають повторюваність затоплення, ніж його тривалість [83]. На лиманах Заволжжя дно, яке

затоплюється щорічно або чотири роки із п’яти, заселено такими гігрофітами: очерет звичайний (*Phragmites communis*), комиш озерний (*Scirpus lacustris*), осока гостра (*Carex acuta*). Зона чотири-, трикратного затоплення простежується осоково (осока гостра (*Carex acuta*), ситник Жерара (*Juncus gerardii*) – злаковими (пирій повзучий (*Elytrigia repens),* бекманія звичайна *(Beckmania eruciformis*)) фітоценозами.

У разі зменшення затоплення до трьох – двох раз у п’ятирічний період переважають злаково-осокові угруповання – пирій повзучий (*Elytrigia repens*), чаполоч пахуча *(Hierochloe odorata),* осока пони*кла (Carex nutans).* Околиці лиманів, затоплюються раз у п’ять років, зайняті злаковими угрупованнями, домінантами яких є китник лучний (*Alopecurus pratensis),* пирій повзучий (*Elytrigia repens),* житняк гребінчастий (*Agropyrum pectinatum).* Уздовж меж затоплювання простягається кільце галофітів – галіміона бородавчаста (*Atriplex verrucifera),* камфоросма монпелійська (*Camphorosma monspeliaca*), за якими розташовуються полиново-злакові напівпустелі.

Рослинність може прямо вказувати не тільки на затоплювані площі, але й межі періодичного затоплення. Уздовж меж затоплення відкладається значна частина плаваючих рослинних і тваринних решток, мулу. Тут формуються ґрунти, які вирізняються значною гумусованістю, великою кількістю азоту, внаслідок чого межі затоплення маркуються щільними заростями нітрофільних рослин, переважно однорічних бур’янів. Деякі рослини (тамарикс, верблюжа колючка, бульбокомиш) інколи рясно відновлюються вздовж меж затоплення і маркують їх.

XIV. ІНСТРУМЕНТАРІЙ ТА МЕТОДИ ДЛЯ ДОСЛІДЖЕННЯ ВОДНОЇ РОСЛИННОСТІ

Для характеристики умов місцезростання водної рослинності, виявлення закономірностей від яких залежить її склад, життєвість і розподіл у водоймі, та щоб мати загальні уявлення про водойму потрібно отримати дані про її морфологію, особливо про характер прибережної зони та її продуктивність у залежності від завдань, які стоять перед дослідником. Наведемо короткі відомості про деякі прості прилади для дослідження водної рослинності.

Вимір глибини проводиться лотом з використання грузиків або наміткою на річках і мілких озерах **(**рис.211**).**

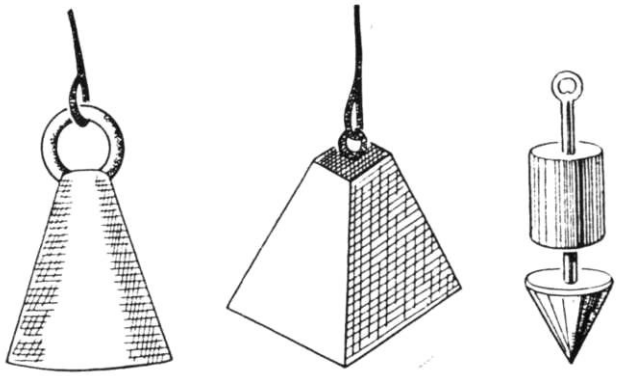

Рис. 211. Грузики-лотики (ліворуч) і лот з воронкою (праворуч).

Намітка – це дерев'яний рівний гладенький брусок, довжиною біля 3 *м*, в діаметрі 3–6 *см* з помітками через 25 *см* пофарбований світлою масляною фарбою. Лот – це металічний грузик з вушком до якого прив'язують, з мітками через 20 *см*, шпагат або вірьовку. Цими приладами і вимірюють глибину водойми.

Для кількісного обліку водної рослинності використовують водяні грабельки завдовжки до 3 *м* (рис.212).

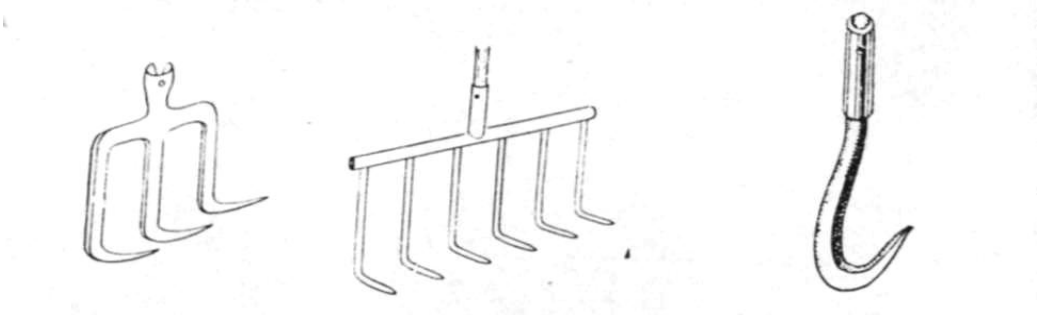

Рис.212. Три- і шестизубцеві водяні грабельки (ліворуч) і серпоподібний ніж (праворуч).

Один із них має поперечну планку завдовжки 13 *см*, довжина зубців 16 *см*, довжина згину зубця 6 *см* і втулку для держака. Інший має поперечну планку завтовшки 0,5 *см*, завширшки 1,5 *см* і приблизно завдовжки 15 *см*. Замість планки можна використати залізну трубу діаметром до 1 *см*. До планки на віддалі 2,5 *см* приварюють зубці і втулку для держака, який може бути завдовжки 3,5–4 *м*.

Грабельками зручно збирати всі рослини, що занурені у воду, з плаваючими листками і деяких видів, які підносяться над водою. Краще цю роботу проводити з човна. Піднімання грабельків здійснюють вертикально, або з нахилом. Перед підйомом з води грабельки перевертають зубцями до гори. Варто на держак нанести мітки через 20–30 *см*, у такому випадку є можливість виміряти і глибину водойми.

Серпоподібний ніж виготовляють із сталі у формі сильно зігнутого серпа (рис. 213) із втулкою для держака завдовжки 2–3 *м*. Лезо має бути з внутрішнього боку, а його кінець заокруглений. Використовують для підрізування кореневищ водних рослин.

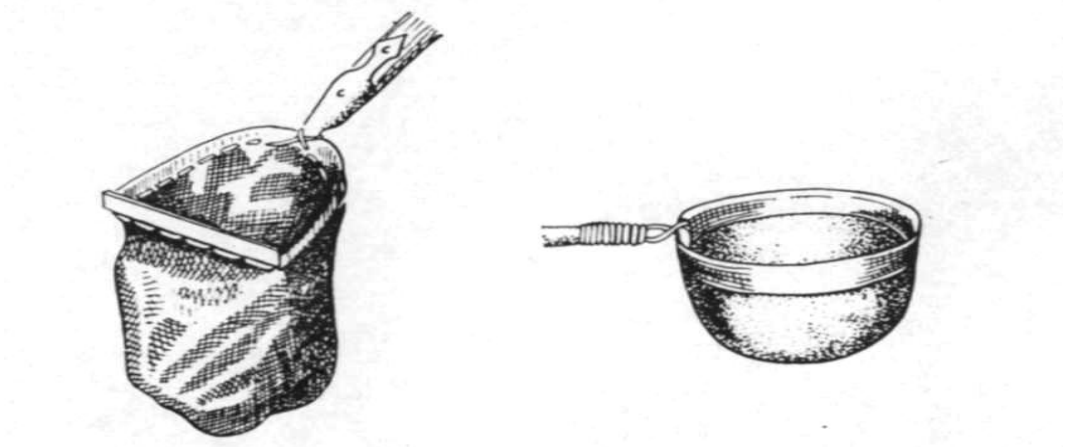

Рис. 213. Шкребок (ліворуч) і сачок-промивалка (праворуч).

Шкребок має підковоподібну форму у вигляді металевого обруча.

До випуклого боку обода приварена втулка для держака, а до вільних кінців обруч прикріплений стальними смужками, одна зі сторін якої (на 2–3 *см*) виступає за обід, вона загострена і зігнута вгору під кутом в 45 ^{0}С. З іншої сторони цієї смужки і по ободу роблять отвори для закріплення мішка з дрібноочкової рибацької сітки. Висота обруча 8–20 *см*, ширина – 3–4 *см*, довжина стальної смужки 6–18 *см*. Скребком зручно збирати дрібні донні рослини на твердих субстратах, особливо там, де вони надзвичайно зріджені.

Сачок (рис.215) має міцний обруч в діаметрі 20–25 *см* з мішком із нещільної тканини і дерев'яною ручкою біля 1 *м*. Сачок слугує для збирання дрібних рослин на поверхні чи у товщі води під час скошування їх на пробних ділянках.

Для збирання водних рослин із дна водойми використовують драги Раменського (рис. 214) і чотирикуткову з зубцями (рис. 215) та досконаліші для гідробіологічних робіт (рис. 216).

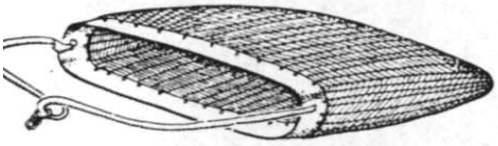

Рис. 214. Драга Раменського.

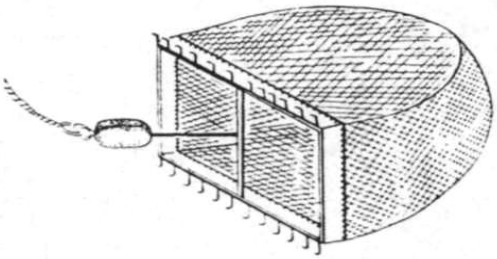

Рис. 215. Чотирикутна драга із зубцями.

Для розглядання дна водойми й дослідження підводних заростей водних рослин із неспокійною водною поверхнею, або з непрозорою водою використовують оглядову трубу (рис. 217), яка запропонована Г. Гамсом [130]. Цей інструментарій детально описаний В. М. Катанською [29], де можна детально ознайомитися з ними.

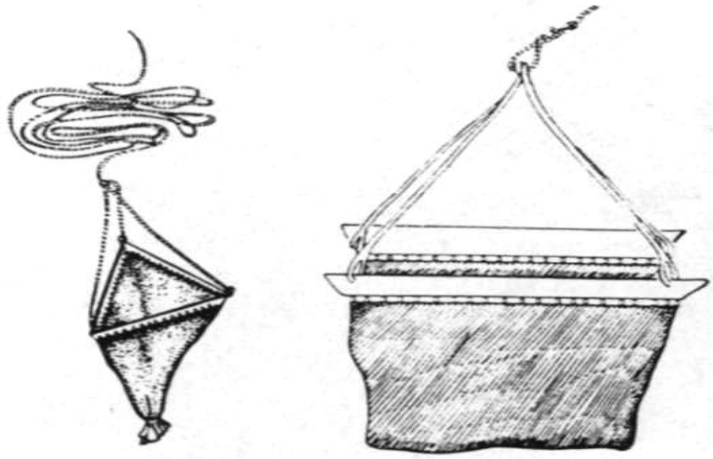

Рис. 216. Драги для гідробіологічних робіт накидна драга (ліворуч) і прямокутна.

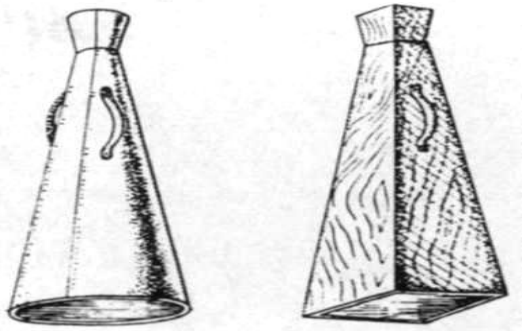

Рис. 217. Оглядові труби металева ліворуч) і дерев'яна чотирикутна.

Для кількісного обліку рослин на одиницю площі використовують визначення проективного покриття, відбору зразків, для обліку фітомаси в угрупованнях усіх груп рослин використовують рамки площею 0,25, 0,5 і 1 *кв. м.*, краще квадратні. Їх виготовляють із дерева, алюмінію, або синтетичних труб (рис. 215–217).

Для зрізування рослин із ділянок використовують косу великих розмірів із перпендикулярним лезом до осі кісся (рис. 218). Для зручності роботи з човна на глибоких місцях потрібно, щоб вільний кінець кісся з дотиком коси до дна був над водою 1,0–1,5 *м*. Косять дрібними ривками.

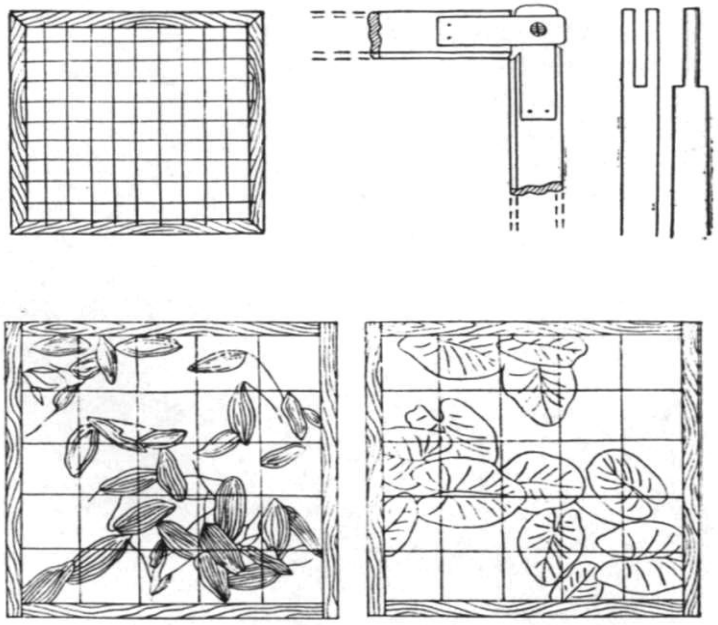

Рис. 218. Дерев'яна рамка для підрахунку рослин з масштабною сіткою. Зверху праворуч – *з'єднання рейок.*

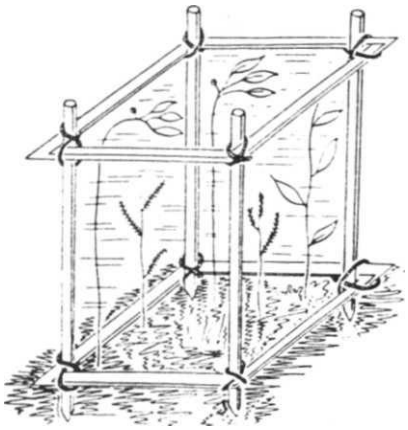

Рис. 219. Подвійна рамка для обліку рослин на малих глибинах.

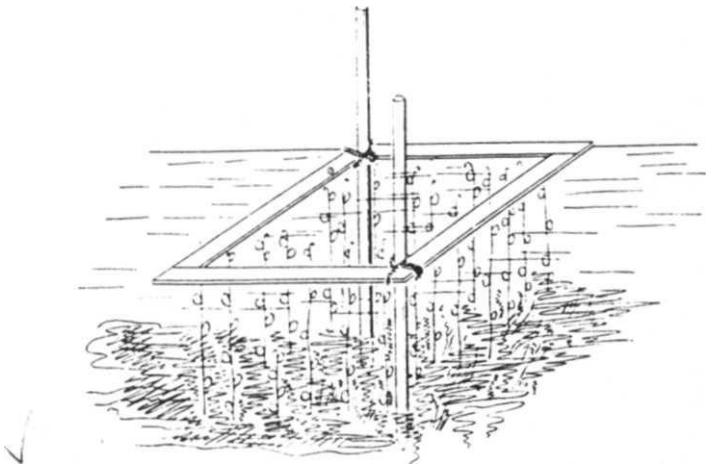

Рис. 220. Встановлення і скріплення рамки у кутках перед скошуванням рослин

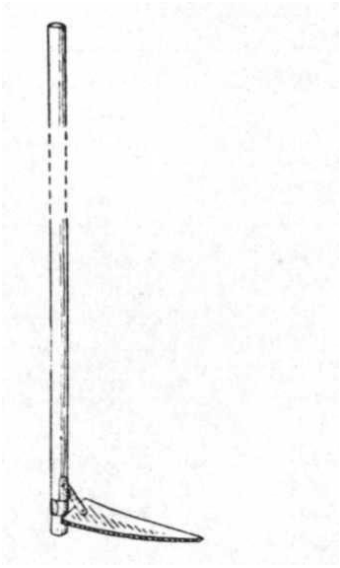

Рис. 221. Коса з коротким лезом

Косу використовують для зрізу рослин за визначення фітомаси методом пробних ділянок. Її використання доцільне на глибинах, які не перевищують 2,5 *м*, у безвітряну погоду.

Для ботанічних досліджень водної рослинності використовують окрім названих інструментів і такі: *дночерпаки*, *двосторонні водяні граблі*, *заростечерпаки*, *шкребки*, *прилади для зрізування зразків фітомаси*, *біоценометри* різних модифікацій та багато інших, які детально описані В. М. Катанською [38].

Описування і картування водної рослинності

Перед виконанням цієї роботи потрібно познайомитися з літературними та іншими матеріалами про об'єкт який вивчають. Це дасть змогу швидше провести дослідження водойм. За проведеня польових маршрутних рекогносцирувальних досліджень дають загальну характеристику рослинності водойми: флора, яка домінує в рослинному покриві формації, особливості її розподілу. За детально-маршрутних польових досліджень складають повну характеристику рослинності водойми з виділенням і класифікацією одиниць рослинності, їхнього складу, будови, екологію, розміщення та площу.

Дослідження водної рослинності трудомістка робота, і потребує спеціального транспорту, знарядь. Одним оглядом рослинності водойми з берега обійтися неможливо. Для цього потрібен човен з веслами, тичка завдовжки 2–3 *м* з роздвоєним кінцем, яка слугує якорем під час опису пробних ділянок. Краще працювати вдвох. У невеликих водоймах, озерцях, ставках можна користуватися і гумовим човном. Перед описом проводять рекогносцирувальний об'їзд. Під час об'їзду роблять зупинки для опису рослинних угруповань. У польовий щоденник записують про закономірності розподілу рослинності на побережжі, її склад, фізіономічність (зовнішній вигляд) і життєвість, екологічні умови та виконують окомірні зарисовки розподілу угруповань на окремих ділянках водойми. У різних місцях водойми закладають екологічні профілі, лінійні трансекти, на яких проводять опис і облік рослинності, встановлюють розміри фітоценозів та поясів прибережної рослинності. Ці матеріали використовують під час складання картосхеми розподілу рослинності у водоймі. Кількість описів залежить від характеру заростання водойми, розмірів і мети дослідження.

Картування. Особливості картування водної рослинності описані А.П. Белавською [6]. За складання картосхем не обмежуються нанесенням меж видимої рослинності, а необхідно наносити і межі угруповань, які

знаходяться під водою та придонні. Для цього використовують відповідний інструмент. Складання картосхем розподілу водної рослинності проводять окомірно з човна, або виміром віддалі різних типів рослинності гребками, мірною мотузкою, біля берегів – рулеткою, мірною вірьовкою. За оформлення картосхем розподілу рослинності у водоймах для позначення різних одиниць рослинності (асоціацій, формацій) використовують умовні позначки. Кожний дослідник використовує свої власні позначки і заштриховування. Надводні рослини позначають вертикальними лініями, плаваючі – кружечками, занурені – трикутниками (рдесники), квадратами, прямокутниками тощо. Для позначення заростей рослинності штрихуванням: для формацій надводних рослин пропонується похила штриховка вправо, для плаваючих – звивиста горизонтальна, для занурених – вертикальна. Штриховку наносять рідко для позначення буквами рослинних угруповань. За картами визначають площу рослинності водойми.

Для визначення стану заростання ставків використовують такі позначки:

+ 5 – заростання надмірне, рослинністю покрито понад 50% поверхні ставка;

5 – надзвичайно велике – 36–50%;

4 – велике – 21–35%;

3 – середнє – 11–20%;

2 – незначне – 3–10%;

1 – мізерне – 1–2%.

Дослідження водної рослинності та вивчення структури фітоценозу. Подаємо деякі терміни й поняття, які використовують за умов дослідження водної рослинності. Геоботаніки вкладали різний зміст у поняття фітоценоз. Зокрема, відомий російський вчений В.М. Сукачов [84] фітоценоз характеризував так: «Под фитоценозом (растительним сообществом) надлежить понимать всякую совокупность растений на даном участке территории, находящуюся в состоянии взаимозависимости и характеризующуюся как определенным составом и строением, так и определенным взаимоотношением со средой. Эта взаимозависимость определяется тем, что растения ведут борьбу за существования других и этим иногда определяют возможность существования известных растений в фитоценозах». Можна було б навести ще ряд визначень поняття фітоценоз, але гадаємо, що зрозуміло: фітоценоз – це сукупність рослинних організмів, що зростають на певній ділянці території і тісно взаємодіють як між собою, так і з умовами навколишнього середовища. У результаті чого виникають нові кількісні й якісні взаємини між компонентами фітоценозу, які визначають його флористичний склад, структуру, життєдіяльність, зміну, стійкість та продуктивність, а значить, і певну господарську значимість та біологічну цінність.

Синузія – це екологічно й просторово відособлена частина рослинного угруповання. З точки зору ярусного почленування, кожний ярус фітоценозу, по суті, є синузією, оскільки він має чітко окреслене просторове виявлення та геоморфологічну приуроченість, яка, в свою чергу, визначається своїми екологічними характеристиками місцезростання. Вирізняють основні, або едифікаторні, синузії, які формують найбільшу фітомасу і визначають середовище рослинного угруповання, й підпорядковані синузії [51].

Складові фітоценозу за їх участю у створенні фітомаси й проективного покриття поділяють на едифікатори – будівники угруповання, які визначають фітоценотичне середовище, і есектатори – супутники, виповнюючі види, що мало впливають на формування середовища з середини [84]. Домінанти – це переважаючі, пануючі у фітоценозі і його ярусах види. Їх буває декілька. Другорядні домінанти й едифікатори називають субдомінантами і субедифікаторами. Списки едифікаторів та домінант рослинного угруповання водних рослин подає Є. М. Лавренко [51]. Надзвичайно детально вивчений едифікатор рослинного покриву водойм *Phragmites australis* [34].

Характерними видами, вважають ті, які найбільш відтворюють екологічні й фітоценотичні умови середовища і значимо впливають на них своєю чисельністю, проективним покриттям, життєвістю та стійкістю, масою тощо. Встановленого розуміння ярусності для водних рослин немає. О.О. Корчагін [44] запропонував для водної рослинності виділяти 3 основні яруси (з під'ярусами по висоті)): 1. Надводний. 2. Наводний. 3. Підводний, Б.О. Биков (1957) – 5 ярусів: 5. Надводних трав. 4. Плаваючих трав. 3. Високих трав. 2. Низьких трав.1. Придонних трав. В. М. Катанська [37] виділяє 7 ярусів: надводний – високих, середньо високих і низьких надводних рослин (трави 1-, 2-, 3-ої величини); Плаваючий – із плаваючими листками рослин; підводний – високих, середньо високих підводних рослин і придонних маленьких приземистих рослин – придонний.

Описи водної рослинності та вивчення структури фітоценозу проводяться на облікових ділянках [99, 106, 107, 115] детально описані методи, які використовують геоботаніки у дослідженнях болотної та наземної рослинності. Під час вивчення водної рослинності цим питанням не приділяється належної уваги [38, 60]. Розміри пробних ділянок, такі ж, як і для наземних трав'яних угруповань. Кількість та розмір пробних площадок для визначення рясності, проективного покриття та інших елементів структури фітоценозу залежать від будови травостою, його щільності, однорідності та інших ознак.

Описи фітоценозів проводять на пробних ділянках розміром 100 *кв. м*, зазвичай у формі квадрату (10 х 10 *м*), які закладаються у найхарактерніших місцях виділеного водного рослинного угруповання з одноманітними

екологічними умовами. Межі виділяють на око або жердинами, рулеткою, мірною вірьовкою з установкою буйків чи віх. Описи фітоценозів на пробних ділянках потрібно занотовувати на спеціальних бланках (див. бланк опису рослинності). У них записують: загальний стан фітоценозу, його фізіономічність, флористичний склад, рясність, характер розміщення (рівномірно, плямами, групами, поодиноко), ярусність, висота рослин за ярусами і висота їхньої надводної частини, проективне покриття – загальне для всього травостою й для кожного ярусу окремо (якщо можливо і для виду), життєвість, фенологічний стан (позначка фенофаз: вегетації – *в.*, бутонізації – б., цвітіння – цв., плодоношення включає дозрівання плодів – *д.п.*, наявність стиглих плодів і утворення насіння – *н.*, відмирання – *від.*).

У випадку, коли визначають рясність і трапляння (зустрічність), то записи заносять у бланк. Теж саме стосується й опису характеристики місцезростання фітоценозу; глибина (у верхній і нижній межі), температура води – на дні й біля поверхні, властивість донних відкладів окомірно.

Флористичний склад передбачає повний список рослин, які формують фітоценоз. У бланк заносять усі види, що трапляються на пробній ділянці. Рослинам, яких дослідник не знає, присвоюють порядковий номер і беруть до гербарію, а в етикетці зазначають умовний номер та номер опису. Виявлення видів рослин краще проводити за ярусами, спочатку з верхнього – надводного. Для виявлення видів рослин потрібно користуватися водяними грабельками, або оглядовою трубою.

Рясність – це ступінь участі виду у фітоценозі. Для цього краще використовувати бальну шкалу Друде:

Шкала оцінки рясності видів за Друде.

Soc. (sociales) – 6 (рясно, утворює фон, змикається);

Cop. (copiosae) – 5 (надзвичайно багато);

Cop 2 – 4 (багато);

Cop 1 – 3 (не багато);

Sp. (sparsae) – 2 (мало, в малих кількостях, вкраплини в основний фон інших рослин);

Sol. (solitariae) – 1 (поодиноко);

Un. (unicum) – трапляється в єдиному примірнику;

Gr. (gregarius) – трапляється групами (ця позначка ставиться поряд з категоріями рясності).

У дослідженнях водної рослинності використовують і *об'ємну рясність рослин* (співвідношення суми об'ємів тих просторів, які лежать у середині розгалужень кожної рослини певного виду, до всього об'єму води, зайнятого угрупованням.

Чисельність (густота, щільність) визначають перерахунком екземплярів рослин або їхніх пагонів (у кореневищних видів) на одиницю площі.

Такий перерахунок проводиться на 1 *м*^{2} у трикратній повторності. Підраховані рослини надламують. В угрупованнях плаваючих і занурених рослин на незначних глибинах (0,5–0,6 *м*) підрахунки роблять з човна за накладеної на поверхню води рами. Складно підраховувати стебла занурених у воду ламких рослин (види *Ceratophyllum*) або укорінених на дні (щільних заростей *Najas marina* та ін.).

Густота стояння виду визначається виміром віддалі між основами окремих екземплярів або різних видів на обліковій ділянці (метод віддалей). Випадкова особина приймається за центр, і від неї вимірюється віддаль до чотирьох найближчих особин окремого виду. У подальшому теж саме роблять від інших особин досліджуваного виду. Рекомендується визначати і площу основ рослин.

Проективне покриття це площа горизонтальних проекцій рослин на поверхню ґрунту (дна), виражена у відсотках від пробної площі, яка приймається за 100%. Вирізняють загальне проективне покриття, ярусне покриття і проективну рясність – проективне покриття окремих видів. Дійсне покриття – це площа дна зайнята основами стебел рослин. Проективне покриття визначається пристосуваннями, які запропонував Л. Г. Раменський [71] за допомогою сітки, дзеркальної сітки, масштабної вилочки (рис. 222). Проективне покриття можна визначати й окомірно. Цей метод широко використовують під час маршрутних досліджень.

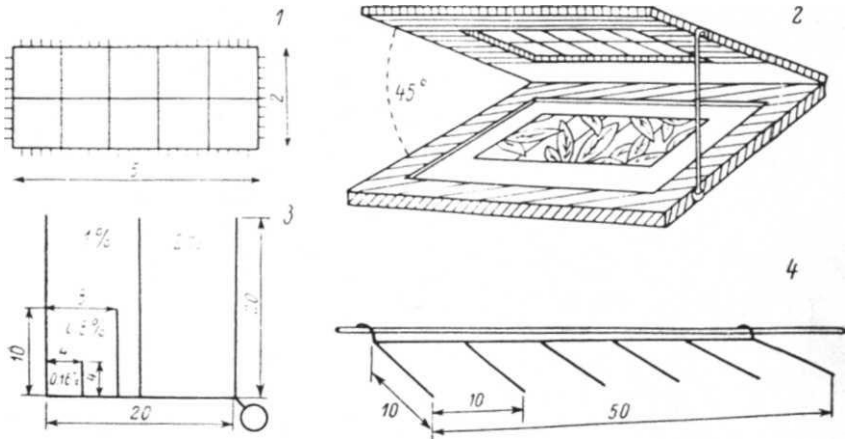

Рис. 222. Прилади Раменського для кількісного обліку рослин.
1 – сіточка; г – дзеркальна сіточка; 3 – масштабна вилочка;
4 – трансектна вилочка. Розмір в см.

Трапляння (з*устрічність*) – частота знаходження виду визначається маленькою обліковою ділянкою, яка закладена на пробній площі у фітоценозі. Розмір облікової ділянки 0,1–1,0 *м*^{2}, кількість 25–50 *шт.* залежно від розмірів фітоценозів. Зустрічність визначається у % стосовно

до кількості облікових ділянок, на яких трапляється вид, до загальної кількості облікових площадок.

Життєвість – ступінь розвитку чи пригніченості виду у фітоценозі. У геоботаніці використовують такі категорії життєвості виду:

З – вид у фітоценозі проходить повний цикл розвитку і нормально росте, розвивається, вегетує, цвіте й плодоносить, висіває та поширює плоди і насіння;

З а – вид у фітоценозі проходить повний цикл розвитку, де всі його фази (вегетації, бутонізації, цвітіння і плодоношення) завершуються й утворюється насіння, але з низькою активністю, поширення плодів та насіння; вид має дещо послаблену життєвість, пасивний;

З б – вид у фітоценозі проходить усі стадії розвитку, але не досягає звичайних розмірів, не висіває насіння;

2 – вид у фітоценозі має оптимально виявлені й розвинені вегетативні органи, вегетує, навіть цвіте, але не завершує повний цикл розвитку, не утворює плодів і насіння;

1 – вид тільки вегетує, має пригнічений стан, не цвіте і не плодоносить, не розвиває генеративних органів, часто відмирає у стадії молодих ростків.

Характер розміщення виду – вказується як розміщений вид на території дослідження: воно може бути груповим (*гр.*), дифузним – *диф.*, суцільним – *суц.*, плямистим – *пл.*, поодиноким – *пооод*.

Об'єми рослин визначаються шляхом занурення рослин у мірний посуд і вираховують за об'ємом витісненої води.

Бланки опису водної рослинності **(табл. 1).**

Таблиця 1. – **Моховий покрив і водорості**

Загальні зауваження (характер розповсюдження, ступінь однорідності, стан тощо) _____
_____

Потужність мохового покриву: плаваючого_____,
прикріпленого до дна_____

Назва рослини	Рясність шт/ $м^2$	Проективне покриття, %	Характер розміщення	Примітка

№ проб води, ґрунту _____
Вплив людини _____

Ступінь поїдання птахами, тваринами _____
_____
Примітка _____
_____

Підпис

Зведена таблиця розповсюдження рослин у ряді водойм

Назва рослин	Водойми							
Phragmites australis	+++	+++	+++	+	+	++	++	++
Scirpus lacustris	+++	+	+++	++	+++	+	+++	++
Potamogeton perfoliatum	–	+	+	++	–	+	++	+++

Примітка. Вид трапляється +++ – масово; ++ – часто (зазвичай); + – зрідка і рідко; – – відсутній.

Форма запису при визначенні фітомаси

Асоціація_____№ укосу _____
Водойма (назва і географічне положення) _____
Дата_____Місцерозташування у водоймі_____
Глибина_____Донні відклади (візуально)_____
Спосіб взяття укосу_____

Рослина та її частини	Кіль-кість екз., *шт.*	Вага, *г*			Дата зва-жування		Кількість мішків, шт.	Примітка
		Сирої	Повітря-носухої	Абс. сухої	У сирому вигляді	У сухому вигляді		
Очерет звичайний								
Стебла								
листя								
суцвіття								
Сухі стебла (сухостій)								

Кількісна характеристика видів рослин

Назва рослини, висота, *см*	Кількість екземплярів, *шт*.	Діаметр стебла (при корені), *екз./см*
Очерет звичайний		
600–610	4	1/2,2–1/1,9–1/2,3–1/2,4
580–590	13	6/2,2–4/2,3–2,5–2/2,4
190–200	18	5/1,3–2/1,2–6/1,1–5/1,4

Після кінцевого опрацювання укосів (зважування у повітряно-сухому й абсолютно-сухому станах) складають наступні таблиці, які характеризують фітомасу.

№ укосу	Місце взяття проби, глибина м, донні відклади	Дата	Рослина та її частини	Кількість,екз.	Висота, *см*		Діаметр, *см*		Вага, *г*			Втрати у вазі під час висушуванні,%
					Макс.	Сер.	Макс.	Сер.	Сира	Повітр.-суха	Абс.суха	
Фітоценоз												
Фітоценоз												

Зразок записів у журналі результатів визначення рясності й трапляння (зустрічності) у фітоценозі

Фітоценоз_____ № пробної ділянки _____Розмір облікової ділянки _____

Назва рослини	Номера облікових площадок														Зустрічність, % або рясність, *шт*.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	…	…	…	….	24	25	

Зведена таблиця фітомаси

_____ Формації (асоціації)

в озері (водоймі)_____в 2011 р.

(у цьому випадку очеретяної формації)

Озеро_____

Кількість укосів	90	
Дата	25 VI–25 VIII	VII
Переважаюча фенофаза	в, б, ц	б
Глибина, *м*	0,1–1,5	0,15
Параметри характеристик		
Кількість пагонів, екз./м^2	19–385	200
у тому числі генеративних	Немає – 266	37
висота пагонів, *см*.		
середня	700 – 300	160
найбільша	130 – 350	220
Діаметр пагонів (біля кореня), *см*.		
середня	0,4 – 0,8	0,6
найбільша		
Маса, *г/м*^{2}		
укосів в цілому		
СР	620 – 8125	3560
ПСР	260 – 3605	1540
АСР	230 – 3376	1390
листя		
СР	150 – 1960	980
ПСР	60 – 680	980
АСР	58 – 643	347
Відношення СР листя до СР укосу в цілому, %	13,5 – 45,9	27,7
Втрата маси під час висушування, % укосу в цілому		
від СР до ПСР	42.2 – 72.1	57.8
від СР до АСР	50.9 – 73.6	60,7
від ПСР до АСР	5,5 – 8,6	7,0
листя		
від СР до ПСР	40,0 – 74,3	61,2
від СР до АСР	44,6 – 75,7	68,8
від ПСР до АСР	4,0 – 9,2	6,5

Примітка. За зведення в таблиці даних в угрупованнях різних видів рослин беруться тільки ті параметри, для яких отримані цифрові показники. СР – суха речовина, ПСР – повітряно-суха речовина, АСР – абсолютно суха речовина.

Зведена таблиця надземної фітомаси формацій (асоціації чи інших одиниць рослинності за перерахунку на площу) оз._____в 2011 р.

Формація	Площа, км^2(м^2)	Вага, г			Маса з площі, тис.т		
		СР	ПСР	АСР	СР	ПСР	АСР

В цілому _____

Зведена таблиця площ, зайнятих формаціями (асоціації чи інших одиниць рослинності) в озері (озерах)_____в 2011 р.
(окомірна оцінка чи інструментальна зйомка)

Параметри	Оз._____	Оз._____	Оз._____
Заростання, % Формація очерету звичайного Формація рдесника блискучого Загальна_____ Площа, *км*^{2} Формація очерету звичайного Формація рдесника блискучого Загальна_____			

Особливості гербаризації водних рослин. Збирання й правильне сушіння рослин у ботанічних дослідженнях, які проводяться на водоймах, є важливою ділянкою роботи. Їй приділяється недостатньо уваги, а тому зібрані рослини набувають непривабливого вигляду і їх неможливо визначити.

Збирання та сушіння водних рослин вирізняється від наземних і має свої особливості. Сушіння рослин проводиться так само, як і наземних, між аркушами газетного паперу у ботанічних пресах. Методи гербаризації рослин описані у спеціальних посібниках [80, 107]. Корисні поради щодо збирання та сушіння водних рослин наведені у книзі В. М. Катанської [36].

Щоб отримати оптимальні гербарні зразки водних рослин, закладання і сушіння в пресах потрібно виконувати ретельно. У гербарії по можливості мають бути всі частини рослин: коренева система, стебла та їхні метаморфози, листки, суцвіття й квітки, плоди та насіння.

Занурені рослини і рослини з плаваючими листками з тоненьким кореневищем або без коренів збирають водяними грабельками, на великих глибинах драгами, а на дні – дночерпаками. З кореневою системою рослини виймають тільки на м'яких глинистих донних відкладах. Рослини з товстими кореневищами підрізають серповидним ножем.

Після цього рослини відмивають від бруду (у відрі чи з борту човна і до закладання в гербарні папки кладуть у поліетиленові мішки (їх потрібно мати декілька і різних розмірів), або у вологі марлеві серветки (розміром 30 х 30 *см*), а потім у поліетиленові мішки. Мішки з рослинами щільно пакуються у сумку, в якій знаходяться до приїзду в гуртожиток чи додому.

Закладання більшості водних рослин в екскурсійну папку, як це робиться з наземними рослинами, небажано, рослини у папках підсихають, у них деформуються листки, квітки. Рослини закладені у марлеві серветки (особливо види з розсіченим листям), віддають надлишкову поверхневу воду і декілька днів можуть зберігатися у свіжому стані і легко розкладаються у порівнянні з рослинами з поліетиленових мішків.

Рослини з повітряними стеблами й листками, які підводяться над водою, що зростають зазвичай на невеликих глибинах (стрілолисти, їжача голівка, сусак та ін.), викопують за допомогою ножів, лопат, копачок або достають руками. Складніше викопувати високі рослини (очерет, рогіз, комиш), які мають товсті пружні довгі кореневища, що розташовані глибоко в ґрунті. Тому беруть рослини у гербарні папки без них, але обов'язково з генеративними органами.

Широколистяні рдесники, куширі, пухирники, водопериці та інші рослини з дрібно розсіченими листками і невеликими розсіченими листками сушать без складнощів. Якщо екземпляри густі й великі їх перекладають прокладками із листів газет. Потрібно міняти вогкий газетний папір двічі на добу. Для цього на розкриту «сорочку» з рослиною накладають зверху суху розкриту «сорочку», потім, притримуючи верхню і нижню «сорочки» долонями рук, їх перевертають, а мокру знімають.

Рослини з тоненько розсіченими листками (пухирник, кушир, водопериця) та інші, які занурені у воду, стебла й листки яких обростають водоростями, з першою зміною прокладок, коли рослини ще сирі, потрібно перекласти в новий сушильний папір, бо ці рослини неможливо буде відділити від паперу. За цим потрібно спостерігати і вчасно виконувати цю роботу.

Особливо тоненькі й ніжні рослини розправляють спочатку у мисці з водою, а потім під них заводять аркуш паперу, який обережно, щоб не змити рослину, виймають разом з рослиною із води і сушать на цих листках у «сорочках» у пресі звичним способом.

Великі рослини з товстими м'ясистими кореневищами і великими товстими листками (інколи перевищують ширину гербарного аркуша)

цілими в гербарій покласти неможливо (латаття, глечики). Від них беруть декілька листків з черешками, квітками, плоди і придонну розетку листків з частиною кореневища. Кореневище і розетку листків розрізають уздовж навпіл, розгортають і в такому вигляді кладуть у «сорочки». Із кореневища вирізають м'ясисту частину. Якщо розетка з листками велика, від неї беруть одну половину.

Плаваючі листки, квітки й розетки з ніжними підводними листками кладуть у різні аркуші паперу («сорочки») з етикеткою, де зазначаються від якої вони рослини. Товсті плаваючі листки за висушування зазвичай сильно деформуються і втрачають форму. Для того, щоб мати в подальшому уявлення про справжню форму листка і його розмір, рекомендуємо окреслити його контури на білім папері та вкласти цей контур у «сорочку» разом з листком та прикласти до гербарного екземпляра. При закладанні розетки підводних ніжних листків потрібно проложить пергаментом або калькою, а зверху листків, у рівень з товстою частиною основи розетки і кореневища, накладають шар із складених навпіл аркушів паперу, який у процесі сушіння змінюють. Прокладки між окремими підводними листками не виймають до кінця сушіння, їх непотрібно перекладати в інший папір. Гербарні сітки з такими рослинами бажано на декілька годин покласти у прес, тоді м'ясисті плаваючі листки у меншій мірі деформуються.

Досліднику, який збирає рослини до гербарію потрібно знати, що багато видів водних рослин занесені до Червоної книги України і знаходяться під охороною. Перед початком роботи потрібно познайомитися зі списками рослин, що охороняються в регіонах, де проводяться дослідження. Для Лісостепу і в цілому для України у даному посібнику наведено охоронні види (див. розділ 9, додатки А,В).

Методи визначення характеристик головних угруповань макрофітів водних екосистем [60]

Методи відбору та опрацювання проб фітопланктону

Відбір проб. Отримання репрезентативних даних для оцінки структурно-функціональних характеристик фітопланктону і динаміки їхніх змін вимагає подекадного відбору проб. Важливо, щоб він проводився у чітко встановлений час. Найоптимальнішим є інтервал з десятої до дванадцятої години дня.

Для врахування вертикальної динаміки водоростей і мінімізації похибки, зумовленої їхньою міграцією в товщі води, проби, починаючи з поверхневого горизонту, потрібно відбирати через кожний метр водної товщі. Відібрані проби зливають в один посуд (як правило, це поліетиленове відро місткістю 10,0–12,0 $дм^3$), з якого потім відбирають

інтегровані проби (0,5–1,0 $дм^3$). Об'єм інтегрованої проби 0,5 чи 1,0 *дм* визначається попередньою візуальною оцінкою розвитку фітопланктону: а) за інтенсивного розвитку планктонних водоростей, особливо під час «цвітіння» води, достатньо альгоквоти об'ємом 0,5 $дм^3$; б) за незначної вегетації водоростей, зазвичай у зимовий чи ранньовесняний–пізньоосінній періоди, необхідно відбирати 1,0 $дм^3$.

Одну пробу фіксують, а іншу використовують для вивчення водоростей у живому стані. Здійснювати ці роботи вкрай необхідно, оскільки під час фіксування можливе пошкодження деяких морфологічних структур водоростевих клітин (джгутиків, різних виростів тощо), що є характерними систематичними ознаками, особливо у вольвоксових, криптофітових, евгленових і золотистих водоростей. Проби для кількісного визначення фітопланктону відбирають батометром. Найпоширенішим є батометр Руттнера. Детальний опис конструкції батометра та інших конструкцій наводиться у монографії І.А. Кисельова [39]. З огляду на те, що за умов дослідження фітопланктону, як правило, відбирають гідрохімічні, мікробіологічні й токсикологічні проби і найприйнятнішим є об'єм батометра 35 $дм^3$. На мілководних станціях, де глибини не перевищують 2,0 *м*, можливий відбір лише з одного горизонту, як правило 0,2–0,3 *м*. Проби фітопланктону відбирають і зберігають у скляних пляшках чи поліетиленових флягах, відкаліброваних на 0,5 і 1,0 $дм^3$ та щільно закритих кришками. Ще в лабораторії посуд інтенсивно миють з використанням миючих засобів (для поліетиленових фляг) чи хромової суміші (для скляних пляшок). Перед наповненням чистий посуд потрібно 2–3 рази промити (100–200 *мл*) відібраною пробою.

Усі пляшки (фляги) мають бути з етикетками. Можливо кілька варіантів:

а) на посуд масляною або емалевою фарбою наносять цифрову нумерацію;

б) на посуд наклеюють медичний пластир, на якому олівцем або кульковою ручкою роблять відповідний запис; в) перед відбором проби напис робиться безпосередньо на посуді склографом. Етикетку на флязі з пробою підписують на станції відбору проб. Окремо в карточці обов'язкових відомостей (польовий щоденник) дослідники записують усі необхідні дані щодо відбору проби: найменування водойми, номер станції, її координати на водоймі та відповідна географічна «прив'язка» станції, дата відбору проби (число, місяць, рік, час доби), прозорість води, об'єм проби, температура води й повітря, кількість кисню, гідрометеорологічні дані про стан погоди, наявність чи відсутність на поверхні води ознак «цвітіння», спричиненого масовим розвитком водоростей, плівок нафтопродуктів, сміття, візуально відмічених джерел надходження стічних

вод у водойму, звалищ сміття в районі природоохоронних смуг досліджуваної водойми.

Консервація проб. Найпоширенішим консервантом є формальдегід. Для консервації у водні проби додають 40%-ний формальдегід з розрахунку 1:100, пляшку щільно закривають кришкою і ставлять у темний ящик. Незважаючи на простоту й доступність цього методу, дія формальдегіду, який є «жорстким» фіксатором, для водоростевих клітин, може призводити їх до деформації, втрати джгутиків, виходження монадних форм (евгленові, динофітові, золотисті) з будиночків, а у зелених хлорококових можливий і лізис клітин. Фактично до 20–25% вихідної кількості водоростей через 35 місяців руйнується під дією формальдегіду. Водночас фіксація ним не впливає на морфологічну структуру діатомових і синьозелених водоростей. Пояснюється це тим, що перші з них мають кремнеземний панцир, а в інших клітини огорнуті слизом.

Розчин Люголя є «м'якшим» фіксатором, що не руйнує морфологічну структуру водоростей, але він не завжди «вбиває» водяну мікрофлору і водяні гриби. Це призводить до того, що через 12 місяців зафіксована проба починає «загнивати» і практично руйнуються клітинні структури.

Етиловий спирт є також «м'якшим» фіксатором. Використовують спирт етиловий ректифікований, який додають до проби у співвідношенні 1:10. Проби фітопланктону, зафіксовані спиртом, не можна зберігати понад 1–1,5 місяця. Надалі неопрацьовані проби починають «загнивати».

Комбінація розчину хромових квасців з розчином формальдегіду оптимально відображає морфологічну структуру планктонних водоростей і забезпечує тривале збереження альгологічних проб незалежно від видового складу фітопланктону.

Згущення проб. Усі існуючі методи згущення проб базуються на одному з трьох фізичних процесів: седиментації, центрифугуванні та фільтрації через мікропористі фільтри.

Метод седиментації. Пляшки (фляги) з альгологічними пробами охайно, без струшування виставляють у темному прохолодному місці. Через 10–12 днів воду над водоростями, що осіли, збирають спеціальним сифоном, залишаючи над осадом шар води 5–8 *см*. Залишок проби (об'ємом не більш ніж 100 *мл*) переливають у посуд меншої місткості, відстоюють протягом 5–7 діб і повторно відсифонюють, доводячи кінцевий об'єм до 10 $см^3$. Проби переливають у пеніцилінові склянки, додають 2–3 краплі формальдегіду чи розчину Люголя та починають камеральне опрацювання їх.

Метод центрифугування. Найшвидший метод згущення альгологічних проб. Для достатнього осадження фітопланктону потужність центрифуги має становити не менш як 1500–3000 *об/хв*. Але за даних умов

можлива втрата значної кількості водоростей різних таксонів через розчинення осаду та при його перенесенні до лічильної камери.

Метод фільтрації. Портативним, швидким методом згущення альгологічних проб (до 200 разів від об'єму відібраної проби) є метод їхньої фільтрації через дрібнопористі фільтри. Простота апаратного забезпечення: колба Бунзена місткістю 1,0–2,0 $дм^3$, фільтрувальна воронка, дрібнопористі фільтри, вакуумна гумова трубка, вакуумний насос, що створює розрідження до 0,5–3,0 *атм*, дозволяє використовувати метод фільтрації в експедиційних умовах. Різновидністю методу фільтрації з використанням вакуумного розрідження є метод фільтрації під тиском. Недоліком обох методів є втрата під час фільтрування нанопланктонних видів водоростей і можливе пошкодження їхніх морфологічних структур – основних систематичних ознак виду.

Камеральне опрацювання проб. У гідрологічних дослідженнях для опрацювання альгологічних проб використовуються світлові та електронні скануючі і трансмісійні мікроскопи різних марок як вітчизняного, так і зарубіжного виробництва. Основна вимога до мікроскопа – це величина збільшення. Для отримання репрезентативних результатів окуляр має збільшення не менше як К5х, а об'єктив – х20.

Чисельність водоростей підраховують у спеціальних лічильних камерах. Найпоширенішою в альгологічних дослідженнях є камера Нажотта об'ємом 0,01–0,05 $см^3$. Використання інших камер, наприклад лічильної камери Горяєва, в якій підраховують формені елементи крові, небажане, оскільки крупні водорості планктону, особливо колоніальні форми, не вміщуються на дні камери. За умов використання камери Горяєва отримані результати значно занижені.

Визначення чисельності видів рослин та їхньої біомаси. Для оцінки кількісної різноманітності фітопланктону обчислюють його чисельність і біомасу.

Чисельність фітопланктону розраховують на 1 $дм^3$ (1 *л*) води за формулою:

$$N = kn \frac{A}{a} v \frac{1000}{V},$$

де N – кількість водоростей в 1 $дм^3$ води досліджуваної водойми (як правило тис. *кл/*$дм^3$ або млн. *кл/*$дм^3$); k – коефіцієнт, що показує, у скільки разів об'єм використаної камери менший за 1 $см^3$; n – кількість клітин водоростей на переглянутих доріжках (квадратах) лічильної камери; A – кількість доріжок (квадратів) лічильної камери; a – кількість доріжок (квадратів), де підраховувалась кількість водоростей; V – об'єм проби фітопланктону, взятий на водоймі, $см^3$; v – об'єм концентрованої проби, з якого розраховують показники фітопланктону, $см^3$.

Біомасу фітопланктону визначають розрахунково-об'ємним методом. Його використання передбачає наявність даних по чисельності конкретно виду водоростей у пробі та лінійних розмірів його клітин. Для визначення розмірів водоростей їх прирівнюють до певних геометричних тіл, найподібніших до тієї чи іншої морфологічної форми: куля, паралелепіпед, циліндр, конус, октаедр тощо. Далі вимірюють необхідні параметри: радіус, діаметр, висоту, довжину тощо. Для отримання репрезентативних даних необхідно виміряти параметри не менш як 30 водоростевих клітин одного виду. Одержані дані опрацьовують статистично [9а].

Об'єм клітин визначають за відомими геометричними формулами, використовуючи лінійні розміри конкретної водорості, подібної до певної геометричної фігури. Припускають, що відносна щільність (до води) прісноводних водоростей становить 1,00–1,05. Вирахувану біомасу особин кожного виду множать на його чисельність і наводять у *мг/дм*^{3}, *г/м*^{3} або *г/м*^{2}.

Визначення видового складу і структури рослинних угруповань

Опис рослинності здійснюють на облікових майданчиках або на екологічних профілях. Кількість, розмір майданчиків та їхня форма залежать від структури травостою, його щільності, однорідності і т.д. Вони мають охоплювати усю різноманітність біотопів. Оптимальним вважається розмір майданчика, що дорівнює площі, на якій виявляються усі види фітоценозу. Для маловидових водних ценозів це 1–10 *м*^{2} [128].

У кожному рослинному угрупованні у залежності від мети дослідження описують:

1. Видовий (флористичний) склад – перелік видів (угруповання може бути представлено одним, або ж багатьма видами) із зазначенням чисельності за тією чи іншою шкалою [68], життєвості, морфологічних аномалій, фенологічного стану. Життєвість зазвичай оцінюють за п'ятибальною шкалою:

1 – види пригнічені; 2 – вегетативний розвиток нижчий за норму, здатність квітувати та плодоносити не втрачено; 3 – види з повним циклом розвитку, нормально ростуть, квітують та плодоносять; 4 і 5 – види мають розвиток понад норму та гіпертрофований розвиток.

Фази вегетації позначають окремими літерами: *ю* – ювенільна рослина, *б* – фаза бутонізації; *к* – квітування; *п* – наявність стиглих плодів та насіння; *вп* – вегетація після плодоношення; *в* – відмирання; *зб* – зимуючі бруньки.

На підставі вивчення флористичного складу рослинних угруповань або спеціально проведених флористичних розвідок складають списки водної та прибережно-водної флори чи списки парціальних флор. Якщо

рослина невідома дослідникові, то її нумерують і закладають у гербарій для подальшого визначення. Збір рідкісних рослин можна здійснювати лише у тих випадках, коли це не завдає шкоди популяції.

Для подальшого визначення бажано зібрати всі органи рослини від кореня до квітки або плоду. Висушування водних рослин здійснюють за певними правилами [11]: листки і квітки рослин розміщують на гербарному аркуші так, щоб кілька з них лежали нижньою стороною догори. У великих рослин для гербарію беруть лише частину кореня й стебла з нижнім листком, частину стебла зі стебловим листком і частину суцвіття. Товсте і м'ясисте стебло або кореневище розрізають уздовж; у дрібних рослин для гербаризації беруть кілька екземплярів, щоб увесь аркуш був заповнений. Ніжні, тендітні рослини, листя яких поза водою злипається, закладають на лист пергаменту у тазу з водою чи у фотокюветі. Щоб м'ясисті квіти добре висохли і зберегли свої барви, їх пелюстки слід перекладати папірцями, які попередньо змочують у насиченому розчині солі, цукру або квасців і висушують.

Гербарний зразок має супроводжувати етикетка, на якій зазначають регіон досліджень, найближчий населений пункт, місце збирання (бажано вказати глибину й тип донних відкладів), дату, прізвище дослідника. Рослини висушують у гербарних сітках на повітрі, раз на добу потрібно змінювати прокладки (газети, фільтрувальний папір, ватяні матрацики, сукно).

У польовому щоденнику обов'язково вказують визначники, які використовують у роботі;

2. Вертикальну структуру угруповання, яка визначає наявність і склад підводного, плаваючого та надводного ярусів у ньому;

3. Горизонтальну структуру, яка враховує тип розподілу ценопопуляцій в угрупованні (випадкове, рівномірне, групове і комбіноване), проективне покриття (площа горизонтальних проекцій рослин на поверхню дна, що виражається у відсотках від площі угруповання) для виду, ярус. Загальне проективне покриття (воно може перевищувати 100% з причини перекриття ярусів).

Вивчення характеру заростання і розподілу рослинності

Для вивчення характеру заростання й розподілу рослинності необхідні картографічні матеріали або плани водного об'єкту (бажано з глибинними відмітками), спираючись на які можна провести його попереднє районування і скласти схеми заростання, беручи до уваги, насамперед, морфометричні ознаки. Детальне вивчення рослинності здійснюють у виокремлених ділянках безпосередньо на водному об'єкті. У роботі на крупних водних об'єктах допомагають аеровізуальні

спостереження з невеликих маневрених літаків з незначною швидкістю польоту (типу ЯК-12, У-2) чи гелікоптерів [2]. Можна скористатися матеріалами великомаштабної (1:5000, 1:10000) аерофотозйомки, проведеної у вегетаційний сезон. За наявності коштів бажано використання спектрозональних космічних знімків і пакету комп'ютерних програм для їхньої обробки. Аерометоди є незамінними не тільки у розвідкових роботах, за їхньою допомогою можна також визначати характер розміщення повітряно-водної рослинності і рослинності з плаваючим листям (іноді й зануреної) по акваторії водних об'єктів, визначати контури і структуру заростей, розраховувати площі заростання. У подальшому знімки мають бути дешифровані, за візуальних спостережень мають бути складені картосхеми заростання.

Дешифрування знімків здійснюють безпосередньо на водному об'єкті. За розташуванням і формою контура, його структурою, фототоном іноді можна визначити тип заростей. Так, наприклад, зарості рогозу й очерету на знімках мають вигляд плям різного розміру і вирізняються інтенсивністю забарвлення контуру. За конфігурацією контура розпізнаються куга озерна і сусак зонтичний. Плаваюча рослинність відзначається світлим, майже білим забарвленням контурів, конфігурація яких змінюється залежно від складу заростей. Занурена рослинність на знімках має вигляд зернистих розмитих плям сірого кольору.

За складання картосхем межі заростання визначаються за допомогою помітних орієнтирів на березі чи в самому водному об'єкті. Потім на вибраних ключових ділянках прокладають екологічні профілі, лінійні чи стрічкові трансекти, де описують і вивчають рослинність. За умов зміни характеру заростей враховують, як правило, і фактори середовища (глибину, температуру води, характер донних відкладів, відбирають проби води і донних відкладів для наступного аналізу, в заростях занурених рослин вимірюють прозорість води), встановлюють розміри зон чи смуг рослинності. Вивчаючи закономірності розподілу рослинності, профілі закладають із врахуванням спрямованості чинників середовища. Кількість профілів, які потрібно прокласти у водному об'єкті для встановлення закономірностей розподілу рослинності, залежить від його величини, характеру заростання, а також від мети дослідження. У водних об'єктах з незначною кількістю біотопів і достатньо однорідною рослинністю вистачає 1–2 профілів чи трансект. У великих водоймах та водотоках зі складним рельєфом берега та високим різноманіттям біотопів, профілі чи трансекти прокладають у найпоказовіших ділянках.

Екологічні профілі зазвичай прокладають за допомогою вимірювального шнуру, що не розтягується при намоканні (бажано, щоб шнур був з поплавками), прокладають його під прямим кутом до лінії берега. Напря-

мок профілю встановлюють за компасом. За умов вивчення рослинності важливо визначити глибину поширення заростей, їхнє розміщення і склад. Це здійснюють під час об'їздів за допомогою грабель з 4–5 зубцями (бажано загнутими) на довгому (2,5–3 *м*) держаку або всілякими «кішками». Можна користуватися драгами та заростечерпаками, що описані В. М. Катанською [36] та І. М. Распоповим, А. П. Белавською [76].

Більшість занурених рослин зазвичай досягають глибини 2,5–3 *м*. Глибина їхнього поширення багато в чому залежить від прозорості води та пігментного складу рослин. Іноді водяний мох, елодея, молодильник, лобелія Дортмана, кушир занурюються на 8–12, а харові водорості – на 30 *м*. Рослини з плаваючим листям поширені до 1–4 (зазвичай до 2) *м*, повітряно-водні трапляються від урізу води в середньому до 1–2 *м*. Щоб краще роздивитися скупчення заростей на дні, особливо за неспокійної поверхні води, можна використати оглядову трубу, її виготовлення описано у І. М. Распопова і А. П. Белавської [76]. Така труба удвічі проти неозброєного ока збільшує ефективність спостереження.

Найточніший опис розподілу зануреної рослинності, її кількісні показники, екологічні особливості видів, склад фітоценозів можна отримати лише за допомогою водолазної техніки [73, 75]. За термін одного занурення (1 год. 10 хв.) в легкому водолазному спорядженні зазвичай візуально обстежують рослинність на площі близько 2000 $м^2$.

За даними досліджень складають картосхеми розподілу рослинності по акваторії водного об'єкту. Бажано також скласти екологічний розріз за глибиною. На них штриховкою позначають рослинність різних екологічних груп, або умовними знаками [79] вказують поширення кожного виду. За картосхемами вимірюють площі ($м^2$, *га*, $км^2$) різного типу заростей, видів що їх утворюють, тих чи інших рослинних формацій (чи порядків та союзів) та загальну площу зарастання. Картосхеми та екологічні розрізи, складені за матеріалами спостережень у різні роки, дозволяють описати зміни у характері зарастання водойми за певні періоди часу.

Визначення ценотичного складу водної рослинності. Ценотичний склад вивчають під час класифікації рослинних угруповань (синтаксономії), яка на відміну від класифікації на рівні організмів (таксономії), відображає не історію розвитку рослинного світу, а «екологічну і сукцесійну диференціацію рослинного континууму» [62]. Розроблено чимало класифікацій, але більшість з них ґрунтуються на двох основних підходах: еколого-фізіономічному і еколого-флористичному (напрямок Браун-Бланке).

Еколого-фізіономічна класифікація передбачає виділення синтаксонів на підставі величин проективного покриття і біоморфологічних особливостей домінантних видів (виду). В ієрархічному відношенні

класифікація виглядає таким чином: тип рослинності – клас формацій – група формацій – формація – асоціація. Основними одиницями класифікації є асоціація і формація. В. М. Сукачов [85] запропонував виділяти екологічні варіанти асоціацій, а А. П. Шенніков [99] – використовувати кліматичні, регіональні, сукцесійні й едафічні особливості для виділення різноманітних субасоціацій. У гідроботаніці такий поділ не був прийнятий, натомість, найменшою таксономічною одиницею вважається асоціація, що об'єднує фітоценози, однорідні за флористичним складом, будовою, синузіями та характером взаємовідносин між собою і з навколишнім середовищем.

У виділенні асоціацій основну увагу приділяють 2–3 домінантним видам (одного чи різних рівнів). Формація – сукупність асоціацій зі спільним домінантом панівного ярусу. Назви формацій утворюють шляхом додавання до кореня латинської назви роду закінчення „eta» (*Potamogetoneta perfoliate, Nymphaeeta candidae*). Асоціації називають зазвичай за бінарною номенклатурою: перше слово складається з родової назви домінанта панівного рівня з додаванням до його кореня закінчення «etum», а друге – з родової назви домінанта другорядного рівня з додаванням закінчення «osum» – наприклад, *Nupharetum ceratophyllosum (demersi*), *Typhetum (angustifoliae) potametosum (perfoliate).* Якщо в пануючому ярусі переважають дві домінанти, то їх обидві використовують у назві (*Typheto-Phragmitetum*), те ж саме стосується і назви другої частини асоціації. У випадку одновидової асоціації до її назви додають слово «*purum*» (*Phragmitetum australis (purum).*

Оскільки у водних ценозах часто домінують декілька видів, простіший спосіб полягає у перерахуванні їх латинських назв. Водночас знак «–» відокремлює види різних екологічних груп (рівнів), а «+» – види одного ярусу. Перелік видів починають з повітряно-водних, а закінчують зануреними (*Phragmites australis* + *Typha angustifolia – Nuphar lutea – Potamogeton pectinatus*). Вказують проективне покриття виду. В українських назвах асоціацій ставлять на перше місце судомінант, домінант – на друге, наприклад: асоціація очеретяно-рогозова означає угруповання рогозу з домішкою очерету. Така класифікація надвичайно проста і зручна для попередньої обробки матеріалів. Синтаксони встановлюють безпосередньо у процесі польових досліджень.

Нині більшість фітоценологів світу надають перевагу еколого-флористичним класифікаціям, які побудовані на підставі схожості флористичного складу рослинних угруповань. Ця ознака краще за інші характеризує реагування видів на умови навколишнього середовища й один на одного [129]. Основною, але не найменшою синтаксономічною одиницею є також асоціація – об'єднання рослинних угруповань зі

спільною комбінацією діагностичних видів. Асоціації на підставі блоку діагностичних видів із урахуванням додаткових критеріїв місця знаходження і зовнішнього вигляду об'єднують у вищі за рангом синтаксони – союзи, порядки, класи. Так, наприклад, за виділення класу на першому місці стоять фізіономічні ознаки, а флористичний склад – на другому (клас *LEMNETEA* R. Rx. 1955 об'єднує угруповання вільно плаваючих на поверхні і в товщі води рослин, що не вкорінюються, клас *PHRAGMITI-MAGNOCAPICETEA* Klika in Khka et Novak 1941 – угруповання боліт, болотистих лук, прибережних мілководь). Порядок – варіант класу, що його виділяють на основі флористичних, фізіономічних та екологічних критеріїв; у класі LEMNETEA виділяють 3 порядки – *Lemnetalia* R.Tx 1955, що об'єднує угруповання дрібних плейстофітів мілководь з обмеженим водообміном; *Hydrocharitetalia* (Rubel, 1933) – угруповання крупніших, вільно плаваючих на поверхні та у товщі води видів переважно заболочених евтрофних слабко проточних водойм і *Lemno-Utricularietalia* (Passarge, 1978) – ценози плаваючих у товщі та на поверхні води видів заболочених, замкнутих евтрофних та гіпер-евтрофних водойм із обмеженим водообміном [60]. З урахуванням едафічних, географічних, кліматичних умов і сукцесійної стадії розвитку асоціації вона може бути поділена на дрібніші підрозділи – субасоціації, варіанти та фації.

Синтаксони виділяють у процесі складної обробки фітоценотичних таблиць і тому це неможливо в польових умовах. Процедура вибору місця для геоботанічних описів, складання та обробки таблиць, встановлення таксонів різного рангу та їх назви детально описана у працях В. Д. Александрової [1], В. Н. Сукачова [85], Tuxen [129], Д. В. Дубини, С. Гейни, З. Груди та ін. [57].

Хоча асоціація і є «підвалиною» синтаксономії, не існує чітких критеріїв, які б дозволяли однозначно стверджувати, що дана сукупність описів (фітоценон) є саме асоціацією, а не субасоціацією чи союзом. Встановити це можна лише порівнюючи одержані дані з уже відомими. Будь-який синтаксон набуває своєї назви і чітко документується за допомогою опублікованих фітоценотичних таблиць, що від початку містять не менш як 10 геоботанічних описів з повним переліком видів та мірою їхньої участі в угрупованні. Назва також супроводжується іменем автора та роком публікації. У зарубіжній літературі постійно відбувається типіфікація існуючих синтаксонів, з'являються нові синтаксономічні рішення. У нашій країні розроблений продромус для судинної водної та водно-болотної рослинності. З угрупованнями водних мохів та макроскопічних водоростей справи набагато гірші.

Система Браун-Бланке перебуває в постійному розвитку. Для будь-якого регіону можуть паралельно застосовуватися декілька варіантів

класифікації. Кожна нова публікація регіональних списків таксонів може призвести до перегляду та ревізії класифікації: нові одиниці просто включаються у систему, або ж вся вона починає «рухатися», бо змінюються ранги синтаксонів. Головне при цьому – чітко керуватися «Кодексом фітоценологічної номенклатури» (1988) та не перейменовувати раніше виділені одиниці за збереження їхнього обсягу.

У класифікації водних та прибережних угруповань зі збідненим флористичним складом головним є критерій домінантності. Проте цього недостатньо, тому використовують також ряд додаткових ознак – умови біотопу, географічне положення, динамічний статус асоціації, життєву форму рослин.

Визначення фітомаси і продукції рослинних угруповань. Хоч яким є важливим визначення продукції макрофітів, методично ця проблема ще остаточно не вирішена через складність і трудомісткість робіт. Існують «прямі» і «опосередковані» методи. Усі модифікації прямого методу зводяться до визначення продукції за максимальною наземною фітомасою з використанням P/B коефіцієнтів. У більшості випадків визначають наземну фітомасу у сирому та повітряно-сухому вигляді.

Вивчення біології окремих видів засвідчує, що максимуми біомаси вони досягають у різний час і у різні фенофази [46, 65e]. Одні з них характеризуються значним приростом [103], інші – формуванням кількох генерацій протягом вегетаційного сезону [36]. Однак для більшості видів максимум фітомаси припадає на час цвітіння, тобто на липень – початок серпня.

Наземну фітомасу найзручніше визначати на облікових майданчиках чи трансектах завширшки не більш як 0,5 *м*. Кількість контрольних ділянок і їхні величини залежать від особливостей структури травостою та бажаної точності результатів. Зазвичай укоси збирають з площі 0,25, 0,5 і 1,0 $м^2$. В угрупованнях укорінених рослин з плаваючим листям розмір облікового майданчика збільшують до 2–4 $м^2$. Якщо для відбору кількісних проб рослинності користуються спеціальними приладами (драги, дночерпаки і т.п.), то кількість їхніх занурень має бути достатньою для покриття площі в 0,25 або 0,5 $м^2$. У багатовидових заростях мозаїчного складу з розрідженим травостоєм укосів потрібно зробити більше, ніж у монодомінантних угрупованнях із густим травостоєм. Точніші результати отримують, коли відбирають велику кількість укосів з дрібних ділянок, ніж навпаки. В. І. Василевичем [9a] запропонована формула розрахунку необхідної кількості укосів для отримання середньої величини фітомаси із заданою точністю $N = v^2/p^2$, де N – кількість укосів, v – коефіцієнт варіації у вибірці, p – бажана точність. Згідно з цією формулою, для визначення сирої й повітряно-сухої фітомаси більшості рослин на Кременчуцькому водосховищі з точністю

10% потрібно збирати по 20 укосів по 1 $м^2$ [41]. Збільшуючи точність до 15% кількість укосів збільшується до 25–40 (в деяких випадках – до 70–80). В. Г. Папченков [65] запропонував за вивчення водної рослинності регіону визначати середні величини фітомаси різних класів проективного покриття (до 30%, від 30 до 60%, від 61 до 90%, вище 91 %). У таких випадках у разі наявності геоботанічного опису водної рослинності із зазначеним проективним покриттям видів, можна розрахувати біомасу фітоценозів без відбору укосів.

Ділянку площею понад 1 $м^2$, з якої вилучається рослинність для визначення фітомаси, обмежують спеціальною розбірною рамкою, виготовленою з матеріалу, що не тоне, або шнуром. На незначних глибинах (до 0,6–0,8 *м*) занурені рослини і рослини з плаваючим листям збирають руками, повітряно-водяні – зрізають біля самого дна. Слід уважно стежити, щоб прибирати рослини (особливо занурені та з плаваючим листям), які укорінюються далеко за межами облікової площі. Відбираючи укіс на глибині, що перевищує 1 м, потрібно надійно закріпити рамку кілками по кутах, щоб не збільшити площу укосу. Це треба робити з човна, краще удвох. Для зрізування рослин на таких глибинах користуються косою з коротким лезом. Скошування починають з центру ділянки; після кожних 1–2 махів косою зрізані рослини вибирають руками або сачком. Скошувати рослини можна до глибини 1,5–2,5 *м,* за таких умов бажано, щоб держак поставленої на дно коси здіймався над водою на 1,0–1,5 *м*. Як зазначено вище, найточніші відбори занурених рослин на великих глибинах можливі лише за допомогою водолазної техніки, рамку в цьому випадку виготовляють з металу.

За відбору укосів гелофітів і плейстофітів на великих глибинах іноді користуються спрощеним методом: визначають середню масу одного пагона чи листка з черешком і множать на їхню кількість на одиниці площі. Як правило, середню масу рослини визначають по 10–15 пагонах, для точнішого визначення можна скористатися вищенаведеною формулою В. І. Василевича.

У процесі обробки укосів рослини відмивають від бруду і звільняють, наскільки це можливо, від наростань. Для транспортування їх складають у поліетиленові мішки чи марлеві «пелюшки», зверху обгорнуті поліетиленом. Бажано розібрати укоси протягом 24 годин з часу відбору. Спочатку відділяють сухостій, «живі рослини» зважують (з точністю до 5–10 *г*), попередньо звільнивши їх від зайвої води. Потім укіс розкладають за основними видами, для кожного з них проводять зважування і різноманітні вимірювання залежно від поставлених завдань. Для точнішого визначення фітомаси і наступних розрахунків окрім сирої маси (СМ) визначають повітряно-суху (ПСМ) і абсолютно-суху (АСМ) масу. Висушування до

ПСМ проводять на повітрі чи в приміщенні. Час просушування залежить від стану укосу, температури й вологості повітря (повітряно-водні рослини сохнуть протягом тижня).

Зважування здійснюють після повного висихання, що визначається візуально (листя при згинанні ламається) або шляхом кількаразового зважування до постійної маси. У лабораторії пробу подрібнених рослин зважують з точністю до 0,1 *г* і досушують у сушильній шафі за 65° С до постійної маси. За різницею маси визначають відсоток вільної вологи у рослинах. Після цього пробу чи її частину зважують на аналітичних вагах з точністю до 0,001 *мг* і висушують до постійної маси за 80–105° С. Так вираховують АСМ, а за різницею у масі до і після сушіння – вміст зв'язаної вологи. Після цього наважку висушених рослин спалюють у муфельній печі і визначають (у відсотках) вміст золи та органічної речовини. Якщо рослини вкриті «карбонатною корою», для точного визначення фітомаси використовують поправочний коефіцієнт. Його розраховують, порівнюючи АСМ наважки з карбонатами з АСМ «відмитих» рослин, для чого останні на декілька хвилин вміщують у 3–5%-ний розчин соляної кислоти, а потім промивають водою.

У практиці гідроботанічних досліджень зазвичай вимірюють фітомасу в ПСМ. Якщо відома лише СМ, то для переводу у ПСМ користуються вже розрахованими для даного регіону чи отриманими самостійно перевідними коефіцієнтами. Фітомасу виражають у *г/м*^{2}, *ц/га* і *т/км*^{2}.

Запаси наземної фітомаси (загальна фітомаса) визначають за середньою для виду фітомасою і зайнятою ним площею. При іншому способі розрахунку враховують фітомаси та площі різних за щільністю заростей. Запаси фітомаси вимірюються у ПСМ і АСМ в кг, ц, т.

У сформованих заростях водних макрофітів підземна фітомаса часто у декілька разів перевищує наземну. Однак формується вона протягом кількох років і великої ролі у створенні загальної продукції за рік не відіграє. Згідно Вестоф, Мерал [143] кореневища очерету й комишу функціонують 4 роки, рогозу та їжачої голівки – 1,5–2 роки. Роботи з визначення підземної фітомаси технічно надзвичайно складні і проводяться тільки в спеціальних дослідженнях. Підземну фітомасу розраховують за наземною частиною з врахуванням орієнтовних відсотків, отриманих Д. Ветцелем [145].

Як правило, абсолютно чисту річну продукцію макрофітів визначають, помноживши величини загальної фітомаси на P/5 – коефіцієнт, що враховує втрати пов'язані з опаданням листя і поїданням інших вегетативних органів гетеротрофними організмами. Для отримання точних значень P/5-коефіцієнта для різних видів рослин і водойм, протягом вегетаційного сезону проводять спеціальні дослідження на постійних майданчиках.

Методика таких робіт детально описана Е. В. Боруцьким [8]. Зазвичай досліджуючи продукцію вищих водних рослин використовуючи коефіцієнт 1,2, виведеним І. М. Распоповим [75]. В. Г. Папченков [65] пропонує використовувати цей коефіцієнт лише для високотрав'яних гелофітів (лепехи та осоки – 2,0); низькотрав'яних гелофітів – 2,3; гідрофітів стійких озерних біотопів – 2,5, а в умовах водотоку та у водосховищах – 4,0; нитчастих водоростей приймається коефіцієнт – 10 [9а].

Підземна продукція молодих заростей та крайових ділянок зрілих угруповань становить 50% від підземної фітомаси, а у старих – 20–25%. Таке ж співвідношення характерне для лататтєвих. У підрахунках для занурених кореневих рослин доцільно вживати коефіцієнт 0,5 для старих заростей і 0,8 – для молодих.

Фітопродукцію краще виражатити в енергетичних одиницях, для цього її попередньо переводять в одиниці органічної речовини чи вуглецю. К. А. Кокіна [41] наводить дані про те, що у повітряно-водної рослинності вміст органічної речовини становить 92% від АСМ, у рослинності з плаваючим листям – 90%, а у зануреній – 85%. Згідно [121] 1 грам абсолютно сухої речовини відповідає приблизно 0,4 г вуглецю чи 4 ккал (у міжнародній системі одиниць *СІ* 1 *кал* = 4,19 *Дж*). Це середня величина, оскільки енергетичний еквівалент рослинної маси залежить від виду рослини і стадії її розвитку. У харових, нитчастих водоростей і мохів 1г АСМ орієнтовно прирівнюють до 1,2–2,9 *ккал*, у рдесників, елодеї і хвоща болотного – до 3,3–4,0. Під час гідробіологічних досліджень зазвичай розраховують загальну фітопродукцію, продукцію органічної речовини, вуглецю, продукцію в енергетичних одиницях у перерахунку на одиницю площі водойми, мілководь, заростей, а також на одиницю об'єму.

Непрямі методи визначення продукції ґрунтуються на вимірюванні величини фотосинтезу за одиницю часу (кисневий, радіовуглецевий методи).

Оцінка стану екосистем водних об'єктів за структурно-функціональними характеристиками макрофітів. Макрофіти є консервативнішими показниками стану водних екосистем ніж угруповання фіто-, зоопланктону і бентосу, які утворені дрібними, рухливими організмами за винятком екстремальних умов (засолення, кислі болотні води, дуже забруднені або навпаки, чисті, оліготрофні води) за першого знайомстві з водоймою їхні індикаційні властивості для дослідника малоінформативні. Одні й ті ж види можуть розвиватися в різних умовах середовища завдяки широкій межі толерантності видів, мінливості навколишніх умов, нівелюючої дії провідних чинників середовища, а також компенсаційним ефектам.

Згадане вище не заперечує можливості використання макрофітів для оцінки стану водних екосистем різного типу. Про це, зокрема, свідчить

Директива 2000/60/ЕС [121] (Додаток V), в якій макрофіти розглядаються як важливий «елемент якості для класифікації екологічного статусу» природних та «екологічного потенціалу» сильно змінених та штучних водних об'єктів. За даних умов стосовно річок і озер як «елемент біологічної якості» рекомендується використовувати вищі водні рослини, а стосовно узбережних морських вод із сильним впливом солоних вод – морські макроводорості і покритонасінні (квіткові) рослини. При дослідженні змінених і штучних водних об'єктів рекомендується використовувати «біологічні елементи якості» за характеристиками таких типів природних поверхневих водних об'єктів, з якими найподібніші водойми, що досліджують.

Стосовно різного типу поверхневих вод України, колективом фахівців Інституту гідробіології НАНУ була розроблена кількісна дев'яти-розрядна класифікація розвитку макрофітів за трьома показниками (фітомаса, відсоток заростання водного об'єкта в цілому, проективне покриття у заростях). Вона може бути використана як критеріальна основа для оцінки ступеня і характеру розвитку макрофітів.

Індикаційні властивості водних макрофітів варто розглядати на основі подібності структурних і функціональних змін групи видів (стенобіонтних щодо даного чинника) при неодноразових спостереженнях. Наприклад, у ботанічній індикації трофності в чистій воді індикаційні властивості має життєвість популяцій *Lobelia dortmanna* L., *Isoetes lacustris* L., *Myriophyllum altemiflorum* D C. Про початок процесу евтрофікації свідчить розвиток ряски. Масова поява нитчастих водоростей також свідчить про значне евтрофування водойми аж до зміни характеристик його продукційно-функціональної організації збереженні або збільшенні антропогенного тиску [103].

Індикаторами швидкості течії води можуть бути *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Sparganium emersion* Rehm., занурені форми *Butomus umbellatus, Sagittaria sagittifolia*, деякі види рдестів (*Potamogeton perfoliatus, P. natans*). Для водних об'єктів з мінералізованою водою характерні *Zostera marina* L., *Z. noltii* Hornem, *Schoenoplectus litoralis* (Schrad.) Pa11a, *S. triqueter* (L.) Pa11a, *S. tabernaemontani* (C.G. Gme1.) Pal1a та ін. Добре витримують засолення і еврібіонти – *Phragmites australis, Najas marina, Myriophyllum spicatum, Potamogeton pectinatus* та ін. В цілому зростання мінералізації води збіднює видовий склад рослин. У мінералізованій воді майже не трапляються види з плаваючим листям.

Чергування різких знижень і підйомів рівня води спричиняє масову появу з проходженням повного життєвого циклу таких видів як *Polygonum amphibium, Sagittaria sagittifolia*. Індикатор постійного рівня води й відсутності течій – види роду *Utricularia*.

Підвищені температури добре переносять *Myriophyllum spicatum, Potamogeton perfoliatus, Vallisneria spiralis, Najas marina.*

С. Я. Козіна [40] наводить дані, що зменшення величини pH заростi очерету та куги стають рідкішими, на їхньому місці розвиваються осоки, хвощ болотний, лепешняк водний. При зниженні pH до 6,8 починають зникати рдесники.

Видовий склад, характер поширення, структура рослинних угруповань, показники фітомаси і площі зарослої акваторії є маркерами, які візуально виявляють екологічний стан водних об'єктів. Спостереження за динамікою якісних і кількісних показників розвитку водної рослинності дозволяють визначити напрямок сукцесії водних екосистем. Матеріали про зміни рослинності можуть бути отримані в результаті спостережень за акваторією всього водного об'єкта або його частини. Досліди проводять на стаціонарних майданчиках або трансектах з чітко фіксованими кордонами (щоб можна було відтворити їх у наступні роки). Закладають їх на різних за типом заростання ділянках у місцях контакту фітоценозів. Трансекти прокладають зазвичай від берега до центра водного об'єкта. Майданчики (трансекти) регулярно (декілька разів на місяць, сезон або щорічно – залежно від завдань дослідження) картують з точним нанесенням меж угруповань, детальним їх описом; враховують фенологічні особливості видів, їхні кількісні виміри і беруть до уваги фактори середовища. У середину ділянки або трансекти заходити (запливати) не рекомендується, щоб не пошкодити рослин. Укоси відбирають на розташованих поряд подібних ділянках.

Порівняння проводять за всіма параметрами, що характеризують угруповання: зарослими площами (загальних, зайнятих видом, екологічною групою, формацією або класом рослинності); видовим складом, структурою (вертикальною або горизонтальною), продукційними характеристиками. Їхні зміни можуть носити сезонний (фенологічні зміни) або різнорічний характер (флуктуації), що спричиняється змінами кліматичних умов, особливостями біологічних ритмів рослин, масовим розвитком тварин, що впливають на них, або ж антропогенним тиском на водойму і водозбірну площу. Сезонні зміни та флуктуації є хаотичними, але зворотними. Їх розглядають як тимчасову зміну структури угруповань і протиставляють екологічним сукцесіям – спрямованим змінам, що спричинені зовнішніми або внутрішніми чинниками та мають незворотній характер. Для того, щоб зрозуміти, які саме зміни відбуваються в угрупованнях, потрібні довготривалі (не менше 5–10 років) спостереження.

Зміни в угрупованнях водної рослинності оцінюють за допомогою спеціальних математичних індексів: число видів в описах незалежно від їхнього кількісного представництва враховують індекси Жаккара і Серенсена.

Індекс Жакара: $K = \frac{c}{a + b - c}$:

Індекс Серенсена: $K = \frac{2c}{a + b}$:

де K – коефіцієнт спільності, a, $в$ – число видів у порівнюваних описах, c - кількість спільних видів. Значимість видів (група оцінок, за якими види в угрупованнях можуть порівнюватись – проективне покриття, поширеність, АСМ) врахована в коефіцієнті відносної схожості або в індексі Шоригіна:

$$BC = 1 - 0{,}5 \sum|p_a - p_b| = \sum \min (p_a \text{ чи } p_b),$$

де p_a – виражене у десяткових значення виду в описі А; $p_в$ – значення того ж виду в описі В [85].

Контрольні запитання

1. Який інструментарій використовують для виміру глибини водойми?
2. Який інструментарій використовують для кількісного обліку водної рослинності?
3. Опишіть яким чином визначають проективне покриття водних рослин.
4. Опишіть особливості картування водної рослинності?
5. Назвіть показники, які використовують за умов вивчення структури фітоценозу.
6. Напишіть шкалу визначення рясності видів рослин за Друде?
7. Охарактеризуйте поняття трапляння (зустрічність) видів у фітоценозі.
8. Охарактеризуйте поняття життєвість виду та його категорії.
9. Перелічіть особливості гербаризації водних рослин.
10. Які методи відбору та опрацювання проб фітопланктону?
11. Напишіть формулу розрахунку чисельності фітопланктону на 1 *л* води.
12. Назвіть систему екотопів для прісних водойм середньої Росії?
13. Якими методами визначають характер заростання і розподіл водної рослинності?
14. Для яких цілей вивчають ценотичний склад водної рослинності?
15. Назвіть методи визначення фітомаси і продукції рослинних водних угруповань?
16. За якими показниками проводять оцінку стану екосистем водних об’єктів?
17. За якою формулою вираховують індекс Жакара?
18. За якою формулою вираховують індекс Серенсена?

ДОДАТКИ

ДОДАТОК А

Конспект флори вищих судинних рослин водойм і боліт Лісостепу України (гідрогелофільне ядро)

Символи запису ознак та табличний конспект флори

Species – видова назва та основна синоніміка:
* – адвентивний вид; ? – можливо зниклий вид.

KLM – клімаморфа (життєва форма за К. Раункієром):
Ph - фанерофіт; Hyd - гідрофіт; Ch - хамефіт; hydH - водний гемікриптофіт;
H - гемікриптофіт; hydG - водний геофіт; G - геофіт; hydT - водний терофіт;
T – терофіт.

CN - еколого-ценотична група:
pal – болотний; aq – водний; p/aq – болотно-водний; aq/p – водно-болотний.

Areal: zona – зональність:
PL – плюризональний; TsM – температно-субмеридіональний;
BT – борео-температний; BM – борео-меридіональний;
BsM – борео-субмеридіональний;
SMM – субмеридіонально-меридіональний
TM – температно-меридіональний; TTг – температно-тропічний.

region – поширення у відповідних регіонах:
cosm – космополітний; eursib – євросибірський; ci – циркумполярний;
euram – європейсько-північноамериканський; euras – євроазіатський;
eur – європейський.

ozean (oz) – океанічність-континентальність:
1 – евокеанічно-субокеанічний і субокеанічний;
2 – евриокеанічний;
3 – субокеанічний;
4 – евконтинентально-субконтинентальний і субконтинентальний;
5 – евриконтинентальний;
6 – індиферентний.

SYN – ступінь антропотолерантності для апофітів чи час заносу для адвентів:
euAp – еуапофіт; Ar –археофіт; hAp – геміапофіт;
fAp – апофіт випадковий; Ken – кенофіт.

Табличний конспект гідрогелофільного ядра флори водойм і боліт Лісостепу України (Чорна, 2006)

№	Species	KLM	CN	Areal zona	CVM Re-gion	№ Oz	Species
1	2	3	4	5	6	7	8
Lycopodiophyta Lycopodiopsida Lycopodiaceae							
1	Lycopodiella inúndala Holub	Ch	pal	BT	ci	1	-
Equisetophyta Equisetopsida Equisetaceae Rich. ex DC.							
2.	Equisetum fluviatile L. (E.heleocharis Ehrh., E.limosum L.)	G	p/aq	BsM	ci	2	
3.	E. palustre L.	G	pal	BT	ci	2	
4.	E. telmateia Ehrh. (E. majus Garsault, E.maximum Lam.)	G	pal	TM	euram	1	-
Thelypteridaceae Pichi - Serm.							
5.	Theiypteris palustris Schott	G	pal	BM	ci	2	-
Marsileaceae Mirbel							
6.	Marsilea quadrifolia L.	hydG	aq	TM	ci	2	-
Salviniaceae T. Lestib.							
7.	Salvinia natans (L.) All.	hydT	aq	TM	euras	2	
Magnoliophyta (Angiospermae) Liliopsida (Monocotyledones) Alismatidae Butomaceae Rieh							
8.	Butomus umbellatus L.	hydG	aq	BM	euras	6	-
Hydrocharitaceae Juss.							
9.	*Elodea canadensis Michx.	Hyd	aq	PL	cosm	6	Ken
10.	*E. nuttalli (J.PIanch.) St.John	Hyd	aq	BsM	euram	6	Ken
11.	Hydrocharis morsus-ranae L.	Hyd	aq	BM	euras	6	-
12.	Stratiotes aloides L.	Hyd	aq	BsM	eursib	6	-
13.	Vallisneria spiralis L.	Hyd	aq	TTr	ci	2	Ken
Alismataceae Vent.							
14.	Alisma gramineum Lej. (A. loeselii Gorski)	hydH	aq/p	TsM	ci	6	
15.	A. lanceolatum With.	hydH	aq/p	TM	euras	2	
16.	A. plantago-aquatica L.	hydH	aq/p	PL	euras	6	
17.	Caldesia parnassifolia (L.) Pari.	hydH	aq	TM	eur	2	
18.	Sagittaria sagittifolia L.	hydG	aq	PL	euras	6	-

Scheuchzeriaceae *Rudolphi*							
19.	Scheuchzeria palustrus L.	G	pal	BT	euras	6	-
Potamoqetonaceae Dumort.							
20.	Potamogetón acutifolius Link.	hydG	aq	BsM	eur	4	
21.	P. alpinus Balb.	hydG	aq	BsM	euras	6	-
22.	P. berchtoldii Fieber. (P. pusillus auct.non L.)	hydG	aq	BM	ci	6	
23.	P. comrpessus L. (P. zosterifolius Schum.)	hydG	aq	BT	ci	2	
24.	P. crispus L.	hydG	aq	PL	ci	2	-
25.	P. friesii Rupr. (P. mucro-natus auct.non Schrad.)	hydG	aq	BT	ci	6	
26.	P. gramineus L. (P. heterophyllus Schreb.)	hydG	aq	BT	ci	6	
27.	P. iueens L.	hydG	aq	PL	eursib	2	-
28.	P. natans L.	hydG	aq	BsM	ci	6	-
29	P.Nodosus Poir	hudG	Aq	PL	Eursi b	2	
30.	P. obtusifolius Mert.et W.D.J.Koch	hydG	aq	BT	ci	2	
31.	P. pectinatus L.	hydG	aq	PI	cosm	6	-
32.	P. perfoliatus L.	hydG	aq	PL	cosm	6	-
33.	P. praelongus Wulfen	hydG	aq	BT	ci	6	-
34.	P. pusillus L. (P. panormi-tanus Biv.-Bern.)	hydG	aq	PL	ci	2	
35.	P. rutilus Wolfg.	hydG	aq	BT	euram	2	-
36.	P. sarmaticus Maemets	hydG	aq	TsM	euras	4	-
37.	P. trichoides Cham.et Schlecht.	hydG	aq	TsM	euras	6	-
Zannicheliiaceae Dumort.							
38.	Zannichellia palustris L.	hydH	aq	TsM	ci	2	-
39	Z. peduneulata Rchb.	hydH	aq	TM	euras	2	-
Naiadaceae Juss.							
40.	Caulinia minor (All.) Coss et Germ (Najas minor All.)	hydT	aq	TM	euras	2	
41.	Najas marina L.	hydT	aq	TTr	ci	6	-
Iridaceae Juss.							
42.	Iris pseudacorus L.	G	Pal	BM	eursib	2	
Orchidaceae Juss.							
43.	Dactylorhiza incarnata (L.) Soo	G	pal	BsM	euras	2	

44.	D. maeuiata (L.) Soo	G	pal	TsM	eur	2	-
45.	D. traunsteineri (Saut.ex Rchb.) Soo	G	pal	BT	eur	2	
46.	Epipactis palustris (L.) Crantz	G	pal	TsM	eursib	2	
47.	Hammarbya paludosa (L.) O.Kuntze (Malaxis paludosa (DSw.)	G	pal	BT	euras	2	-
48.	Liparis loeselii (L.) Rieh.	G	pal	TsM	ci	2	
49.	Malaxis monophyllos (L.) Sw. (Microstylis monophyllos (L.) Lindl.)	G	pal	BT	ci	6	-
50.	Orchis palustris Jacg.	G	pal	TsM	eur	3	
Juncaceae Juss.							
51.	Juncus alpinoarticulatus ChaixexVill. (J. alpinus Vill., J. fuscoater Schreb.)	H	pal	BsM	ci	2	-
52.	J. articulatus L. (J. lampro-carpus Ehrh.ex Hoffm.)	H	pal	PL	euras	2	-
53.	J. atratus Krock. (J. acutiflorus Griseb.)	H	pal	TsM	euras	5	
54	J. effusus j	H	Pal	PL	cosm	2	
55.	J. tenageia Ehrh.et L.f.	T	pal	TsM	eur	1	_
Cyperaceae Juss.							
56	Bolboschoenus maritimus (L.) Palla (Scirpus maritimus L)	hydG	pal	PL	ci	5	-
57	Carex acuta L. (C. gracilis Curtis, C. graciliformis V. Krecz.)	H	pal	BsM	eursib	5	-
58	C. acutiformis Ehrh. (C. paludosa Good.)	H	pal	TM	euras	2	-
59	C. appropinquata Schum. (C. paradoxa Willd.)	H	pal	BsM	euras	5	-
60	C. atherodes Spreng. (C. aristata R. Br., C. orthostachys C.A. Mey.)	H	pal	BT	ci	4	-
61	C. buxbaumii Wahlenb.	H	pal	BsM	eursib	2	
62	C. caespitosa L.	H	pal	BT	euras	5	. _
63	C. chordorhiza Ehrh.	H	pal	BT	ci	5	
64	C. cinérea Pollich (C. canescens auct.non L.)	H	pal	PL	cosm	6	

Прод. додатку

65	C. davalliana Smith	H	pal	TsM	eur	1	
66	C. diandra Schrank.	H	pal	BT	ci	5	
67	C. dioica L.	H	pal	BT	ci	6	-
68.	C. echinata Murray (C. muricata auct.non L., C. stellulata Good.)	H	pal	BT	euram	2	
69	C. elata All. (C. stricta Good., C. hudsonii A. Benn.)	H	pal	BsM	eursib	1	
70	C. hartmanii Cajand.	H	pal	TsM	eursib	5	-
71	C. juncella (Fr.) Th.Fr. (C. wiluica Meinsh.)	H	pal	BT	eur	2	-
72	C. lasiocarpa Ehrh. (C. filiformis Good.)	H	pal	BT	ci	6	-
73	C. limosa L.	H	pal	BT	ci	2	-
74	C. nigra (L.) Reichard (C.vulgaris Fr., C.goode-noughii J.Gray, C.fusca All.)	H	pal	BsM	ci	2	-
75	C. omskiana Meinsh.	H	pal	BT	eursib	5	
76	C. paniculata L.	H	pal	BT	eur	2	-
77	C. pseudocyperus L.	H	na!	PL	ci	2	-
78	C. riparia Curtis	H	pal	BsM	euras	2	-
79	C. rostata (C. inflata auet. non Huds., C. ampulacea Good.)	HH	pal	BsM	Ci		
80	C. vesicaria L.	H	pal	BsM	ci	2	-
81	Cladium mariscus (L.) Pohl (Schoenus mariscus (L.) Pohl)	H	pal	TsM	eur	2	-
82	Eleocharis acicularis (L.) Roem.et Schult. (Scirpus acicularis L.)	H	aq/p	PL	ci	2	
83	E. palustris (L.) Roem.et Schult. (E. eupalustris Lindb. fil., Scirpus palustris L.)	H	p/aq	PL	ci	6	
84	E. quinqueflora (Hartm.) O. Schwarz. (Scirpus quingueflorus F.X. Hartm., S. paueiflorus Linqhtf.)	H	pal	BT	ci	6	-
85	E. uniglumis (Link) Schult. (Scirpus uniqlumis Link)	H	pal	PL	CI	5	

86	Eriophorum angustifolium Honck. (E. Dolvstachyon L.)	H	pal	BT	ci	6	
87	E. qracile W. D. J.Koch	H	pal	BT	ci	6	-
88	E. latifolium Hoppe	H	pal	BT	eur	2	-
89	E. vaqinatum L.	H	pal	BT	ci	6	-
90	Schoenus ferrugineus L.	H	pal	PL	eur	1	-
91	Scirpus lacustris L (Schoe-noplectus lacustris (L.) Palla)	hydG	p/aq	PL	eursib	2	
92	S. radicans Schkuhr.	H	pal	TsM	euras	6	
93	S. sylvaticus L.	H	pal	TsM	euras	6	
94	S. tabernaemontani C.C.Gmel. (Schoenoplectus tabernaemontani (C.C.Gmel.) Palla)	hydG	p/aq	BM	euras	4	
95	S. triqueter L. (Schoenoplec-tus triqueter (L) Palla)	hydG	pal	TTr	euras	6	
Poaceae Barnhart (Gramineae Juss.j							
96	Agrostis canina L.	H	pal	BT	euras	2	_
97	A. stolonifera L.	H	pal	PL	euras	6	_
98	Alopecurus aequalis Sobol. (A. fulvus Smith)	T	pal	PL	ci	2	
99	A. geniculatus L.	T	pai	BsM	eur	2	_
100	Calamagrostis canescens (Weber) Roth (C. lanceolata Roth)	H	pal	BT	eursib	2	-
101	C. stricta (Timm) Koeler (C.neglecta auct.non P. , Gaertn., B.Mey et Schert.)	H	pal	BsM	ci	5	
102	Catabrosa aquatica (L.) P.Beauv.	hydG	p/aq	BT	CI	2	-
103	Deschampsia caespitosa (L.) P. Beauv.	H	pal	PL	cosm	6	-
104	Glyceria arundinacea Kunth	H	p/aq	TsM	eur	5	-
105	G. fluitans (L.) R.Br.	H	p/aq	BsM	eur	2	_
106	G. máxima (C.Hartm.) Holmberg (G.aquatica (L.) Wahlenb., G.spectabilis Mert.et Koch)	H	p/aq	BsM	ci	2	
107	G. notata Chevall. (G. plicata (Fr.) Fr.)	H	p/aq	TM	euras	2	-
108	Leersia oryzoides (L.) Sw.	H	pal	TsM	ci	2	-

109	Molinia caerulea (L.) Moench	H	pal	BT	eur	2	-
110	Phalaroides arundinacea (L.) Raush. (Digraphis arundinacea (L JTrin.)	H	pal	BsM	ci	6	
111	Phragmites australis (Cav.) Trin.ex Steud. (P. communis Trin.)	hydG	p/aq	PL	cosm	6	-
112	Poa palustris L.	H	pal	BT	ci	5	-
113	P. turfosa Litv.	H	pal	BT	euras	6	-
114	Scolochloa festucacea (Willd.l Link	H	pal	BT	ci	5	
115	*Zizania latifolia (Griseb.) Stapf.	hydG	aq	BsM	euras	2	Ken
Arecidae Araceae Jus.							
116	*Acorus calamus L.	G	p/aq	TsM	ci	6	Ar
117	Calla palustris L.	hydG	p/aq	BT	ci	2	-
118	*Pistia stratiotes L.	Hyd	aq	sMM	euras	2	Ken
Lemnaceae S.F. Gray							
119	Lemna gibba L.	Hyd	aq	TTr	ci	2	-
120	L. minor L.	Hyd	aq	PL	cosm	6	-
121	L. trisulca L.	Hyd	aq	PL	ci	2	-
122	Spirodela polyrrhiza (L.)	Hyd	aq	PL	cosm	6	-
123	Wolffia arrhiza (L.) Horkel ex Wimmer	Hyd	aq	TTr	ci	2	
Sparganiaceae Rudolph.							
124	Sparganium emersurn Rehman (S. Simplex Huds.)	hydG	aq/p	BM	ci	6	-
125	S. erectum L. (S.polyedrum (Asch.et Graebn.) Juz.)	hydG	p/aq	BsM	eursib	6	-
126	S. minimum Wallr.	hydG	p/aq	BsM	ci	2	-
127	S. negtectum Beeby	hydG	p/aq	TM	euras	2	-
Typhaceae Juss.							
128	Typha angustifolia L.	hydG	p/aq	TsM	ci	2	-
129	T. foveolata Pobed.	hydG	p/aq	TsM	eur	6	-
130	T. latifolia L.	hydG	p/aq	PL	ci	6	-
131	T. laxmannii Lepech.	hydG	p/aq	TsM	euras	5	-
Magnoliopsida (Dicotyledones) Nymphaceae Saiisb.							
132	Nuphar lutea (L.) Smith	hydG	aq	BsM	eursib	6	-
133	Nymphaea alba L.	hydG	aq	TsM	eur	6	-
134	N. candida C.Pres!.	hydG	aq	BT	eursib	n	-

Ceratophyllaceae S.F. Gray							
135	Ceratophyllum demersum L.	Hyd	aq	PL	cosm	6	-
136	C. penthacanthum Haynald	Hyd	aq	BsM	euras	5	-
137	C. submersum L.	Hyd	aq	BsM	euras	2	-
138	C. tanaiticum Sapjeg.	Hyd	aq	sMM	eur	4	-
Ranunculidae Ranunculaceae Juss.							
139	Batrachium aquatile (L.) Dumort.	Hyd	aq	BsM	eur	4	- '
140	B.circinatum (Sibth.) Spach (B. foeninculaceum (Gilib.) V. Krecz.L	Hyd	aq	BsM	euras	5	
141	B. rionii (Lagger) Nyman	Hyd	aq	TM	euras	5	_
142	B. trichophyllum (Chaix) Bosch	Hyd	aq	PL	ci	5	-
143	Caltha palustris L.	H	pal	BsM	ci	6	
144	Ranunculus flammula L.	H	pal	PL	eursib	2	
145	R. lingua L.	H	p/aq	BsM	eursib	6	-
146	R. polyphyllus Waldst. et Kit. ex Willd.	Hyd	aq	BsM	euras	5	-
147	R. sceleratus L.	T	pal	BM	ci	2	fAp
Caryophyllaceae							
148	Myosoton aquaticum (L.) Moench (Malachium aquaticum (L.) Fr.)	H	pal	TsM	euras	2	euAp
149	Steüaria crassifolia Ehrh,	H	pal	BsM	ci	5	
150	S. palustris Retz.	H	pal	BT	euras	5	
Polygonaceae R. Br.							
151	Persicaria amphibia (L.) Delarbre (Polygonum amphibium L.)	G	aq/p	BM	ci	6	-
152	Rumex aquaticus L.	H	p/aq	BsM	euras	6	-
153	R. hydrolapathum Huds.	H	pal	TsM	eur	2	-
Elatinaceae Dumort.							
154	Elatine alsinastrum L.	hydT	aq	PL	euras	2	-
155	E. hydropiper L. (E. gyrosperma Dbben.)	hydT	aq	PL	eursib	6	-
Ericaceae Juss.							
156	Oxycoccus palustris Pers.	Ch	Pal	BT	ci	6	-
Primulaceae Vent							
157	Hottonia palustris L.	hydHI	aq/n	BsM	eur	1	-
158	Lysimachia vulgaris L.	H	pal	PL	euras	6	-

159	Naumburgia thyrsiflora (L.)Rchb. (Lysimachia thyrsiflora L.)	H	pal	BsM	euras	2	
Violaceae Batsch							
160	Viola palustris L.	H	pal	PL	euram	2	-
161	V. uliginosa Besser	H	pal	BT	eur	6	-
Salicaceae Mirbel							
162	Salix lapponum L.	Ph	pal	BT	eursib	5	-
163	S. myrsinifolia Salisb. (S. nigricans Smith)	Ph	pal	BT	eursib	5	-
164	S. myrtilloides L.	Ph	pal	BT	eursib	1	-
165	S. starkeana Willd.	Ph	pal	BT	eursib	5	-
Brassicaceae Burnett (Cruciferas Juss.)							
166	Cardamine amara L.	H	pal	BT	eur	2	-
167	C. pratensis L.	H	pal	BsM	ci	2	-
168	Rorippa amphibia (L.) Besser	H	p/aq	BsM	eyrsib	5	
170	R. nasturtium-aquaticum (L.) Hayek (Nasturtium officinale R. Br.)	H	pal	TM	ci	2	-
171	R. palustris (L.) Besser	H	Dal	PL	ci	6	hAD
172	Subularia aquatica L.	T	aq	BT	ci	3	-
Euphorbiaceae Juss.							
173	Euphorbia palustris L.	H	pal	TsM	eur	5	-
Rosidae Crassulaceae DC.							
174	Tillaea vaillantii Willd	T	aq	SMM	euram	5	-
Saxifragaceae Juss.							
175	Saxífraga hirculus L.	H	pal	BT	ci	5	-
Droseraceae Salisb.							
176	Aldrovanda vesiculosa L.	Hyd	aq	TTr	ci	2	-
177	Drosera intermedia Hayne	H	pal	TsM	euram	1	-
178	D. longifolia L. (D. anglica Huds)	H	pal	BT	ci	2	-
179	D. rotundifolia L.	H	pal	BT	ci	2	-
Rosaceae Juss.							
180	Filipéndula denudata (J.PresI et C. Presl) Fritsch	H	pal	BT	eursib	2	_
181	Geum rivale L.	H	pal	BsM	ci	2	-
182	Potentius palustris ÍL) Scop. (Comarum palustre L.)	H	Dal	BT	ci	2	_
Lythraceae J. St - MI.							
183	Lythrum salicaria L.	H	pal	BM	euras	6	-

184	L. virqatum L.	H	pal	TsM	eursib	6	-
Onagraceae Juss.							
185	Epilobium hirsutum L.	H	pal	PL	eur	6	-
186	E. palustre L.	H	pal	PL	ci	2	-
187	E. Parviflorum Schreb.	H	pal	tm	euras	2	fAp
Trapaceae Dumort							
188	Trapa borysthenica V.Vassil.	hydT	aq	sMM	eur	1	-
189	T. natans L.	hydT	aq	TsM	ci	2	
190	T. rossica V.Vassil.	hydT	aq	TsM	eur	2	-
Haloragaceae R.Br.							
191	Myriophyllum alteriflorurn DC.	hydG	aq	BT	euram	1	-
192	M. spicatum L.	hydG	aq	PL	ci	6	
193	M. verticillatum L.	hydG	aq	PL	ci	6	-
Fabaceae Lindl. (Leguminosae Juss.)							
194	Lathyrus palustris L.	H	pal	BsM	ci	2	-
Geraniaceae Juss.							
195	Geranium palustre L.	H	pal	TsM	eur	2	
Apiaceae Lindl.							
196	Archangelica officinalis Hoffm. (Angélica archangelica L.)	H	pal	BT	euras	2	-
197	Cicuta virosa L.	G	pal	BsM	euras	6	-
198	Hydrocolyle vulgaris L.	hydH	aq	TsM	eur	1	
199	Oenanthe aquatica (L.) Poir.	H	aq/p	TsM	euras	6	-
200	O. silaifolia M.Bieb.	H	aq/p	TsM	eur	2	
201	Ostericum palustre (Besser) Besser (Angélica palustris (Besser) Hoffm.)	H	pal	bt	eursib	2	-
202	Peucedanum palustre (L.) Moench	H	pal	BsM	euras	6	-
203	Stella erecta (Huds.) m. Pimen. (Berula erecta (Huds.) Coville)	H	aq	tm	ci	2	-
204	Sium latifolium L.	H	p/aq	PL	euras	6	-
205	S. sisaroideum DC.	H	pal	tm	euras	5	-
Lamiidae Rubiáceas Juss.							
206	Galium palustre L.	H	pal	bm	eursib	2	_
207	G. rivale (Sibth.et Smith) Griseb.	H	pal	TsM	eur	5	fAp
208	G. uliginosum L.	H	pal	bt	euras	6	-

Прод. додатку

Gentianaceae Juss.							
209	Swertia perennis L.	H	pal	TsM	eur	2	-
Menyanthaceae Dumort.							
210	Menyanthes trifoliata L.	hydG	pal	bsm	ci	2	-
211	Nymphoides peltata (S.G. Gmel.) O.Kuntze (Limnan-themum nymphoides Link)	hydG	aq	TsM	euras	6	-
Solanaceae Juss.							
212	Solanum dulcamara L.	Ch	pa	PL	euras	6	fAp
Boraginaceae Juss.							
213	Myosotis scorpioides L. (M. palustris (L.) L.)	H	pal	BsM	euras	2	— .
214	Symphytum officinale L.	G	pal	TsM	euras	2	-
215	S. tanaicense Steven	G	pal	TsM	eur	5	-
Scrophulariaceae Juss.							
216	Limoselia aquatica L.	T	aq	PL	cosm	6	-
217	Pedicularis palustris L.	T	pal	BsM[1]	ci	2	-
218	P. seeptrum-carolinum L.	H	pal	BT	euras	5	-
219	Scrophularia umbrosa Dumort. (S. alata Gilib.)	H	pal	BM	euras	6	
220	Veronica anagallis-aquatica L.	H	p/an	PL	ci	2	
221	V. anagalloides	T	p/aq	BsM	cur		-
222	V. beccabunga L.	hydH	p/aq	BsM	ci	6	-
223	V. scuteilata L.	H	pai	BsM	ci	2	-
Lentibulariaceae Rieh.							
224	Utricularia intermedia Hayne	Hyd	aq	PL	ci	6	
225	U. minor L.	Hyd	aq	BT	ci	6	-
226	U. vulgaris L.	Hyd	aq	BM	ci	6	-
227	Pinguicula vulgaris L.	H	pal	BT	ci	6	-
Hippuridaceae Unk							
228	Hippuris vulgaris L. (H. lanceolata Retz.)	hydG	aq	PL	ci	6	
Lamiaceae Lindl. (Labiatae Juss.)							
229	Lycopus europaeus L.	H	pal	BsM	eur	6	fAp
230	L. exaltatus L. f.	H	pal	TsM	eur	5	fAp
231	Mentha aquatica L.	H	pal	PL	cosm	6	-
232	Scutellaria galericulata L.	H	pal	PL	ci	6	-
Callitrichaceae Link							
233	Callitriche cophocarpa Sendtner (C.polymorpha Lonnr.)	T	aq	PL	eursib	6	

Прод. додатку

234	C. hamulata Kutz.ex W.D.J.Koch	T	aq	BsM	eur	2	
235	C. hermaphroditica L. (C. autumnalis L.)	T	aq	PL	ci	6	
236	C. palustris L. (C. verna L.)	T	aq	PL	ci	6	
237	C. stagnalis Scop.	t	aq	PL	ci	6	.
Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke)							
238	Bidens cernua L.	T	pal	BsM	ci	6	fAp
239	B. radiata Thuill.	T	pal	BsM	euras	5	fAp
240	B. tripartita L.	T	pal	BsM	euras	5	hAp
241	Cirsium oleraceum (L.) Scop.	H	pal	TsM	eursib	2	
242	C. palustre (L.) Scop.	H	pal	BM	eursib	2	
243	C. rivulare (Jacq.) All.	H	pal	TsM	eur	2	
244	Eupatorium cannabinum L.	H	pal	TsM	eur	2	euAp
245	Gnaphalium uliginosum L.	t	pal	BsM	euras	2	hAp
246	Senecio paludosus L.	H	pal	TsM	eur	2	_
247	S. tataricus Konechn.	H	pal	BT	eur	5	_
248	Sonchus palustris L.	H	pal	TM	euras	5	_
249	Tephroseris palustris (L.) Fourr. (Senecio connestus (R.Br.)DC.)	H	.pal	BT	ci	5	

ДОДАТОК Б

Рідкісні види водних та прибережно-водних рослин, які занесені до Червоної книги України

	Види рослин	Родина	Природо-охоронний статус виду
	Судинні рослини Відділ плауноподібні – Lycopodiophyta		
1	Молодильник озерний *Isoëtes lacustris* L.	Молодильникові Isoetaceae	вразливий
	Відділ папоротеподібні – Pteridophyta		
2	Марсилея чотирилиста *Marsilea quadrifolia* L.	Марсилієві Marsileaceae	вразливий
3	Пілюльниця куленосна *Pilularia globulifera* L.	Марсилієві Marsileaceae	зникаючий
4	Сальвінія плаваюча *Salvinia natans* (L.) All	Сальвінієві Salviniaceae	неоцінений
	Відділ покритонасінні – Magnoliophyta (Angiospermae)		
5	Кальдезія білозоролиста *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl.	Частухові Alismataceae	зникаючий
6	Зіркоплідник частуховий *Damasonium alisma* Mill.	Частухові Alismataceae	зникаючий
7	Колючконос сібторпа *Echinophora sibthorpiana* Guss.	Селерові Apiaceae	зниклий в природі
8	Шильник водяний Subularia aquatica L.	Капустяні Brassicaceae	зниклий в природі
9	Пухирник південний *Utricularia australis* R.Br.	Пухирникові Lentibulariaceae	вразливий
10	Пухирник брема *Utricularia bremii* Heer	Пухирникові Lentibulariaceae	зниклий в природі
11	Пухирник середній *Utricularia intermedia* Hayne	Пухирникові Lentibulariaceae	вразливий
12	Пухирник малий *Utricularia minor* L.	Пухирникові Lentibulariaceae	вразливий
13	Цибуля регеля *Allium regelianum* A. Becker ex Iljin	Цибулеві Alliaceae	рідкісний
14	Цибуля скіфська *Allium scythicum* Zoz	Цибулеві Alliaceae	вразливий
15	Осока двоколірна *Carex bicolor* All.	Осокові Cyperaceae	зникаючий
16	Осока богемська *Carex bohemica* Schreb.	Осокові Cyperaceae	вразливий
17	Осока буріюча *Carex brunnescens* (Pers.) Poiret	Осокові Cyperaceae	зникаючий

Прод. додатку

18	Осока Буксбаума *Carex buxbaumii* Wahlenb.	Осокові Cyperaceae	вразливий
19	Осока тонкокореневищна *Carex chordorhiz*a Ehrh.	Осокові Cyperaceae	вразливий
20	Осока дводомна *Carex dioica* L.	Осокові Cyperaceae	вразливий
21	Осока кулястоподібна *Carex globularis* L.	Осокові Cyperaceae	зникаючий
22	Осока торфова *Carex heleonastes* Ehrh.	Осокові Cyperaceae	зникаючий
23	Осока Хоста *Carex hostiana* DC.	Осокові Cyperaceae	вразливий
24	Осока Лахеналя *Carex lachenalii* Schkuhr	Осокові Cyperaceae	зникаючий
25	Осока пажитницеподібна *Carex loliacea* L.	Осокові Cyperaceae	зникаючий
26	Осока малоквіткова *Carex pauciflora* Lightf.	Осокові Cyperaceae	вразливий
27	Осока житня *Carex secalina* Willd. ex Wahlenb.	Осокові Cyperaceae	вразливий
28	Осока щетиниста *Carex strigosa* Huds.	Осокові Cyperaceae	зникаючий
29	Осока затінкова *Carex umbrosa* Host	Осокові Cyperaceae	неоцінений
30	Меч-трава болотна *Cladium mariscus* (L.) Pohl s.l. (incl. *C. martii* (Roem. et Schult.) K.Richt., *C. mariscus* (L.) Pohl subsp. *martii* (Roem. et Schult.) T.V.Egorova)	Осокові Cyperaceae	вразливий
31	Ситняг карніолійський *Eleocharis carniolica* W.D.J.Koch	Осокові Cyperaceae	вразливий
32	Ситняг сосочкоподібний *Eleocharis mamillata* Lindb. f.	Осокові Cyperaceae	вразливий
33	Ситняг багатостебловий *Eleocharis multicaulis* (Smith) Desv.	Осокові Cyperaceae	зниклий у природі
34	Ситняг гостролусковий *Eleocharis oxylepis* (Meinsh.) B. Fedtsch.	Осокові Cyperaceae	зникаючий
35	Комишник дворозділький (к. двозонтиковий) *Fimbristylis bisumbellata* (Forssk.) Bubani (*F.dichotoma* auct. non (L.) Vahl) *Scirpus bisumbellatus* Forssk.	Осокові Cyperaceae	зникаючий

Прод. додатку

36	Куга гострокінцева *Schoenoplectus mucronatus* (L.) Palla (*Scirpusmucronatus* L.)	Осокові Cyperaceae	вразливий
37	Сашник іржавий *Schoenus ferrugineus* L.	Осокові Cyperaceae	вразливий
38	Кліщинець білокрилий (Аройник білокрилий, Арум білокрилий) *Arum albispathum* Steven ex Ledeb. (*A. italicum* Mill. *subsp. albispathum* (Steven ex Ledeb.) Prime; *A. orientale* M.Bieb. *subsp. albispathum* (Steven ex Ledeb.) Nyman, *A. orientale* M.Bieb. *var. albispathum* (Steven ex Ledeb.) Engl.)	Ароїдні (Кліщинцеві) Araceae	зникаючий
39	Кліщинець східний (Аройник східний, Арум східний) *Arum orientale* M.Bieb. (*A. maculatum* auct. non L., p.p.)	Ароїдні (Кліщинцеві) Araceae	рідкісний
40	Людвігія болотна *Ludwigia palustris* (L.) Elliott	Онагрові Onagraceae	зниклий у природі
41	Армерія покутська *Armeria pocutica* Pawł.	Кермекові Limoniaceae	зниклий у природі
42	Кермечник злаколистий *Goniolimon graminifolium* (Aiton) Boiss.(*Statice graminifolia* Aiton)	Кермекові Limoniaceae	вразливий
43	Кермек чурюцький *Limonium tschurjukiense* (Klokov) Lavrenko ex Klokov (*Statice tschurjukiensis* Klokov; *L. tomentellum* auct. non (Boiss.) Kuntze; *L. dubium* Gamajun. ex Klokov)	Кермекові Limoniaceae	вразливий
44	Косарики черепитчасті *Gladiolus imbricatus* L.	Півникові Iridaceae	вразливий
45	Косарики італійські *Gladiolus italicus* Mill.	Півникові Iridaceae	зникаючий
46	Косарики болотні *Gladiolus palustris* Gaudin	Півникові Iridaceae	зникаючий
47	Косарики тонкі *Gladiolus tenuis* M.Bieb.	Півникові Iridaceae	вразливий
48	Півники рогаті *Iris furcata* M.Bieb. (*I. hungarica* auct. non Waldst. et. Kit. p.p.)	Півникові Iridaceae	зникаючий
49	Півники борові *Iris pineticola* Klokov	Півникові Iridaceae	вразливий

50	Півники понтичні *Iris pontica* Zapał.	Півникові Iridaceae	вразливий
51	Півники несправжньо - смикавцеві *Iris pseudocyperus* Schur	Півникові Iridaceae	рідкісний
52	Півники сибірські *Iris sibirica* L.	Півникові Iridaceae	вразливий
53	Ситник бульбистий *Juncus bulbosus* L.	Ситникові Juncaceae	вразливий
54	Ситник кулястоплодий *Juncus sphaerocarpus* Nees	Ситникові Juncaceae	зникаючий
55	Ситник тупопелюстковий *Juncus subnodulosus* Schrank	Ситникові Juncaceae	зникаючий
56	Плодоріжка болотна (зозулинець болотний) *Anacamptis palustris* (Jacq.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase (*Orchis palustris* Jacq.)	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
57	Плодоріжка блощична (зозулинець блощичний) *Anacamptis coriophora* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase s.l. (*Orchis coriophora* L., incl. *Orchis nervulosa* Sakalo)	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
58	Плодоріжка рідкоквіткова (зозулинець рідкоквітковий) *Anacamptis laxiflora* (Lam.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase (*Orchis laxiflora* Lam.)	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
59	Коральковець тричінадрізаний *Corallorhiza trifida* Châtel.	Зозулинцеві Orchidaceae	рідкісний
60	Зозульки серценосні (Пальчатокорінник серценосний) *Dactylorhiza cordigera* (Fries) Soo (*Orchis cordigera* Fries)	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
61	Зозульки Фукса (пальчатокорінник Фукса) *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó (*Orchis fuchsii* Druce)	Зозулинцеві Orchidaceae	неоцінений
62	Зозульки іберійські (пальчатокорінник іберійський) *Dactylorhiza iberica* (M.Bieb. ex Willd.) Soó (*Orchis iberica* M. Bieb.ex Willd.)	Зозулинцеві Orchidaceae	рідкісний
63	Зозульки м'ясочервоні (пальчатокорінник м'ясочервоний) *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (*Orchis incarnata* L.)	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий

64	Зозульки плямисті (пальчатокорінник плямистий) *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (*Orchis maculata* L.)	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
65	Зозульки травневі (пальчатокорінник травневий) *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) P.F.Hunt et Summerhayes (*Orchis majalis* Rchb.)	Зозулинцеві Orchidaceae	рідкісний
66	Зозульки трансильванські (пальчатокорінник трансильванський) *Dactylorhiza transsilvanica* (Schur) Aver. (*Orchis transsilvanica* Schur)	Зозулинцеві Orchidaceae	зникаючий
67	Зозульки Траунштейнера (пальчатокорінник Траунштейнера) *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó (*Orchis traunsteineri* Saut. ex Rchb.)	Зозулинцеві Orchidaceae	рідкісний
68	Зозулинець шоломоносний *Orchis militaris* L.	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
69	Коручка болотна *Epipactis palustris* (L.) Crantz	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
70	Надбородник безлистий *Epipogium aphyllum* Sw.	Зозулинцеві Orchidaceae	зникаючий
71	Билинець довгоногий *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
72	Билинець найзапашніший *Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich.	Зозулинцеві Orchidaceae	зникаючий
73	М'якух болотний (гамарбія болотна) *Hammarbya paludosa* (L.) O.Kuntze	Зозулинцеві Orchidaceae	зникаючий
74	Бровник однобульбовий (герміній однобульбовий) *Herminium monorchis* (L.) R.Br.	Зозулинцеві Orchidaceae	зникаючий
75	Жировик Льозеля *Liparis loeselii* (L.) Rich.	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
76	Зозулині сльози серцелисті *Listera cordata* (L.) R.Br.	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
77	Скрученик приємний *Spiranthes amoena* (M.Bieb.) Spreng.	Зозулинцеві Orchidaceae	зникаючий
78	Траунштейнера куляста *Traunsteinera globosa* (L.) Rcnb. (*Orchis globosa* L.)	Зозулинцеві Orchidaceae	вразливий
79	Тофільдія чашечкова Tofieldia calyculata (L.) Wahlenb.	Тофільдієві Tofieldiaceae	вразливий

80	Шейхцерія болотна *Scheuchzeria palustris* L.	Шейхцерієві Scheuchzeriaceae	вразливий
81	Їжача голівка вузьколиста *Sparganium angustifolium* Michx. (*S. affine* Schnizl.)	Їжачоголівкові Sparganiaceae (Typhaceae s.l.)	зникаючий
82	Рогіз малий *Typha minima* Funk.	Рогозові Typhaceae	зникаючий
83	Морківниця прибережна (зореморквиця прибережна) *Astrodaucus littoralis* (M.Bieb.) Drude	Селерові (Зонтичні) Apiaceae (Umbelliferae)	вразливий
84	Критмій морський (критм морський) *Crithmum maritimum* L.	Селерові (Зонтичні) Apiaceae (Umbelliferae)	неоцінений
85	Береза низька *Betula humilis* Schrank	Березові Betulaceae	вразливий
86	Катран морський *Crambe maritima* L. (*C. pontica* Steven ex Rupr., nom. nud.)	Капустяні (Хрестоцвіті) Brassicaceae (Cruciferae)	вразливий
87	Хрінниця сиваська *Lepidium syvaschicum* Kleopow (~ *L. cartilagineum* (J.Mayer) Thell. s.l.)	Капустяні (Хрестоцвіті) Brassicaceae (Cruciferae)	вразливий
88	Шильник водяний *Subularia aquatica* L.	Капустяні (Хрестоцвіті) Brassicaceae (Cruciferae)	зниклий у природі
89	Вайда прибережна *Isatis littoralis* Steven ex DC.	Капустяні (Хрестоцвіті) Brassicaceae (Cruciferae)	вразливий
90	Редька приморська *Raphanus maritimus* Sm. s.l. (*R. raphanistrum* L. *subsp. maritimus* (Sm.) Thell.; incl. *R. odessanus* (Andrz.) Spreng., *R. raphanistrum* L. *subsp. odessanus* (Andrz.) Schmalh., *Raphanistrum odessanum* Andrz.)	Капустяні (Хрестоцвіті) Brassicaceae (Cruciferae)	вразливий
91	Альдрованда пухирчаста *Aldrovanda vesiculosa* L.	Росичкові Droseraceae	рідкісний
92	Росичка середня *Drosera intermedia* Hayne	Росичкові Droseraceae	вразливий

Прод. додатку

93	Росичка довголиста *Drosera longifolia* L.	Росичкові Droseraceae	вразливий
94	Водяний жовтець плаваючий *Batrachium fluitans* (Lam.) Wimm.	Жовтецеві Ranunculaceae	вразливий
95	Водяний горіх плаваючий *Trapa natans* L. s.l. *(incl. T. borysthenica* V.Vassil., *T. danubialis* Dobrocz., *T. flerovii* Dobrocz., *T. hungarica Opiz, T. macrorhiza* Dobrocz., *T. maeotica* Woronow, *T. pseudocolchica* V.Vassil., *T. rossica* V.Vassil., *T. ucrainica* V.Vassil.)	Водяногоріхові Trapaceae (Onagraceae s.l.)	неоцінений
96	Молочай прибережний *Euphorbia paralias* L. (*Esula paralias* (L.) Fourr., *Tithymalus paralias* (L.) Hill)	Молочайні Euphorbiaceae	вразливий
97	Люцерна приморська *Medicago marina* L.	Бобові Fabaceae	вразливий
98	Чебрець прибережний *Thymus littoralis* Klokov et Des.-Shost.	Губоцвіті Lamiaceae	вразливий
99	Руслиця угорська *Elatine hungarica* Moesz	Руслицеві Elatinaceae	вразливий
100	Журавлина дрібноплода *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. (*O. quadripetalus* Gilib. *subsp. Microcarpus* (Turcz. ex Rupr.) Braun-Blanq., *O. palustris* Pers. *subsp. microcarpus* (Turcz. ex Rupr.) Nyman, *Vaccinium microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh., *V. oxycoccus L. subsp. Microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Hook., *V. oxycoccus* L. *var. microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Klinge)	Брусничні Ericaceae s.l. (Vacciniaceae s. str.)	вразливий
101	Хамедафна чашечкова (Торф'яниця чашечкова) *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench (*Andromeda calyculata* L., *Lyonia calyculata* (L.) Rchb.)	Вересові Ericaceae	вразливий
102	Верба лапландська *Salix lapponum* L.	Вербові Salicaceae	вразливий
103	Плакун чебрецелистий *Lythrum thymifolia* L.	Плакунові Lythraceae	вразливий
104	Ломикамінь болотний *Saxifraga hirculus* L.	Ломикаменеві Saxifragaceae	вразливий
105	Плавун щитолистий *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze	Бобівникові Menyanthaceae	вразливий

Рідкісні види водоростей занесених до Червоної книги України

Водорості – *Algae*			
№ п/п	Назва виду	Родина	Природо-охоронний статус
1	Вошерія прибережна *Vaucheria litorea* Hoffm.-Bang. et C. Agardh	Вошерієві *Vaucheriaceae*	рідкісний
2	Діктиота дихотомічна *Dictyota dichotoma* (Huds.) J.V. Lamour.	Діктиотові *Dictyotaceae*	вразливий
3	Ектокарпус стручкуватий *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. var. *hiemalis* (Crouan ex Kjellm.) Gallardo (*E. hiemalis* (Crouan ex Kjellm.)Kjellm.)	Ектокарпові *Ectocarpaceae*	вразливий
4	Пілайєла прибережна *Pylaiella littoralis* (L.)Kjellm.	Ектокарпові *Ectocarpaceae*	рідкісний
5	Кладостефус губчастий *Cladostephus spongiosus* (Huds.) C. Agardh	Кладостефові *Cladostephaceae*	рідкісний
6	Кладостефус кільчастий *Cladostephus verticillatus* (Lightf.) C. Agardh	Кладостефові *Cladostephaceae*	рідкісний
7	Пунктарія широколиста *Punctaria latifolia* Grev.	Пунктарієві *Punctariaceae*	рідкісний
8	Пунктарія хвиляста *Punctaria tenuissima* (C. Agardh) Grev. (*Desmotrichum undulatum* (J. Agardh) Reinke)	Пунктарієві *Punctariaceae*	рідкісний
9	Сперматохнус особливий *Spermatochnus paradoxus* (Roth) Kütz.	Сперматохнові *Spermatochnaceae*	вразливий
10	Стилофора ніжна *Stilophora tenella* (Esper) P.C. Silva (*S. rhizodes* (Turn.) J. Agardh)	Сперматохнові *Spermatochnaceae*	вразливий
11	Сфацелярія карликова *Sphacellaria nana* Näg. ex Kütz. (*S. saxatilis* (Kuck.) Sauv.)	Сфацелярієві *Sphacelariaceae*	вразливий
12	Петалонія зостеролисна *Petalonia zosterifolia* (Reinke) Kuntze	Сцитосифонові *Scytosiphonaceae*	вразливий
13	Родохортон пурпуровий *Rhodochorton purpureum* (Lighth.) Rosenv.	Акрохетові *Acrochaetiaceae*	рідкісний
14	Батрахоспермум зовнішньоплідний *Batrachospermum ectocarpum* Sirodot	Батрахоспермові *Batrachospermaceae*	вразливий

Прод. додатку

15	Батрахоспермум драглистий *Batrachospermum gelatinosum* (L.) De Candole	Батрахоспермові *Batrachospermaceae*	рідкісний
16	Евпогодон короткогострокінцевий *Eupogodon apiculatus* (C. Agardh) P.C. Silva (*Dasyopsis apiculata* (C. Agardh) Zinova)	Дазієві *Dasyaceae*	вразливий
17	Гельмінтора розчепірена *Helminthora divaricata* (C. Agardh) J. Agardh	Немалієві *Nemaliaceae*	вразливий
18	Хроодактилон розгалужений *Chroodactylon ramosum* (Thwait.) Hansg. (*Asterocystis ramosa* (Thwait) Gobi)	Гоніотріхієві *Goniotrichaceae*	рідкісний
19	Хроодактилон Волле *Chroodactylon wolleanum* Hansg. (*Asterocystis wolleana* (Hansg.) Lagerh.)	Гоніотріхієві *Goniotrichaceae*	рідкісний
20	Стілонема альсідії *Stylonema alcidii* (Zanardini) K.M. Drew (*Goniotrichum elegans* (Chauv.) Zanard.)	Гоніотріхієві *Goniotrichaceae*	рідкісний
21	Немаліон глистоподібний *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters	Немаліонові *Nemalionaceae*	вразливий
22	Філофора псевдорогата *Phyllophora pseudoceranoides* (S.G. Gmel.) Newroth et R. Taylor	Філофорові *Phyllophoraceae*	зникаючий
23	Осмундея гібридна *Osmundea hybrida* (DC.) K.W. Nam in K.W. Nam, Maggs & Garbary (*Laurencia hybryda* (DC) Lenorm.)	Родомелієві *Rhodomelaceae*	вразливий
24	Осмундея зрізана *Osmundea truncata* (Kütz.) K.W. Nam et Maggs (*Laurencia pinnatifida* (Huds.) Lamour.)	Родомелієві *Rhodomelaceae*	вразливий
25	Полісифонія дрібношипова *Polysiphonia spinulosa* Grev.	Родомелієві *Rhodomelaceae*	вразливий
26	Лофосифонія повзуча *Lophosiphonia reptabunda* (Suhr.) Kylin	Родомелієві *Rhodomelaceae*	рідкісний
27	Птеросифонія пірчаста *Pterosiphonia pennata* (C. Agardh) Sauv.	Родомелієві *Rhodomelaceae*	рідкісний
28	Лорансія чашоподібна *Laurencia coronopus* J. Agardh	Родомелієві Rhodomelaceae	рідкісний
29	Торея найрозгалуженіша *Thorea ramosissima* Bory	Тореєві *Thoreaceae*	рідкісний

Прод. додатку

30	Калітамніон зернистий *Callithamnion granulatum* (Ducl.) Agardh	Церамієві *Ceramiaceae*	вразливий
31	Бріопсіс адріатичний *Bryopsis adriatica* (J. Agardh) Frauenfeld	Бріопсієві *Bryopsidaceae*	вразливий
32	Кодіум черв'якуватий *Codium vermilara* (Olivi) Delle Chiaje	Кодієві *Codiaceae*	рідкісний
33	Ентероморфа азовська *Enteromorpha maeotica* Proschk.-Lavr.	Ульвові *Ulvaceae*	рідкісний
34	Педіаструм Каврайського *Pediastrum kawraiskyi* Schmidle	Гідродікцієві *Hydrodictyaceae*	вразливий
35	Евастропсіс Ріхтера *Euastropsis richterii* (Schmidle) Lagerh.	Гідродікцієві Hydrodictyaceae	вразливий
36	Стигеоклоніум пучкуватий *Stigeoclonium fasciculare* Kütz.	Хетофорові *Chaetophoraceae*	вразливий
37	Бульбохета майже квадратна *Bulbochaete subquadrata* Mrozińska-Webb	Едогонієві *Oedogoniaceae*	вразливий
38	Едогоній косопоровий різновид донський *Oedogonium plagiostomum* Wittr. ex Hirn var. *tanaiticum* Y.V. Roll	Едогонієві *Oedogoniaceae*	рідкісний
39	Сифонокладус маленький *Siphonocladus pusillus* (Kütz.) Hauck	Сифонокладові *Siphonocladaceae*	рідкісний
40	Хетоморфа Зернова *Chaetomorpha zernovii* Wononich	Кладофорові *Cladophoraceae*	вразливий
41	Кладофора вадорська *Cladophora vadorum* (Aresch.) Kutz.	Кладофорові *Cladophoraceae*	рідкісний
42	Кладофора далматська *Cladophora dalmatica* Kütz.	Кладофорові *Cladophoraceae*	рідкісний
43	Кладофоропсис шкірястий *Cladophoropsis membranacea* (Hofm. Bang. Ex C. Agardh) Börg	Кладофорові *Cladophoraceae*	рідкісний
44	Роя англійська *Roya anglica* G.S. West in Hodgetts	Мезотенієві *Mesotaeniaceae*	вразливий
45	Спірогіра Рейнгарда *Spirogyra reinhardii* Chmielevsky	Спірогірові *Spirogyraceae*	вразливий
46	Гонатозігон волохатий *Gonatozygon pilosum* Wolle	Гонатозигові *Gonatozygaceae*	рідкісний
47	Генікулярія спіротенієва *Genicularia spirotaenia* (de Bary) de Bary	Гонатозигові *Gonatozygaceae*	вразливий
48	Пеніум Борге *Penium borgeanum* Skuja	Гонатозігові *Gonatozygaceae*.	вразливий

Прод. додатку

49	Бамбузіна Бребіссона *Bambusina brebissonii* Kütz. ex Kütz.	Десмідієві *Desmidiaceae*	рідкісний
50	Десмідіум Бейлі *Desmidium baileyi* (Ralfs) Nordst.	Десмідієві *Desmidiaceae*	рідкісний
51	Оокардіум простягнутий *Oocardium stratum* Nägeli	Десмідієві *Desmidiaceae*	вразливий
52	Нітела струнка *Nitella gracilis* (J.E. Sm.) C. Agardh	Нітелові *Nitellaceae*	вразливий
53	Нітела найтонша *Nitella tenuissima* (Desv.) Kütz.	Нітелові *Nitellaceae*	рідкісний
54	Толіпела проліферуюча *Tolypella prolifera* (Ziz. ex A. Braun) Leonh.	Нітелові *Nitellaceae*	рідкісний
55	Нітелопсис притуплений *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Loisel) J. Groves	Нітелопсидові *Nitellopsidaceae*	рідкісний
56	Хара Брауна *Chara braunii* C.C. Gmellin	Харові *Characeae*	вразливий
57	Хара сивіюча *Chara canescens* Desv. et Loisel in Loisel	Харові *Characeae*	рідкісний
58	Хара витончена *Chara delicatula* C. Agardh	Харові *Characeae*	рідкісний
59	Хара мохувата *Chara muscosa* J. Groves et Bull.-Webst.	Харові *Characeae*	вразливий
60	Лампротамніум пухирчастий *Lamprothamnium papullosum* (Wallroth) J. Groves	Харові *Characeae*	вразливий

Рідкісні види мохоподібних занесених до Червоної книги України

Мохоподібні – *Bryophyta*			
№ п/п	Назва виду	Родина	Природо-охоронний статус
1	Скапанія швейцарська *Scapania helvetica* Gottsche	Скапанієві *Scapaniaceae*	рідкісний
2	Сфагнум балтійський *Sphagnum balticum* (Russow) C.E.O.Jensen	Сфагнові *Sphagnaceae*	рідкісний
3	Сфагнум блискучий *Sphagnum subnitens* Russow et Warnst.	Сфагнові *Sphagnaceae*	зникаючий
4	Сфагнум Вульфа *Sphagnum wulfianum* Girg.	Сфагнові *Sphagnaceae*	зникаючий
5	Сфагнум м'який *Sphagnum molle* Sull.	Сфагнові *Sphagnaceae*	вразливий
6	Сфагнум тоненький *Sphagnum tenellum* (Brid.) Pers. ex Brid.	Сфагнові *Sphagnaceae*	вразливий
7	Тимія мекленбурзька *Timmia megapolitana* Hedw.	Тимієві *Timmiaceae*	зникаючий
8	Фісиденс джерельний *Fissidens fontanus* (Bach.Pyl.) Steud.	Фісидентові *Fissidentaceae*	рідкісний
9	Фісиденс рудуватий *Fissidens rufulus* Bruch et Schimp.	Фісидентові *Fissidentaceae*	рідкісний
10	Фісиденс струмковий *Fissidens rivularis* (Spruce) Schimp.	Фісидентові *Fissidentaceae*	рідкісний
11	Тортула Ранда *Tortula randii* (Kenn.) R.H.Zander (*Desmatodon randii* (Kenn.) Laz.)	Потієві *Pottiaceae*	рідкісний
12	Цинклідот водяний *Cinclidotus aquaticus* (Hedw.) Bruch et Schimp.	Потієві *Pottiaceae*	рідкісний
13	Тейлорія язичкова *Tayloria lingulata* (Dicks.) Lindb.	Сплахнові *Splachnaceae*	рідкісний
14	Меезія багнова *Meesia uliginosa* Hedw.	Меезієві *Meesiaceae*	вразливий
15	Меезія довгоніжкова *Meesia longiseta* Hedw.	Меезієві *Meesiaceae*	зниклий
16	Меезія тригранна *Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Angstr.	Меезієві *Meesiaceae*	зникаючий
17	Палудела відстовбурчена *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid.	Меезієві *Meesiaceae*	зникаючий

Прод. додатку

18	Псевдобрій цинклідієподібний *Pseudobryum cinclidioides* (Huebener)T.J.Kop.	Плагіомнієві *Plagiomniaceae*	рідкісний
19	Гукерія блискуча *Hookeria lucens* (Hedw.) Sm.	Гукерієві *Hookeriaceae*	рідкісний
20	Конардія компактна *Conardia compacta* (Drumm. Ex Mull.Hal.) H.Rob. (*Amblystegium compactum* (C.Mull.) Aust.)	Амблістегієві *Amblystegiaceae*	рідкісний
21	Псевдокаліергон плауноподібний *Pseudocalliergon lycopodioides* (Brid.) Hedenas	Амблістегієві *Amblystegiaceae*	вразливий
22	Псевдокаліергон трирядний *Pseudocalliergon trifarium* (F.Weber et D.Mohr) Loeske	Амблістегієві *Amblystegiaceae*	зникаючий
23	Скорпідій скорпіоноподібний *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr.	Каліергонові *Calliergonaceae*	вразливий
24	Гелодій Бландова *Helodium blandowii* (F.Weber et D.Mohr) Warnst.	Туїдієві *Thuidiaceae*	вразливий

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Александрова В.Д. Классификация растительности. – Л.: Наука, 1969. – 273 с.
2. Аэрометоды в природных исследованиях. – М.; Л.: Наука, 1960. – 256 с.
3. Андриенко Т.Л., Блюм О.Б., Вассер С.П. и др. Природа Украинской ССР: Растительный мир. – К.: Наук. думка, 1985. – 208 с.
4. Баркман Я., Моравец Я., Раушерт Г. Кодекс фитосоциологической номенклатуры // Бюл. МОИП. – Отд. биол. – 1988. – 93, № 6. – С. 845–849..
5. Белавская А. П. Ботанические наблюдения с вертолета и самолета на Рыбинском водохранилище // Ботан. журн. – 1961. – 46, № 1. – С.107–108.
6. Белавская А.П. К методике изучения водной растительности // Ботан. журн. –1979. – 64, № 1.– С.32–41.
7. Белавская А.П. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Ботан. журн. – 1982. – № 10.–С. 1313–1320.
8. Боруцкий Е.В. Методика изучения динамики биомассы макрофитов водохранилищ // Тр. совещ. по проблемам биологии внутренних вод. – М.; Л., 1959. – С. 580–588.
9. Ботаника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т. Дьякова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 559 с.

9а. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Изд-во «Наука» Ленингр. отд., 1969. – 232 с.

10. Величко И. В. Продукция перифитона и зеленых нитчатых водорослей // Мелководья Кременчугского водохранилища. – Киев: Наук, думка, 1979. – С. 133–146.
11. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. – Минск, 1960. – 329 с.
12. Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. – К.: Наук. думка, 1989. – 605 с
13. Волков, 1957. – цит. за Катанська, 1981.
14. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высш. школа, 1963. – 374 с.
15. Гальченко Н.П. Регіональний ландшафтний парк «Кременчуцькі плавні». Рослинний світ. – К.: Фітосоціоцентр, 2006. – 176 с.
16. Гидроботаника: методология, методы / Материалы школы по гидроботанике. Борок, 8–12 апреля 2003 г. – Рыбинск: Б. и., 2003. – 87 с.
17. Григора І.М., Якубенко Б.Є. Високотравні болотні та лучно-болотисті угруповання Лісостепу України // Аграрна наука і освіта. Науковий журнал. Том 2, № 1–2 , 2001. – С. 11–21.
18. Горбик В.П., Гусак Ш. Флора верхньої частини Київського водосховища //Укр. ботан. журн., 1983, т. XL, № 5. С. 25–27.
19. Гусєва К.А., Екзерцев В.А. Формирования фитопланктона и высшей водной растительности в равнинных водохранилищах // Екология водных организмов. – М.: Наука. 1966. – С. 92–98.
20. Двораковский М.С. Экология растений. – М.: Высш. школа, 1983. – 190 с.
21. Дубына Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Плавни Причерноморья. – К.: Наук, думка, 1989. – 272 с.

22. Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Жмуд О.І., Дзюба Т.П. Класифікація та характеристика рослинності // Дунайський біосферний заповідник. Рослинний світ. – К: Фітосоціоцентр, 2003. – С. 78–290.

23. Дубина Д.В. Вища водна рослинність / відп. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Рослинність України. – К.: Фітосоціоцентр, 2006. – 412 с.

24. Дубина Д.В., Царенко П.М., Якубенко Б.Є. Фіторізноманіття водойм Дідорівського урочища (Голосіївський р-н м. Києва) // Науковий вісник НАУ. – Вип. 41, 2002. – С. 257–264.

25. Дубина Д.В., Царенко П.М., Якубенко Б.Є. Фіторізноманіття водойм урочища «Китаєво» (Голосіївський р-н, м. Києва) // Науковий вісник НАУ. – Вип. 86. – 2005. – С. 24–30.

26. Дубина Д.В., Устименко П.М., Якубенка Б.Є. Динаміка рослинного покриву в долині Тиси та її приток в умовах антропопресії // Науковий вісник НАУ. Серія Біологія. – Вип. 125. – 2008. – С.190–197.

27. Европейский Красный список животных и растений, находящихся под угрозой исчезновения во всемирном масшабе. – Нью-Йорк: ООН, 1992. – 167 с.

28. Жизнь растений. В 6-ти т. Т. 5. Ч. 1, 2. Т. 6. Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1980, 1981, 1982.

29. Захаров Л. Сплавины Кубанских сплавин // Ботан. журн. – 1933. – 18, № 4. – С. 287–298.

30. Зеленая книга Украинской ССР. Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под общ. ред. Шеляга-Сосонка Ю.Р. – К.: Наук. Думка, 1987. – 216 с.

31. Зернов С.А. Общая гидробиология. 2-е изд. – М., Л., 1949. – 587 с.

32. Ивлев В.С. Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов // Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 1950. – Т. 12. – С.411–415.

33. Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации / Балашев Л.С., Андриенко Т.Л., Кузьмичев А.И., Григора И.М. – К.: Наук. думка, 1982. – 182 с.

34. Ільин М.М. Флора литоралей и пустынь в их взаимосвязах // Сов. ботаника. – 1947. – № 5. – С. 249–267.

35. Калугіна, 1958. – цит. за Катанська, 1981.

36. Катанская В.М. Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – Т. 4,4.1. – С. 160–182.

37. Катанская В.М. Зарастание пруда Поливного в различные по водности годы. – В кн. Озера семиаридной зоны СССР. – Л., 1970 б. – 233–250.

38. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. – Л.: Наука, 1981. – 187 с.

39. Кисельов, 1939. – цит. за Катанська, 1981.

40. Козина С.Я. К фенологии основных видов высших водных растений // Мелководья Кременчугского водохранилища. – К.: Наук, думка, 1979. – С. 82–90.

41. Кокин К.А. Экология высших водных растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. – 160 с.

42. Корелякова И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища. – К.: Наук, думка, 1977. – 197 с.

43. Корчагин А.А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. – В кн.: Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. – Т. 3. – С. 39–62.

44. Корчагин А.А. Строение растительных сообществ. – В кн.: Полевая геоботаника. – Л., 1976. – Т. 5. – С.7–313.

45. Костіков І.Ю., Джаган В.В., Демченко Е.М., Бойко О.А., Бойко В.Р., Романенко П.О. Ботаніка. Водорості і гриби: Навчальний посібник. – К.: Арістей, 2006. – 476 с.

46. Краснова А.Н. Структура гидрофильной флоры техногенно-трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. – Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 1999. – 200 с.

47. Ксенофонтова Т.Ю. Роль тростниковых зарослей в круговороте веществ водоема // Растительный покров водно-болотных угодий Приморской Прибалтики. –Таллин, 1986. – С. 44–62.

48. Кузьмичев А.И., Краснова А.Н. Парциальные флоры пресных водоемов Европейской России // Ботан. журн. – 2001. – № 1. – С. 65–72.

49. Кузьмичов А.И., Краснов А.Н. К истории формирования флористического комплекса пойменного нанофемеретума // V Всероссийской конференции по водной растительности. Гидроботаника 2000: Тез. докл. (г. Борок, 10–13 октября 2000 г.) – Борок, 2000. – 169–171.

50. Кузьмичев А.И., Славгородский А.В. Развитие теорий и методов сравнительной флористики в изучении структуры гидрофильного компонента растительного покрова // Гидрофильный комплекс в сравнительной флористике. – Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2004. – С. 5-40.

51. Лавренко Е.М. Об изучении едификаторов растительного покрова // Сов. ботаника, 1947, т. 15, № 1. – С 5–16.

52. Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. – В кн.: Полевая геоботаника. – М.; Л., 1959, т. 1. – С. 13–75.

53. Лепилова Г.К. Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности // Инструкции по биологическим исследованиям вод. – Л.: Наука, 1934. – Ч. 2, Разд. А, Вып. 5. – С. 1–48.

54. Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. – Киев: Наук, думка, 1988.– 183 с.

55. Лушпа В.І., Алейніков І.М., Григора І.М., Шабарова С.І., Якубенко Б.Є. Систематика квіткових рослин. Односім'ядольні. – К.: Вид-во НАУ, 2002. – 31 с.

56. Лушпа В.І, Алейніков І.М., Григора І.М., Шабарова С.І., Якубенко Б.Є. Систематика квіткових рослин. Двосім'ядольні. – К.: Вид-во НАУ, 2002. – 188 с.

57. Макрофиты – индикаторы изменений природной среды / Дубына Д.В., Гейны С., Гроудова З. и др. – К.: Наук. думка, 1993. – 436 с.

58. Мак Дугол В.Б. Экология растений. – М.: УЧПЕДГИЗ, 1935. – 211 с.

59. Мандрик В.Ю, Колесник О.Б. Основи альгології (навчальний посібник). – К.: Фітосоціоцентр, 2006. – 350 с.

60. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. О.М. Арсан, О.А. Давидов, Т.М. Дяченко та ін. За ред. В.Д. Романенка. – НАН України. Ін-т гідробіології. – К.: Логос, 2006. – 408 с.

61. Методичні рекомендації з екологічно безпечної заготівлі (викошування) очерету. Серія: Збереження біорізноманіття в Приморсько-степовому екокоридорі. / Під ред. Я.І.Мовчана. — К.: Громадська організація «Срібна Чайка», 2007. – 56 с.
62. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2001. – 262 с.
63. Мосякін С.Л. Рослини України у Світовому Червоному списку // Укр. ботан. журн. – 1999. – 56, № 1. – С. 79–88.
64. Определитель высших растений Украины / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. и др. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
65. Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. – 1985. – № 6. – С. 8–13.
66. Папченков В.Г., Довбня И.В. О продуктивности сусака зонтичного в разных биотопах // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. – Борок, 1995. – С. 63–64.
67. Пономарева И.Н. Экология растений с основами биоценологии. – М.: Просвещение, 1978. – 207 с.
68. Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. – М.; Л.: 1964. – Т. 3.
69. Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. – К.: Наук. думка, 1991. – 200 с.
70. Разнообразие водорослей Украины (Ред.: Вассер С.П., Царенко П.М.) // Альгология. – 2000. – 10, № 4. – С. 1–309.
71. Раменский Л.Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). – 1937. – 99 с.
72. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.; Л., 1938. – 620 с.
73. Распопов И. М. О применении водолазной аппаратуры при изучении высшей водной растительности заливов северной Ладоги // Биология внутренних водоемов Прибалтики. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 241–244.
74. Распопов И.М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера // Микробиология и первичная продукция Онежского озера. – Л.: Наука, 1973. – С. 123–142.
75. Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер северо-запада СССР. – Л.: Наука, 1985. – 199 с.
76. Распопов И.М., Белавская А.П. Основные понятия продукционной биологии и методы определения продукции макрофитов пресноводных озер // Вопросы современной лимнологии. – Л.: Наука, 1973. – 183 с.
77. Романенко В.Д. Основы гидроэкологии. Учебн. для студентов высших учебных заведений. – К.: Генеза, 2004. – 664 с.
78. Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. – М.: Сов. наука, 1948. – 448 с.
79. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / В. А. Абакумов. – Л.: Гидрометеоиздат, 1983. – 24 с.
80. Скворцов А.К. Гербарий. Пособие по методике и технике. – М., 1977. – 199 с.
81. Склярова, 1956. – цит. за Катанська, 1981.

82. Смиренский А.А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. – М., 1950. – 134 с.

83. Соловьев, Усов, 1938. – цит. за Катанська, 1981.

84. Сукачев В.Н. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. В кн.: «Растительность СССР», т. 1, – М.; Л.: Изд-во АН ССР, 1938. – 664 с.

85. Сукачев В.Н. Растительные сообщества. Введение в фитоценологию // Избр. труды, 1975. – Т. 3.

86. Таджитдинов М.Т., Бутов К.Н. Смена растительных сообществ в зарастающих водоемах дельты р. Амударьи // Екология. – 1972. – № 2. – С. 64–69.

87. Тахтаджян А.Л. Систематика магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.

88. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 326 с.

89. Флора европейской части СССР: В 8 т. / Ред. А.А.Федоров (т. 1–6) и Н.Н. Цвелев (7–8). – Л. (т.7 – СПб): Наука, 1974–1984.

90. Флора УРСР: В 12 т. – К.: Вид-во АН УРСР (т.12. – К.: Наук. думка), 1936–1965.

91. Царенко П.М., Царенко О.М., Якубенко Б.Є., Лушпа В.І. Водорості та їх місце у природі й житті людини // Біологія і хімія в школі, № 5, 2002. – С. 2–5.

92. Царенко П.М. Номенклатурно-таксономические изменения в системе "зеленых" водорослей //Альгология. – 2005. – 15, № 4. – С. 459–467.

93. Царенко П.М., Якубенко Б.Є., Клоченко П.Д., Медвідь В.О. Альгофлора водойм м.Києва та його околиць //Науковий вісник НАУ. – Вип. 72. – 2004. – С. 56–66.

94. Царенко П.М., Дубина Д.В., Рідей Н.М., Якубенко Б.Є. Фітогідробіонти водойм Дідоровського урочища: різноманіття та деякі аспекти використання /Екологія Голосіївського лісу. Монографія. – К.: Фенікс, 2007. – 336 с. – С.83–92.

95. Черепанов С.К. Сосудистые растения ССР и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья – 95, 1995. – 990 с.

96. Червона книга України. Рослинний світ. – К.: Вид-во «Українська енциклопедія» ім. М.П. Бажана, 1996. – 608 с.

96а. Червона книга України. Рослинний світ. – К.: Глобал консалтінг, 2009. – 990 с.

97. Чорна Г.А. Флора водойм і боліт Лісостепу України. Судинні рослини. – К.: Фітосоціоцентр, 2006. – 184 с.

98. Шафер, 1956. – цит. за Катанська, 1981.

99. Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964.– 447 с.

100. Шенников А.П. Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР. – М., Л., 1938. – Т. – С.429–647.

101. Щербаков А. В. Флора водоемов Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук - М., 1991. – 25 с.

102. Щербань М.І. Води і водні ресурси // Фізична географія УРСР. – К.: Вища шк., 1982. – С. 52–68.

103. Экзерцева В. В. Большой манник (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb) на волжских водохранилищах: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – М., 1972. – 24 с.

104. Экосистемы в критических состояниях / Ю.Г. Пузаченко – М.: Наука, 1989. – 156 с.

105. Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математического метода // Ботан. журн. – 1980. – № 12. – С. 1706–1718.

106. Якубенко Б.Є., Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка. – 2-ге видання перероблене та доповнене. – К.: Арістей, 2008. – 448 с.

107. Якубенко Б.Є., Григора І.М. Польовий практикум з ботаніки. – 2-ге видання перероблене та доповнене. – К.: Арістей, 2008. – 260 с.

108. Якубенко Б.Є., Григора І.М. Класифікація фітоценозів і система таксономічних одиниць у фітоценології. – К.: Вид-во НАУ, 2002. – 30 с.

109. Якубенко Б.Є., Григора І.М., Стеценко В.С. Галофітна рослинність пониззя водозбору р. Сули та суміжної прибережної зони Кременчутського водосховища // Науковий вісник НАУ.– Вип. 57, 2002. – С. 268–276.

110. Якубенко Б.Є., Алейніков І.М., Царенко П.М. Ботаніка з основами гідроботаніки. Програма навчальної дисципліни для підготовки фахівців з напряму 1303 – «Водні біоресурси» в аграрних вищих навчальних закладах II-IV рівнів акредитації. – К.: Аграрна освіта, 2003. – 15 с.

111. Якубенко Б.Є. Синантропізація заплавних лук Дніпра в околиці м. Києва та прилеглих територій //Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. Вип. 15(2004). – Ужгород, 2004. – С. 34–39.

112. Якубенко Б.Є., Григора І.М. Прируслова заплавна рослинність р. Дніпро в околиці Жукова острова та прилеглих територій // Науковий вісник НАУ. – Вип. 95. – К., 2006. – С. 44 – 53.

113. Якубенко Б.Є., Григорюк І.П. Торф'янисті луки заплави р. Тясмин (на прикладі Черкаської області) //Вісник Чернівецького національного університету. – 2009. – С. 17–22.

114. Якубенко Б.Є., Царенко П.М., Алейніков І.М. та ін. Ботаніка з основами гідроботаніки (водні рослини України). – К.: Фітосоціоцентр, 2010. – 444 с.

115. Ярошенко П.Д. Основы учения о растительном покрове. – М.: Гос. изд-во географ. лит., 1950. – 217 с.

116. Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.; Л., 1961. – 474 с.

117. Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.: Просвещение, 1969. – 200 с.

118. Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. vol. 1. Cyanoprocaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Radiophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta and Rhodophyta / Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser & E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag, 2006. – 713 p.

119. *Algae of Ukraine*: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 2. *Bacillariophyta* /Eds.: Tsarenko P.M., Wasser S. & Nevo E. – Ruggell: Gantner Verlag, 2009. – 413 p.

120. Braarud, Gaarder, Grótved, 1953. – цит. за Катанська, 1981.

121. Chapman, 1946. – цит. за Катанська, 1981.

122. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy // Official Journal of the European Communities. – L 327, 22.12.2000. – 72 p.

123. Ellenberg 11. Chemical data and aquatic vascular plants as Indikators for pollution in the Moosach river system near Munich / / Arch. Hydrobiol. – 1973. – 72. – P. 533–549.

124. Ettl H. Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg // *Beiheft Nova Hedwigia.* – 1976. – Vol. 49. – S. 1–1122.

125. Ettl H. Chlorophyta 1. Phytomonadina. In: Süsswasserflora von Mitteleuropa. 9.

126. Isaac, 1938. – цит. за Катанська, 1981.

127. Jena: G. Fischer, 1983. – S. 1 – 807.

128. Graham, L.E. & Wilcox, L.W. 2000. Algae. Prentice Hall, London: 1–700.

129. Lieth H., 1965. – цит. за Катанская, 1981.

130. Tuxen, 1970. – цит. за Westhoff V., Maarel E.

131. Gams, 1926. – цит. за Катанська, 1981.

132. Gessner F. Hydrobotanik. – Berlin, 1955. – Bd. 1. – 517 s.; 1959. – Bd. – 701 s.

133. Mattox K. R. & Stewart, R.D. Classification on the green algae: a concept based on comparative cytology. In: Systematics of the green algae /Eds. D.E. Irvine & John, D.M. – London; Orlando: Acad. Press, 1984. – P. 29–72.

134. Miller, 1960. – цит. за Катанська, 1981.

135. Hartog C, Segal S. A new classification of the water-plant communities // Acta bot. neerl. 1964. – 13 (3). – P. 367–393.

136. Hejny S. Okologische charakteristik der Wasser und sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebenen (Donau und Teissgebiet). – Bratislava: Vyd-vo SAV, 1960. – 487 s.

137. Hejny S. The dynamic characteristic of littoral vegetation with respect to changes of water level // Hydrobiologia. – Bucuresti, 1971. – 12. – P. 71–85.

138. Hutchinson G.E. A treatise on limnology: Limnological botany. – New York etc., 1975. – 660 p.

139. Kopecky K. Fytoekologicky a fytocenologicky rozbor porostu *Phalaris arundinacea* L. na naplavech Berounky (Prispevek k vplivu pobrezni vegetace na sedimentacni cinnost vodnich toku) // Rozpravy CSRV. – 1961. – 71, ses. 6. – S. 1–106.

140. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. – Kiev, 1999. – 400 p.

141. Sculthorpe C.D. The biology of aquatic vascular plants. London, 1971. – 610 p.

142. Tsarenko P.M., Wasser S.P., Nevo E. Brief analysis of diversity of algae of Ukraine /Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. vol. 1 / Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser & E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag, 2006. – P. 17–25.

143. Van den Hoek C, Mann D.G. & Jahns H.M. Algae. An introduction to phycology. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995. – P. 1–623.

144. Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach: handbook of vegetation science. – Hague, 1973. – Pt. 5. – P. 619–726.

145. Westlake D. Primary production of freshwater macrophytes // Photosynthesis and production in different environments. – Cambridge: Cambr. University press 1975. – P. 189–216.

146. Wetzel R. G. Lymnology. – Philadelphia, 1983..

ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ ПОКАЖЧИК

А
Авандельтов 427
Автоспора 130, 137, 140, 141, 144
Автохтонний 19, 20, 80
Аерогідатофіти 25, 26, 30, 264
Аерофітні форми 84
Аерофітон 81, 102, 130, 144
Акінети 78, 104, 111, 144
Актиноморфний 343, 350, 351, 357
Алохтонно 19, 20
Алювіальний 75, 23, 282, 299, 330
Алювіальні місцезростання 282
Альгофлора 84, 87
Амебоїдний 227
Анабена 110, 111
Анемохор 28, 284, 285, 289, 290, 295
Анемохорія 25
Анемофіл 289
Антеридій 127, 152, 242, 253
Антероксантин 119
Антоцеротові 244
Антропогенний вплив 299
Антропотолерантність 437, 484
Антропохор 271, 359, 360, 362
Апозиційний 17
Апокарпний 240, 262, 263, 269, 272, 276, 282
Архегоній 242
Асимілятори 117, 143, 248
Асоціація 27, 436, 475, 476
Аутекологія 433
Аутфітосозологія 433
Афанізоменон 111
Ацидофіл 281, 290
Б
Багаторічні трав'янисті рослини 322
Баліст 325
Бангієві 114, 115
Барохор 278, 281, 294, 305, 311, 317, 321, 330, 342
Батрахоспермум 117, 441, 442, 503
Бентосні 32, 90, 92, 93, 94, 110
Беталаїни 284
Біб 238, 320, 321
Біоіндикації 13
Біосинтез 31, 45, 48, 54, 64, 65, 67, 70
Біосфери 61
Біоценоз 13, 15, 83, 114
Бореальний елемент 88
Ботанічна значимість 435
Брактеї 302
Брактеолі 291, 302
Бульба 38, 39, 57, 163, 198, 371, 386
Бульбоцибулина 138
Бурі водорості 119, 120, 121, 444
В
Вегетативне розмноження 29, 32, 78, 129, 131, 142
Виїмчастий 209, 284, 299, 311, 316
Вимір глибини 452
Вищі рослини 54, 39, 77, 78-85, 91, 92
Віолоксантин 119
Водорості 31, 59, 77-85, 91, 92
Вольвокс 135
Вольвоксові 133, 136
Вусик 199, 212, 321
Г
Гаплоїдний тип 79
Гарбузина 240
Геліосциофіт 281, 290, 291, 329
Геліофіт 287, 317, 327, 331
Геломорфні біоморфи 25
Геломорфна рослинність 17
Гелофіт 25, 35, 36, 205, 281, 303, 480
Гематокок 133, 134
Гемерофіл 287
Генезис 16, 86
Геосистема 13
Геофіт 264, 266, 267, 287
Гетеробластичні види 287
Гетерогамія 79, 151
Гетероморфний тип 80
Гетерофільний вид 264, 267
Гетероцисти 104, 105, 111

Гетероцитні клітини 104
Гетероцитні трихоми 104
Гігромезоморфні 25, 30
Гігромезофільних 14, 449
Гігроморфні 25, 266
Гігрофіти 31, 34, 35, 251
Гідрогеломорфні біоморфи 25
Гідроморфні типи 25
Гідроморфна рослинність 17
Гідромофні біоморфи 25
Гідроохтофіт 27, 291, 298, 327
Гідрофаза 28
Гідрофіл 270, 271, 291, 292, 322
Гідрофільний 42
Гідрофіти 251
Гідрофітон 80
Гідрохор 264, 266, 267, 270, 276
Гідрохорія 26, 28
Гіперакумуляція 438
Гіпогеогенне 277, 295, 299, 324, 342
Гістогени 180
Голівка 21, 22
Гоморизна коренева система 326
Гомоцитні клітин 104
Гомоцитні трихоми 109
Гонідій 106
Горіх 194, 239
Горішок 239, 240, 269, 270, 271, 287
Гормогонії 78, 106, 110
Гормоцити 106, 110
Густота стояння 460
Д
Дворічні рослини 194
Десмідієві водорості 85
Деструктивна форма 17
Джерельний тип 18
Дипло-гаплофазний тип 79
Диплоїдний тип 79
Дисконтинуальний 18
Дихазій 224, 225, 284, 285, 286
Дихотомічне галуження 196
Діадіноксантин 119
Діаспори 16
Діатоксантин 119
Діатомові водорості 80, 82, 85, 93, 99
Дуналієла 133
Е
Евгленофітові водорості 82, 89
Еукаріотичні водорості 112
Евліторальний 28
Евохтофіти 25, 28, 30
Евриголарктичний елемент 88
Еврібіонти 481
Евтрофікація 421
Евтрофні водойми 476
Евтрофні озера 423
Едафон 81, 144
Едафотоп 31
Екзозоохор 359, 360
Екзокарпій 237, 239, 240
Екобіоморфи 12
Екологізми 31, 32, 33, 35, 36
Екологічна ніша 13
Екологічний ряд 21, 22, 23, 24
Еколого-фізіономічний 474
Еколого-флористичний 474
Екоперіод 14, 15, 24
Екосистема 15
Екотоп 13, 29
Екоцикл 14, 24
Елатери 244, 254
Ендемізм 435
Ендозоохор 289, 290
Ендокарпій 237, 239, 240
Ендосимбіонт 95
Ендоспори 79
Ендофіти 95
Енеоліти 95
Ентомофіл 264, 266, 267, 276
Епізоіти 95, 54
Епіліти 95
Епіпеліти 95
Епіфіти 117, 215, 95
Естуарії 98
Еугідатофіти 25, 26
Еуохофіт 311
Ж
Життєві форми 194

Життєвість 299, 231
З
Замулювання 16, 18, 19
Заплавні озера 423, 424
Зеаксантин 103, 112, 119
Зелені водорості 4, 59, 78
Зернівка 72, 239, 400
Зигнемові 5, 147, 148
Зигоморфний 344, 350
Зникаючі рослини 434
Зонтик 520
Зооспори 79, 120, 125
Зоохор 281, 284, 285
Зубчасті 209, 250, 270
І
Ізогамія 79, 137, 139
Ілювіальні 426
Індекси Жаккара 482
Індекси Серенсена 482
Індикатори 10, 82, 138
К
Канавний тип 18
Карпогон 113, 114
Карпоспор 113, 114, 115, 117
Карпоспорангії 113
Карстові долини 423
Квітка 6, 57, 163, 172
Квітколоже 220, 223, 240, 272, 273
Квітконіжка 172, 220, 224, 225, 264
Китиця 224, 276, 287, 295, 298
Кістянка 239, 240, 293, 293
Кокоїдний 104
Коколітофоридові 93
Колючка 199, 269, 270, 272
Комахоїдні рослини 35, 206, 308
Комбінований тип 20
Компсопогон 115
Континуум 474
Континуум рослинний 474
Концептакули 126
Коньюгати 85
Коньюгація 79
Кореневий волосок 181
Кореневище 198, 257, 264, 267, 273
Корінь 31, 77, 158, 161, 176
Коробочка 175, 238, 244, 246
Кошик 207, 224, 303, 356
Крилатка 239, 381
Ксероморфні кущики 36
Ксерофіти 31, 450
Куксонія 243
Л
Ламінарин 119,125
Ламінарія 124
Ланцетний 208,321
Лимани 151,426
Листостеблові мохи 244
Листянка 238,240,265,266,277
Лімітуючий фактор 90
Лімнічна екофаза 14
Лімозна екофаза 14
Літоралі 28,128,444
Літоральна смуга 18, 33
Ловильні апарати 213
М
Макрофіти 14,19,82,422
Манітол 119,120
Маршанцієві 244
Мегаспорангій 228
Мезокарпій 237, 239, 240
Мезотрофне озеро 350
Мезофіти 31, 32, 251
Метод седиментації 469
Метод центрифугування 469
Мичкувата коренева система 178
Міжплавневі водотоки 423, 432
Мікориза 183, 385
Мікропіле 228, 230, 232, 235
Мікроцистіс 108, 109
Міксотрофне живлення -
Мімозна екофаза 26
Мірмекохор 297, 342
Місцезростання 11, 13, 19, 28, 84, 92
Мішана коренева система 179
Монадний 469
Моноподіальне галуження 196
Монохазій 225
Морський фітопланктон 93

Морфогенез 14
Морфологічний 81
Мохоподібні 243, 251, 260, 435
Н
Наземна екофаза 28
Напрямок Браун-Бланке 474
Нейтрофіт 287
Неморальний елемент 88
Неоксантин 119, 127, 146
Нерозкривні сухі плоди 238
Несправжньодихотомічне галуження 196
Нестатеве розмноження 78, 114, 115
Нитчастий 104, 148, 337, 338
Носток 111, 112
Ностокові 110
О
Об’єми рослин 461
Однорічний пагін 192
Оліготрофне озеро 423
Онтогенетичний 81
Оогамія 79, 113, 130, 133
Оогоній 127, 152, 153
Оплодень 236, 237, 238, 239, 240
Орнітохорія 267
Осмотичний тиск 31, 120
Острівець 19
Острівковий тип 109
Осциляторієві 109
Осциляторія 110
Охорона рослин 10, 433
Охтогідрофіт 25, 28, 30, 289, 290, 300, 352
Оцвітина 221, 263, 264, 267, 269, 271, 276, 277, 279, 281-285, 287, 291
П
Пагін 158, 176, 177, 190, 192, 198, 199, 220, 234, 237
Пальмелоїдний
Пандоріна 135
Папус 357
Паразити 78, 95
Паралельне жилкування
Парафіли 248
Парієнтальний хлоропласт 144
Парціальна флора 471
Пелагіальні 26
Пелохтотерофіт 359, 360
Пелохтотерофіти 25, 30
Пелохтофіти 25, 29
Перистом 246, 248, 249, 250
Перифітон 81, 90, 95, 112, 131, 142
Перихецій 249
Печіночники 244, 260
Плагіотропне кореневище 20
Планктонні водорості 32, 92
Пластинчастий 112
Плейохазій 224, 225, 305
Плейстогелофіт 25, 328, 338, 347
Плейстогелофіти 25, 27, 30
Плейстофіти 25, 26, 27, 30
Плід 237, 238-240, 265, 266, 277
Поле 16, 17, 19
Порфіра 116
Порфіридіум 115
Порядок 4-7, 85, 87, 107, 109, 110
Початок 113, 117, 121, 123, 125, 136
Проективне покриття 459, 460, 461, 472, 475
Прокаріотичні водорості 78
Простий колос 224, 389, 400
Прості листки 207, 208, 209
Прості суцвіття 223, 303
Протонема 154, 249
Протостела 243, 252
Псевдомономерний гінецей
Псилофіт 226
Пульсаційні форми 13
Р
Раритетні види 435
Рахіс 211
Регіональна раритетність 435
Реофільні 18
Репатріація 395
Репрезентативність 435
Ринієподібні 243
Ринія 243
Рівноспорові рослини 252

Рідкісні рослини 274, 308
Рідкісність 435
Різнонитчастий 80
Різноспорові рослини 252
Роздільний 293
Рукава річок 414
С
Сапропель 20, 438
Сапропельний тип 17
Сарциноїдний 80
Селективна дія 14
Силікофлагеляти 93
Симподіальне галуження 196
Синантропний 433
Синекоклин 19
Синекологія 433
Синморфологію 14
Синтаксон 476
Синтаксономічне багатство 436
Синузія 458
Синфітосозологічні категорії 439
Синфітосозологія 433
Синьозелені водорості 4, 78, 82, 85, 102, 103, 106
Сифональний 80
Сифонокладальний 80
Сім'янка 239, 240, 310, 358
Сітчасте жилкування 210
Скелетний тип 20
Складна кістянка 240
Складна сім'янка 240
Складний горішок 240
Складний зонтик 224, 225, 332
Складні листки 208, 211, 290
Складні суцвіття 305, 356
Созологічна цінність 435
Соковиті плоди 237
Сперматангії 116, 118
Сплавина 425
Сплавинний тип 17
Спора 242, 246
Спорогоній 244
Стариці 422
Статеве розмноження 78, 131, 132, 141, 146, 242
Стебло 176, 189, 193, 199
Стенобіонтні види 481
Стенотермність 444
Стилодії 326
Столон 17
Стрептофітові водорості 145
Стрижнева коренева система 178
Струмковий тип 18
Стручечок 238, 298
Стручок 238, 298
Субліторальний 26
Сукцесії 23, 482
Сукцесія екологічна 482
Сухі плоди 238
Суцвіття 191, 193, 220, 229
Сфагнофіт 308
Схізогонії 132
Сциофіт 347
Т
Теганофіти 25, 27
Тека 134
Тенагофіт 291
Терофіт 317, 484
Тилакоїди 64, 105, 119, 128
Тип ферн 20
Типовість 435
Тичинки 222, 263, 283
Тканинний 37
Топічні 26
Трав'янисті рослини 29
Трансгресія 15
Трансекти 473, 482
Трапляння 29, 90, 459, 460, 463
Тримерофіт 243
Трійчасті 211, 329
Тріхогігрофіти 25, 29
Турбулентний 18
Туріони 272
У
Улігінозофіт 25
Ф
Фізіономічність 456, 459

Фікоколоїди 112, 114
Філодії 213
Філокладії 199
Філофора 118, 441, 504
Фітобентос 81
Фітодіагностика 25
Фітопланктон 80, 92
Фітосозології 433
Фітосозологічна оцінка 12
Фітоценози 16, 426, 435, 475
Фітоценон 476
Флоридеєві 114, 117
Флористико-систематичний 81
Флуктуація 18
Флювіогляціальний 425
Форма апозиційна 17
Форма регенераційна 17
Формація 465, 475
Фототрофні організми 97
Фронд 412
Фукоксантин 119
Фукус 126
Х
Харові 83, 93, 96, 102, 138
Хіклінгія 243
Хламідомонада 59
Хологамія 79
Хорнеофітон 243
Хроококові 4
Ц
“Цвітіння” води 83, 93, 96, 102, 138
Целюлозний тип 19
Ценобіальні 133, 141
Ценокарпний 264, 268, 285, 291
Ценотичне різноманіття 437
Ценофонд 11, 433, 435
Цибулина 164, 199
Цибулинка 199
Цистозейра 127
Цистокарпій 113
Цитологічний 81
Ціанопрокаріоти 78, 103
Ч
Чашечка 220, 264, 285, 295
Червоні водорості 59, 80, 112, 444
Червона книга України 434
Чисельність фітопланктону 470
Ш
Широкосерцеподібний листок 208
Щ
Щиткоподібний листок 208
Щиток 225, 254, 362, 364, 387
Ю
Юнгерманієві 244
Я
Яблуко 240
Ягода 240, 284, 293, 306, 314
Яравія 243

АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК УКРАЇНСЬКИХ НАЗВ РОСЛИН

А
Аїр тростиновий 28, 429
Альдрованда пухирчаста 36, 310
Анабена 110
Армерія покутська 441
Аройник білокрилий 498
Аройник східний 498
Арум білокрилий 522
Арум східний 522
Афанізоменон цвітіння води 111
Б
Бамбузіна Бребіссона 441, 506
Батрахоспермум драглистий 442, 504
Батрахоспермум зовнішньоплідний 441, 503
Бекманія звичайна 402, 429, 450
Береза низька 501
Береза пухната 450
Билинець довгоногий 500
Билинець найзапашніший 500
Білозір болотний 448
Бобівник трилистий 17, 27, 338
Бріопсіс адріатичний 441, 505
Бульбокомиш морський 23, 429
Бульбохета майже квадратна 441, 505
В
Вайда прибережна 442, 501
Валеріана висока 334
Валіснерія спіральна 522
Верба біла 449
Верба гостролиста 449
Верба каспійська 449
Верба лапландська 303, 442, 502
Верба мирзинолиста 305
Верба попеляста 449
Верба прутовидна 449
Верба Старке 304
Верба тричинкова 449
Верба чорнична 303
Вербозілля звичайне 29, 294
Вербозілля крапчасте 294
Вероніка грязьова 345
Вероніка джерельна 18, 345
522
Вероніка струмкова 18, 346, 422
Вероніка щиткова 346
Вех сизароподібний 329
Вех широколистий 29, 330, 429
Виринниця весняна 355
Виринниця гачкувата 355
Виринниця двостатева 354
Виринниця ставкова 356
Виринниця тупоплідна 354
Вільха клейка 449
Вовконіг високий 352
Вовконіг європейський 21, 352
Вовче тіло болотне 310
Водопериця кільчаста 21, 322
Водопериця колосиста 19, 22, 442
Водопериця черговоквіткова 322
Водяна сосонка ланцетолиста 324
Водяний горіх плаваючий 26, 317, 443
Водяний жовтець водний 272
Водяний жовтець волосолистий 278
Водяний жовтець Кауфмана 280
Водяний жовтець кілюватий 279
Водяний жовтець плаваючий 280, 442, 502
Водяний жовтець Ріона 21, 229
Водяний жовтець розчепірений 260, 429
Водяний жовтець фенхелеподібний 279
Водяний перець 21, 34, 282
Водяний різак алоєвидний 34, 367
Водяний хрін болотяний 300
Водяний хрін земноводний 34, 298
Водяний хрін лісовий 300
Водяний хрін настурцієвий 301
Вольвокс кулястий 135
Вольфія безкоренева 413
Вошерія прибережна 503
Г
Гадючник оголений 311
Галіміона бородавчаста 451
Гамарбія болотна 500

Гельмінтора розчепірена 442, 304
Гематокок дощовий 134
Генікулярія спіротенієва 442, 505
Герань болотна 325
Гідродікціон сітчастий 140
Гірчак волотистий 30, 288, 429
Гірчак земноводний 22, 287, 429
Гірчак м'який 34
Гірчак перцевий 55, 288
Глечики жовті 22, 267, 447
Гонатозігон волохатий 443, 505
Гоніолімон сиваський 442
Гравілат річковий 311
Д
Десмідіум Бейлі 442, 506
Дихостиліс Мікелі 34
Діктиота дихотомічна 441, 503
Дрік красильний 450
Дудник лісовий 332
Дуналієла сольова 133
Дягель лікарський 332
Е
Евастропсіс Ріхтера 442, 505
Евпогодон короткогострокінцевий 441, 504
Едогоній косопоровий різновид донський 505
Ектокарпус стручкуватий 441, 503
Елодея канадська 15, 22, 368
Ентероморфа азовська 442, 505
Ж
Жабурник звичайний 367
Жеруха гірка 301
Жеруха лучна 301
Живокіст лікарський 342
Жировик Лезеля 387
Житняк гребінчастий 280
Жовтець багатолистий 450
Жовтець великоквітковий 450
Жовтець вогнистий 281
Жовтець отруйний 282
Жовтець повзучий 29, 523, 210
Жовтець сланкий 282
Жовтець язиколистий 281
Жовтий осот болотний 364
Жовтозілля болотне 361
Жовтозілля татарське 361
Журавлина дрібноплода 502
З
Зіркоплідник частуховий 496
Зірочник болотний 34, 285
Зніт болотний 316
Зніт дрібноквітковий 316
Зніт Ламі 34
Зніт шорсткий 34, 315
Зозулинець блощичний 386, 499
Зозулинець болотний 386, 499
Зозулинець жилкуватий 386
Зозулинець рідкоквітковий 499
Зозулинець шоломоносний 386, 442, 500
Зозулині сльози серцелисті 500
Зозульки іберійські 499
Зозульки м'ясочервоні 499
Зозульки плямисті 500
Зозульки серценосні 499
Зозульки травневі 500
Зозульки трансильванські 500
Зозульки Траунштейнера 500
Зозульки Фукса 499
Золототисячник гарний 337
Зореморквиця прибережна 501
Ї
Їжача голівка вузьколиста 442, 501
Їжача голівка зринувша 21, 22, 36, 417
Їжача голівка мала 416
Їжача голівка непомітна 417
Їжача голівка пряма 20, 21, 416
К
Калітамніон зернистий 441, 505
Калюжниця болотна 276, 429
Кальдезія білозоролиста 372, 441, 496
Камка мала 23,381
Камка морська 23, 380
Камфоросма монпелійська 451
Катаброза водяна 404

Катран морський 501
Каулінія мала 382
Келерія Делявіня 449
Кермек чурюцький 442, 498
Кермечник злаколистий 498
Кизляк китецецвітий 295
Китник колінчастий 403
Китник лучний 451
Китник рівний 34, 402
Китник тростиновий 403
Кладостефус губчастий 442, 503
Кладостефус кільчастий 442, 503
Кладофора вадорська 502
Кладофора далматська 442, 505
Кладофоропсис шкірястий 505
Кліщинець білокрилий 498
Кліщинець східний 498
Кодіум черв'якуватий 442, 505
Колючконос Сібторпа 441, 496
Комиш американський 393
Комиш лісовий 35, 391
Комиш озерний 18, 21, 392
Комиш Табернемонтана 392
Комиш укорінливий 28, 392
Комишник двороздільний 441, 497
Коральковець тричінадрізаний 499
Коручка болотна 387, 442, 500
Коручка морозниковидна 442
Косарики болотні 441, 498
Косарики італійські 498
Косарики тонкі 498
Косарики черепитчасті 442, 498
Костриця борозниста 450
Костриця червона 448
Кремена гібридна 362
Кремена несправжня 362
Критм морський 501
Критмій морський 501
Критмум морський 443
Крушина ламка 449
Куга гострокінцева 442, 498
Куга озерна 450, 473
Куга Табернемонтана 21
Куничник непомітний 448
Куничник сіруватий .403
Куничник стиснутий 403
Кушир донський 270
Кушир занурений 271
Кушир напівзанурений або підводний 270
Кушир плоскоостий 21, 271
Кушир темнозелений 21
Л
Лампротамніум пухирчастий 442, 506
Латаття біле 23, 264
Латаття сніжно-біле 266
Леерсія рисоподібна (дикий рис) 405
Лепеха звичайна 409
Лепешняк великий 21, 404
Лепешняк звичайний 18, 20
Лепешняк плаваючий 28
Лепешняк складчастий 405
Лепешняк тростиновий 21, 405
Ломикамінь болотний 308, 442, 502
Лорансія чашоподібна 443, 504
Лотос горіхоносний 273
Лотос Комарова 273
Лофосифонія повзуча 443, 504
Людвигія болотна 315, 441
Люцерна приморська 442, 502
М
Марсилея чотирилиста 496
Маслинка вузьколиста 449
Маточник болотний 331
Меезія багнова 442, 507
Меезія тригранна 441, 507
Меч-трава болотна 394, 442
Мікроцистіс синювато-зелений 109
Мітлиця велетенська 29, 448
Мітлиця повзуча 22, 401, 429
Мітлиця собача 402
Модрина сибірська 449
Молінія голуба 406
Молодильник озерний 253, 442, 496
Молочай болотний 29, 34, 305
Молочай прибережний 442, 502
Монохорія Корсакова 383

Морківниця прибережна 501
Мулянка водяна 344, 429
М'якух болотний 500
М’ята водяна 352
М’ята довголиста 354
М’ята колосовидна 34
М’ята польова 353
Н
Надбородник безлистий 500
Найсферичніший носток сливовидний 525
Незабудка болотна 18, 342, 429, 525
Немаліон глистоподібний 442, 504
Немаліон глистоподібний 442
Ніт болотний 316, 523
Нітела найтонша 443,506
Нітела струнка 442, 506
Нітелопсис притуплений 506
Носток звичайний 112
О
Образки болотні 18, 20, 27, 34, 410
Оман британський 450
Омег водяний 21, 22, 28, 36, 327
Омег морківнолистий 328
Оокардіум простягнутий 506
Осока богемська 395
Осмундея гібридна 442, 504
Осмундея зрізана 504
Осока багнова 426
Осока богемська 30
Осока Буксбаума 400, 497
Осока буріюча 498
Осока видовжена 16
Осока висока 16, 21
Осока волотиста 17, 28
Осока Гартмана 400
Осока гостра 21, 22, 29, 396, 429
Осока гостровидна 396
Осока Двелла 400
Осока дводомна 400, 497
Осока двоколірна 496
Осока двотичинкова 20, 397
Осока дерниста 400
Осока житня 497
Осока затінкова 497
Осока зближена 397
Осока здута 397
Осока зрізана 442
Осока їжакова 400
Осока кулястоподібна 441, 497
Осока Лахеналя 497
Осока лисяча 398
Осока малоквіткова 497
Осока несправжньосмикавцева 20, 27, 399
Осока норвежська 448,
Осока остюкова 497
Осока пажитницеподібна 497
Осока побережна 398
Осока поникла 451
Осока пухирчаста 399
Осока ситничкова 400
Осока тонкокореневищна 400, 497
Осока торфова 497
Осока трироздільна 441
Осока Хоста 497
Осока чорна 397
Осока чорноколоса 399
Осока Шмідта 449
Осока щетиниста 497
Осот болотний 362, 364, 523
Осот городній - 363
Осот джерельний 363
Осот прибережний - 363
Очерет звичайний .18,19,21,22,23,28, 36, 407,429,
Очеретянка звичайна 36, 407
П
Пальчатокорінник іберійський 442
Пальчатокорінник м’ясочервоний 499
Пальчатокорінник плямистий 388
Пальчатокорінник серценосний 441
Пальчатокорінник травневий 388, 300
Пальчатокорінник Траунштейнера 387
Пальчатокорінник Фукса 443

Паслін солодко-гіркий 20
Педіаструм Борієва 138
Педіаструм Каврайського 442
Пеніум Борге 442
Перстач гусячий 29
Петалонія зостеролисна 442
Пирій повзучий 451
Півники болотні 499
Півники несправжньо-смикавцеві 529
Півники понтичні 499
Півники рогаті 498
Півники сибірські 384
Підбіл звичайний 361
Підмаренник багновий 336
Підмаренник болотний 34, 336
Підмаренник прибережний 336
Підмаренник справжній 450
Пілайєла прибережна 443, 503
Пілюльниця куленосна 258, 441
Плавун щитолистий 339, 441, 442
Плавушник болотний 34, 295
Плакун верболистий 29, 313
Плакун прутоподібний 314
Плакун чебрецелистий 441, 502
Плетуха звичайна 34
Плодоріжка блощична 449
Плодоріжка болотна 442, 499
Плодоріжка рідкоквіткова 499
Полин Лерхе 450
Полісифонія дрібношипова 442, 504
Пророцентрум серцеподібний
Птеросифонія пірчаста 443, 504
Пунктарія хвиляста 443, 503
Пунктарія широколиста 443, 503
Пухирник Брема 350, 441
Пухирник звичайний 340, 442
Пухирник малий 34, 547, 496
Пухирник південний 496
Пухирник середній 348, 496
Пухівка вузьколиста 391
Пухівка піхвова 35, 391
Пухівка струнка 391
Пухівка широколиста 391

Р

Ранник тіньовий 344
Рдесник альпійський 378
Рдесник Берхтольда 23, 376, 429
Рдесник блискучий 22, 378
Рдесник волосовидний 375
Рдесник вузлуватий 376
Рдесник гостролистий 34, 375
Рдесник гребінчастий 21, 22, 23, 26, 373, 374
Рдесник злаколистий 377
Рдесник коливаючий 447
Рдесник кучерявий 379, 419
Рдесник маленький 376
Рдесник плаваючий 22, 26, 377
Рдесник пронизанолистий 21, 22, 23, 378
Рдесник сарматський 376
Рдесник стиснутий 374
Рдесник туполистий 34, 375
Рдесник Фріса 375, 429
Рдесник червонуватий 375
Редька приморська 442, 501
Різуха велика 382
Різуха морська 381
Рогіз вузьколистий 20, 28, 419, 429
Рогіз Гросгейма 415
Рогіз Зерова 415
Рогіз Лаксмана 415
Рогіз малий 415
Рогіз південний 415
Рогіз понтійський 415
Рогіз сибірський 415
Рогіз широколистий 415
Рогіз Шутлевортів 415
Родохортон пурпуровий 443, 503
Росичка англійська 426
Росичка довголиста 502
Росичка середня 441, 501
Роя англійська 442, 505
Рупія великовусикова 23, 308
Рупія морська 379
Рупія спіральна 380
Руслиця водяноперцева 292

Руслиця звивистонасінна 17, 292
Руслиця мокрична 291
Руслиця сумнівна 292
Руслиця угорська 292, 502
Рутвиця блискуча 283
Ряска горбата 411
Ряска мала 27, 411, 429
Ряска триборозенчаста 34, 411
С
Сальвінія плаваюча 259, 443, 496
Сашник іржавий 442, 498
Сверція багаторічна 337
Ситник бульбистий 388, 442, 499
Ситник Жерара 451
Ситник кулястоплодий 441, 499
Ситник пониклий 389
Ситник прирічковий 389
Ситник розлогий 389
Ситник скупчений 389
Ситник стиснутий 389
Ситник темноцвітий 389
Ситник тупопелюстковий 441, 499
Ситник членистий 389
Ситняг австрійський 441
Ситняг багатостебловий 441, 443, 497
Ситняг болотний 36, 393, 429
Ситняг голчастий 17, 27, 34, 393
Ситняг гостролусковий 441, 497
Ситняг карніолійський 441, 497
Ситняг однолусковий 393
Ситняг п’ятиквітковий 394
Ситняг сосочкоподібний 497
Ситняг яйцевидний 30
Ситовник жовтуватий 390
Сифонокладус маленький 443, 505
Сідач конопляний 358
Сієла пряма 18, 331
Скрученик приємний 500
Слабник водяний 34, 285
Смикавець бурий 34
Смикавець голий 429
Смикавець різнорідний 390
Смикавець скупчений 429
Смовдь болотна 36, 333
Сосна сибірська 449
Сперматохнус особливий 442, 503
Спірогіра Рейнгарда 442, 505
Спіродела багатокоренева 27, 412, 429
Стигеоклоніум пучкуватий 442, 505
Стилофора ніжна 442, 503
Стілонема альсідії 443, 504
Стрілолист стрілолистий 22, 36, 370
Стрілолист широколистий 371
Сусак зонтичний 365, 366
Сфагнум блискучий 441, 507
Сфагнум Вульфа 441, 507
Сфагнум м'який 442, 507
Сфагнум тоненький 442, 507
Сфацелярія карликова 442, 503
Т
Тамарикс галузистий 449
Татарське зілля 409
Теліптерис болотяний 17, 36
Тилея Вайяна 307
Товстянка звичайна 347
Толіпела проліферуюча 443, 506
Тонконіг болотний 408
Тонконіг звичайний 408
Тонконіг лучний 196
Тополя чорна 409, 449
Торея найрозгалуженіша504
Торулініум родючий 400
Торф’яниця чашечкова 502
Тофільдія чашечкова442, 500
Траунштейнера куляста500
Тризубець морський 516
Ф
Фіалка багнова 297
Філофора псевдорогата 441, 504
Х
Хамарбія болотна 387, 441
Хамедафна чашечкова 502
Хара Брауна 441, 506
Хара витончена 442, 506
Хара мохувата 506
Хара сивіюча 442, 506

Хетоморфа Зернова 441, 505
Хрін короткоплодний 429, 523
Хрінниця сиваська 501
Хроодактилон Волле 504
Хроодактилон розгалужений 442, 504
Ц
Цанікелія болотна 21, 23, 34
Цанікелія стеблиста 382
Цибуля Регеля443, 496
Цибуля скіфська496
Цибуля скорода 448
Цикута отруйна 17, 20, 27, 328, 429
Ч
Чаполоч пахуча 451
Частуха ланцетна 370, 429
Частуха подорожникова 369, 370
Чебрець прибережний502, 442
Череда листяна 360
Череда поникла 359, 429
Череда променева 359
Череда трироздільна 30, 360
Черемха звичайна 449
Чина болотна 321
Чистець болотний 21, 34, 429
Ш
Шейхцерія болотна 373, 426, 442, 501
Шильник водяний298, 441, 496, 501
Шоломниця звичайна 20
Шоломниця списолиста 34, 351
Шолудивник болотний 347
Шолудивник кільчастий 448
Щавель водяний 289
Щавель морський 30, 34, 289
Щавель прибережний 20, 290
Щавель український 34
Щитолисник звичайний326, 443
Щучник дернистий 404
Я
Ялина європейська 449
Ясен пенсільванський 449

АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ РОСЛИН

A

Acorus calamus 16, 409, 490
Agropyrum pectinatum 451
Agrostis alba 448, 449
Agrostis canina 489
Agrostis geniculatus 29
Agrostis gigantea 29
Agrostis maritima 448
Agrostis stolonifera 22, 401, 423, 429
Aldrovanda vesiculosa 492, 501, 391
Alisma lanceolatum 429
Alisma plantago-aquatica 423
Alnus glutinosa 449
Alopecurus aequalis 402, 489
Alopecurus ventricosus 448
Allium regelianum 443, 496
Allium scythicum 442, 496
Allium schoenoprasum 448
Anacamptis palustris 499
Armeria pocutica 498
Artemisia lercheana 450
Astrodaucus littoralis 442, 501
Atriplex verrucifera 451
Azola caroliniana 260
Azola filiculoides 260

B

Bambusina brebissonii 442, 506
Batrachium aquatile 277, 491
Batrachium carinatum 279
Batrachium divaricatum 280, 429
Batrachium fluitans 280,442, 502
Batrachium foeniculaceum 21, 279
Batrachium kauffmannii 280
Batrachium rionii 21, 279
Batrachium trichophyllum 278
Batrachospermum ectocarpum 441, 503
*Batrachospermum gelatinosum*442, 504
Beckmania eruciformis 529, 451
Betula pubescens 449
Bidens cernua 359, 423, 429, 495
Bidens radiata 359
Bidens tripartita 30
Bolboschoenus maritimus 23, 28, 36
Bryopsis adriatica 505
Bulbochaete subquadrata 441, 505, 529
Butomus umbellatus 365, 485

C

Calamagrostis canescens 403, 489
Calamagrostis neglecta 489
Calamagrostis stricta 489
Caldesia parnassifolia 485, 496
Calestania palustris 333
Caltha palustris 276, 491
Calystegia sepium 34
Calla palustris 410, 490
Callithamnion granulatum 441
Camphorosma monspeliaca 451
Cardamine amara 301, 492
Cardamine pratensis 301
Carex acuta 186, 487
Carex acutiformis 487
Carex appropinquata 487
Carex aquatilis 449
Carex atherodes 487
Carex bohemica 496
Carex buxbaumii 497
Carex caespitosa 400
Carex chordorhiza 497
Carex davalliana 400
Carex diandra 488
Carex dioica 497
Carex echinata 488
Carex elata 16
Carex elongata 16
Carex globularis 497
Carex gracilis 396
Carex hartmanii 400
Carex heleonastes 497
Carex hordorrhiza 400
Carex hostiana 497
Carex juncella 400
Carex lachenalii 497
Carex limosa 426
Carex melanostachia 399

Carex nigra 449
Carex norvegica 448
Carex nutans 451
Carex omsciana 20
Carex paniculata 17
Carex pauciflora 497
Carex pseudocyperus 20
Carex riparia 29
Carex rostrata 397
Carex schmidtii 449
Carex subspathacea 448
Carex vesicaria 488
Carex vulpina 398
Carex acutiformis 396
Catabrosa aquatica 404
Caulinia minor 382,486
Ceratophyllum demersum 271, 491
Ceratophyllum platyacanthum 271
Ceratophyllum submersum 270
Ceratophyllum tanaticum 270
Cicuta virosa 328, 493
Cinclidotus aquaticus 443, 507
Cinclidotus fontinaloides 249
Cladium mariscus 394, 442, 488, 497
Cladium mariscus 394, 442, 488, 497
Cladophora dalmatica 505
Cladophora vadorum 505
Cladostephus spongiosus 442, 503
Cladostephus verticillatus 442, 503
Codium vermilara 442, 505
Coleanthus subtilis 30
Crithmum maritimum 501
Cyperus difformis 390
Cyperus esculentus 390
Cyperus fuscus 34
Cyperus glaber 429
Cyperus glomeratus 429
Chaetomorpha zernovii 505
Chamaedaphne calyculata 502
Chara braunii 506
Chara canescens 506
Chara delicatula 506
Chara muscosa 506
Chroodactylon ramosum 504
Chroodactylon wolleanum 504
D
Dactylorhiza cordigera 499
Dactylorhiza fuchsii 443
Dactylorhiza iberica 499
Dactylorhiza incarnata 441
Dactylorhiza maculata 441
Dactylorhiza majalis 500
Dactylorhiza traunsteineri 387, 500
Damasonium alisma 496
Deschampsia caespitosa 404
Desmidium baileyi 506
Dictyota dichotoma 441, 503
Dichostylis micheliana 34
Digraphis arundinacea 490
Drosera anglica 492
Drosera intermedia 492, 501
Drosera longifolia 502
E
Ectocarpus siliculosus 441, 444, 503
Echinophora sibthorpiana 496
Elaeagnus angustifolia 449
Elatine alsinastrum 291, 491
Elatine ambiqua 292
Elatine hungarica 292, 502
Elatine hydropiper 17, 292
Eleocharis acicularis 488
Eleocharis carniollica 441
Eleocharis euuniglumis 448
Eleocharis mamillata 497
Eleocharis multicaulis 441, 443, 497
Eleocharis ovata 30
Eleocharis oxylepis 497
Eleocharis palustris 393
Eleocharis quanqueflora 394
Eleocharis uniglumis 448
Elodea canadensis 368, 485
Elodea canadensis 368, 485
Elytrigia repens 448
Enteromorpha maeotica 505
Epilobium hisrutum 34
Epilobium lamyi 34
Epilobium palustris 34
Epilobium parviflorum 316

Epipactis helleborine 442
Epipactis palustris 387, 442, 500
Equisetum fluviatile 255, 485
Eriophorum angustifolium 391, 489
Eriophorum gracile 391
Eriophorum latifolium 391
Eriophorum vaginatum 391
Euastropsis richterii 441, 505
Euphorbia palustris 29, 34, 305, 492
Euphorbia paralias 442, 502
Eupogodon apiculatus 441, 504
F
Festuca rubra 448, 449
Festuca sulcata 450
Fimbristylis bisumbellata 441, 497
Fontinalis hypnoides 249
Fraxinus pennsylvanica 449
Frangula alnus 449
G
Galium palustris 34
Galium verum 450
Genicularia spirotaenia 442, 505
*Genista tinctoria*449, 450
Genista tinctoria var. *latifolia-*
Gladiolus imbricatus 442, 498
Gladiolus palustris 441, 498
Gladiolus tenuis 498
Glyceria aquatica 16, 18, 20, 449
Glyceria arundinaceae 21, 405
*Glyceria fluitans*28, 481
Glyceria maxima 21, 22, 23, 405, 513
Glyceria notata 405
Gonatozygon pilosum 443, 505
Goniolimon rubellum 442
H
Hammarbya paludosa 387,441,487,500
Helminthora divaricata 442,504
Hierochloe odorata 451
Hippuris maritima 448
Hottonia palustris 34, 295, 491
Hydrocotyle vulgaris 326, 443
Hydrocharis morsus-ranae 367, 485
Hygroamblystegium fluviatile 250
I
Inula britannica 450
Iris pseudoacorus 384
Iris sibirica 499
Isatis littoralis 442, 501
Isoëtes lacustris 442, 496
J
Juncus aratus 389
Juncus bulbosus 442, 499
Juncus compressus 389
Juncus conglomerates 34
Juncus effusus 389
Juncus gerardii 448, 451
Juncus inflexus 389
Juncus jamprocarpus 389
Juncus sphaerocarpus 441, 499
Juncus subnodulosus 441, 499
Juncus tenageia 389
Koeleria delavignei 449
L
Lamprothamnium papullosum 442, 506
Larix sibirica 449
Laurencia coronopus 443, 504
Leersia orizoides 406
Lemna minor 27, 411, 429
Lemna trisulca 34
Limonium czurjukiense 442
Limosella aquatica 344, 429
Lophosiphonia reptabunda 443, 504
Ludwigia palustris 315, 441, 498
Lycopus europeus 21
Lyparis loeselii 387
Lysimachia punctate 294
Lysimachia vulgaris 29, 294, 491
Lythrum salicaria 29, 313, 492
Lythrum thymifolia 441, 502
M
Marsilea crenata 258
Marsilea quadrifolia 257, 485, 496
Medicago marina 442, 502
Meesia triquetra 441, 507
Meesia uliginosa 442, 507
Mentha aquatica 18, 20, 21, 153, 439
Mentha spicata 34

Menyanthes trifoliata 494, 338, 429, 445
Molinia caerulea 406, 490
Monochoria korsakowii 383
Myosotis palustris 18, 342, 429
Myosoton aquaticum 34, 285, 491
Myriophyllum spicatum 21, 23, 323, 447, 481
Myriophyllum verticillatum 21, 445
N
Najas major
Naumburgia thyrsiflora 295, 492
Nelumbium nucifera 273
Nemalion helminthoides 442, 505
Nitella gracilis 442, 506
Nitella tenuissima 443, 506
Nitellopsis obtuse 443
Nuphar lutea 22, 23
Nymphaea alba 23, 217
Nymphaea candida 445
Nymphoides peltata 23, 339, 445, 494, 502
O
Oedogonium plagiostomum 442, 443, 505
Oenanthe aquatica 21, 36, 327, 429, 445
Orchis coriophora 499
Orchis militaris 442, 500
Orchis nervulosa 386, 499
Orchis palustris 487, 499
Osmundea hybrida 442, 504
Osmundea truncata 504
P
Padus racemosa 449
Parnassia palustris 448
Pediastrum kawraiskyi 505
*Pedicularis verticillata*448
Penium borgeanum 442, 505
Petalonia zosterifolia 442, 503
Phalaroides arundinaceae 36, 407
Philonotis fontana 249
Phleum pratense 449
*Phragmites australis*16, 20, 36, 407, 490
Phragmites communis 186, 445, 447, 451
Phyllophora pseudoceranoides 441, 504
Picea excelsa 449
Pilularia globulifera 258, 441, 496
Pinus sibirica 449
Plantago maritima 448
Plantago subpolaris 448, 40
Poa palustris 408, 490
Poa pratensis 449
Polygonum amphibium 26, 429, 481
Polygonum hydropiper 21, 34, 288, 439
Polygonum lapathifolium 30, 429
Polygonum minus 34
Polygonum mite 34
Polygonum paniculatum 288
Polysiphonia spinulosa 442, 504
Populus nigra 449
Populus tremula 449
Potagometon pectinatus 21
Potamogetom lucens 21
Potamogeton acutifolius 34
Potamogeton alpinus 378
Potamogeton berchtoldii 23, 429
Potamogeton compressus 445
Potamogeton crispus 486
Potamogeton friesii 486
Potamogeton gramineus 486
Potamogeton lucens 22
Potamogeton natans 22, 26
Potamogeton nodosus 486
Potamogeton obtusifolius 486
Potamogeton pectinatus 21, 22, 23, 373
Potamogeton perfoliatus 21, 22, 23
Potamogeton praelongus 486
Potamogeton pusillus 486
Potamogeton rutilus 486
Potamogeton sarmaticus 486
Potamogeton trichoides 486
Potamogeton fluitans 447
Potentilla anserina 29
Pterosiphonia pennata 443, 504
Puccinellia maritima 448

Puccinellia suecica 448
Punctaria latifolia 443, 503
Punctaria tenuissima 443
Pycreus flavescens 390
Pylaiella littoralis 443, 503
R
Ranunculus flammula 281, 491
Ranunculus lingua 281
Ranunculus polyanthemus 450
Ranunculus polyphyllus 280
Ranunculus repens 29
Raphanus maritimus 442, 501
Rhodochorton purpureum 443, 503
Riccia glauca 245
Ricciocarpus natans 245
Rorippa amphibia 34
Rorippa brachycarpa 300, 442
Rorippa nasturtium-aquaticum 301
Rorippa palustris 300
Rorippa sylvestris 300
Roya anglica 442
Rumex aquaticus 289
Rumex hydrolapathum 290
Rumex maritimum 289
Rumex palustris 289
Rumex ucrainicus 23
Ruppia cirrhoza 379
Ruppia maritima 379
Ruppia spiralis 371
S
Sagittaria platyphylla 371
Sagittaria sagittifolia 22, 485, 23
Salix acutifolia 449
Salix cinerea 449
Salix lapponum 303, 492, 502
Salix myrsinifolia 303
Salix myrtilloides 303
Salix rossica 449
Salix starkeana 304
Salix triandra 449
Salix alba 449
Salvinia natans 259, 443, 485, 496
Salvinia ariculata 259
Saxifraga hirculus 308, 502
Scirpus lacustris 451
Scirpus radicans 28
Scirpus sylvaticus 391
Scirpus tabemaemontani 21
Scutellaria galericulata 351
Scheuchzeria palustris 501
Schoenus ferrugineus 442,489,498
Schenoplectus americanus 393
Schoenoplectus lacustris 450
Schoenoplectus mucronatus 442
Schenoplectus tabernaemontanii 392
Siella erecta 18
Siphonocladus pusillus 44, 505
Sium latifolium 29, 36, 330, 423, 429, 493
Solanum dulcamara 20, 340, 494
Sparganium angustifolium 441, 501
Sparganium emersum 21, 22, 36
Sparganium erectum 21, 22
Sparganium minimum 416
Sparganium neglectum 417
Sparganium ramosum 20
Spermatochnus paradoxus 442, 503
Sphacellaria nana 442,503
Sphagnum centrale 246
Sphagnum compactum 246
Sphagnum cuspidatum 246
Sphagnum fallax 246
Sphagnum fimbriatum 246
*Sphagnum fuscum*246
Sphagnum magellanicum 246
Sphagnum molle 442,507
Sphagnum nemoreum 246
Sphagnum obtusum 246
Sphagnum palustre 246
Sphagnum subnitens 441, 507
Sphagnum tenellum 442, 507
Sphagnum wulfianum 441, 507
Spirodela polyrrhiza 27, 429, 490
Spirogyra reinhardii 442, 505
Stachys palustris 21, 34, 352,4 29
Stratiotes aloides 445, 485
Stellaria crassifolia 284
Stellaria palustris 285

Stellaria uliginosa 34
Stigeoclonium fasciculare 442, 505
Stilophora tenella 442, 503
Stratiotes aloides 445, 485
Stylonema alcidii 443, 504
Subularia aquatica 298
T
Tamarix ramosissima 449
Teucrium scordium 34
Thalictrum lucidum 283
Thelypteris palustris 17, 36
Thorea ramosissima 443, 504
Thymus littoralis 442, 502
Tillaea vaillantii 307, 492
Tofieldia calyculata 442, 500
Tolypella prolifera 443, 506
Torulinium ferax 400
Trapa natans 26, 317, 443, 502
Trifolium montanum 449
Triglochin maritima 448
Tyhpa angustifolia 16, 18
Typha australis 415
Typha grossheimii 415
Typha latifolia 18,21,22,449,429,447
Typha laxmannii
Typha minima 441,501
Typha pontica 415
Typha schuttleworthii 415
Typha sibirica 415
Typha zerovii 415
U
Utricularia bremii 350, 441, 496
Utricularia intermedia 348, 494, 496
Utricularia minor 34, 496
Utricularia vulgaris 213, 349
V
Vallisneria spiralis 485
Vaucheria litorea 443, 503
Veronica anagallis-aquatica 345, 494
Veronica beccabunga 18, 346, 429
Veronica scutellata 346
Vicia cracca 448
Viola palustris 492
Viola uliginosa 492
W
Wolfia arrhiza 413
Z
Zannichelia palustris 34
Zannichtllia major 382
Zannichtllia palustris 382
Zannichtllia pedunculata 382
Zostera marina 23,380,481
Zostera noltii 428

Підручник

ЯКУБЕНКО Борис Євдокимович
ЦАРЕНКО Петро Михайлович
АЛЕЙНІКОВ Іван Михайлович
ШАБАРОВА Світлана Іванівна
МАШКОВСЬКА Світлана Петрівна
ДЯДЮША Лариса Миколаївна
ТЕРТИШНИЙ Анатолій Петрович

Ботаніка з основами гідроботаніки
(водні рослини України)

2-е видання, виправлене і доповнене

За редакцією д.б.н., проф. Б. Є. Якубенка

Технічний редактор – І. В. Соломаха
Коректор – В. І. Лушпа
Комп'ютерна верстка – І. В. Яковлев

Видавництво Українського фітосоціологічного центру
Київ–28, Проспект Науки, 15, кв. 40, тел./факс (044) 5241161

Підписано до друку 22.10.2011 р. Формат 60x84 1/16.
Папір офсетний. Друк офсетний. Гарнітура Times New Roman.
Ум. друк. арк. 33,43. Обл.-вид. арк. 34,45. Зам. №837.

Надруковано в друкарні
Українського фітосоціологічного центру