

КЛАС ПСИЛОТОВИДНІ (*Psilotopsida*, *Psilotinae*)

Сучасні невеликі трав'янисті рослини, епіфіти або наземні форми, поширені у вологих тропіках і субтропіках обох півкуль. Клас має тільки одну родину псилотові (*Psilotaceae*) з двома невеликими родами — псилот (*Psilotum*) і тмезиптерис (*Tmesitтерis*), що налічують усього 4—5 видів. У флорі СРСР псилових немає. Філогенетичне їх походження і місце в системі рослинного світу не зовсім ясні. Раніше їх найчастіше зближували з плауновидними. Головне заперечення проти такого зближення полягає в тому, що псилоти зовсім не мають коренів, листки їх теломного походження, сперматозоїди багатоджгутикові, а не дводжгутикові і зовсім іншої будови. Розміщення спорангіїв також інше, ніж у плаунів. У багатьох сучасних системах псилові розглядаються як прямі нащадки псилофітів і об'єднуються з ними в один відділ або клас. З псилофітами псилові зближують такі спільні риси, як відсутність кореня, дихотомічне галузнення, відносно примітивна внутрішня і зовнішня будова.

КЛАС ПЛАУНОВИДНІ (*Lycopsida*, *Lycopodinae*)

Сучасні і древні викопні трав'янисті або деревовидні рослини з дрібними листками-філоїдами становлять окрему лінію еволюції дрібнолистяних форм (мікрофільна лінія розвитку), яка виникла і розвинулась із псилофітоподібних форм типу *Asteroxylon*. Стебло і пагони в них нечленисті, без меживузлів. Листки, що несуть спорангії (спорофіли), мало або більш-менш помітно відрізняються від вегетативних листків (трофофілів), з одним спорангієм, зібрані здебільшого в колоски. Клас поділяється на 4 порядки: плауни (*Lycopodiales*), селажинели (*Selaginellales*), лепідодендрони (*Lepidodendrales*) і молодильники (*Isoëtales*).

Порядок плауни (*Lycopodiales*)

Це трав'янисті рослини; спори в них завжди однакової величини (ізо-спори), а листки без язичка, стебла радіально-симетричні, зрідка дорзвентральні, дихотомічно розгалужені, густо покриті дрібними, вузькими, простими листками-філоїдами. Спорофіли зібрані в колоски, рідше розсіяні по стеблу. Біля основи спорофіла з зовнішнього боку міститься спорангій. Гаметофіт, або заросток, двостатевий, у тропічних форм надземний, а у форм помірного клімату — підземний, різної форми і величини; сперматозоїди дрібні, численні, з двома джгутіками.

Родина плаунові (*Lycopodiaceae*). Має два роди, з яких один (*Phylloglossum*) монотипний, поширений тільки в південній півкулі (Австралія і прилеглі острови).

Другий рід — плаун (*Lycopodium*) — має близько 400 видів, з яких більшість поширена в тропіках і субтропіках, але деякі види мають більш широкі ареали в областях з помірним і холодним кліматом; у флорі СРСР відомо 14 видів, з них у УРСР 6 видів. Тропічні і субтропічні види плаунів є здебільшого епіфітами, а позатропічні — наземними рослинами. Найбільша концентрація видів плаунів спостерігається тепер у Південній Америці на Малих і Великих Антільських та Багамських островах, де вони ростуть як епіфіти у вологих і тінистих лісах. Дуже мало плаунів у пустинях і напівпустинях Африки та в інших областях із сухим (аридним) кліматом. В Євразії плауни поширені переважно в світлохвойних (соснових) лісах, заплавах і по берегах північних річок; окремі види заходять далеко на північ за полярне коло і піднімаються високо в гори.

Нестатеве покоління плаунів (спорофіт) є багаторічною трав'янистою рослиною з стеблом висячим (у тропічних епіфітів) або лежачим чи повзучим, від якого відходять прямі надземні дихотомічно розгалужені пагони. Стебла і пагони густо покриті дрібними лінійними, шиловидними або ланцетовидними листками, розміщеними спіралью (*L. clavatum*) або перехресно-парно (*L. alceps*). Анатомічна будова стебла різна (в деталях) у різних видів плаунів, але всім їм властива досить велика стела (провідна система), що міститься в центрі стебла і оточена корою та епідермісом з продихами. Внутрішній шар кори відмежований ендодермою з більш або менш потовщеними стінками. За ендодермою йде перицикл і стела, що складається з ксилеми, оточеної флоемою, тобто побудована загалом за концентричним типом. Вторинний ріст не властивий плаунам. Верхівковий ріст здійснюється внаслідок поділу клітин на кінці стебла, бо диференціації конуса наростання на корпус і туніку тут ще немає.

Корені в плаунів виникають з нижнього боку лежачого стебла по всій його довжині або біля основи стебла, (в стоячих форм) ендогенно, з участю перициклу, а часто і ендодерми разом; вони, як і стебла, дихотомічно галузяться і покриті попарно розміщеними кореневими волосками. Внутрішня будова коренів нагадує будову стебла.

Розмножуються плауни спорами, яких виникає безліч у спорангіях із клітин археспорія (спорогенна тканина), що діляться спочатку редуційно, а потім екваційно; внаслідок такого поділу виникають тетради спор; спори всі однакові, дрібні, округло-тетраедричної форми.

Спорангії здебільшого нирковидної (бобовидної) форми, з ніжкою і товстою стінкою; розкриваються вони тріщиною поздовжньо по опуклому верхньому краю або рідше невеликою щілиною при основі. Виникають спорангії з групи епідермальних клітин. Сформований спорангій, крім археспорія, складається з трьох шарів клітин, з яких внутрішній вистилаючий (тапетум) використовується в процесі розвитку спорангія як поживний матеріал.

Вегетативне розмноження властиве лише деяким плаунам (наприклад, *балянцю* — *L. selago* і деяким тропічним видам); воно відбувається внаслідок утворення бруньок або бульбочок, які виникають спонтанно по всьому стеблу.

Статеве покоління плаунів, або гаметофіт (заросток чи передросток), що розвивається з спор, у багатьох тропічних видів є надземним або навіть епіфітним, зеленим, недовговічним. У видів помірного клімату (за рідкими винятками) гаметофіт є підземним, безхлорофільним; він розвивається дуже повільно, протягом 12—20 років, ведучи в цей час сапрофітний спосіб життя з участю ендоефітного міцелія гриба, що живе в його коровій паренхімі.

Гаметофіти плаунів двостатеві, різноманітні за формою і способом життя. Антеридії більш або менш заглиблені в тканину гаметофіта. У них із спермагенних материнських клітин розвиваються дрібні дводжгутові сперматозоїди. Архегонії, черевцем заглиблені в тканину гаметофіта, мають звичайну будову: черевце і шийку, яйцеклітину, черевцеву канальцеву клітину і кілька (або одну) шийкових канальцевих клітин. При стиганні архегонія канальцеві клітини руйнуються, відкриваючи доступ сперматозоїдам до яйцеклітини. Зигота, що утворилася внаслідок запліднення яйцеклітини, починає відразу ж ділитися, даючи початок зародку. Останній деякий час перебуває в тканинах заростка, тіло його диференціюється на окремі зони, або сегменти, з яких послідовно розвивається зародку стебло, потім листки, а з основи стебла виникає перший корінь. Зростаючись поступово, зародок пробивається з-під землі, відокремлюючи від заростка і виростає в дорослу рослину (спорофіт); цим цикл розвитку плауна закінчується (рис. 79).

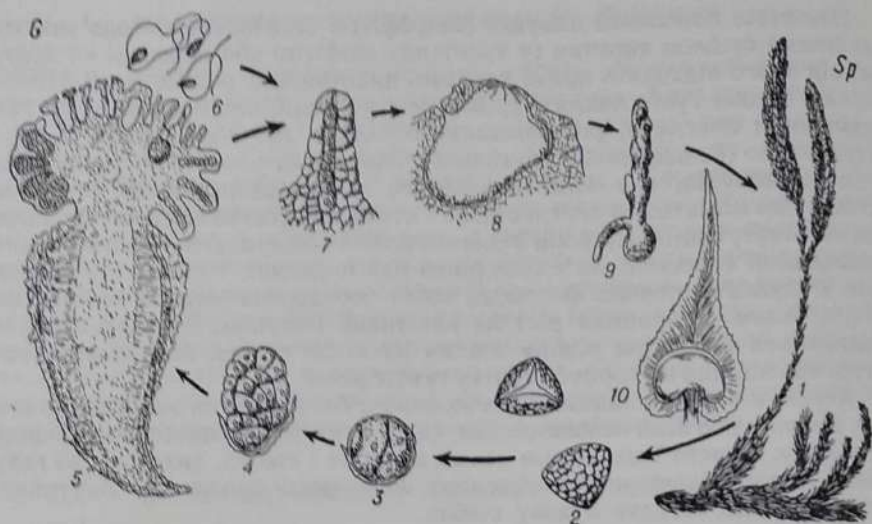


Рис. 79. Цикл розвитку плауна:

1 — загальний вигляд рослини (спорофіт); 2, 3, 4 — розвиток заростка із спори; 5 — заросток (гаметофіт); 6 — сперматозоїди; 7 — архегоній; 8 — зародок; 9 — молода рослина; 10 — спорофіл в спорангії.

Найбільш поширеним у природі видом є *плаун булавовидний* (*L. clavatum*), який росте переважно в соснових лісах і має великий ареал, що охоплює майже всю лісову зону Європи, Азії і Північної Америки. В УРСР південна межа його поширення доходить до Харкова, Полтави і Києва, а по долинах річок він заходить навіть у степову зону (наприклад, у соснових лісах долини р. Самари).

Цей плаун є багаторічною вічнозеленою рослиною (як і інші види) з повзучим довгим, дихотомічно розгалуженим стеблом, з висхідними, також вилчато галузастими пагонами, черговими, лінійними або лінійно-ланцетними цілокрайніми листками; від основи лежачого стебла по всій його довжині виникають тонкі дихотомічно розгалужені корені. Окремі висхідні пагони несуть на ніжках по 2 (рідше по 1—3) спороносних колоски. Кожний колосок має вісь, покриту черепичасто налягаючими листками-спорофілами (споролистками), які формою відрізняються від неплідних (вегетативних) листків. Вони лускуваті, злегка серцевидні, з довгим витягнутим і трохи зазубреним кінчиком. Біля їх основи з зовнішнього боку на коротких ніжках містяться нирковидної форми одногнізді спорангії, що розкриваються стулками. У спорангії з клітин археспорія утворюються численні однакові спори (ізоспори) кулясто-тетраедричної форми (бо виникають тетрадами), з товстою сітчастою оболонкою; вони містять до 50% жирної олії, не змочуються дощовою водою, плаваючи на її поверхні (звідси і назва «плаун»). Спори з дощовою водою вмиваються в ґрунт, і через 5—7 років ті з них, що потрапляють на глибину не більше 8—10 см, проростають, даючи початок статевому поколінню — гаметофіту. Гаметофіт цього плауна (як і деяких інших близьких видів) має вигляд невеликої (2—3 см завширшки) підземної білуватої бульбочки, що згодом набуває блюдцевидної форми і складної будови; зверху в паренхімну тканину заглиблені антеридії і архегонії звичайної для плаунів будови. Знизу гаметофіт прикріплюється до субстрату ризоїдами; через ризоїди проникають гіфи гриба, розміщуючись переважно в коровій паренхімі гаметофіта.

Гаметофіт разом з міцелієм гриба розвивається дуже повільно; статеві зрілість його (дозрівання антеридіїв і архегоніїв) настає через 12—15 років, а все життя його триває 18—20 років.

Спори плауна використовують у медицині як дитячу присипку (натуральний тальк) і для обсіпання пілжоль.

Плаун баранець (*L. selago*) росте в замоховілих, переважно ялинових, лісах і високо в горах майже повсюдно; в УРСР — переважно в Карпатах. Стебло в нього пряме або злегка висхідне, 5—25 см заввишки; спорангії містяться в пазухах звичайних, переважно середніх, листків, на стеблах, отже, колосків цей плаун не має. Останнім часом плаун баранець стали застосовувати в медицині.

Плаун сплюснений (*L. anceps*) росте в соснових лісах; трапляється спорадично (зрідка) на Поліссі і в Карпатах. Кореневище підземне, повзуче; надземні гони прямостоячі, розміщені віялувато, галузисті, як і кореневище, дуже сплюснені (дорзивентральної будови); листки попарно супротивні, розміщені в 4 ряди, різні за формою; колоски (по 2—6) на вилчасто розгалужених ніжках.

Порядок селажинели (*Selaginellales*)

Це різноспорові і язичкові рослини, тобто такі, що мають різні спори (гетероспори): дрібні — мікроспори і великі — макроспори; листки з язичками (лігулами). Стебла або з однаковими за розмірами вегетативними листками, або здебільшого з різними (гетерофілія, або анізотріфілія); спорофіли зібрані в колоски. Гаметофіти різностатеві, різні за розмірами і дуже редуковані. Додаткові корені у видів з лежачими стеблами з особливими кореневими підставками, або ризофорами. Порядок має дві родини, з яких одна (*Miadesmiaceae*) вимерла, а друга (*Selaginellaceae*) сучасна, хоч і дуже древня.

Родина селажинелові (*Selaginellaceae*). Має два роди, з яких один (*Selaginellites*) вимерлий, відомий лише в карбоні, і один (*Selaginella*) сучасний, але також древній, відомий з карбону.

Рід селажинела (*Selaginella*) налічує тепер близько 700 видів, поширених переважно у вологих тропічних лісах як епіфіти, ліани або наземні рослини, різні за розміром (від 5—10 см до 2—3 м, а деякі ліани досягають навіть 10—20 м) і загальним виглядом. Декілька видів є позатропічними і субарктичними, де ростуть на мохових тундрах, гірських луках і торфовищах. У флорі СРСР є 8 видів, з них в УРСР у Карпатах росте тільки 1 вид. Деякі види селажинели, які походять з тропіків, культивують часто в оранжереях як красиві рослини; тільки в цьому, по суті, і полягає їх практичне значення.

Рід селажинела поділяють звичайно на два підроди: *Homoeophyllum* — з однаковими листками, розміщеними густо спіралью, з стеблом звичайно прямостоячим, радіально-симетричної будови, об'єднує близько 50 видів, поширених в областях з сухим (аридним) кліматом, і *Heterophyllum* — з неоднаковими за величиною і формою листками, розміщеними в 4 ряди, з стеблом дорзивентральної будови, звичайно лежачим, з висхідними або прямими гонами; до цього підроду належить більшість видів селажинели як тропічних, так і позатропічних.

Корені в селажинел додаткові, мають дихотомічне галузження, виникають з нижнього боку (в лежачих форм) або біля основи стебла і на кінцях ризофор — особливих утворів, що мають вигляд тонких коренів; останні виникають на стеблах і відрізняються від коренів відсутністю кореневого чохла, мають екзогенне (а не ендегенне, як корені) походження. Морфологічна природа ризофор не з'ясована; деякі дослідники вважають їх

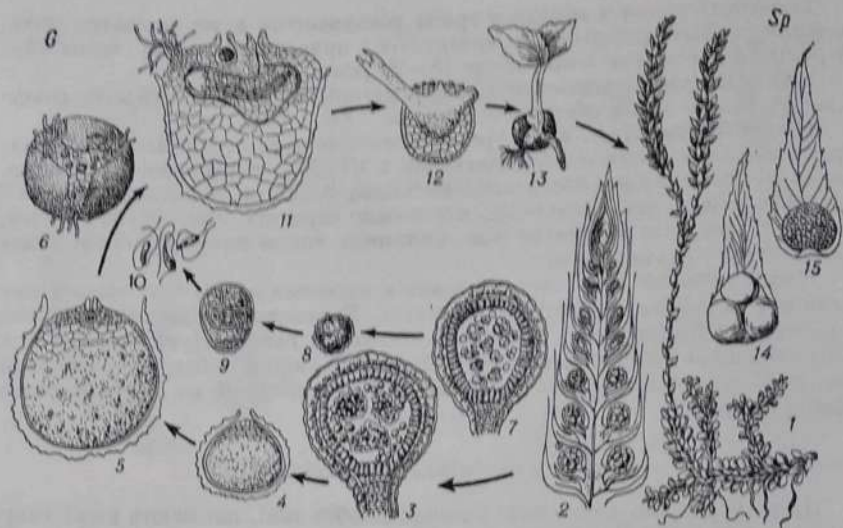


Рис. 80. Цикл розвитку селагінелі:

1 — загальний вигляд рослини (спорофіт); 2 — колосок; 3 — макроспороангій; 4, 5, 6 — розвиток жіночого заростка з макроспори; 7 — мікроспороангій; 8, 9 — розвиток мікроспори; 10 — сперматоцит; 11 — жіночий заросток з зародком; 12, 13 — проростаюча рослина; 14 — спорофіл з макроспороангієм; 15 — спорофіл з мікроспороангієм.

за видозмінені стебла, про що свідчить, зокрема, і анатомічна їх будова, схожа з будовою стебла. Проте є й інші точки зору.

Стебла селагінел вертикальні, частіше ж лежачі (плагіотропні) або виткі чи висячі (в епегітів), як правило, дихотомічно розгалужені, але внаслідок сильнішого розвитку однієї гілки дихотомічне галузження переходить у симподіальне або псевдомоноподіальне.

Анатомічна будова стебла характеризується такими особливостями: епідерміс не має продихів; під епідермісом лежить гіподерма, складена з механічних клітин, далі йде кора, побудована з паренхімних і видовжених хлорофілоносних клітин (трабекул), між якими є великі повітряні порожнини. У центрі стебла міститься одна (або кілька) стела, оточена перициклом і ендодермою; вона має ксилему з драбинчастих трахеїд або навіть трахей, оточену флоемою, складеною з ситовидних трубок і лубу; з корою стела сполучена особливими нитками.

Листки (філоїди) селагінел мають вигляд невеличких округлих або овальних лусок з однією жилкою і маленьким язичком зовні при основі; роль язичка не з'ясована. Листок покритий епідермісом з продихами з нижнього боку; клітини мезофілу у вигляді губчастої паренхіми мають не хлорофілові зерна, а пластинчастої форми хроматофори.

Спорофіли селагінел, як і вегетативні листки, мають язичок при основі. Вони зібрані в колоски, або шишечки (с т р о б і л и), що розвиваються на кінцях гонів. Спорофіли несуть у пазухах мікро- і макроспороангії, в яких з клітин археспорія утворюються мікро- і макроспори. Колоски звичайно двостатеві: макроспороангії розміщуються, як правило, в нижній частині колоска, мікроспороангії — у верхній; спороангії звичайно ниркоподібні або оберненояйцевидні, розвиваються з групи епідермальних клітин; археспорій одноклітинний (рис. 80).

У мікроспороангіях утворюється багато мікроспор; з мікроспори розвивається чоловічий гаметофіт, що дуже редукований. Він складається

з лінзовидної маленької ризоїдальної клітини (єдиної, по суті, вегетативної клітини чоловічого заростка) і одного антеридія, що має кілька спермагенних клітин, оточених неплідними клітинами; сперматозоїди дводжгутикові, утворюються з спермагенних клітин в результаті їх поділу. Увесь цикл розвитку мікроспори до утворення чоловічого заростка (гаметофіта) і сперматозоїдів уперше докладно дослідив російський учений В. І. Беляєв.

Кожний макроспорангій має спочатку багато материнських клітин, але розвивається тільки одна з них; внаслідок дворазового поділу з неї утворюється 4 макроспори; решта клітин відмирають. З макроспори розвивається жіночий заросток, який не залишає її оболонки; він багатоклітинний, несе архегонії звичайної будови. Із заплідненої яйцеклітини (зиготи) в результаті поділу розвивається зародок, який спочатку перебуває всередині макроспори, а потім виходить назовні, прориваючи заросток; зародок має підвісок, стебельце, перший листочок (або два листочки), ніжку і ризофор. Розвиток макроспори докладно вивчав харківський ботанік В. М. Арнольд.

Порядок лепідодендрони (*Lepidodendrales*)

Викопні, переважно деревовидні форми з листками мікрофільного типу, що жили з середини девону до кінця тріасу; максимум розвитку досягли в карбоні. Різноспорові і язичкові рослини; мали здебільшого камбій; спорофіли були зібрані в колоски, або шишки (стробіли). Розрізняють 5—6 родин, з яких дві найважливіші розглянемо нижче.

Родина лепідодендронові (*Lepidodendraceae*). Охоплює кілька родів; з них найважливішим і найкраще вивченим є рід *Lepidodendron*, до якого відносять понад 100 видів, описаних переважно з карбону. У Донбасі, зокрема, часто знаходять представників роду в продуктивному карбоні.

Лепідодендрони були здебільшого високими деревами (досягали 40 м заввишки і 2 м у діаметрі) з прямими високими стовбурами, що дихотомічно галузились; кінцеві гони були густо покриті спіралью розміщеними вузькими лінійними або шиловидними листками, які досягали іноді 50 см завдовжки. Стовбури і старші гілки також несли листки, що розміщувались косими рядами і сиділи на ромбічних подушечках, витягнутих у вертикальному напрямку.

Спорофіли в лепідодендронів були зібрані на кінцях гонів у колоски, або шишки, і відомі під назвою *Lepidostrobus*. Спорофіли мали язичок і несли мікро- і макроспорангії. Останні розміщувались здебільшого в нижній частині колоска. До субстрату лепідодендрони прикріплювались особливими органами, відомими під назвою *стигмарії*, які зовні мали вигляд товстих, дихотомічно розгалужених коренів. Але справжні корені були тонкими, нерозгалуженими і виникали на кінцях стигмарій. Отже, за своєю морфологічною природою стигмарії подібні до ризофор, властивих селазієлам (рис. 81).

Родина сигілярієві (*Sigillariaceae*). Походить, як вважають, від давніших лепідодендронових і відома переважно з карбону, особливо з середнього і верхнього. Головним родом є *Sigillaria*, що поділяється на два підроди і налічує кілька видів.

Сигілярії загалом великі дерева, до 30 м заввишки, з прямими стовбурами, на верхівці трохи дихотомічно розгалуженими або й зовсім не розгалуженими, при основі помітно конічно розширеними; також мають стигмарії. Стовбури сигілярій були покриті здебільшого прямими рядами шестиграних залишків листків (рубців); листкові подушки мало розвинуті;

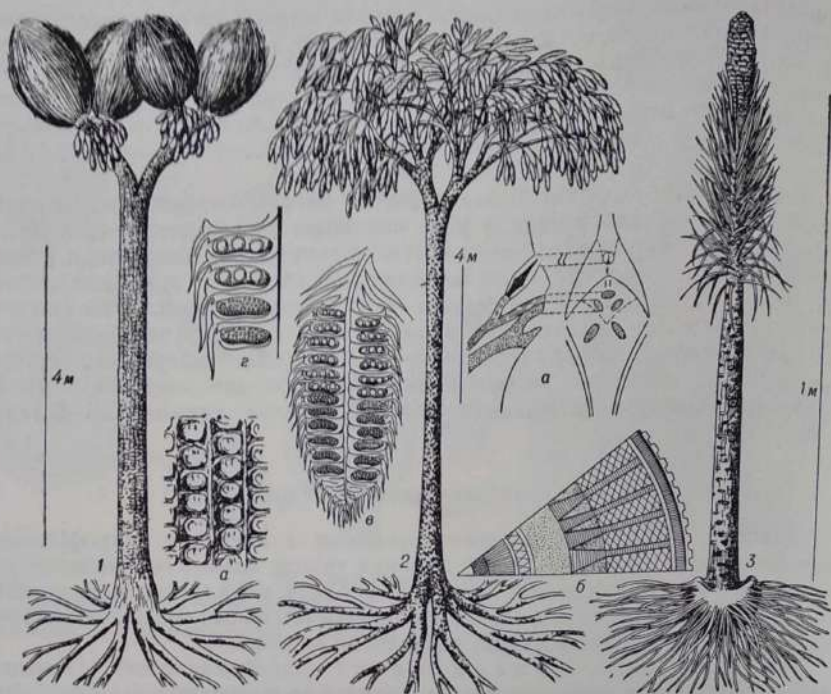


Рис. 81. Лепідодендрони:

1 — *Stigmaria elegans*; а — листкові сліди (рубці); 2 — *Lepidodendron*; а — схеми будови листкових подушок; б — стовбур у розрізі (схема); в — стробіл у розрізі; г — його фрагмент з макроспориангіями; 3 — *Pleuromeria*.

іноді їх не було зовсім. Верхівки стовбурів і гілок були покриті довгими і вузькими мечовидними листками. Спорофіли, як і в лепідодендронів, зібрані в колоски (шишка) до 15 см завдовжки, але були здебільшого одностатевими, тобто несли тільки мікроспориангії з мікроспорами або тільки макроспориангії, в яких розвивалося до 12 макроспор.

Лепідодендрони і сигілярії та близькі до них форми були дуже поширені на земній кулі, особливо в карбоні, утворюючи великі ліси на болотах. З безлічі цих рослин протягом тривалого часу утворилися товщі високоякісного кам'яного вугілля.

Порядок молодильнику (*Isoetales*)

Трав'янисті різноспорові язичкові рослини з багатоджгутиковими сперматозоїдами. Молодильникові відомі з нижньої крейди. Мають тільки одну родину *Isoëtaceae* з одним родом *Isoëtes*, що налічує близько 70 видів, поширених переважно в позатропічній частині північної півкулі; лише окремі види властиві тропікам. Серед молодильників поряд з рослинами, що ведуть підводний спосіб життя на дні неглибоких водойм (*I. lacustris* і *I. echinospora*), є чимало видів наземних, властивих флорі Північної Америки і Середземномор'я; у флорі СРСР відомо 4 види, з яких один недавно знайдено в озерах Західного Полісся УРСР. З основними рисами будови і розвитком цих рослин ознайомимось на прикладі молодильника озерного

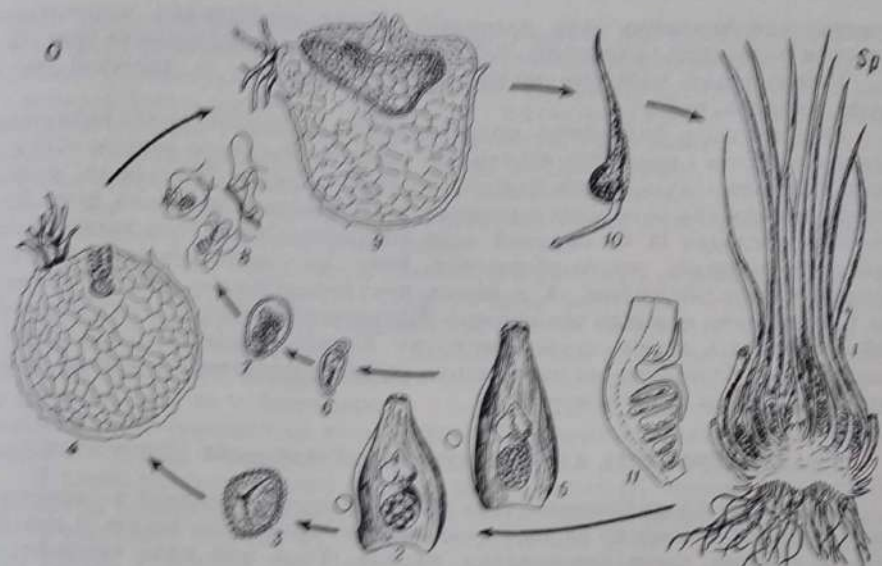


Рис. 82. Цикл розвитку молодильника:

1 — вегетативний вигляд рослини; 2, 3, 4 — розвиток жіночого заростка з макроспори; 5, 6, 7 — розвиток чоловічого заростка з мікроспори; 8 — сперматозоїди; 9 — жіночий заросток з зародком; 10 — молода рослина; 11 — розріз через нижню частину листка (спорофіліда).

(*I. lacustris*), який зрідка трапляється в деяких озерах УРСР і значно частіше — в озерах Білорусії і Прибалтики.

Молодильник озерний — невеличка підводна рослина, 5—20 см заввишки, з укороченим бульбовидним кореневищем, що має камбій і здатне до вторинного потовщення. Униз від кореневища відходить пучок тонких, дихотомічно розгалужених корінців, а вгору — розетка чергових, тісно розташованих листків — вегетативних (трофофілів) і спороносних (спорофілів), однакових за формою; листки з однією жилкою і чотирма повітряними каналами. Унизу листки дуже розширені і з внутрішнього боку мають заглибину, де містяться макро- або мікроспороангії; над краєм заглибини міститься язичок. Угорі листки звужені в шийковидне довге вістря. Плідні й неплідні листки в розетці чергуються: зовні розміщені звичайно макроспорофіли, що несуть макроспороангії, потім ідуть мікроспорофіли з мікроспороангіями, а всередині розміщені вегетативні листки. Спороангії виникають на дні заглибини (ямки) з кількох епідермальних клітин; кожний спороангій має видовжено-яйцевидну форму, покритий тонкою оболонкою, усередині має перетинки-розпорки (*трабекули*); у мікроспороангіях трабекул більше, ніж у макроспороангіях. Восени, коли листки з спороангіями опадають у воду, стінки їх через деякий час руйнуються, спори звільняються і проростають. Із мікроспори, покритої тонкою гладенькою оболонкою, розвивається дуже редукований чоловічий гаметофіт, який складається з ризоїдальної клітини і антеридія; останній має кілька клітин, що становлять його стінку, і дві великі спермагенні клітини трикутної форми; з кожної з них виникає по два спірально скручених багатоджгутикових сперматозоїди. Проростання мікроспор у молодильника докладно вивчав В. І. Беляєв, а макроспор — В. М. Арнольдї.

Макроспори (тетраєдричної форми) мають товсту буру оболонку. Проростаючи, макроспора дає початок жіночому гаметофіту, який є багатоклітинним, міститься в макроспорі і виходить з неї тільки частково; на ньому

утворюється звичайно один архегоній. Після запліднення яйцеклітини з зиготи розвивається спорофіт, тобто нова рослина молодильника (рис. 82).

Господарське значення молодильників незначне; їх численні спори іноді поїдають риби.

Систематичне положення молодильників не зовсім чітко визначене. Різносторовість і наявність язичка дає підставу багатьом ученим зближувати їх із селазінелами; інші ботаніки (зокрема, Боуер, Тахтаджян) вважають їх редукованими лепідодендронами, що збереглися до наших днів. Ветштейн розглядав їх як окремий клас плауноподібних, Буш категорично заперечував проти такого зближення, тому що в молодильників сперматозоїди багатоджгутикові, а в інших плауноподібних — дводжгутикові. За Бушем, вони виникли від якихось багатоджгутикових зелених водоростей і становлять окрему самостійну групу. Кемпбел і деякі інші дослідники вважають їх близькими до вужачкових (клас папоротевидні), в яких сперматозоїди також багатоджгутикові.

КЛАС КЛИНОЛИСТІ, АБО ХВОЩЕВИДНІ (*Sphenopsida, Equisetinae*)

Це сучасні і давні викопні трав'янисті та деревні рослини з характерними, почленованими на вузли і меживузля стеблами, що несуть у вузлах кільця дрібних, часто редукованих листків. Тому цей клас часом називають ще ч л е н и с т і (*Articulatae*). Він становить лінію еволюції членисто-стеблових форм, що також виникли і розвинулися з псилофітів. Первісні, найбільш примітивні форми членистостеблових відомі з девону, але максимум свого розвитку досягли в карбоні. До наших днів дійшли тільки хвости, а решта вимерла ще на початку мезозою. Клас поділяється на 4 порядки: хвости (*Equisetales*), каламіти (*Calamitales*), каламофіти (*Calamophytales*), клинолисті (*Sphenophyllales*).

Порядок хвости (*Equisetales*)

Трав'янисті рослини. Стебла членисті, поздовжньо ребристі, звичайно кільчастоголазисті. Листки дрібні, лускуваті, зрослися (в сучасних форм) у трубчасті піхви. Спорофіли щитковидні, зібрані на осі колоска кільцями. Спори однакові. Гаметофіт дрібний, пластинчастий, здебільшого різностатевий. Сперматозоїди багатоджгутикові.

Хвости є рівносторовими рослинами, що входять до складу однієї родини хвощевих (*Equisetaceae*) з одним родом хвощ (*Equisetum*), який має близько 32 видів, поширених майже по всій земній кулі, крім Австралії і Нової Зеландії. У флорі СРСР відомо 13 видів хвощів, з них 9 налічується в УРСР.

Усі хвости є багаторічними рослинами, що ростуть переважно на болотах, заболочених луках, по берегах річок, озер і ставків, рідше в лісах, на суходільних луках і на полях. Вони мають добре розвинене підземне горизонтальне кореневище, від якого відходять надземні прямостоячі стебла, прості або, частіше, розгалужені кільчасто. Надземні гони в більшості наших хвощів є однорічними, які на зиму відмирають; тільки в хвоща зимового (*E. hiemale*) і в деяких тропічних видів вони вічнозелені. Хвощ зимовий, зокрема, має товстуваті, сіро-зелені, зовсім не розгалужені цупкі стебла до 1 м і більше заввишки. Росте в соснових та мішаних лісах і по узліссях, здебільшого на легких піщаних і супіщаних ґрунтах. Його шершаві стебла часом використовують для чищення кухонного посуду, полірування різних дерев'яних і металевих виробів тощо.

Хвощ польовий (*E. arvense*) у великій кількості росте на луках і полях. На Поліссі і в деяких північних районах Лісостепу УРСР місцями він є

злісним польовим бур'яном. Добре розмножується вегетативно. Бічні короткі пагони його кореневищ часто потовщуються, перетворюючись у бульби, в яких накопичуються поживні речовини. Ці бульби зимують, даючи потім початок новим рослинам. Спороносні і вегетативні гони в хвоща польового дуже відмінні і розвиваються неодноразово. Рано навесні з'являються буруваті спороносні (плідні) гони, зовсім не розгалужені, з колоском на верхівці. Неплідні (вегетативні) гони з'являються пізніше; вони кільчасто розгалужені, зелені, асимілюючі. У багатьох інших видів хвощів поділу на вегетативні і спороносні гони немає.

У флорі УРСР, особливо на Поліссі, в Карпатах і в районах Лісостепу часто зустрічаються ще такі види, як *хвощ болотний* і *хвощ багновий* (*E. palustre* і *E. heleocharis*). Обидва вони ростуть на болотах, в озерах, по берегах річок і на вологих луках. Хвощ багновий звичайно вдвічі вищий, ніж хвощ болотний, він досягає 50—100 см заввишки; піхви в нього з 15—20 зубцями, тоді як у болотного — з 5—10 зубцями. У тінистих лісах і на узліссях часто трапляється *хвощ лісовий* (*E. silvaticum*), в якого також розвиваються плідні і неплідні гони.

Цікавим реліктом нашої флори є *хвощ великий* (*E. majus*), що досягає 80—100 см заввишки і поширений у тінистих лісах Кавказу, Криму і Карпат; у рівнинній частині УРСР він зустрічається дуже рідко (знайдений біля Києва, у Донбасі і на Дніпропетровщині та в деяких інших місцях). Найбільшим серед хвощів є *хвощ гігантський* (*E. giganteum*), що росте як чіпка рослина в тропічних лісових нетрях Південної Америки і досягає 10—12 м у висоту при товщині стебла 0,5—2 см. Мексиканський вид, також тропічний, *E. schaffneri* має стебло до 10 см у діаметрі, але висота його не перевищує 1,5—2 м.

Анатомічна будова хвощів має характерні особливості. Зовні стебло покрите епідермісом, складеним з витягнутих клітин з дуже потовщеними і насиченими кремнеземом (SiO_2) стінками. В епідермісі є численні продири, розміщені поздовжніми рядами (по схилах ребер) і заглиблені в хлорофілоносну тканину. Під епідермісом на виступах ребер і в борізках залягає механічна тканина, а під нею на ребрах — хлорофілоносна. За механічною йде тканина корової паренхіми. Під паренхімою кори розміщене кільце судинних пучків, складених з флоєми та слабко розвиненої ксилеми і побудованих за колатеральним типом. Судинні пучки оточені перициклом і розміщені завжди проти ребер. За судинними пучками (до центра стебла) міститься велика центральна порожнина. Крім неї, всередині кожного провідного пучка є менші порожнини, які називаються каринальними. Вони розміщені якраз проти ребер. Проти боріздов розміщені ще так звані валекулярні порожнини, що виникають у паренхімі кори. Усі ці порожнини є тільки в меживузлях. У вузлах вони перериваються суцільною тканиною. Вузли несуть листки, звичайно дрібні, які розміщені кільцями і мають вигляд піхви, що охоплює стебло. Зубці листків трикутні, зростаються краями по 2—3, бувають чорнуваті, з біло облямованим краєм. Оскільки листки в усіх хвощів дуже редуковані, функцію асиміляції виконують стебла, в яких під епідермісом є добре розвинена хлорофілоносна тканина.

Хвощі, крім дуже поширеного у них вегетативного розмноження за допомогою кореневищ, розмножуються також спорами, що виникають у спорангіях, які розміщені в колосках (рис. 83). Спороносний колосок має вісь, на якій сидять кільчасто розміщені щитковидні спорофіли (споролистни). Кожний спорофіл складається з шестикутної пластинки (щитка, або столика) з ніжкою в центрі, якою прикріплюється до осі колоска, і з 5—10 мішкovidних спорангіїв, розташованих навколо ніжки. У спорангіях утворюються спори однакової форми і величини. При досяганні спорангіїв вісь колоска трохи видовжується, між щитками утворюються проміжки, через

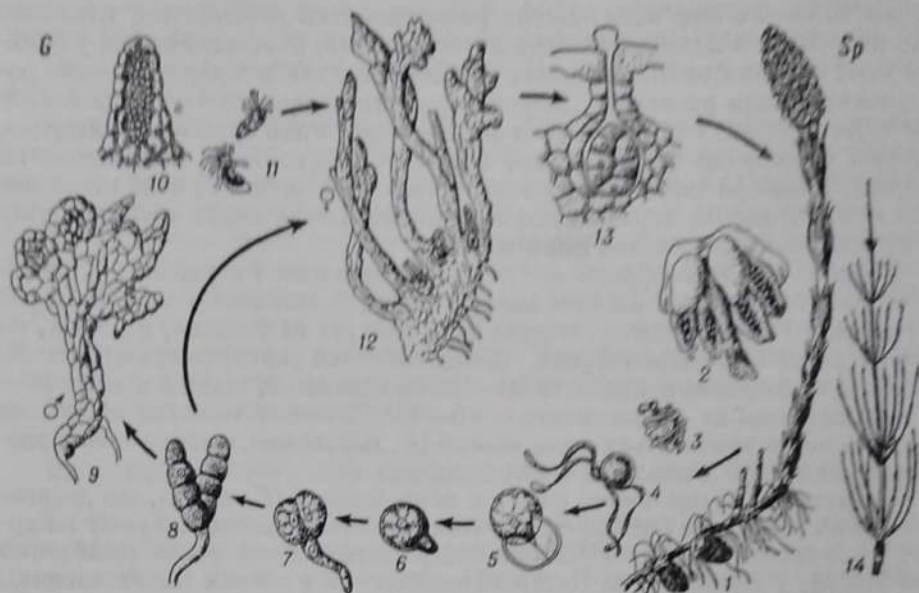


Рис. 83. Цикл розвитку хвоща польового:

1 — спороносний гіл; 2 — спорифіл з спорангіями; 3—8 — розвиток заростка із спори; 9 — заросток з антеридіями; 10 — антеридія; 11 — сперматозоїди; 12 — заросток з архегоніями; 13 — архегонія; 14 — асимілюючий гіл.

які спори висипаються з спорангіїв, що розкриваються поздовжніми щілинами. Спори хвоща кулясті, темно-зелені, з товстою оболонкою, що складається з двох шарів — екзини і інтини. Крім того, вони ще покриті особливою зовнішньою оболонкою, яка називається *епіспорієм* або *перинієм*. Епіспорій має вигляд двох спірально закручених стьожок (елатер), які перехрещені, в одній точці і в цьому місці зрощені з екзиною спори. Елатери гігроскопічні; залежно від вологості повітря вони то розкручуються, то скручуються. Завдяки їм спори зчіплюються до купи в грудочки і розносяться вітром або водою. При проростанні з спор утворюються заростки (гаметофіти), які нерідко бувають різностатеві. Вони мають вигляд зелених почленованих пластинок, причому жіночі — крупніші і більш розгалужені, чоловічі — дрібніші і менш розгалужені. Архегонії і антеридії мають звичайну будову; сперматозоїди багатоджгутикові. Після запліднення з зиготи розвивається спорифіт, тобто нестатеве покоління хвоща.

Практичне значення хвощів незначне, воно скоріше є негативним, ніж позитивним, бо хвощі або отруйні (особливо болотяний і багновий хвощі), або шкідливі для тварин.

Порядок каламіти (*Calamitales*)

Виключно викопні палеозойські форми. Зовні нагадували хвощів, але відрізнялися від них рядом ознак. По-перше, каламіти майже всі були деревними рослинами, що досягали 20—30 м у висоту (рис. 84). Тому їх нерідко називають ще гігантськими хвощами. По-друге, вони мали камбій, і були здатні до вторинного потовщення, чого сучасні хвощі не мають. По-третє, листки каламітів, як правило, були вільними при основі і тільки в деяких форм зросталися у вузькі піхви. По-четверте, кільця спорифілів у стробілах чергувалися з кільцями неплідних листків, які кінцями загиналися вгору, оточуючи стробіл. Будова стробілів у каламітів різноманітна.

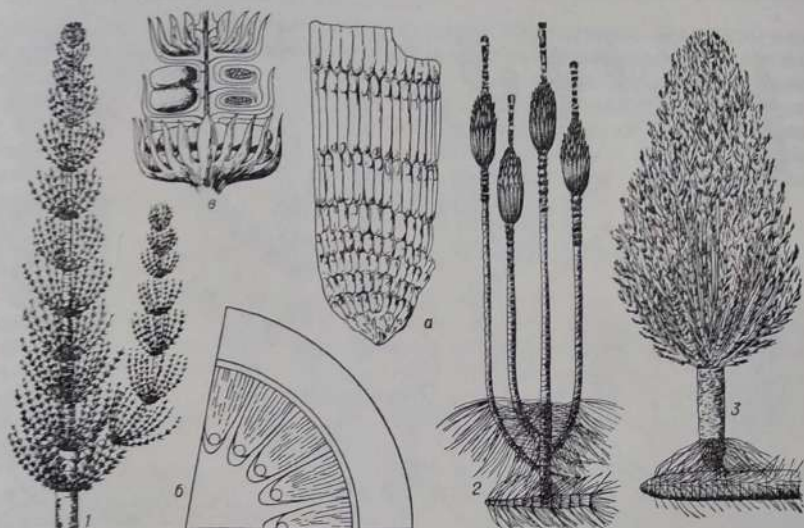


Рис. 84. Каламіти.

1 — *Calamitinae*; а, б — стовбур знизу і в розрізі; в — розріз стробіла; 2 — *Stitocalamites*; 3 — *Eucalamites*.

Більшість каламітів були різноспоровими, але відомі також рівноспорові форми. Слід зазначити, що спорофіли в каламітів були щитковидної форми, як і в сучасних хвощів, але мали тільки чотири спорангії.

Порядок каламітів поділяється на дві родини: астерокаламітові (*Asterocalamitaceae*) і каламітові (*Calamitaceae*). Астерокаламітові більш давні і примітивні. Вони жили в період від верхнього девону до нижнього карбону. Давньою ознакою їх було, зокрема, дитохомічне багаторазове галузження листків на нитковидні частки. Ребра і листки в них не чергувалися між собою в суміжних меживузлях, як у каламітів, а були протиставленими, тобто перебували в юктапозиції. Спорофіли мали щитковидну форму, розміщувались по 8—10 у кільці і кожний мав по 4 звислих спорангії.

Більш розвинутою і численною групою були каламітові. Ребра суміжних меживузлів у них чергувалися. Листки були прості, цілісні, звичайно дрібні. Спорофіли в них також були щитковидні і мали по 4 спорангії. Кільця спорофілів чергувалися з кільцями стерильних листків, краї яких загиналися вгору. При основі стерильні листки іноді (у *Calamostachys*) часоподібно зросталися. У *Cingularia* спорофіли були дволопатеви; на кожній лопаті було по два спорангії. Іноді стерильне і спороносне кільця зросталися між собою.

Порядок каламофіти (*Calamophytales*, *Hyeniales*)

Викопні, дуже давні і найбільш примітивні форми членистостеблових, відомі з нижнього девону. Наявність дихотомічного галузження в деяких форм і розміщення спорангіїв на кінцях гонів дає підставу розглядати цю групу як проміжну між псилофітами і справжніми членистостебловими. У найбільш примітивного представника *Climaciophyton trifoliatum*, знайденого в найнижчих відкладах девону, на тонких гонах листки сиділи по три

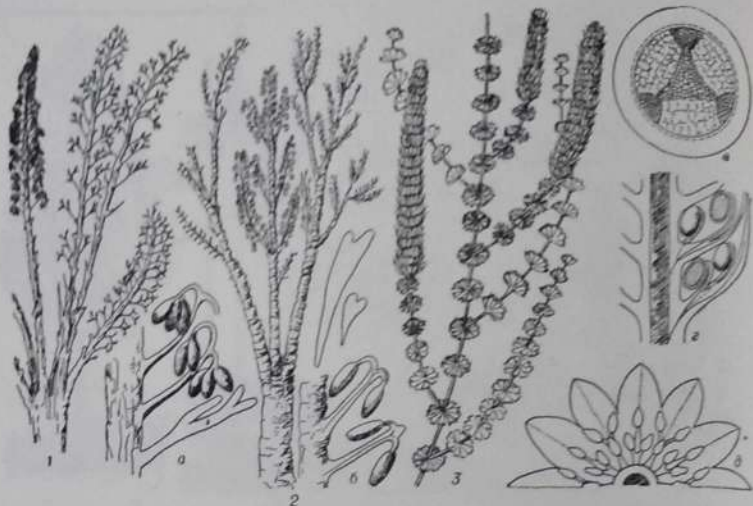


Рис. 85. Каламофіти і клинолисті:

1 — *Hyenia elegans*; а — спорофіл з спорагіями; 2 — *Calamophyton*; б — спорофіл з спорагіями; 3 — *Sphenophyllum*; е — стебло в розрізі; з, д — стробіл в розрізі.

в кільцях і зросталися при основі. Представники роду *Hyenia* (відомо 3—4 види з середнього девону в НДР, ФРН, Норвегії і СРСР) (рис. 85), що зовні дуже нагадували деяких псилофітів (наприклад, *Psilophyton*), мали вигляд невеличких кущиків з дихотомічно розгалуженими гонами. Листки дрібні, плескуваті, сиділи кільцями і дихотомічно галузились. Гони ще не були помітно членистими. Спорофіти, що несли спорангії, містилися на кінцях гонів і теж мали дихотомічне галузження. Цікаво, що спорангії своїми верхівками були напрямлені вниз (анатропні). У роду *Calamophyton* стебла і гони також дихотомічно галузились, але, крім того, вони були ще правильно почленовані на вузли і короткі меживузля.

Порядок клинолисті (*Sphenophyllales*)

Цей монотипний порядок має тільки одну родину клинолистіх (*Sphenophyllaceae*) з одним великим родом клинолист (*Sphenophyllum*), що був поширений у палеозої від верхнього девону до початку тріасу. Є дані про знаходження представників роду в мезозойських відкладах Східної Азії, але вони ще не перевірені. Клінолисті були невеликими рослинами з тонкими ребристими стеблами, правильно почленованими на вузли і меживузля. Листки сидячі, розміщені у вузлах кільцями від 3 до 18 в кожній. Листки клинолистів дуже різноманітні, але майже всі вони мали клиновидну основу; тільки в деяких форм спостерігалось явище диморфізму, тобто, крім клиновидних листочків з широкою пластинкою, вони мали ще дуже розсічені на нитковидні частки листки.

Спорофіли були зібрані здебільшого в колоски, або стробіли, різноманітної будови. Вісь колоска була членистою, з дуже короткими меживузлями. Спорофіли розміщувались у вузлах кільцями в числі, кратному 3, рідше їх було 4. Кожний спорофіл складався звичайно з двох сегментів — верхнього, що ніс спорангії, і нижнього — стерильного. Спорангії розмі-

щувались, як правило, на ніжках, по одному або попарно. Більшість клинолистів були рівноспоровими, але знайдені і різноспорові форми. Наявність розсічених нитковидних листків у деяких форм клинолистів дала окремим дослідникам (Г. Потонье) підставу віднести їх до водяних рослин. Проте А. Сьюорд і деякі інші зарубіжні вчені вважають їх наземними рослинами, можливо навіть ліанами, що росли у вологих болотистих лісах, які періодично або постійно заливалися водою. Цю точку зору поділяють також радянські вчені А. Л. Тахтаджян і А. М. Криштофович.

КЛАС ПАПОРОТЕВИДНІ (*Pteropsida, Filicinae*)

Викопні і сучасні трав'янисті та дерев'янисті (в тропіках) рослини, здебільшого наземні або епіфіти, рідше водяні. У циклі їх розвитку пануючим є нестатеве покоління, або спорофіт. Він має розвинутий корінь, стебло у вигляді кореневища з слабо розвинутими меживузлями і здебільшого великі, пірчастоскладні листки, що називаються *вайями*. Характерною рисою папоротевидних є ще утворення листових проривів (лакун), які виникають у місці відходження судинних пучків із стебла в листки.

Розмножуються папороті спорами. Спорангії розміщуються на листках вільно або купками (тоді такі купки називаються *сорусами*), або зростаються між собою в так звані *синангії*, або, нарешті, містяться в спеціальних утворах — *спорокарпіїх*. Спори однакові; у водяних папоротей вони різні; при утворенні спор відбувається редукційний поділ.

Статеве покоління — гаметофіт, що виростає з спор, має пластинчасту, бульбовидну або стопоподібну форму; він або двостатевий, або (у водяних форм) різностатевий. Запліднення відбувається в краплинно-рідкому середовищі під час дощу, роси тощо.

Клас поділяється на два підкласи: первісні папороті, або прапапороті (*Primofilicidae*) і справжні папороті (*Filicidae*).

Підклас первісні папороті, або прапапороті (*Primofilicidae*)

Древні, тільки викопні, досить примітивної форми, що жили в палеозої від середнього девону до початку пермського періоду. За характером своєї зовнішньої і внутрішньої організації більшість прапапоротей наближалась до псилофітових, являючи собою ніби вищий щабель еволюції останніх; інші займали проміжне положення між псилофітами і справжніми папоротями. Зокрема, первісні папороті не мали ще великих пірчастих листків у вигляді вай. Їхні дрібні листки здебільшого вилчато галузилися і містилися на дихотомічно розгалужених гонах. Провідна система була хоч і досить різноманітної будови і помітно еволюціонувала порівняно з псилофітами, проте будова стели ще нагадувала примітивний тип протостели або сифоностели на різних етапах розвитку. Спорангії розміщувались на кінцях гонів, як у ринієвих, а не на листках, як у сучасних папоротей. Крім того, спорангії були товстостінні (з багат шаровими стінками) і відкривалися на верхівці порами або поздовжньо за допомогою примітивного кільця; спори всі були однакові.

Рештки прапапоротей знайдено в різних країнах; описано понад 650 видів, що об'єднуються в 24 роди, 6 родин і 4 порядки. Вивчення цих папоротей як групи, що була, очевидно, вихідною для справжніх і насінних папоротей, або птеридоспермів, має велике філогенетичне значення. Найбільш давнім і примітивним з прапапоротей є ряд *Protopteridium* (порядок *Protopteridiales*), види якого знайдено у відкладах середнього девону в Західній Європі, СРСР (Поволжя), Китаї і Канаді. Зовні ці папороті дуже нагадували псилофітів. Надземні гони їх дихотомічно галузилися; бічні

короткі галузки були часом плескуваті (нагадували листки і в молодому віці равликоподібно закручені, як у папоротей). Ці бічні плескуваті гони слід розглядати як прототип листків папоротей. Спорангії були довгастими і містилися на кінцях спороносних гілочок.

Досить давнім і примітивним є також рід *Cladoxylon* (порядок *Cladoxylales*), представники якого відомі з девону і нижнього карбону. Добре вивчений, зокрема, *кладоксилон прутковидний* (*C. scoparium*), який має ряд рис, спільних для псилофітів і членистих. Це була, очевидно, невеличка кущиста рослина з дихотомічно розгалуженими пагонами, покритими дрібними плескуватими листочками, що також неправильно дихотомічно галузились. Спорангії містилися поодинокі на верхівках багатократно дихотомічно розгалужених спорофілів.

Досить своєрідну будову мали представники роду *Stauropteris* (родина *Stauropteridaceae*), зокрема *S. oldhamia*, відомий з нижнього і середнього девону. У нього від кореневища відростали складно побудовані вайї, які мали вигляд кущистих гонів. Біля основи гонів розміщувались листовидні утвори, що дістали назву афлебій. Гони галузились кільцями, по 4 в кожному; на кінцях вторинних галузок розміщувались у 4 ряди дуже тонкі розгалуження, що мали вигляд пір'їнок. Спорангії містилися на кінцях «пір'їнок» і були товстостінні, без кільця; відкривалися отвором на верхівці. Є дані, що представники цього роду були різноспоровими рослинами.

Давнім є також рід *Archaeopteris* (родина *Arshaopteridaceae*), відомий з середнього і верхнього девону та нижнього карбону. Це були невеликі різноспорові рослини, що росли на вологих місцях. Вони мали здебільшого великі пірчастозложені листки з сегментами археоптеридального типу і віялуватим дихотомічним жилкуванням. Сегменти на спороносних листках усі або частково були редуковані і перетворені в довгасті спорангії, що сиділи на ніжках, іноді галузистих. Спорангії не мали кільця і були різноспоровими. Представників цього роду знайдено в девонських відкладах Шотландії (Великобританія) і Ірландії, в СРСР на Кольському півострові, у Сибіру і Донбасі. Їхня зовнішня і внутрішня будова дає підставу розглядати їх як перехідні форми від прапапоротей до справжніх папоротей і первісних птеридосперм (насінних папоротей).

Підклас справжні папороті (*Filicidae*)

Сучасні і викопні форми, відомі з кінця пермського періоду. Тепер справжні папороті представлені чотирма порядками: вужачкові папороті (*Ophioglossales*), маратієві папороті (*Marattiales*), типові папороті (*Filicales*) і водяні папороті (*Hydropteridales*). Перші два порядки мають спорангії з багат шаровими стінками, тобто товстостінні, без кільця або з зачатковим кільцем. Вони найпримітивніші з справжніх папоротей і рядом ознак наближаються до первісних папоротей. Тому їх часто об'єднують з останніми в групу так званих еуспорангіатних папоротей; у них спорангій виникає і розвивається з групи клітин. Третій і четвертий порядки папоротей характеризуються спорангіями з тонкими одношаровими стінками і належать до групи лептоспорангіатних (тонкостінних) папоротей; кільце, що сприяє розкриттю стиглого спорангія, у них добре виражене. Спорангій розвивається з однієї клітини.

Порядок вужачкові папороті (*Ophioglossales*)

Найпримітивніші серед сучасних папоротей. Належать до однієї родини вужачкових (*Ophioglossaceae*) з трьома родами: 1. Вужачка (*Ophioglossum*), що об'єднує близько 50 видів, поширених май-

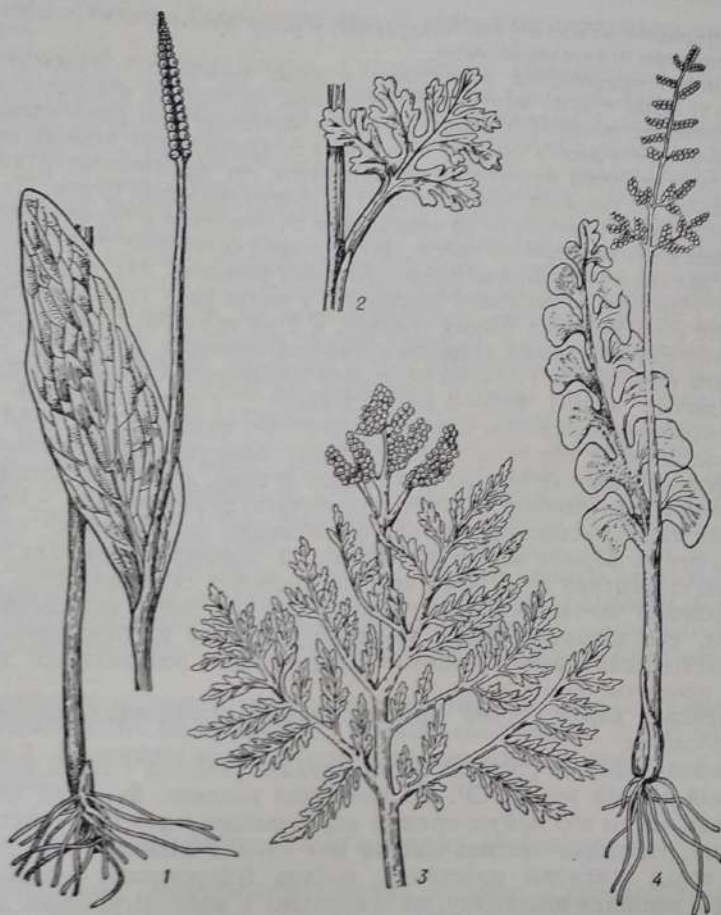


Рис. 86. Вужачкові:

1 — *Ophioglossum vulgatum*; 2 — *Botrychium matricariae*; 3 — *B. virginianum*;
4 — *B. lunaria*.

же по всій земній кулі, особливо в тропіках; у нашій флорі є тільки один вид — вужачка звичайна (*O. vulgatum*); 2. Гроньянка (*Botrychium*), що складається з 36 видів, властивих помірній смузі північної півкулі; у флорі УРСР відомі чотири види, з яких найчастіше трапляється гроньянка ключ-трава (*B. lunaria*) (рис. 86); 3. Гельмінтостахіс (*Helminthostachys*) з одним видом, що росте в лісах тропічної Азії і Австралії.

Майже всі вужачкові є невеликими або середніх розмірів наземними багаторічними трав'янистими рослинами (тільки деякі тропічні види є епіфітами з висячими листками, що досягають 1,5—2,5 м у довжину), які ростуть на вологих пухких ґрунтах у лісах і на луках.

Веgetативні органи вужачкових більш або менш потовщені, м'ясисті; стебла у вигляді коротких підземних косих або горизонтальних кореневищ, що несуть листки, різні за формою і будовою, але завжди почленовані на дві частини — спороносну (плідну) і вегетативну (стерильну). У видів роду *Ophioglossum* спороносна і вегетативна частини листка цілісні або злегка лопатеві. У роду *Botrychium* вони майже завжди багатократно

пірчаторозсічені або пірчаторозрізані; у роду *Helmintostachys* вони також багатократно пірчаторозсічені.

Листки вужачкових розвиваються дуже повільно і з'являються на поверхні землі тільки через 4—5 років, але, на відміну від листків інших груп сучасних папоротей, вони не мають у молодому віці равликоподібного закручування. Разом з тим при їх основі є особливі тонкі півхвові прилистки. У деяких видів вужачкових є тенденція до дихотомічного галузнення листків, що свідчить про давність і примітивність цієї групи. Наявність камбію в стеблі і здатність до вторинного потовщення в окремих видів вужачкових є також істотною рисою, що відрізняє їх від решти сучасних папоротей і зближує з викопними палеозойськими формами, які, як відомо, мали камбій. Нарешті, розміщення спорангіїв у видів роду *Гронянка* не тільки по боках розгалужених бічних гілочок, а й на верхівці і наявність у них провідних пучків є також давньою архайчною ознакою, яка була властива викопним псилофітам і деяким первісним папоротям. Спорангії у вужачкових відносно великі (0,5—3 мм в діаметрі), товстостінні, без кільця, розкриваються поперечною щілиною; спори всі однакові, численні, округло-тетраедричні, з товстими ямчастими або горбкуватими стінками.

Заростки (гаметофіти), що виростають із спор, двостатеві, розвиваються під землею (на глибині кількох сантиметрів) дуже повільно — багато років; вони мають валикоподібну або бульбовидну форму, іноді галузисті, і нагадують за формою заростки псилофіт. У зовнішні шари тіла заростка проникає ендоефітний гриб, який вступає в симбіоз із гаметофітом. Антеридії і архегонії звичайної будови, вони більш або менш заглиблені в тіло заростка, сперматозоїди мають численні джгутики на передньому кінці. Після запліднення із зиготи виникає зародок, який розвивається дуже повільно, протягом 5—10 років.

Найбільш характерними представниками вужачкових нашої флори є такі рослини.

Вужачка звичайна росте на вологих луках, узліссях і серед кушів майже по всій лісовій зоні СРСР. Це невеличка рослина, 5—10 см заввишки, з коротким косим або майже прямим кореневищем і довгими товстуватими корінцями. Неплідна частина листка має вигляд овальної або довгастої, тупої і трохи м'ясистої пластинки; плідна (спороносна) — стебловидна, переважно неплідну пластинку, на її верхівці у вигляді колоска дворядно розміщені зрощені між собою спорангії. Вони сидячі і навіть трохи заглиблені у вісь колоска.

Гронянка ключ-трава росте на вологих луках і серед кушів на Поліссі УРСР і в Карпатах. Вона, як і попередня рослина, є багаторічною, 5—25 (30) см заввишки. Неплідна частина листка перисторозсічена, верхні сегменти клиновидні, а нижні звичайно мають вигляд півмісяця з цілим або зарубчастим краєм. Плідна (спороносна) частина листка розгалужена, волотевидна, на її розгалуженнях на коротких ніжках містяться спорангії.

Порядок маратієві папороті (*Marattiales*)

Один з примітивних і давніх порядків серед сучасних папоротей, відомий з карбону і пермі, коли маратієві були дуже поширені і відігравали помітну роль у рослинному покриві Землі. Тепер вони відомі тільки в тропіках і субтропіках обох півкуль (у флорі СРСР їх немає) і нараховують близько 200 видів, що об'єднуються в 6 родів і одну родину маратієві (*Marattiaceae*). Найбільшим є рід *Angiopteris*, який має понад 100 видів, властивих переважно тропічній флорі Південно-Східної Азії, Австралії і Полінезії. Рід *Marattia* налічує близько 60 видів, поширених у вологих тропічних

лісах обох півкуль. Рід *Danaea* має 32 види, властивих флорі тропічної Америки.

Інші роди (*Archangiopteris*, *Christensenia*, *Macroglossum*) налічують всього по кілька видів, що ростуть переважно в тропічній Азії.

Маратієві є багаторічними наземними рослинами вологих тропічних лісів, різні за розмірами, від кількох сантиметрів до кількох метрів заввишки. Стебла в них здебільшого товсті, м'ясисті, у вигляді бульб, кореневищ або прямих струнких, але коротких стовбурів. Листки чергові (в прямостоячих форм) або майже дворядні, здебільшого великі (в деяких форм до 3—5 м), пірчасті або, частіше, пірчastosкладні, рідше пальчасті або цілісні, з двома м'ясистими прилистками, з'єднаними між собою поперечною перемичкою (комісурою). Деякі види мають на черешках характерні здуті зчленування, по яких відпадають листки. Загалом зовнішнім виглядом маратієві нагадують типові папороті, але відрізняються від них рядом ознак. По-перше, спорангії в них виникають і розвиваються *евспорангіатно*, тобто не з однієї епідермальної клітини (як у типових папоротей), а з кількох клітин епідерми і субепідерми; по-друге, спорангії *товстостінні*, без кілець або з примітивними кільцями, відкриваються порами або щілинами; спори тетраедричні або білатеральні; по-третє, спорангії в більшості форм зростаються між собою, утворюючи *синангії*; тільки в більш примітивних форм спорангії не зростаються і утворюють соруси. І соруси, і синангії варіюють за величиною, формою і числом спорангіїв.

Гаметофіти маратієвих за формою і будовою схожі з гаметофітами типових папоротей, але звичайно крупніші, до 2—3 см у діаметрі, більш м'ясисті і довговічні, живуть по кілька років. Антеридії і архегонії за будовою і розвитком близькі до вужачкових; сперматозоїди з багатьма джгутиками.

Практичне значення маратієвих незначне. В окремих видів стебла і прилистки багаті на крохмаль, і їх іноді споживають. Деякі види родів *Marattia* і *Angiopteris* культивують в оранжереях як красиві декоративні рослини.

Порядок типові папороті (*Filicales*)

Рівноспорові, здебільшого наземні рослини. Спорангії тонкостінні, з кільцем, зібрані в соруси. Типові папороті є найбільшою групою серед сучасних папоротевидних, яка налічує тепер близько 10 000 видів, що об'єднуються в 270 родів і 14 родин. Вони відомі з верхнього тріасу, а окремі форми жили навіть у пермі і карбоні. Пишного розвитку ці папороті досягли в мезозої. Поширені вони й тепер по всій земній кулі, але найбільша різноманітність форм і пишний їх розвиток спостерігається в тропіках і субтропіках. У флорі СРСР налічується близько 110 видів, з них близько 50 в УРСР. Більшість типових папоротей як тропіків, так і областей помірного клімату є рослинами вологих і тінистих лісів, гірських ущелин і боліт. У вологотропічних лісах поряд з наземними формами є чимало епіфітів і навіть ліан. В областях із сухим кліматом папоротей мало: вони ростуть тут здебільшого в горах поміж кам'янистих брил, у розщілинах скель тощо.

Майже всі папороті як тропіків, так і позатропічних областей є багаторічними рослинами з добре розвинутими додатковими коренями, горизонтальним або висхідним кореневищем, покритим звичайно лусками або волосками. Кореневища папоротей, як правило, не галузисті, тільки в більш примітивних форм спостерігається дихотомічне галузження. Деякі тропічні папороті (*Alsophila*, *Dicksonia* та ін.) є великими деревами з високими прямими стовбурами до 20—25 м заввишки, з великими пірчастими листками.

Взагалі пірчасті листки є типовими для папоротей, хоч вони й дуже різноманітні. Пальчасті і цілісні листки трапляються рідше. Характерною рисою для всіх папоротей є те, що пластинка листка у молодому віці равликоподібно згорнута, оскільки верхівка листка є наймолодшою його частиною. Розправлення пластинки в одних папоротей відбувається швидко, а в інших триває роками. Листки багатьох папоротей як тропічних, так і позатропічних, що несуть соруси спорангіїв, тобто листки-спорофіли, не відрізняються за формою і забарвленням від вегетативних листків (трофофілів). Але нерідко спостерігається добре виражений диморфізм листків (гетерофілія) або сегментів у межах одного листка. Приклад різко виявленого диморфізму листків маємо в *страусового пера*: неплідні (вегетативні) листки зелені, з широкою двічі пірчастою пластинкою; плідні (спороносні) листки бурі, пірчасті, сегменти їх майже циліндрично згорнуті.

Класичний зразок диморфізму листків папоротей становлять представники тропічного роду *Platycerium*, які ведуть епіфітний спосіб життя на деревах, прикріплюючись до кори дерев за допомогою коренів. Листки в них двох видів. Одні з них сидячі, здебільшого округлі, краями щільно притиснуті до кори; середня частина листків піднімається над корою; між стовбуром і листком утворюється ніби ніша, в якій затримується вода, пил, накопичується гумус з відмерлих решток кори тощо, які поступово мінералізуються. Ці листки називають часто нішовими; вони бувають досить великі (наприклад, у *Pl. grande*), досягають 1 м в діаметрі; в їх нішах накопичується багато (десятки кілограмів) компосту, в якому пишно розвивається коріння папороті. Згодом, крім нішових листків, у цих папоротей розвиваються інші листки, які є асимілюючими і водночас спороносними. Ці листки формою різко відрізняються від нішових; вони звичайно мають клиновидну основу і більш або менш глибоко розсічену на вузькі частки пластинку, що звисає донизу або трохи піднята вгору. В окремих видів, наприклад у *платіцеріума оленорогого* (*Pl. alciacorne*), розсічена пластинка листка нагадує роги оленя, звідки й виникла назва цієї папороті.

Деякі тропічні папороті з родів *Gleichenia*, *Hemitelia* й ін. мають на черешках листків особливі утвори, що називаються афлебії; вони дрібніші за звичайні листки, інші за формою і є ніби прилистками. Їх роль не з'ясована. У викопних папоротей афлебії були досить поширені.

Розмножуються папороті безстатеву за допомогою спор і вегетативно. Останній спосіб досить поширений і здійснюється відводками та виводковими бруньками, які можуть виникати на коренях, стеблах і навіть на листках. Безстатеве розмноження, що здійснюється спорами, властиве всім без винятку папоротям. Спори в типових папоротей завжди однакові і виникають у спорангіях. Спорангії в них мають вигляд коробочок різної форми, з кільцем, тонкостінні (з одношаровими стінками), розвиваються евспорангіатно, тобто з однієї епідермальної клітини. Зібрані спорангії в купки — соруси. Соруси найчастіше містяться на нижній поверхні листка, на кінцях жилок; рідше — поблизу країв листка. У місці виникнення спорангіїв тканина листка трохи розростається, виникає підвищення у вигляді колонки або горбика (округлого, овального або навіть видовженого). Це підвищення називається *плацентою*. На ній з епідермальних клітин виникають і розвиваються спорангії. Установлено, що в примітивніших форм папоротей спорангіїв у сорусах небагато і розміщені вони в одній площині. У більш розвинутих форм спорангіїв у сорусі більше, вони більш скупчені. З плаценти або з тканини листка часто виникає особливий покрив, що покриває сорус і називається *індузієм*. При крайовому розміщенні спорангіїв роль індузії відіграє край листка, який загортається. Форма, величина, товщина і тривалість життя індузії дуже різні в різних родах папоротей. Це має велике систематичне значення. Залежно від форми плаценти індузій може бути

округлим, видовженим, навіть лінійним; він може також швидко відмирати або триматись досить довго, бути тонким, товстошаровим і ін. У примітивніших папоротей соруси не мають індузія, але у високоорганізованих форм відомі випадки втрати (редукції) індузія.

Велике систематичне і філогенетичне значення мають ще порядок виникнення спорангіїв у сорусі, форма спорангіїв, особливо форма і будова їх кільця та ін. Дослідженнями історії розвитку спорангіїв встановлено, що в одних папоротей усі спорангії в сорусі закладаються одночасно. Такі соруси називаються *простими*. У них спорангіїв завжди небагато, і вони розміщені в одній площині. В інших папоротей, в яких ложе сорусу видовжене, спорангії в сорусах розвиваються не одночасно, а в базипетальній послідовності, тобто в напрямку до основи. Такі соруси називаються *градатними*. У процесі дальшої еволюції градатні соруси, як вважають, дали початок *змішаним* сорусам. Розвиток спорангіїв у них відбувається без певного порядку. Змішаний тип сорусів властивий, зокрема, такий великій родині, як *багатоніжкові* (*Polypodiaceae*).

Будова, форма і положення кільця спорангія, призначеного для розкриття його і розсіювання спор, також дуже різноманітні. Первісним типом є поперечне або косе положення кільця в спорангії, яке характерне для простих і градатних сорусів. У сорусів змішаного типу кільце займає, як правило, вертикальне положення.

Кількість спор у спорангіях буває різною. У більш спеціалізованих форм спор менше порівняно з менш спеціалізованими папоротями.

Статеве покоління, або гаметофіт, справжніх папоротей (він називається ще заростком, або проталієм) є гаплоїдом. Розвивається він так. Спора, попавши в сприятливі умови, набрякає і проростає. Її товста зовнішня оболонка (екзина) лопається, вміст спори, покритий тонкою оболонкою (інтиною), виходить назовні і через короткий час поділяється на дві клітини. З нижньої клітини випинається більш або менш довга, позбавлена хлорофілу трубка, яка є першим ризоїдом, що швидко заглиблюється в землю. Верхня клітина зеленіє; вона також витягується, набуває нитковидної форми і ділиться рядом поперечних перегородок. Незабаром у верхній клітині цієї нитки виникають дві навскіс розташовані перегородки, внаслідок чого в ній утворюється клиновидна клітина. Ця клітина й стає точкою росту гаметофіта. Вона енергійно ділиться, відчленовуючи праворуч і ліворуч нові клітини, і нитка набуває вигляду пластинки клиновидної форми. Через деякий час верхівкова клітина замінюється кількома ініціальними клітинами, які й зумовлюють дальший ріст гаметофіта.

У більшості типових папоротей гаметофіт є наземним, асимілюючим, двостатевим. Найчастіше він має вигляд тонкої зеленої пластинки серцевидної форми, що несе антеридії і архегонії звичайної будови. Черевцем архегонії заглиблені в тканину заростка, а шийка більш-менш висувається назовні, причому вона або пряма (в примітивних форм), або зігнута (в досконаліших форм). Антеридій має вигляд невеликого мішковидного тіла з одношаровою стінкою, наповненого спермагенними клітинами, з яких виникають багатоджгутикові сперматозоїди. Розкриття антеридії внаслідок розриву його стінки і процес запліднення відбувається у воді, під час дощу і роси. Запліднена яйцеклітина покривається оболонкою і починає ділитись, причому в лептоспорангіатних папоротей перше ділення зиготи поздовжнє, а не поперечне, як у еуспорангіатних папоротей. Процес ділення і розвиток зародка відбувається швидко і незабаром виникають усі частини зародка, властиві папороті: первісний корінь, первісний листок, стебло і ніжка, якою зародок прикріплюється до заростка. Перші листки найчастіше не схожі з листками дорослої папороті, але згодом ця відмінність зникає. Молодий зародок спочатку розвивається за

рахунок запасів поживних речовин, що є в заростку (гаметофіті). Але згодом тіло заростка руйнується і відмирає.

Родина чистоусові (*Osmundaceae*). Древня, відома з карбону і пермі родина. У сучасній флорі представлена 3 родами і 21 видом. Головний рід *Osmunda* об'єднує 14 видів, що ростуть на болотах у тропіках і помірних зонах. У флорі СРСР є 3 види, з яких один (*O. regalis*) росте в Західному Закавказзі і два на Далекому Сході. Рід *Leptopteris* об'єднує 6 видів, властивих флорі Нової Зеландії, островів Тасманії і Нової Гвінеї. Рід *Todea* є монотипним; він поширений у горах Південної Африки і Австралії. Майже всі чистоусові — великі багаторічні рослини або навіть дерева (в тропіках) з великими пірчастими листками, нерідко частково або повністю диморфними. Спорангії відносно великі, поодинокі, містяться по краях або на нижньому боці листків, розкриваються двома стулками.

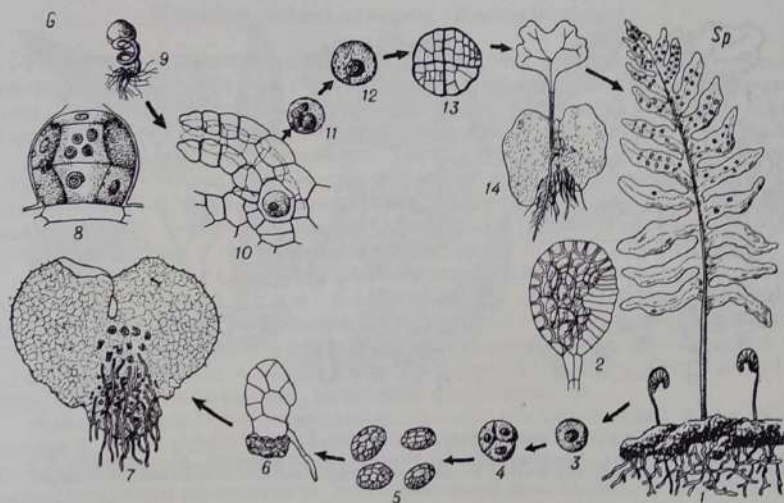
Родина гіменофілові (*Hymenophyllaceae*). Охоплює близько 650 видів, що належать до двох родів: *Hymenophyllum* і *Trishomanes*, поширених переважно у вологих тропічних гірських лісах обох півкуль, де вони живуть часто на стовбурах дерев, на пнях і вологих скелях. Поза тропіками відомо небагато видів. У флорі СРСР зустрічається 4 види, з них 3 на Далекому Сході і один (*H. tunbridgense*) в гірських вологих лісах Західного Закавказзя (біля Батумі). Більшість гіменофілових є невеликими, навіть дрібними рослинами, з тонкими, ніжними просвічуючими листками, добре пристосовані до гігрофільних умов.

Родина диксонієві (*Dicksoniaceae*). Охоплює 4 роди і близько 40 видів, поширених переважно в тропіках і в помірному кліматі південної півкулі. Більшість диксонієвих є деревовидними рослинами з прямим високим стовбуром, що несе на верхівці великі пірчастоскладні листки. Спорангії в сорусах, градатних, крайових, з індузієм, спор 64 або 48 у кожному спорангії. Гаметофіт серцевидний, сланюватий. Родина близька до попередньої.

Родина багатоніжкові (*Polypodiaceae*). Одна з найбільших і філогенетично наймолодших родин серед типових папоротей, яку нерідко поділяють на 12—14 підродин або навіть на кілька окремих родин. До її складу входить понад 200 родів і близько 6500 видів, поширених по всій земній кулі, особливо в областях з тропічним і субтропічним кліматом. До багатоніжкових належать трав'янисті багаторічники, як наземні, так і епіфіти, які особливо пишно розвиваються на деревах і деревовидних папоротях у вологотропічних лісах. Позатропічні представники багатьох родів цієї родини ростуть також переважно у вологих і тінистих лісах, на заболочених місцях. Тільки небагато родів і видів пристосувалися до сухих умов місцезростання.

Для більшості родів і видів *Polypodiaceae* характерні добре розвинуті повзучі або висхідні, рідше прямі, кореневища, покриті лусками або волосками. Листки дуже різноманітні за формою і величиною: складно-пірчасті, рідше цілісні, а в деяких епіфітів (рід *Platyserium*) з різко вираженою гетерофілією (диморфізмом). Диморфні листки властиві і деяким іншим родам (*Trachypteris*, *Cryptogramma* й ін.). Спорангії більш-менш сплюснені, на тонких ніжках, у сорусах, розміщених на нижній поверхні або по краях листка, з індузієм або без нього; кільце вертикальне, рідше трохи косе, неповне або майже повне, з потовщених клітин. Спор у кожному спорангії 64, 32, а то й менше. Гаметофіт сланюватий, здебільшого серцевидний. У флорі СРСР частково представлені такі найважливіші роди цієї родини:

Багатоніжка (*Polypodium*) — близько 75 видів, поширених переважно в тропіках, здебільшого у вигляді епіфітів на деревах, гниючих пнях, вогких скелях тощо. У флорі СРСР є 4 види, з яких найбільше поши-

Рис. 87. Цикл розвитку папороті *Polypodium vulgare*:

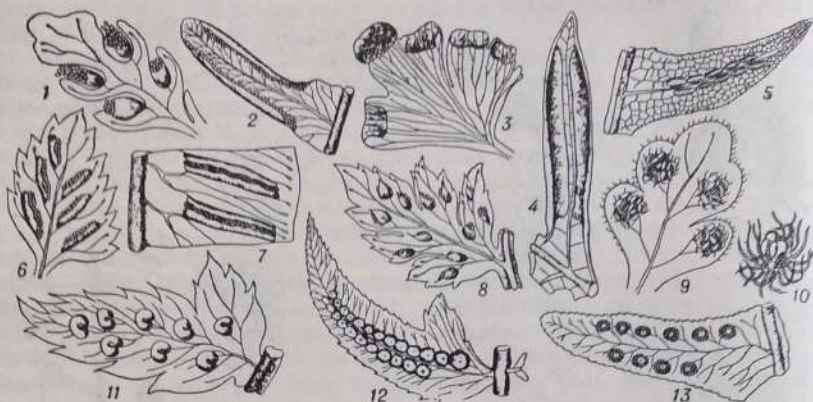
1 — загальний вигляд рослини (спорофіт); 2 — спорангій; 3—6 — розвиток заростка із спори; 7 — заросток (гаметофіт); 8 — антеридій; 9 — сперматозоїд; 10 — архегоній; 11—14 — розвиток папороті (спорофіта) із архегонії.

рена багатоніжка звичайна (*P. vulgare*) (рис. 87), що росте в УРСР у тінистих місцях і в розщілинах скель. Це невеличка (20—30 см) зимуюча папороть з пірчатороздільними листками, зеленими черешками і відкритими округлими сорусами. Кореневище солодке на смак (звідси інша назва — «солодиця»), але містить алкалоїди і тому неїстівне. Цікава як папороть-епіфіт нашої флори багатоніжка пилчаста (*P. serratum*), що зрідка трапляється на деревах і старих пнях у гірських лісах Криму і Кавказу.

Орляк (*Pteridium*) є монотипним родом, що має тільки один вид — орляк звичайний (*P. aquilinum*), який поширений майже в усіх помірних і тропічних областях світу. У нас росте здебільшого в соснових лісах (особливо суборах), на узліссях і в чагарниках. Соруси без індузія, розміщені вздовж краю часток листка і прикриті загорнутим униз і всередину його краєм. Кореневище орляка отруйне, містить сапонін і орляково-дубильну кислоту.

Щитник (*Dryopteris*) налічує близько 150 видів, поширених майже в усіх областях світу, особливо в помірній зоні. У флорі СРСР цей рід представлений 15 видами, з яких найбільше поширена папороть чоловіча, або щитник чоловічий (*D. filix mas*), що росте в листяних і мішаних лісах, у чагарниках і серед скель майже по всій території УРСР. Це багаторічна папороть, з товстим дерев'янистим темно-бурым кореневищем, горизонтальним або, частіше, косим, що несе пучок великих (до 80—100 см) двічі пірчастих листків, які на зиму відмирають. Соруси округлі, розташовані в два ряди вздовж листка, покриті нирковидним індузієм. Гаметофіт має вигляд серцевидної пластинки, 2—3 мм в діаметрі, зелений, з ризоїдами; антеридії і архегонії звичайної будови.

Папороть чоловіча є важливою лікарською рослиною. Її кореневище (*Rhizoma filicis maris*) здавна використовують в офіційній і народній медицині як глистогінний засіб, особливо проти стьожаків і, зокрема, проти солітера.

Рис. 88. Соруси і індузії у різних *Polypodiaceae*:

1 — *Davallia*; 2 — *Pteris*; 3 — *Adiantum*; 4 — *Blechnum*; 5 — *Woodwardia*; 6 — *Asplenium*; 7 — *Scolopendrium*; 8 — *Cystopteris*; 9—10 — *Woodsia*; 11 — *Dryopteris*; 12 — *Polystichum*; 13 — *Polypodium*.

Великий рід *Теліптерис* (*Thelypteris*) налічує близько 500 видів, з них у флорі СРСР є тільки 5 видів. Найбільш поширеним є *теліптерис болотний* (*T. palustris*), який росте в УРСР на болотах, заболочених луках і по вільшнях. Кореневище в нього тонке, повзуче, чорнувате; листки на довгих голих черешках, двічі пірчасті 30—60 (80) см завдовжки; соруси на середині жилок сегментів листків із загорнутими над ними краями.

Одним з найбільших у цій родині є рід *безщитник* (*Athyrium*), який налічує близько 600 видів, поширених майже по всій земній кулі. У флорі СРСР є 12 видів, відомих головним чином для Далекого Сходу. В УРСР є два види, з них більше поширений *безщитник жіночий*, або *жіноча папороть* (*A. filix femina*), що росте по тінистих лісах, вологих ярах і в чагарниках, досягає 30—100 см заввишки, з великими двічі пірчастими листками. Соруси довгасті, з індузієм.

Дуже оригінальний вигляд має папороть *листовик сколопендровий* (*Phyllitis scolopendrium*) з шкірястими цілісними, довгасто-ланцетними листками на коротких черешках. Соруси лінійні, розміщені двома рядами косо впоперек пластинки листка. Ця папороть росте серед скель і у затінених кам'янистих місцях на Кавказі, в Карпатах і Передкарпатті, рідше в Західному Поліссі і Лісостепу УРСР.

Найбільший у цій родині рід *аспленій* (*Asplenium*), який охоплює близько 700 видів, поширених по всій земній кулі; у тропіках є багато епіфітів з цього роду. У флорі СРСР налічується 15 видів, з них 7 є в УРСР. Всі види нашої флори — це невеликі (10—30 см) рослини, з ажурними перистими листками і довгастими або лінійними сорусами. Ростуть здебільшого в розщелинах і на тріщинах скель, вапнякових (*A. ruta muraria*) або гранітних (*A. septentrionale*, *A. trichomanes*).

Цікавою реліктовою рослиною нашої флори є папороть *страусове перо* (*Struthiopteris filicastrum*), що зрідка зустрічається у вологих тінистих місцях лісової зони і в Карпатах; останнім часом знайдено на Дніпропетровщині. Це красива велика папороть з диморфними листками. Неплідні листки двічі пірчасті, до 1 м завдовжки. Культивують в садах і парках біля водойм як декоративну рослину.