СУЧАСНА СИСТЕМАТИКА РОСЛИН

ЗАГАЛЬНІ ПИТАННЯ

Modern Phytotaxonomy

А. Новіков
Б. Барабаш-Красни

ДЕРЖАВНИЙ ПРИРОДОЗНАВЧИЙ МУЗЕЙ

Державний природознавчий музей НАН України

А. Новіков
Б. Барабаш-Красни

Сучасна систематика рослин

Загальні питання

Ліга-Прес 2015 Львів

УДК 582(075.8)
ББК Е59я73
Н 73

Новіков А., Барабаш-Красни Б. Сучасна систематика рослин. Загальні питання: навчальний посібник. – Львів: Ліга-Прес, 2015. – 686 с.

Посібник містить відомості із сучасної систематики вищих спорових, голонасінних і покритонасінних рослин. Розглянуто основні класифікаційні системи вищих рослин та окремих їхніх груп, особливості й методи таксономічних досліджень, принципи та засади підготовки наукових публікацій, основи опрацювання гербарних і фіксованих зразків. Значну частину книги присвячено особливостям будови покритонасінних.

Для молодих науковців, ботаніків та екологів рослин, а також студентів старших курсів навчання природничих факультетів вищих навчальних закладів.

Novikoff A., Barabasz-Krasny B. 2015. *Modern plant systematics. General issues*. Liga-Press, Lviv. – 686 p. (in Ukrainian).

This tutorial contains contemporary data on systematics of living and extinct plants including hornworts, liverworts, mosses, ferns, lycophytes, gymnosperms and flowering plants. Main classifications systems of embryophytes and separated taxonomical groups are represented. Principles and methods of taxonomical investigations, preparing of scientific publications, elaboration of herbarium and fixed material are discussed. The last part of the book covers the special features of flowering plants.

The book is intended for young researchers in botany and plant ecology, as well as for senior students of natural faculties.

Рецензенти:
А.І. Прокопів, к.б.н., директор Ботанічного саду, доцент кафедри ботаніки Львівського національного університету імені Івана Франка
Н.В. Кокар, к.б.н., викладач кафедри біології та екології, с.н.с. кафедри біохімії Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника
О.О. Безсмертна, к.б.н., асистент кафедри ботаніки ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка

Літературний коректор: Н.О. Лендюк

Дизайн: М. Суп-Новікова та А. Новіков

Верстка: А. Новіков

Рекомендовано до друку рішенням вченої ради Державного природознавчого музею НАН України, протокол № 4 від 15 квітня 2015 р.

Усі права захищено. Відтворення книги або її фрагментів, зокрема й ілюстрацій, без дозволу авторів заборонено.

Просимо надсилати пропозиції та зауваження щодо посібника на novikoffav@gmail.com (А. Новіков) або beata_barabasz@poczta.onet.pl (Б. Барабаш-Красни).

ISBN 978-966-397-276-3

© текст: А. Новіков, Б. Барабаш-Красни
© ілюстрації: А. Новіков

Publication of this book has supported by Systematics Research Fund 2013/14 jointly administered by The Linnean Society of London and The Systematics Association.

Висловлюємо щиру вдячність усім, хто долучився до рецензування окремих розділів цієї книги, а також допомогав порадами і слушними зауваженнями. Зокрема, хочемо подякувати: к.б.н., асист. **О.О. Безсмертній** (Київський національний університет імені Тараса Шевченка), к.б.н., доц. **В.І. Гончаренко** (Львівський національний університет імені Івана Франка), к.б.н., н.с. **К.М. Данилюк** (Державний природознавчий музей НАН України), асист. **О.О. Дикій** (Львівський національний університет імені Івана Франка), д.б.н., проф. **О.С. Климишину** (Державний природознавчий музей НАН України), к.б.н., с.н.с. **Н.В. Кокар** (Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника), к.б.н., н.с. **О.Т. Кузяріну** (Державний природознавчий музей НАН України), м.н.с. **А.П. Мамчур** (Державний природознавчий музей НАН України), к.б.н., доц. **З.І. Мамчур** (Львівський національний університет імені Івана Франка), к.б.н., доц. **А.В. Одінцовій** (Львівський національний університет імені Івана Франка), д.б.н., проф. **Б.О. Осташу** (Львівський національний університет імені Івана Франка), к.б.н., доц. **А.І. Прокопіву** (Львівський національний університет імені Івана Франка), м.н.с. **М.Є. Рагуліній** (Державний природознавчий музей НАН України), м.н.с. **А.Г. Савицькій** (Державний природознавчий музей НАН України), д.б.н., проф **В.О. Федоренко** (Львівський національний університет імені Івана Франка), зав. гербарію **Т.С. Хміль** (Львівський національний університет імені Івана Франка).

Також хочемо подякувати **L.-A. Anderson** (Taylor & Francis Group); Dr. **B. Goffinet** (University of Connecticut); Dr. **T.R. Holtz** (University of Maryland); Dr. **A.R. Smith** (University of California, Berkeley) та всім, хто надав свої матеріали для цієї книжки або в інший спосіб сприяв її підготовці.

Присвячується моїй коханій дружині Марічці.
A. H.

Książkę tę dedykuję mojej Rodzinie i wszystkim tym, którzy w jakikolwiek sposób przyczynili się do jej powstania.
B. B-K.

Зміст

Слово до читача від А. Новікова 15

Слово до читача від Б. Барабаш-Красни 17

Вступ 19

I

Система ембріофітів 21

II

Засади систематики рослин 65

1. Визначення ботанічної систематики 66
2. Історія становлення ботанічної систематики 68
3. Вид і концепції виду 70
4. Інші поняття виду 72
5. Концепції видоутворення 74
6. Моделі видоутворення 76
7. Видоутворення у просторі 78
8. Механізми ізоляції видів 80
9. Гібридизація та інтрогресія 82
10. Будова хромосом 84
11. Будова хромосом (закінчення) 86
12. Каріотип 88
13. Хромосомні числа 90
14. Поліплоїдизація 92
15. Детермінація статі в рослин 94
16. Детермінація статі в рослин (закінчення) 96
17. Таксономічні ознаки 98
18. Шкали вимірювань (неметричні) 100
19. Шкали вимірювань (метричні) 102
20. Класифікація ознак 104
21. Фенетика 106
22. Кладистика 108

23. Дендрограми (філогенетичні дерева) 110
24. Наукові назви видів рослин 112
25. Уживання та присвоєння наукових назв рослинам 114
26. Номенклатурні типи рослин 116
27. Біноміальна номенклатура К. Ліннея в інших галузях природи 118
28. Уніноміальна номенклатурна система Ленхама 120
29. Філогенетична номенклатурна система PhyloCode 122
30. Принципи й особливості PhyloCode 124
31. Принципи виокремлення філогенетичних таксонів 126
32. Бази даних таксономічних публікацій 128
33. Бази даних для оцінки біорізноманіття 130
34. Бази даних репозиторіїв 132
35. Таксономічні онлайн ресурси 134
36. ScratchPads 2.0 136
37. Основні типи наукових публікацій 138
38. Оцінка наукових публікацій 140

III
Робота з рослинними зразками 143
39. Збір і гербаризація матеріалу 144
40. Вимоги до зразків, що підлягають гербаризації 146
41. Робота з гербарієм 148
42. Особливі випадки гербаризації 150
43. Фіксація гістологічного матеріалу 152
44. Визначення зразків 154
45. Мультидоступні таксономічні ключі 156

IV
Системи класифікації вищих рослин 159
46. Утилітарні і ранні штучні системи рослин 160
47. Штучна система рослин К. Ліннея 162
48. Ранні природні системи 164
49. Природна система Дж. Бентама та Дж. Хукера 166
50. Філогенетична система рослин А.В. Ейхлера 168
51. Філогенетична система рослин А. Енглера і послідовників 170
52. Філогенетична система покритонасінних Ч. Бессі 172
53. Філогенетична система покритонасінних Дж. Хатчінсона 174
54. Філогенетична система покритонасінних А. Кронквіста 176
55. Філогенетична система покритонасінних А.Л. Тахтаджяна 178
56. Філогенетична система покритонасінних Р. Дахльгрена 180
57. Філогенетична система судинних рослин О.Б. Доуельда 182
58. Філогенетична система покритонасінних Р.Ф. Торна 184

59. Філогенетичні системи Дж.Л. Рівіла 186
60. Філогенетична система покритонасінних О.Б. Шипунова 188
61. Поліфілетично-поліхронічно-політопічна система покритонасінних Ж.-Ї. Ву 190
62. Філогенетична система папоротеподібних А. Сміта 192
63. Філогенетична система ембріофітів М. Хрістенхуша 194
64. Філогенетична система голонасінних Д.-Ж. Фу 196
65. Філогенетична система мохоподібних Р. Стотлера і Б. Кренделл-Стотлер 198
66. Філогенетичні системи мохоподібних Б. Гоффінета та Ю.К. Віллареаля 200
67. Система покритонасінних APG 202
68. Особливості системи APG 204
69. Традиційні й умовні групи вищих рослин 206
70. Проблема вибору таксономічної системи 208

V
Особливості вищих рослин 211

71. Цикл відтворення вищих рослин 212
72. Еволюція циклу відтворення вищих рослин 214
73. Статеве розмноження вищих рослин 216
74. Безстатеве розмноження вищих рослин 218
75. Вегетативне розмноження вищих рослин 220
76. Походження й еволюція вищих рослин 222
77. Життєві стратегії рослин 224
78. Основні екологічні групи автотрофних рослин 226
79. Основні екологічні групи автотрофних рослин (закінчення) 228
80. Класифікація екологічних груп рослин за Я.П. Дідухом 230
81. Екологічні групи міксотрофних рослин 232
82. Флористичне районування Землі 234

VI
Група Bryomorpha (мохоподібні) 237

83. Будова гаметофіта мохоподібних 238
84. Будова гаметофіта мохоподібних (закінчення) 240
85. Будова спорофіта мохоподібних 242
86. Marchantiophyta (печіночники) 244
87. Таксономія Marchantiophyta: Haplomitriopsida 246
88. Таксономія Marchantiophyta: Marchantiopsida і Jungermanniopsida 248
89. Bryophyta (справжні мохи) 250
90. Bryophyta (закінчення) 252
91. Таксономія Bryophyta 254
92. Таксономія Bryophyta (закінчення) 256
93. Anthocerotophyta (антоцеротові) 258
94. Таксономія Anthocerotophyta 260

VII

Група Pteridophyta (судинні спорові рослини) 263
95. Будова провідної системи судинних рослин 264
96. Будова провідної системи судинних рослин (продовження) 266
97. Будова провідної системи судинних рослин (закінчення) 268
98. Таксономічне положення судинних спорових рослин 270
99. Будова судинних спорових рослин 272
100. Protracheophytes (= Langiophytophyta) 274
101. Таксономія Protracheophytes (= Langiophytophyta) 276
102. Paratracheophytes 278
103. Таксономія Paratracheophytes 280
104. Zosterophyllophyta 282
105. Lycopodiophyta (плауноподібні) 284
106. Таксономія Lycopodiophyta: Lycopodiopsida 286
107. Таксономія Lycopodiophyta: Isoëtopsida 288
108. Lycopodiaceae 290
109. Selaginellaceae 292
110. Isoëtaceae 294
111. Monilophyta (папоротеподібні) 296
112. Будова вай папоротеподібних 298
113. Таксономія Monilophyta: Psilotopsida 300
114. Таксономія Monilophyta: Equisetopsida 302
115. Таксономія Monilophyta: Marattiopsida і Coenopteridopsida 304
116. Таксономія Monilophyta: Polypodiopsida 306
117. Таксономія Monilophyta: Polypodiopsida (закінчення) 308
118. Ophioglossaceae 310
119. Psilotaceae 312
120. Equisetaceae 314
121. Marattiaceae 316
122. Osmundaceae 318
123. Hymenophyllaceae 320
124. Gleicheniaceae 322
125. Schizaeaceae 324
126. Marsileaceae 326
127. Salviniaceae 328
128. Cyatheaceae 330
129. Pteridaceae 332
130. Aspleniaceae 334
131. Dryopteridaceae 336
132. Polypodiaceae 338
133. Progymnospermophyta 340
134. Таксономія Progymnospermophyta: Progymnospermopsida 342

VIII

Група Spermatophyta (насіннєві рослини) 345

135. Будова насінного зачатка 346
136. Будова насінного зачатка (закінчення) 348
137. Мегаспорогенез і мегагаметогенез 350
138. Мікроспорогенез і мікрогаметогенез 352
139. Мікроспорогенез і мікрогаметогенез (закінчення) 354
140. Будова пилкового зерна 356
141. Організація пилкових зерен 358
142. Класифікація пилкових зерен за формою та розмірами 360
143. Апертури пилкових зерен 362
144. Ускладнення будови апертур пилкових зерен 364
145. Число і положення апертур пилкового зерна 366
146. Поратні й кольпатні пилкові зерна 368
147. Кольпоратні та пороратні пилкові зерна 370
148. Сулькатні і сулькулятні пилкові зерна 372
149. Гетероапертуратні пилкові зерна 374
150. Скульптура поверхні пилкових зерен 376
151. Скульптура поверхні пилкових зерен (закінчення) 378
152. Запилення і запліднення 380
153. Насінина 382
154. Філогенія Spermatophyta 384
155. Філогенія Spermatophyta (закінчення) 386
156. Gymnospermae (голонасінні) 388
157. Pteridospermatophyta (насіннєві папороті) 390
158. Таксономія Pteridospermatophyta 392
159. Таксономія Pteridospermatophyta 394
160. Cycadophyta (саговики) 396
161. Таксономія Cycadophyta 398
162. Cycadaceae 400
163. Zamiaceae 402
164. Cycadeoideaceae (= Bennettitaceae) 404
165. Ginkgophyta (гінкгові) 406
166. Таксономія Ginkgophyta 408
167. Ginkgoaceae 410
168. Gnetophyta (гнетові) 412
169. Таксономія Gnetophyta 414
170. Gnetaceae 416
171. Ephedraceae 418
172. Welwitschiaceae 420
173. Pinophyta (хвойні) 422
174. Pinophyta (закінчення) 424
175. Таксономія Pinophyta: Cordaitales, Voltziales і Vojnovskyales 426
176. Таксономія Pinophyta: Czekanowskiales і Pinales 428
177. Pinophyta: Araucariales і Cupressales 430

178. Pinaceae 432
179. Taxaceae 434
180. Araucariaceae 436
181. Podocarpaceae 438
182. Cupressaceae 440
183. Angiospermae (= Magnoliophyta) (покритонасінні або квіткові) 442
184. Таксономія Angiospermae 444
185. Таксономія Angiospermae (закінчення) 446

IX

Особливості покритонасінних 449

186. Класифікація життєвих форм рослин за К. Раункієром 450
187. Класифікація життєвих форм І.Г. Серебрякова 452
188. Класифікація життєвих форм І.Г. Серебрякова (закінчення) 454
189. Архітектурні моделі дерев Ф. Аллє, Р. Олдемана і П. Томлінсона 456
190. Архітектурні моделі дерев Ф. Аллє, Р. Олдемана і П. Томлінсона (продовження) 458
191. Архітектурні моделі дерев Ф. Аллє, Р. Олдемана і П. Томлінсона (закінчення) 460
192. Моделі пагоноутворення трав за Т.І. Серебряковою 462
193. Корінь 464
194. Метаморфози і спеціалізації коренів 466
195. Метаморфози і спеціалізації коренів (закінчення) 468
196. Стебло 470
197. Метаморфози стебла 472
198. Листок 474
199. Типи листків 476
200. Жилкування листків 478
201. Листкові серії та формації 480
202. Філотаксис: основні типи 482
203. Філотаксис: ортостихи і парастихи 484
204. Бруньки 486
205. Листкоскладення 488
206. Брунькоскладення 490
207. Метаморфози листка 492
208. Метаморфози листка рослин-хижаків 494
209. Пагін 496
210. Ріст і галуження пагона 498
211. Метаморфози пагона 500
212. Метаморфози пагона (продовження) 502
213. Метаморфози пагона (закінчення) 504
214. Квітка 506
215. Стать квітки 508
216. Стать у рослин 510
217. Осьові елементи квітки 512
218. Оцвітина 514

219. Брунькоскладення бутонів (естивація) 516
220. Андроцей 518
221. Андроцей (продовження) 520
222. Андроцей (закінчення) 522
223. Гінецей 524
224. Гінецей (продовження) 526
225. Гінецей (закінчення) 528
226. Структурні типи гінецея за А.Л. Тахтаджяном 530
227. Структурні типи гінецея за В. Ляйнфельнером 532
228. Структурні типи гінецея за В. Ляйнфельнером (закінчення) 534
229. Додаткові септи гінецея 536
230. Нектарники 538
231. Нектарники (закінчення) 540
232. Квіткові формули 542
233. Квіткові діаграми 544
234. A-B-C-D-E модель ідентичності елементів квітки 546
235. Теорії походження квітки 548
236. Теорії походження квітки (продовження) 550
237. Теорії походження квітки (закінчення) 552
238. Суцвіття 554
239. Суцвіття (продовження) 556
240. Суцвіття (закінчення) 558
241. Основні типи простих суцвіть 560
242. Основні типи складних суцвіть 562
243. Основні типи складних суцвіть (закінчення) 564
244. Особливі випадки розвитку суцвіть 566
245. Плід 568
246. Класифікація антокарпіїв і перикарпіїв за Р. Сп'ютом 570
247. Загальна класифікація плодів 572
248. Основні типи сухих плодів 574
249. Основні типи сухих плодів (продовження) 576
250. Основні типи сухих плодів (продовження) 578
251. Основні типи сухих плодів (закінчення) 580
252. Основні типи соковитих плодів 582
253. Основні типи соковитих плодів (закінчення) 584
254. Способи поширення діаспор 586
255. Мікроморфологія поверхні: текстура 588
256. Мікроморфологія поверхні: додатковий покрив і опушення 590
257. Мікроморфологія поверхні: опушення (закінчення) 592
258. Трихоми 594
259. Щетинки 596
260. Будова продихів 598
261. Онтогенетична класифікація продихових апаратів 600
262. Морфологічна класифікація продихових апаратів 602
263. Обрахунки продихів 604

264. Нодальна анатомія 606
265. Структура провідної системи черешка 608
266. Структура провідної системи черешка (продовження) 610
267. Структура провідної системи черешка (закінчення) 612
268. Клітинні включення 614
269. Вторинні метаболіти: алкалоїди 616
270. Вторинні метаболіти: пігменти, глюкозинояти, цианогенні глікозиди, поліацетилени та флавоноїди 618
271. Вторинні метаболіти: терпеноїди 620

Список цитованих джерел 623

Кириличний предметний покажчик 639

Латинський предметний покажчик 661

Слово до читача від А. Новікова

Замість тисячі вступів і полемік, хочу сказати тобі, мій люб'язний читачу, лиш кілька слів. Решту ти зрозумієш сам.

Цю книжку я писав в тяжкі часи. Щойно встиг розпочати роботу – піднявся Майдан, події якого не вкладалися у тверезому розумі, а часами видавалися звірством на межі глузду. Не минуло й півроку, як ці події зблякли на криваво-багряному тлі війни з окупантами.

Цю книжку я писав із постійним відчуттям тривоги й неспокою, острахом не встигнути її завершити. Адже будь-якої миті звичного світу могло не стати, а завтрашнього дня – просто не настати. Зважаючи на це, писав її поспіхом, стрімко крізь дні і ночі, з перервами на каву й випуски новин, з болем й жалем за кожним загиблим, з безмежним смутком і відчуттям безглуздості подій. З відчуттям безпорадності. У ці дні, як ніколи, яскраво усвідомив те, що мої знання завтра можуть зникнути безслідно, якщо не встигну їх залишити по собі, не передам тобі.

Я вірю, що завтра буде мир. Я вірю, що, прочитавши цю книжку, ти колись напишеш свою – кращу й більшу, а твої відкриття – на краще і, головне, навіки змінять світ. Світ, у якому Україна буде вільною й незалежною, сильною і демократичною державою. Вірю, що ти пишатимешся своєю землею і не забудеш тих, хто помер заради твого життя.

З Богом у серці, во славу імені Його, зі смутком й болем, та світлою пам'яттю про тих, хто загинув за нашу Україну, я ставлю цю останню крапку.

Львів
11 лютого 2015 р. *А. Новіков*

Слово до читача від Б. Барабаш-Красни

Головним завданням систематики рослин є каталогізація і опис всіх рослин, що живуть або жили на Землі, чи то нині, чи у віддалені епохи. Надання рослинам назв та їх розміщення у класифікаційних системах уможливлює впорядкування оточуючого живого світу, а також створює універсальну мову, якою можуть послуговуватися всі без винятку ботаніки світу. Спроби створити універсальну і таку, яка б ґрунтувалася на природних ознаках, систему класифікації і номенклатуризації здійснювали протягом століть неодноразово і з різним успіхом. Подібно і сучасна систематика має на меті впорядкувати інформацію щодо окремих груп організмів, надати їм унікальні назви, а також визначити їх положення у впорядкованих ієрархічних категоріях системи.

Таксономія, як підрозділ систематики, займається питаннями створення й опису систематичних одиниць. Вона не має власних джерел інформації, а лише оперує даними з інших галузей біології, наприклад, порівняльно-анатомічними, ембріологічними, палінологічними і палеонтологічними, цито-каріологічними, генетичними і цитогенетичними, фітохімічними і серологічними, фізико-екологічними і фітогеоргафічними даними. Види, як часово-просторові одиниці, мають визначений набір ознак, що є безпосереднім результатом історії їх еволюції. Важливими складовими цієї історії є зміни ареалу, розчленовування популяції, виникнення географічних бар'єрів і епізоди вторинного контакту, пов'язані з поліплоїдизацією, а також утворенням гібридів. Також варто звернути увагу на визначальну роль палеоботанічних досліджень, що стосуються макрорешток викопних рослин. Водночас, ознаки фенотипу в широкому розумінні несуть, мабуть, сильніший еволюційний сигнал, аніж окремі фрагментовані послідовності нуклеотидів. До того ж, щоб отримати якнайкращу класифікацію, необхідно враховувати інформацію якомога ширшої гами, що походить із різних джерел.

Ця книга є спробою ширшого погляду на питання, пов'язані із сучасною систематикою рослин. Вона дає змогу ознайомитися, зокрема, з історією створення систем класифікації, моделями і концепціями виду як основної таксономічної одиниці, а також механізмами, які впливають на перебіг процесів еволюції видів. У ній представлено також інформацію, що стосується морфології окремих рослинних, будови їх органів і сучасних концепцій їх формування. Окрім того, розглянуто питання, пов'язані зі збором і опрацюванням гербарію. Книга у першу чергу призначена для молодих науковців і студентів біологічно-природничих напрямів різноманітних профілів підготовки.

Я маю надію, що це видання також стане в нагоді під час проведення лабораторних і польових занять, а також надасть читачеві можливість ширше подивитися на проблеми сучасної систематики рослин.

Краків
12 лютого 2015 р. *Б. Барабаш-Красни*

Вступ

Це видання присвячене питанням систематики рослин з огляду на результати сучасних досліджень, однак жодною мірою не претендує на всю повноту висвітлення цього вкрай складного й об'ємного питання. Адже завдання було інше – подати базові відомості та максимально лаконічно висвітлити основні проблеми в систематиці рослин, а також надати змогу читачеві самостійно обирати ті напрямки і концепції, які він вважає доцільними. Метою було створити ілюстрований посібник частково довідкового характеру, до якого можна було б звертатися для уточнення того чи іншого питання систематики рослин, з'ясування значення того чи іншого терміну, а також для огляду обсягів тих чи інших таксономічних груп. Окрім того, посібник містить значну частину інформації про принципи, методи і засоби сучасних таксономічних досліджень, а також про особливості будови тіла рослин, які потенційно можна застосувати під час таксономічних досліджень.

Насамперед цей посібник підготовлено для молодих спеціалістів та аспірантів, проте ми сподіваємося, що він також стане у пригоді студентам старших курсів вищих навчальних закладів, а також усім, хто цікавиться питаннями сучасних тенденцій у систематиці рослин.

У цьому посібнику подано відомості про засади таксономічних досліджень, систематику вищих спорових і голонасінних рослин, а також частково про систематику й особливості будови покритонасінних рослин. Згодом плануємо видати книгу, у якій буде представлено відомості про особливості будови представників окремих родин покритонасінних. У цьому посібнику ми не подаємо відомостей про будову й особливості систематики водоростей, які хоч й також належать до царства зелених рослин, проте є складним об'єктом досліджень окремої і вельми цікавої галузі – альгології. Отже, це видання стосується лише групи ембріофітів або, іншими словами, наземних рослин, які також у вітчизняній літературі прийнято називати вищими рослинами.

Далі ми наводимо консенсусну систему класифікації з переліком основних родів, прийняту в цій книзі. Цю систему ми побудували на підставі аналізу цілої низки праць (Davies 1985; Doweld 2001; Crane et al. 2004; Tsutsumi et al. 2008; Christenhusz & Schneider 2011; Christenhusz et al. 2011a, 2011b; Xing et al. 2013; Christenhusz 2013; Takhtajan 2013; Goffinet & Villarreal 2014; Goffinet et al. 2014; Stotler & Crandall-Stotler 2014). На нашу думку, вона найкраще відображає філогенетичні зв'язки у межах окремих груп рослин. Щоб компромісно зіставити з рештою ембріофітів, покритонасінні в цій системі відповідають відділу Magnoliophyta Cronq., Takht. et Zimerm. ex Reveal з єдиним класом Magnoliopsida Brongn і єдиним підкласом Magnoliidae Novák ex Takht. (Reveal 2008, 2010, 2011, 2012a, 2012b; Chase & Reveal 2009; Reveal & Chase 2011). Тут ми не наводимо внутрішньої таксономії покритонасінних, оскільки її буде представлено у наступному виданні.

Система ембріофітів

Kingdom **CHLOROBIOTA** Kendrick et Crane (≡ Viridiplantae Cavalier-Smith)
Subkingdom α. **BRYOBIOTINA** D.H. Campbell

Division I. **MARCHANTIOPHYTA** Stotler et Crand. Stotl. in A.J. Shaw et B. Goffinet
Class A. **HAPLOMITRIOPSIDA** Stotler et Crand.-Stotl. (incl. Treubiopsida Stech, J.-P. Frahm, Hilger et W. Frey)
Subclass A1. **Treubiidae** Stotler et Crand.-Stotl.
Order a. **Treubiales** Schljakov
Family 1. **Treubiaceae** Verd.
Apotreubia S. Hatt. et Mizut., *Treubia* K.I. Goebel
Subclass A2. **Haplomitriidae** Stotler et Crand.-Stotl.
Order b. **Calobryales** Hamlin
Family 1. **Haplomitriaceae** Dedecek
Haplomitrium Nees

Class B. **MARCHANTIOPSIDA** Cronquist, Takht. et W. Zimm.
Subclass B1. **Blasiidae** He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo
Order a. **Blasiales** Stotler et Crand.-Stotl. in A.J. Shaw et B. Goffinet
Family 1. **Blasiaceae** H. Klinggr.
Blasia L., *Cavicularia* Steph.
Subclass B2. **Marchantiidae** Engl.
Order b. **Sphaerocarpales** Cavers
Family 1. **Sphaerocarpaceae** Heeg
Geothallus Campb., *Sphaerocarpos* Boehm.
Family 2. **Riellaceae** Engl.
Riella Mont.
Order c. **Neohodgsoniales** D.G. Long
Family 1. **Neohodgsoniaceae** D.G. Long
Neohodgsonia Perss.
Order d. **Lunulariales** D.G. Long
Family 1. **Lunulariaceae** H. Klinggr.
Lunularia Adans.
Order e. **Marchantiales** Limpr. in Cohn
Family 1. **Marchantiaceae** Lindl.
Bucegia Radian, *Marchantia* L., *Preissia* Corda
Family 2. **Aytoniaceae** Cavers
Asterella P. Beauv., *Cryptomitrium* Austin ex Underw., *Mannia* Opiz, *Plagiochasma* Lehm. et Lindenb., *Reboulia* Raddi
Family 3. **Cleveaceae** Cavers
Athalamia Falconer, *Sauteria* Nees, *Peltolepis* Lindb.
Family 4. **Monosoleniaceae** Inoue
Monosolenium Griff.
Family 5. **Conocephalaceae** Müll. Frib. ex Grolle
Conocephalum Hill

Family 6. **Cyathodiaceae** Stotler et Crand.-Stotl. in A.J. Shaw et B. Goffinet
Cyathodium Kunze
Family 7. **Exormothecaceae** Müll. Frib. ex Grolle
Aitchisoniella Kashyap, *Exormotheca* Mitt., *Stephensoniella* Kashyap
Family 8. **Corsiniaceae** Engl.
Corsinia Raddi, *Cronisia* Berk.
Family 9. **Monocarpaceae** D.J. Carr ex Schelpe
Monocarpus D.J. Carr
Family 10. **Oxymitraceae** Müll. Frib. ex Grolle
Oxymitra Bisch. ex Lindenb.
Family 11. **Ricciaceae** Rchb.
Riccia L., *Ricciocarpos* Corda
Family 12. **Wiesnerellaceae** Inoue
Wiesnerella Schiffn.
Family 13. **Targioniaceae** Dumort.
Targionia L.
Family 14. **Monocleaceae** A.B. Frank in Leunis
Monoclea Hook.
Family 15. **Dumortieraceae** D.G. Long
Dumortiera Nees

Class C. **JUNGERMANNIOPSIDA** Stotler et Crand.-Stotl.
Subclass C1. **Pelliidae** He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo
Order a. **Pelliales** He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo
Family 1. **Pelliaceae** H. Klinggr
Noteroclada Taylor ex Hook. et Wilson, *Pellia* Raddi
Order b. **Fossombroniales** Schljakov
Suborder b1. **Calyculariineae** He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo
Family 1. **Calyculariaceae** He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo
Calycularia Mitt.
Suborder b2. **Makinoiineae** He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo
Family 2. **Makinoaceae** Nakai
Makinoa Miyake
Suborder b3. **Fossombroniineae** Schust. ex Stotler et Crand.-Stotl. in Shaw et Goffinet
Family 3. **Petalophyllaceae** Stotler et Crand.-Stotl.
Petalophyllum Nees et Gottsche ex Lehm., *Sewardiella* Kashyap
Family 4. **Allisoniaceae** Schljakov
Allisonia Herzog
Family 5. **Fossombroniaceae** Hazsl.
Fossombronia Raddi (incl. *Austrofossombronia* R.M. Schust.)
Order c. **Pallaviciniales** W. Frey et M. Stech
Suborder c1. **Phyllothalliineae** R.M. Schust.
Family 1. **Phyllothalliaceae** E.A. Hodgs.
Phyllothallia E.A. Hodgs.

Suborder c2. **Pallaviciniineae** R.M. Schust.
Family 2. **Sandeothallaceae** R.M. Schust.
Sandeothallus R.M. Schust.
Family 3. **Moerckiaceae** Stotler et Crand.-Stotl.
Hattorianthus R.M. Schust. et Inoue, *Moerckia* Gottsche
Family 4. **Hymenophytaceae** R.M. Schust.
Hymenophyton Dumort.
Family 5. **Pallaviciniaceae** Mig.
Greeneothallus Hässel, *Jensenia* Lindb., *Pallavicinia* Gray, *Podomitrium* Mitt., *Seppeltia* Grolle, *Symphyogyna* Nees et Mont., *Symphyogynopsis* Grolle, *Xenothallus* R.M. Schust.
Subclass C2. **Metzgeriidae** Barthol.-Began
Order d. **Pleuroziales** Schljakov
Family 1. **Pleuroziaceae** Müll. Frib.
Pleurozia Dumort. (incl. *Eopleurozia* R.M. Schust.)
Order e. **Metzgeriales** Chalaud
Family 1. **Metzgeriaceae** H. Klinggr.
Metzgeria Raddi (incl. *Apometzgeria* Kuwah., *Austrometzgeria* Kuwah.), *Steereella* Kuwah., *Vandiemenia* Hewson
Family 2. **Aneuraceae** H. Klinggr.
Aneura Dumort. (incl. *Cryptothallus* Malmb.), *Riccardia* Gray, *Lobatiriccardia* (Mizut. et S. Hatt.) Furuki, *Verdoornia* R.M. Schust.
Family 3. **Mizutaniaceae** Furuki et Z. Iwats.
Mizutania Furuki et Z. Iwats.
Subclass C3. **Jungermanniidae** Engl.
Order f. **Porellales** Schljakov
Suborder f1. **Porellineae** R.M. Schust.
Family 1. **Porellaceae** Cavers
Ascidiota C. Massal., *Porella* L. (incl. *Macvicaria* W.E. Nicholson)
Family 2. **Goebeliellaceae** Verd.
Goebeliella Steph.
Family 3. **Lepidolaenaceae** Nakai
Gackstroemia Trevis., *Lepidogyna* R.M. Schust., *Lepidolaena* Dumort., *Jubulopsis* R.M. Schust.
Suborder f2. **Radulineae** R.M. Schust.
Family 4. **Radulaceae** Müll. Frib.
Radula Dumort.
Suborder f3. **Jubulineae** Müll. Frib.
Family 5. **Frullaniaceae** Lorch in G. Lindau
Frullania Raddi (incl. *Amphijubula* R.M. Schust., *Neohattoria* Kamim., *Schusterella* S. Hatt., Sharp et Mizut., *Steerea* S. Hatt. et Kamim.)
Family 6. **Jubulaceae** H. Klinggr.
Jubula Dumort., *Nipponolejeunea* S. Hatt.

Family 7. **Lejeuneaceae** Cavers

Acanthocoleus R.M. Schust., *Acantholejeunea* (R.M. Schust.) R.M. Schust., *Acrolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Anoplolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Aphanotropis* Herzog, *Archilejeunea* (Spruce) Schiffn., *Aureolejeunea* R.M. Schust., *Austrolejeunea* (R.M. Schust.) R.M. Schust. (incl. *Nephelolejeunea* Grolle), *Blepharolejeunea* S.W. Arnell, *Brachiolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Bromeliophila* R.M. Schust., *Bryopteris* (Nees) Lindenb., *Calatholejeunea* K.I. Goebel, *Caudalejeunea* (Steph.) Schiffn., *Cephalantholejeunea* (R.M. Schust. et Kachroo) R.M. Schust., *Cephalolejeunea* Mizut., *Ceratolejeunea* (Spruce) J.B. Jack et Steph., *Cheilolejeunea* (Spruce) Schiffn. (incl. *Cyrtolejeunea* A. Evans), *Chondriolejeunea* (Benedix) Kis et Pócs, *Cladolejeunea* Zwick., *Cololejeunea* (Spruce) Schiffn. (incl. *Aphanolejeunea* A. Evansand, *Metzgeriopsis* K.I. Goebel), *Colura* (Dumort.) Dumort., *Cyclolejeunea* A. Evans, *Cystolejeunea* A. Evans, *Dactylophorella* R.M. Schust., *Dendrolejeunea* (Spruce) Lacout., *Dicranolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Diplasiolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Drepanolejeunea* (Spruce) Schiffn. (incl. *Capillolejeunea* S.W. Arnell, *Rhaphidolejeunea* Herzog), *Echinolejeunea* R.M. Schust., *Evansiolejeunea* Vanden Berghen, *Frullanoides* Raddi, *Fulfordianthus* Gradst., *Haplolejeunea* Grolle, *Harpalejeunea* (Spruce) Schiffn., *Hattoriolejeunea* Mizut., *Kymatolejeunea* Grolle, *Leiolejeunea* A. Evans, *Lejeunea* Lib. (incl. *Amblyolejeunea* Ast, *Amphilejeunea* R.M. Schust., *Crossotolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Cryptogynolejeunea* R.M. Schust., *Dactylolejeunea* R.M. Schust., *Dicladolejeunea* R.M. Schust., *Echinocolea* R.M. Schust., *Macrolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Neopotamolejeunea* E. Reiner, *Taxilejeunea* (Spruce) Schiffn.), *Lepidolejeunea* R.M. Schust., *Leptolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Leucolejeunea* A. Evans, *Lindigianthus* Kruijt et Gradst., *Lopholejeunea* (Spruce) Schiffn., *Luteolejeunea* Piippo, *Macrocolura* R.M. Schust., *Marchesinia* Gray, *Mastigolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Metalejeunea* Grolle, *Microlejeunea* Steph., *Myriocolea* Spruce, *Myriocoleopsis* Schiffn., *Neurolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Odontolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Omphalanthus* Lindenb. et Nees, *Oryzolejeunea* (R.M. Schust.) R.M. Schust., *Otolejeunea* Grolle et Tixier, *Phaeolejeunea* Mizut., *Physantholejeunea* R.M. Schust., *Pictolejeunea* Grolle, *Pluvianthus* R.M. Schust. et Schäf.-Verw., *Prionolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Ptychanthus* Nees, *Pycnolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Rectolejeunea* A. Evans, *Schiffneriolejeunea* Verd., *Schusterolejeunea* Grolle, *Siphonolejeunea* Herzog, *Sphaerolejeunea* Herzog, *Spruceanthus* Verd., *Stenolejeunea* R.M. Schust., *Stictolejeunea* (Spruce) Schiffn., *Symbiezidium* Trevis., *Thysananthus* Lindenb., *Trachylejeunea* (Spruce) Schiffn. (incl. *Potamolejeunea* (Spruce) Lacout.), *Trocholejeunea* Schiffn., *Tuyamaella* S. Hatt., *Tuzibeanthus* S. Hatt., *Verdoornianthus* Gradst., *Vitalianthus* R.M. Schust. et Giancotti, *Xylolejeunea* X-L. He et Grolle

Order g. **Ptilidiales** Schljakov

Family 1. **Ptilidiaceae** H. Klinggr.

Ptilidium Nees

Family 2. **Neotrichocoleaceae** Inoue
Neotrichocolea S. Hatt., *Trichocoleopsis* S. Okamura
Family 3. **Herzogianthaceae** Stotler et Crand.-Stotl. in B. Goffinet et A.J. Shaw
Herzogianthus R.M. Schust.
Order h. **Jungermanniales** H. Klinggr.
Suborder h1. **Perssoniellineae** R.M. Schust.
Family 1. **Perssoniellaceae** R.M. Schust. ex Grolle
Perssoniella Herzog
Family 2. **Schistochilaceae** H. Buch
Gottschea Nees ex Mont. (incl. *Paraschistochila* R.M. Schust.), *Pachyschistochila* R.M. Schust. et J.J. Engel, *Pleurocladopsis* R.M. Schust., *Schistochila* Dumort.
Suborder h2. **Lophocoleineae** Schljakov (≡ Geocalycineae R.M. Schust.).
Family 3. **Pseudolepicoleaceae** Fulford et J. Taylor
Archeophylla R.M. Schust., *Blepharostoma* (Dumort.) Dumort., *Chaetocolea* Spruce, *Herzogiaria* Fulford ex Hässel, *Isophyllaria* E.A. Hodgs. et Allison, *Pseudolepicolea* Fulford et J. Taylor (incl. *Archeochaete* R.M. Schust., *Lophochaete* R.M. Schust.), *Temnoma* Mitt.
Family 4. **Trichocoleaceae** Nakai
Castanoclobus J.J. Engel et Glenny, *Eotrichocolea* R.M. Schust., *Leiomitra* Lindb., *Trichocolea* Dumort.
Family 5. **Grolleaceae** Solari ex R.M. Schust.
Grollea R.M. Schust.
Family 6. **Mastigophoraceae** R.M. Schust.
Dendromastigophora R.M. Schust., *Mastigophora* Nees
Family 7. **Herbertaceae** Müll. Frib. ex Fulford et Hatcher
Herbertus Gray, *Olgantha* R.M. Schust., *Triandrophyllum* Fulford et Hatcher
Family 8. **Vetaformataceae** Fulford et J. Taylor
Vetaforma Fulford et J. Taylor
Family 9. **Lepicoleaceae** R.M. Schust.
Lepicolea Dumort.
Family 10. **Phycolepidoziaceae** R.M. Schust.
Phycolepidozia R.M. Schust.
Family 11. **Lepidoziaceae** Limpr. in Cohn
Acromastigum A. Evans, *Amazoopsis* J.J. Engel et G.L.S. Merr., *Arachniopsis* Spruce, *Bazzania* Gray, *Chloranthelia* R.M. Schust., *Dendrobazzania* R.M. Schust. et W.B. Schofield, *Drucella* E.A. Hodgs., *Hyalolepidozia* S.W. Arnell ex Grolle, *Hygrolembidium* R.M. Schust., *Isolembidium* R.M. Schust., *Kurzia* G. Martens, *Lembidium* Mitt., *Lepidozia* (Dumort.) Dumort., *Monodactylopsis* (R.M. Schust.) R.M. Schust., *Mastigopelma* Mitt., *Megalembidium* R.M. Schust., *Micropterygium* Lindenb., Nees et Gottsche, *Mytilopsis* Spruce, *Neogrollea* E.A. Hodgs., *Odontoseries* Fulford, *Paracromastigum* Fulford et J. Taylor, *Protocephalozia* (Spruce) K.I. Goebel, *Pseudocephalozia* R.M. Schust., *Psiloclada* Mitt., *Pteropsiella* Spruce, *Sprucella* Steph., *Telaranea* Spruce ex Schiffn., *Zoopsidella* R.M. Schust., *Zoopsis* Hook. f. ex Gottsche, Lindenb. et Nees

Family 12. **Lophocoleaceae** Vanden Berghen in Robyns
Amphilophocolea R.M. Schust., *Chiloscyphus* Corda, *Clasmatocolea* Spruce, *Conoscyphus* Mitt., *Cyanolophocolea* R.M. Schust., *Evansianthus* R.M. Schust. et J.J. Engel (incl. *Austrolembidium* Hässel), *Hepatostolonophora* J.J. Engel et R.M. Schust., *Heteroscyphus* Schiffn. (incl. *Tetracymbaliella* Grolle), *Lamellocolea* J.J. Engel, *Leptophyllopsis* R.M. Schust., *Leptoscyphopsis* R.M. Schust., *Leptoscyphus* Mitt., *Lophocolea* (Dumort.) Dumort. (incl. *Campanocolea* R.M. Schust.), *Pachyglossa* Herzog et Grolle (incl. *Invisocaulis* R.M. Schust.), *Perdusenia* Hässel, *Physotheca* J.J. Engel et Gradst., *Pigafettoa* C. Massal., *Platycaulis* R.M. Schust., *Pseudolophocolea* R.M. Schust. et J.J. Engel, *Stolonivector* J.J. Engel, *Xenocephalozia* R.M. Schust.

Family 13. **Brevianthaceae** J.J. Engel et R.M. Schust.
Brevianthus J.J. Engel et R.M. Schust.

Family 14. **Chonecoleaceae** R.M. Schust. ex Grolle
Chonecolea Grolle

Family 15. **Plagiochilaceae** Müll. Frib. et Herzog in Müller
Acrochila R.M. Schust., *Chiastocaulon* Carl, *Dinckleria* Trevis. (*Proskauera* Heinrichs et J.J. Engel (?)), *Pedinophyllopsis* R.M. Schust. et Inoue, *Pedinophyllum* (Lindb.) Lindb., *Plagiochila* (Dumort.) Dumort. (incl. *Rhodoplagiochila* R.M. Schust., *Steereochila* Inoue, *Szweykowskia* Gradst. et E. Reiner), *Plagiochilidium* Herzog, *Plagiochilion* S. Hatt., *Xenochila* R.M. Schust.

Suborder h3. **Cephaloziineae** Schljakov (≡ Cephaloziineae R.M. Schust.)

Family 16. **Adelanthaceae** Grolle
Adelanthus Mitt. (incl. *Pseudomarsupidium* Herzog), *Calyptrocolea* R.M. Schust., *Wettsteinia* Schiffn.

Family 17. ***Jamesoniellaceae*** He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo
Anomacaulis (R.M. Schust.) Grolle, *Cryptochila* R.M. Schust., *Cuspidatula* Steph., *Denotarisia* Grolle, *Jamesoniella* (Spruce) Carrington, *Nothostrepta* R.M. Schust., *Pisanoa* Hässel, *Protosyzygiella* (Inoue) R.M. Schust., *Roivainenia* Perss., *Syzygiella* Spruce, *Vanaea* (Inoue et Gradst.) Inoue et Gradst.

Family 18. **Cephaloziaceae** Mig., Krypt.-Fl. Deutschl.
Alobiella (Spruce) Schiffn., *Alobiellopsis* R.M. Schust., *Anomoclada* Spruce, *Cephalozia* (Dumort.) Dumort., *Cladopodiella* H. Buch, *Fuscocephaloziopsis* Fulford, *Haesselia* Grolle et Gradst., *Hygrobiella* Spruce, *Iwatsukia* N. Kitag., *Metahygrobiella* R.M. Schust., *Nowellia* Mitt., *Odontoschisma* (Dumort.) Dumort., *Pleurocladula* Grolle, *Schiffneria* Steph., *Schofieldia* J.D. Godfrey, *Trabacellula* Fulford

Family 19. **Cephaloziellaceae** Douin
Allisoniella E.A. Hodgs. (incl. *Protomarsupella* R.M. Schust.), *Amphicephalozia* R.M. Schust., *Cephalojonesia* Grolle, *Cephalomitrion* R.M. Schust., *Cephaloziella* (Spruce) Schiffn., *Cephaloziopsis* (Spruce) Schiffn., *Cylindrocolea* R.M. Schust., *Gymnocoleopsis* (R.M. Schust.) R.M. Schust., *Kymatocalyx* Herzog (incl. *Stenorrhipis* Herzog)

Family 20. **Scapaniaceae** Mig. (incl. Chaetophyllopsidaceae R.M. Schust., Diplophyllaceae Potemk., Lophoziaceae Cavers)

Anastrepta (Lindb.) Schiffn., *Anastrophyllum* (Spruce) Steph., *Andrewsianthus* R.M. Schust. (incl. *Cephalolobus* R.M. Schust.), *Barbilophozia* Loeske, *Chaetophyllopsis* R.M. Schust., *Chandonanthus* Mitt., *Diplophyllum* (Dumort.) Dumort., *Douinia* (C.N. Jensen) H. Buch, *Gerhildiella* Grolle, *Gottschelia* Grolle, *Gymnocolea* (Dumort.) Dumort., *Hattoria* R.M. Schust., *Isopaches* H. Buch, *Krunodiplophyllum* Grolle, *Lophozia* (Dumort.) Dumort., *Macrodiplophyllum* (H. Buch) Perss., *Plicanthus* R.M. Schust., *Pseudocephaloziella* R.M. Schust., *Scapania* (Dumort.) Dumort., *Scapaniella* H. Buch, *Schistochilopsis* (N. Kitag.) Konst., *Sphenolobopsis* R.M. Schust. et N. Kitag., *Sphenolobus* (Lindb.) Berggr., *Tetralophozia* (R.M. Schust.) Schljakov, *Tritomaria* Schiffn. ex Loeske

Suborder h4. **Jungermanniineae** R.M. Schust. ex Stotler et Crand.-Stotl. in A. J. Shaw et B. Goffinet

Family 21. **Myliaceae** Schljakov

Leiomylia J.J. Engel et Braggins, *Mylia* Gray

Family 22. **Trichotemnomataceae** R.M. Schust.

Trichotemnoma R.M. Schust.

Family 23. **Balantiopsidaceae** H. Buch

Anisotachis R.M. Schust., *Acroscyphella* N. Kitag. et Grolle (≡ *Austroscyphus* R.M. Schust.), *Balantiopsis* Mitt., *Eoisotachis* R.M. Schust., *Hypoisotachis* (R.M. Schust.) J.J. Engel et G. L. S. Merr., *Isotachis* Mitt., *Neesioscyphus* Grolle, *Ruizanthus* R.M. Schust.

Family 24. **Acrobolbaceae** E.A. Hodgs.

Acrobolbus Nees, *Austrolophozia* R.M. Schust., *Enigmella* G.A. M.Scott et K.G. Beckm., *Goebelobryum* Grolle, *Lethocolea* Mitt. (incl. *Neoprasanthus* S. Winkl.), *Marsupidium* Mitt., *Tylimanthus* Mitt.

Family 25. **Blepharidophyllaceae** R.M. Schust.

Blepharidophyllum Ångstr., *Clandarium* (Grolle) R.M. Schust.

Family 26. **Arnelliaceae** Nakai

Arnellia Lindb., *Gongylanthus* Nees, *Southbya* Spruce, *Stephaniella* J.B. Jack, *Stephaniellidium* S. Winkl. ex Grolle

Family 27. **Jackiellaceae** R.M. Schust.

Jackiella Schiffn.

Family 28. **Calypogeiaceae** Arnell in Holmberg

Calypogeia Raddi, *Eocalypogeia* (R.M. Schust.) R.M. Schust., *Metacalypogeia* (S. Hatt.) Inoue, *Mnioloma* Herzog

Family 29. **Delavayellaceae** R.M. Schust.

Delavayella Steph., *Liochlaena* Nees

Family 30. **Jungermanniaceae** Rchb. (incl. Mesoptychiaceae Inoue et Steere)

Eremonotus Lindb. et Kaal. ex Pearson (incl. *Anomomarsupella* R.M. Schust.), *Hattoriella* (Inoue) Inoue, *Jungermannia* L., *Leiocolea* (Müll. Frib.) H. Buch, *Mesoptychia* (Lindb.) A. Evans

Family 31. **Solenostomataceae** Stotler et Crand.-Stotl.
Arctoscyphus Hässel, *Bragginsella* R.M. Schust., *Cryptocolea* R.M. Schust., *Cryptocoleopsis* Amak., *Cryptostipula* R.M. Schust., *Diplocolea* Amak., *Horikawaella* S. Hatt. et Amakawa, *Nardia* Gray (incl. *Apotomanthus* (Spruce) Schiffn.), *Scaphophyllum* Inoue, *Solenostoma* Mitt. (incl. *Plectocolea* (Mitt.) Mitt.)
Family 32. **Geocalycaceae** H. Klinggr.
Geocalyx Nees, *Harpanthus* Nees, *Notoscyphus* Mitt., *Saccogyna* Dumort., *Saccogynidium* Grolle
Family 33. **Gyrothyraceae** R.M. Schust.
Gyrothyra M. Howe
Family 34. **Antheliaceae** R.M. Schust.
Anthelia (Dumort.) Dumort.
Family 35. **Gymnomitriaceae** H. Klinggr.
Acrolophozia R.M. Schust., *Apomarsupella* R.M. Schust., *Gymnomitrion* Corda, *Herzogobryum* Grolle, *Lophonardia* R.M. Schust., *Marsupella* Dumort., *Nanomarsupella* (R.M. Schust.) R.M. Schust., *Nothogymnomitrion* R.M. Schust., *Paramomitrion* R.M. Schust., *Poeltia* Grolle, *Prasanthus* Lindb.

Division II. **BRYOPHYTA** Schimp.
Subdivision IIa. **TAKAKIOPHYTINA** Stech et W. Frey
Class A.**TAKAKIOPSIDA** Stech et W. Frey
Order a. **Takakiales** Stech et W. Frey
Family 1. **Takakiaceae** Stech et W. Frey
Takakia S. Hatt. et Inoue

Subdivision IIb. **SPHAGNOPHYTINA** Doweld
Class B. **SPHAGNOPSIDA** Ochyra
Order a. **Sphagnales** Limpr.
Family 1. **Sphagnaceae** Dumort.
Sphagnum L.
Family 2. **Flatbergiaceae** A.J. Shaw
Flatbergium A.J. Shaw
Family 3. **Ambuchananiaceae** Seppelt et H. A. Crum
Ambuchanania Seppelt et H.A. Crum, *Eosphagnum* A.J. Shaw

Subdivision IIc. **ANDREAEOPHYTINA** Goffinet, W.R. Buck et A. J. Shaw
Class C. **ANDREAEOPSIDA** J.H. Schaffn.
Order a. **Andreaeales** Limpr.
Family 1. **Andreaeaceae** Dumort.
Acroschisma (Hook. f. et Wilson) Lindl., *Andreaea* Hedw.

Subdivision IId. **ANDREAEOBRYOPHYTINA** Goffinet, W.R. Buck et A. J. Shaw
Class D. **ANDREAEOBRYOPSIDA** Goffinet et W.R. Buck

Order a. **Andreaeobryales** B.M. Murray
Family 1. **Andreaeobryaceae** Steere
Andreaeobryum Steere et B.M. Murray

Subdivision IIe. **BRYOPHYTINA** Engler
Class E. **OEDIPODIOPSIDA** Goffinet et W.R. Buck
Order a. **Oedipodiales** Goffinet et W.R. Buck
Family 1. **Oedipodiaceae** Schimp.
Oedipodium Schwägr.

Class F. **POLYTRICHOPSIDA** Doweld
Order a. **Polytrichales** M. Fleisch.
Family 1. **Polytrichaceae** Schwägr.
Alophozia Cardot, *Atrichopsis* Cardot, *Atrichum* P. Beauv., *Bartramiopsis* Kindb., *Dawsonia* R. Br., *Dendroligotrichum* (Müll. Hal.) Broth., *Hebantia* G.L. Sm., *Itatiella* G.L. Sm., *Lyellia* R.Br., *Meiotrichum* (G.L. Sm.) G.L. Sm., *Notoligotrichum* G.L. Sm., *Oligotrichum* Lam. et DC, *Plagioracelopus* G.L. Sm. Merr., *Pogonatum* P. Beauv., *Polytrichadelphus* (Müll. Hal.) Mitt., *Polytrichastrum* G.L. Sm., *Polytrichum* Hedw., *Pseudatrichum* Reimers, *Psilopilum* Brid., *Steereobryon* G.L. Sm.

Class G. **TETRAPHIDOPSIDA** Goffinet et W.R. Buck
Order a. **Tetraphidales** M. Fleisch.
Family 1. **Tetraphidaceae** Schimp.
Tetraphis Hedw., *Tetrodontium* Schwägr.

Class H. **BRYOPSIDA** Rothm.
Subclass H1. **Buxbaumiidae** Doweld
Order a. **Buxbaumiales** M. Fleisch.
Family 1. **Buxbaumiaceae** Schimp.
Buxbaumia Hedw.
Subclass H2. **Diphysciidae** Ochyra
Order b. **Diphysciales** M. Fleisch.
Family 1. **Diphysciaceae** M. Fleisch.
Diphyscium D. Mohr
Subclass H3. **Timmiidae** Ochyra
Order c. **Timmiales** Ochyra
Family 1. **Timmiaceae** Schimp.
Timmia Hedw.
Subclass H4. **Funariidae** Ochyra
Order d. **Gigaspermales** Goffinet, Wickett, O. Werner, Ros, A.J. Shaw et C.J. Cox
Family 1. **Gigaspermaceae** Lindb.
Chamaebryum Thér. et Dixon, *Costesia* Thér., *Gigaspermum* Lindb., *Lorentziella* Müll. Hal., *Oedipodiella* Dixon

Order e. **Encalyptales** Dixon
Family 1. **Bryobartramiaceae** Sainsb.
Bryobartramia Sainsb.
Family 2. **Encalyptaceae** Schimp.
Bryobrittonia R.S. Williams, *Encalypta* Hedw.
Order f. **Funariales** M. Fleisch.
Family 1. **Funariaceae** Schwägr.
Aphanorrhegma Sull., *Brachymeniopsis* Broth., *Bryobeckettia* Fife, *Clavitheca* O. Werner, Ros et Goffinet, *Cygnicollum* Fife et Magill, *Entosthodon* Schwägr., *Funaria* Hedw., *Funariella* Sérgio, *Goniomitrium* Hook. f. et Wilson, *Loiseaubryum* Bizot, *Nanomitriella* E.B. Bartram, *Physcomitrella* Bruch et Schimp., *Physcomitrellopsis* Broth. et Wager, *Physcomitridium* G. Roth, *Physcomitrium* (Brid.) Brid., *Pyramidula* Brid.
Family 2. **Disceliaceae** Schimp.
Discelium Brid.
Subclass H5. **Dicranidae** Doweld
Order g. **Scouleriales** Goffinet et W.R. Buck
Family 1. **Scouleriaceae** S.P. Churchill in Funk et D.R. Brooks
Scouleria Hook., *Tridontium* Hook. f.
Family 2. **Drummondiaceae** Goffinet
Drummondia Hook.
Order h. **Bryoxiphiales** H.A. Crum et L.E. Anderson
Family 1. **Bryoxiphiaceae** Besch.
Bryoxiphium Mitt.
Order i. **Grimmiales** M. Fleisch.
Family 1. **Grimmiaceae** Arn.
Bucklandiella Roiv., *Codriophorus* P. Beauv., *Dryptodon* Brid., *Grimmia* Hedw., *Leucoperichaetium* Magill, *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra et Ochyra, *Racomitrium* Brid., *Schistidium* Bruch et Schimp.
Family 2. **Ptychomitriaceae** Schimp.
Aligrimmia R.S. Williams, *Campylostelium* Bruch et Schimp., *Indusiella* Broth. et Müll. Hal., *Jaffueliobryum* Thér., *Ptychomitriopsis* Dixon, *Ptychomitrium* Fürnr.
Family 3. **Seligeriaceae** Schimp.
Blindia Bruch et Schimp., *Brachydontium* Fürnr., *Hymenolomopsis* Thér., *Notothamia* R. Ochyra et R.D. Seppelt, *Seligeria* Bruch et Schimp., *Trochobryum* Breidl. et Beck, *Valdonia* Ochyra
Order j. **Archidiales** Limpr.
Family 1. **Archidiaceae** Schimp.
Archidium Brid.
Order k. **Dicranales** H. Philib. ex M. Fleisch.
Family 1. **Fissidentaceae** Schimp.
Fissidens Hedw.

Family 2. **Hypodontiaceae** Stech et W. Frey
Hypodontium Müll. Hal.
Family 3. **Eustichiaceae** Broth.
Eustichia (Brid.) Brid.
Family 4. **Ditrichaceae** Limpr.
Astomiopsis Müll. Hal., *Bryomanginia* Thér., *Ceratodon* Brid., *Cheilothela* Broth., *Chrysoblastella* R.S. Williams, *Cladastomum* Müll. Hal., *Cleistocarpidium* Ochyra et Bednarek-Ochyra, *Crumuscus* W.R. Buck et Snider, *Cygniella* H.A. Crum, *Distichium* Bruch et Schimp., *Ditrichopsis* Broth., *Ditrichum* Hampe, *Eccremidium* Hook. f. et Wilson, *Garckea* Müll. Hal., *Kleioweisiopsis* Dixon, *Pleuriditrichum* A.L. Andrews et F.J. Herm., *Pleuridium* Rabenh., *Rhamphidium* Mitt., *Saelania* Lindb., *Skottsbergia* Cardot, *Strombulidens* W.R. Buck, *Trichodon* Schimp., *Tristichium* Müll. Hal., *Wilsoniella* Müll. Hal.
Family 5. **Bruchiaceae** Schimp.
Bruchia Schwägr., *Cladophascum* Sim, *Eobruchia* W.R. Buck, *Pringleella* Cardot, *Trematodon* Michx.
Family 6. **Rhachitheciaceae** H. Rob.
Hypnodontopsis Z. Iwats. et Nog., *Jonesiobryum* B.H. Allen et Pursell, *Rhachitheciopsis* P. de la Varde, *Rhachithecium* Le Jolis, *Tisserantiella* P. de la Varde, *Uleastrum* W.R. Buck, *Zanderia* Goffinet
Family 7. **Erpodiaceae** Broth.
Aulacopilum Wilson, *Erpodium* (Brid.) Brid., *Solmsiella* Müll. Hal., *Venturiella* Müll. Hal., *Wildia* Müll. Hal. et Broth.
Family 8. **Schistostegaceae** Schimp.
Schistostega D. Mohr
Family 9. **Viridivelleraceae** I.G. Stone
Viridivellus I.G. Stone
Family 10. **Rhabdoweisiaceae** Limpr.
Amphidium Schimp., *Arctoa* Bruch et Schimp., *Cynodontium* Schimp., *Dichodontium* Schimp., *Dicranoweisia* Milde, *Glyphomitrium* Brid., *Holodontium* (Mitt.) Broth., *Hymenoloma* Dusén, *Kiaeria* I. Hagen, *Oncophorus* (Brid.) Brid., *Oreas* Brid., *Oreoweisia* (Bruch et Schimp.) De Not., *Pseudohyophila* Hilp., *Rhabdoweisia* Bruch et Schimp., *Symblepharis* Mont., *Verrucidens* Cardot
Family 11. **Dicranaceae** Schimp.
Anisothecium Mitt., *Aongstroemia* Bruch et Schimp., *Aongstroemiopsis* M. Fleisch., *Braunfelsia* Paris, *Brotherobryum* M. Fleisch., *Bryotestua* Thér. et P. de la Varde, *Camptodontium* Dusén, *Campylopodium* (Müll. Hal.) Besch., *Chorisodontium* (Mitt.) Broth., *Cnestrum* I. Hagen, *Cryptodicranum* E.B. Bartram, *Dicnemon* Schwägr., *Dicranella* (Müll. Hal.) Schimp., *Dicranoloma* (Renauld) Renauld, *Dicranum* Hedw., *Diobelonella* Ochyra, *Eucamptodon* Mont., *Eucamptodontopsis* Broth., *Holomitriopsis* H. Rob., *Holomitrium* Brid., *Hygrodicranum* Cardot, *Leptotrichella* (Müll. Hal.) Lindb., *Leucoloma* Brid., *Macrodictyum* (Broth.) E.H. Hegew., *Mesotus* Mitt., *Mitrobryum* H. Rob., *Muscoherzogia* Ochyra, *Orthodicranum* (Bruch et Schimp.) Loeske,

Paraleucobryum (Limpr.) Loeske, *Parisia* Broth., *Platyneuron* (Cardot) Broth., *Pocsiella* Bizot, *Polymerodon* Herzog, *Pseudephemerum* (Lindb.) I. Hagen, *Pseudochorisodontium* (Broth.) C.H. Gao, Vitt, X.H. Fu et T. Cao, *Schliephackea* Müll. Hal., *Sclerodontium* Schwägr., *Sphaerothecium* Hampe, *Steyermarkiella* H. Rob., *Wardia* Harv. et Hook., *Werneriobryum* Herzog

Family 12. **Micromitriaceae** Smyth ex Goffinet et Budke

Micromitrium Austin

Family 13. **Leucobryaceae** Schimp.

Atractylocarpus Mitt., *Brothera* Müll. Hal., *Bryohumbertia* P. de la Varde et Thér., *Campylopodiella* Cardot, *Campylopus* Brid., *Cladopodanthus* Dozy et Molk., *Dicranodontium* Bruch et Schimp., *Leucobryum* Hampe, *Microcampylopus* (Müll. Hal.) Fleisch., *Ochrobryum* Mitt., *Pilopogon* Brid., *Schistomitrium* Dozy et Molk.

Family 14. **Calymperaceae** Kindb.

Arthrocormus Dozy et Molk., *Calymperes* Sw., *Exodictyon* Cardot, *Exostratum* L.T. Ellis, *Leucophanes* Brid., *Mitthyridium* H. Rob., *Octoblepharum* Hedw., *Syrrhopodon* Schwägr.

Order l. **Pottiales** M. Fleisch.

Family 1. **Pottiaceae** Schimp.

Acaulon Müll. Hal., *Acaulonopsis* R.H. Zander et Hedd., *Algaria* Hedd. et R.H. Zander, *Aloina* (Müll.Hal) Kindb., *Aloinella* Cardot, *Andina* J.A. Jiménez et M.J. Cano, *Anoectangium* Schwägr., *Aschisma* Lindb., *Barbula* Hedw., *Bellibarbula* P.C. Chen, *Bryoceuthospora* H.A. Crum et L.E. Anderson, *Bryoerythrophyllum* P.C. Chen, *Calymperastrum* I.G. Stone, *Calyptopogon* (Mitt.) Broth., *Chenia* R.H. Zander, *Chionoloma* Dixon, *Cinclidotus* P. Beauv., *Crossidium* Jur., *Crumia* W.B. Schofield, *Dialytrichia* (Schimp.) Limpr., *Didymodon* Hedw., *Dolotortula* R.H. Zander, *Ephemerum* Schimp., *Erythrophyllopsis* Broth., *Eucladium* Bruch et Schimp., *Exobryum* R.H. Zander, *Fuscobryum* R.H. Zander, *Ganguleea* R.H. Zander, *Geheebia* Schimp., *Gertrudiella* Broth., *Globulinella* Steere, *Guerramontesia* M.J. Cano, J.A. Jiménez, M.T. Gallego et J.F. Jiménez *Gymnostomiella* M. Fleisch., *Gymnobarbula* J. Kučera, *Gymnostomum* Nees et Hornsch., *Gyroweisia* Schimp., *Hennediella* Paris, *Hilpertia* R.H. Zander, *Hydrogonium* (Müll. Hal.) A. Jaeger, *Hymenostyliella* E.B. Bartram, *Hymenostylium* Brid., *Hyophila* Brid., *Hyophiladelphus* (Müll. Hal.) R.H. Zander, *Indopottia* A.E.D. Daniels, R.D.A. Raja et P. Daniels, *Lazarenkia* M.F. Boiko, *Leptobarbula* Schimp., *Leptodontiella* R.H. Zander et E.H. Hegew., *Leptodontium* (Müll. Hal.) Lindb., *Ludorugbya* Hedd. et R.H. Zander, *Luisierella* Thér. et P. de la Varde, *Microbryum* Schimp., *Mironia* R.H. Zander, *Molendoa* Lindb., *Nanomitriopsis* Cardot, *Neophoenix* R.H. Zander et During, *Pachyneuropsis* H.A. Mill., *Phascopsis* I.G. Stone, *Picobryum* R.H. Zander et Hedd., *Plaubelia* Brid., *Pleurochaete* Lindb., *Pottiopsis* Blockeel et A.J.E. Sm., *Pseudocrossidium* R.S. Williams, *Pseudosymblepharis* Broth., *Pterygoneurum* Jur., *Quaesticula* R.H. Zander, *Reimersia* P.C. Chen, *Rhexophyllum* Herzog, *Sagenotortula* R.H. Zander, *Saitobryum* R.H. Zander, *Sarconeurum* Bryhn, *Scopelophila* (Mitt.) Lindb., *Splachnobryum* Müll. Hal., *Stegonia* Venturi,

Stonea R.H. Zander, *Streblotrichum* P. Beauv., *Streptocalypta* Müll. Hal., *Streptopogon* Mitt., *Streptotrichum* Herzog, *Syntrichia* Brid., *Teniolophora* W.D. Reese, *Tetracoscinodon* R. Br., *Tetrapterum* A. Jaeger, *Timmiella* (De Not.) Schimp., *Tortella* (Lindb.) Limpr., *Tortula* Hedw., *Trachycarpidium* Broth., *Trachyodontium* Steere, *Trichostomopsis* Card., *Trichostomum* Bruch, *Triquetrella* Müll. Hal., *Tuerckheimia* Broth., *Uleobryum* Broth., *Vinealobryum* R.H. Zander, *Vrolijkheidia* Hedd. et R.H. Zander, *Weisiopsis* Broth., *Weissia* Hedw., *Weissiodicranum* W.D. Reese, *Willia* Müll. Hal.

Family 2. **Pleurophascaceae** Broth.

Pleurophascum Lindb.

Family 3. **Serpotortellaceae** W.D. Reese et R.H. Zander

Serpotortella Dixon

Family 4. **Mitteniaceae** Broth.

Mittenia Lindb.

Subclass H6. **Bryidae** Engl.

Superorder H6a. **Bryanae** (Engl.) Goffinet et W.R. Buck

Order m. **Splachnales** (M. Fleisch.) Ochyra

Family 1. **Splachnaceae** Grev. et Arn.

Aplodon R. Br., *Moseniella* Broth., *Splachnum* Hedw., *Tayloria* Hook., *Tetraplodon* Bruch et Schimp., *Voitia* Hornsch.

Family 2. **Meesiaceae** Schimp.

Amblyodon P. Beauv., *Leptobryum* (Bruch et Schimp.) Wilson, *Meesia* Hedw., *Neomeesia* Deguchi, *Paludella* Brid.

Order n. **Bryales** Limpr.

Family 1. **Catoscopiaceae** Broth.

Catoscopium Brid.

Family 2. **Pulchrinodaceae** D. Quandt, N.E. Bell et Stech

Pulchrinodus B. H. Allen

Family 3. **Bryaceae** Schwägr.

Acidodontium Schwägr., *Anomobryum* Schimp., *Brachymenium* Schwägr., *Bryum* Hedw., *Leptostomopsis* (Müll. Hal.) J.R. Spence et H.P. Ramsay, *Mniobryoides* Hörmann, *Ochiobryum* J.R. Spence et H.P. Ramsay, *Osculatia* De Not., *Perssonia* Bizot, *Ptychostomum* Hornsch., *Rhodobryum* (Schimp.) Limpr., *Roellobryon* R. Ochyra, *Rosulabryum* J.R. Spence

Family 4. **Phyllodrepaniaceae** Crosby

Mniomalia Müll. Hal., *Phyllodrepanium* Crosby

Family 5. **Pseudoditrichaceae** Steere et Z. Iwats.

Pseudoditrichum Steere et Z. Iwats.

Family 6. **Mniaceae** Schwägr.

Cinclidium Sw., *Cyrtomnium* Holmen, *Epipterygium* Lindb., *Leucolepis* Lindb., *Mielichhoferia* Nees et Hornsch., *Mnium* Hedw., *Orthomnion* Wilson, *Plagiomnium* T.J. Kop., *Pohlia* Hedw., *Pseudobryum* (Kindb.) T.J. Kop., *Pseudopohlia* R.S. Williams, *Rhizomnium* (Broth.) T.J. Kop., *Schizymenium* Harv., *Synthetodontium* Cardot, *Trachycystis* T.J. Kop.

Family 7. **Leptostomataceae** Schwägr.
Leptostomum R. Br.
Order o. **Bartramiales** D. Quandt, N.E. Bell et Stech
Family 1. **Bartramiaceae** Schwägr.
Anacolia Schimp., *Bartramia* Hedw., *Breutelia* (Bruch et Schimp.) Schimp., *Conostomum* Sw., *Fleischerobryum* Loeske, *Flowersia* D.G. Griffin et W.R. Buck, *Leiomela* (Mitt.) Broth., *Neosharpiella* H. Rob. et Delgad., *Philonotis* Brid., *Plagiopus* Brid.
Order p. **Orthotrichales** Dixon
Family 1. **Orthotrichaceae** Arn.
Cardotiella Vitt, *Ceuthotheca* Lewinsky, *Codonoblepharon* Schwägr., *Desmotheca* Lindb., *Florschuetziella* Vitt, *Groutiella* Steere, *Leiomitrium* Mitt., *Leratia* Broth. et Paris, *Macrocoma* (Müll. Hal.) Grout, *Macromitrium* Brid., *Matteria* Goffinet, *Orthotrichum* Hedw., *Pentastichella* Müll. Hal., *Pleurorthotrichum* Broth., *Schlotheimia* Brid., *Sehnemobryum* Lewinsky-Haapasaari et Hedenäs, *Stoneobryum* D.H. Norris et H. Rob., *Ulota* D. Mohr, *Zygodon* Hook. et Taylor
Order q. **Hedwigiales** Ochyra
Family 1. **Hedwigiaceae** Schimp.
Braunia Bruch et Schimp., *Bryowijkia* Nog., *Hedwigia* P. Beauv., *Hedwigidium* Bruch et Schimp., *Pseudobraunia* (Lesq. et James) Broth.
Family 2. **Helicophyllaceae** Broth.
Helicophyllum Brid.
Family 3. **Rhacocarpaceae** Kindb.
Pararhacocarpus Frahm, *Rhacocarpus* Lindb.
Order r. **Rhizogoniales** (M. Fleisch.) Goffinet et W.R. Buck
Family 1. **Rhizogoniaceae** Broth.
Calomnion Hook. f. et Wilson, *Cryptopodium* Brid., *Goniobryum* Lindb., *Pyrrhobryum* Mitt., *Rhizogonium* Brid.
Family 2. **Aulacomniaceae** Schimp.
Aulacomnium Schwägr., *Hymenodontopsis* Herzog, *Mesochaete* Lindb.
Family 3. **Orthodontiaceae** Goffinet
Hymenodon Hook. f. et Wilson, *Leptotheca* Schwägr., *Orthodontium* Wilson, *Orthodontopsis* Ignatov et B.C. Tan
Superorder H6b. **Hypnanae** W.R. Buck, Goffinet et A.J. Shaw
Order s. **Hypnodendrales** N.E. Bell, A.E. Newton et D. Quandt
Family 1. **Braithwaiteaceae** N.E. Bell, A.E. Newton et D. Quandt
Braithwaitea Lindb.
Family 2. **Racopilaceae** Kindb.
Powellia Mitt., *Powelliopsis* Zanten, *Racopilum* P. Beauv., *Timokoponenia* Zanten.
Family 3. **Pterobryellaceae** (Broth.) W.R. Buck et Vitt
Cyrtopodendron M. Fleisch., *Pterobryella* (Müll. Hal.) A. Jaeger, *Sciadocladus* Lindb. ex Kindb.

Family 4. **Hypnodendraceae** Broth.

Bescherellia Duby, *Cyrtopus* (Brid.) Hook. f., *Dendro-hypnum* Hampe, *Franciella* Thér., *Hypnodendron* (Müll. Hal.) Mitt., *Mniodendron* Lindb. ex Dozy et Molk., *Spiridens* Nees, *Touwiodendron* N.E. Bell, A.E. Newton et D. Quandt

Order t. **Ptychomniales** W.R. Buck, C.J. Cox, A.J. Shaw et Goffinet

Family 1. **Ptychomniaceae** M. Fleisch.

Cladomnion Hook. f. et Wilson, *Cladomniopsis* M. Fleisch., *Dichelodontium* Broth., *Endotrichellopsis* During, *Euptychium* Schimp., *Garovaglia* Endl., *Glyphotheciopsis* Pedersen et A.E. Newton, *Glyphothecium* Hampe, *Hampeella* Müll. Hal., *Ombronesus* N.E. Bell, Pedersen et A.E. Newton, *Ptychomniella* (Broth.) W.R. Buck, C.J. Cox, A.J. Shaw et Goffinet, *Ptychomnion* (Hook. f. et Wilson) Mitt., *Tetraphidopsis* Broth. et Dixon

Order u. **Hookeriales** M. Fleisch.

Family 1. **Hypopterygiaceae** Mitt.

Arbusculohypopterygium Stech, T. Pfeiffer et W. Frey, *Canalohypopterygium* W. Frey et Schaepe, *Catharomnion* Hook. f. et Wilson, *Cyathophorum* P. Beauv., *Dendrocyathophorum* Dixon, *Dendrohypopterygium* Kruijer, *Hypopterygium* Brid., *Lopidium* Hook. f. et Wilson

Family 2. **Saulomataceae** W.R. Buck, C.J. Cox, A.J. Shaw et Goffinet

Ancistrodes Hampe, *Sauloma* (Hook. f. et Wilson) Mitt., *Vesiculariopsis* Broth.

Family 3. **Daltoniaceae** Schimp.

Achrophyllum Vitt et Crosby, *Adelothecium* Mitt., *Beeveria* Fife, *Benitotania* H. Akiyama, T. Yamag. et Suleiman, *Bryobrothera* Thér., *Calyptrochaeta* Desv., *Crosbya* Vitt, *Daltonia* Hook. et Taylor, *Distichophyllidium* M. Fleisch., *Distichophyllum* Dozy et Molk., *Ephemeropsis* K.I. Goebel, *Leskeodon* Broth., *Leskeodontopsis* Zanten, *Metadistichophyllum* Nog. et Z. Iwats.

Family 4. **Schimperobryaceae** W.R. Buck, C.J. Cox, A.J. Shaw et Goffinet.

Schimperobryum Margad.

Family 5. **Hookeriaceae** Schimp.

Crossomitrium Müll. Hal., *Hookeria* Sm.

Family 6. **Leucomiaceae** Broth.

Leucomium Mitt., *Rhynchostegiopsis* Müll. Hal., *Tetrastichium* (Mitt.) Cardot

Family 7. **Pilotrichaceae** Kindb.

Actinodontium Schwägr., *Amblytropis* (Mitt.) Broth., *Brymela* Crosby et B.H. Allen, *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt., *Callicostellopsis* Broth., *Cyclodictyon* Mitt., *Diploneuron* E.B. Bartram, *Helicoblepharum* (Mitt.) Broth., *Hemiragis* (Brid.) Besch., *Hookeriopsis* (Besch.) A. Jaeger, *Hypnella* (Müll. Hal.) A. Jaeger, *Lepidopilidium* (Müll. Hal.) Broth., *Lepidopilum* (Brid.) Brid., *Neohypnella* E.B. Bartram, *Philophyllum* Müll. Hal., *Pilotrichidium* Besch., *Pilotrichum* P. Beauv., *Stenodesmus* (Mitt.) A. Jaeger, *Stenodictyon* (Mitt.) A. Jaeger, *Thamniopsis* (Mitt.) M. Fleisch., *Trachyxiphium* W.R. Buck

Order v. **Hypnales** (M. Fleisch.) W.R. Buck et Vitt

Family 1. **Rutenbergiaceae** M. Fleisch.

Neorutenbergia Bizot et Pócs, *Pseudocryphaea* Broth., *Rutenbergia* Besch.

Family 2. **Trachylomataceae** W.R. Buck et Vitt
Trachyloma Brid.
Family 3. **Rhizofabroniaceae** Huttunen, Ignatov, D. Quandt et Hedenäs.
Rhizofabronia (Broth.) Fleisch.
Family 4. **Fontinalaceae** Schimp.
Brachelyma Cardot, *Dichelyma* Myrin, *Fontinalis* Hedw.
Family 5. **Climaciaceae** Kindb.
Climacium F. Weber et D. Mohr, *Pleuroziopsis* E. Britton
Family 6. **Amblystegiaceae** G. Roth
Amblystegium Schimp., *Anacamptodon* Brid., *Bryostreimannia* Ochyra, *Campyliadelphus* (Kindb.) R.S. Chopra, *Campylium* (Sull.) Mitt., *Conardia* H. Rob., *Cratoneuron* (Sull.) Spruce, *Cratoneuropsis* (Broth.) M. Fleisch., *Drepanocladus* (Müll. Hal.) G. Roth, *Gradsteinia* Ochyra, *Hygroamblystegium* Loeske, *Hygrohypnella* Ignatov et Ignatova, *Hygrohypnum* Lindb., *Hypnobartlettia* Ochyra, *Koponenia* Ochyra, *Leptodictyum* (Schimp.) Warnst., *Limbella* (Müll. Hal.) Müll. Hal., *Limprichtia* Loeske, *Ochyraea* Váňa, *Palustriella* Ochyra, *Pictus* C.C. Towns., *Pseudoamblystegium* Vanderpoorten et Hedenäs, *Pseudo-calliergon* (Limpr.) Loeske, *Pseudocampylium* Vanderpoorten et Hedenäs, *Pseudohygrohypnum* Kanda, *Sanionia* Loeske, *Sasaokaea* Broth., *Sciaromiella* Ochyra, *Sciaromiopsis* Broth., *Scorpidium* (Schimp.) Limpr., *Sinocalliergon* Sakurai, *Serpoleskea* (Limpr.) Loeske, *Vittia* Ochyra
Family 7. **Calliergonaceae** Vanderpoorten, Hedenäs, C.J. Cox et A.J. Shaw.
Calliergon (Sull.) Kindb., *Hamatocaulis* Hedenäs, *Loeskypnum* H.K.G. Paul, *Straminergon* Hedenäs, *Warnstorfia* Loeske
Family 8. **Helodiaceae** Ochyra
Actinothuidium (Besch.) Broth., *Bryochenea* C.H. Gao et K.C. Chang, *Helodium* Warnst.
Family 9. **Leskeaceae** Schimp.
Claopodium (Lesq. et James) Renauld et Cardot, *Fabronidium* Müll. Hal., *Haplocladium* (Müll. Hal.) Müll. Hal., *Hylocomiopsis* Cardot, *Leptocladium* Broth., *Leptopterigynandrum* Müll. Hal., *Lescuraea* Bruch et Schimp., *Leskea* Hedw., *Leskeadelphus* Herzog, *Leskeella* (Limpr.) Loeske, *Lindbergia* Kindb., *Mamillariella* Laz., *Orthoamblystegium* Dixon et Sakurai, *Platylomella* A.L. Andrews, *Pseudoleskea* Bruch et Schimp., *Pseudoleskeella* Kindb., *Pseudoleskeopsis* Broth., *Ptychodium* Schimp., *Rigodiadelphus* Dixon, *Rozea* Besch., *Schwetschkea* Müll. Hal.
Family 10. **Thuidiaceae** Schimp.
Abietinella Müll. Hal., *Boulaya* Cardot, *Cyrto-hypnum* (Hampe) Hampe et Lorentz, *Fauriella* Besch., *Pelekium* Mitt., *Rauiella* Reimers, *Thuidiopsis* (Broth.) M. Fleisch., *Thuidium* Bruch et Schimp.
Family 11. **Regmatodontaceae** Broth.
Regmatodon Brid., *Yunnanobryon* Shevock, Ochyra, S. He et D.G. Long

Family 12. **Stereophyllaceae** W.R. Buck et Ireland

Catagoniopsis Broth., *Entodontopsis* Broth., *Eulacophyllum* W.R. Buck et Ireland, *Juratzkaea* Lorentz, *Pilosium* (Müll. Hal.) M. Fleisch., *Sciuroleskea* Broth., *Stenocarpidium* Müll. Hal., *Stereophyllum* Mitt.

Family 13. **Brachytheciaceae** G. Roth.

Aerobryum Dozy et Molk., *Aerolindigia* M. Menzel, *Brachytheciastrum* Ignatov et Huttunen, *Brachythecium* Schimp., *Bryhnia* Kaurin, *Bryoandersonia* H. Rob., *Cirriphyllum* Grout, *Clasmatodon* Hook. f. et Wilson, *Donrichardsia* H.A. Crum et L.E. Anderson, *Eriodon* Mont., *Eurhynchiadelphus* Ignatov et Huttunen, *Eurhynchiastrum* Ignatov et Huttunen, *Eurhynchiella* M. Fleisch., *Eurhynchium* Bruch et Schimp., *Flabellidium* Herzog, *Frahmiella* Ignatov, Y.F. Wang et Vanderpoorten, *Hedenaesia* Huttunen et Ignatov, *Hedenasiastrum* Ignatov et Vanderpoorten, *Helicodontium* Schwägr., *Homalotheciella* (Cardot) Broth., *Homalothecium* Schimp., *Juratzkaeella* W.R. Buck, *Kindbergia* Ochyra, *Lindigia* Hampe, *Mandoniella* Herzog, *Meteoridium* (Müll. Hal.) Manuel, *Microeurhynchium* Ignatov et Vanderpoorten, *Myuroclada* Besch., *Nobregaea* Hedenäs, *Okamuraea* Broth., *Oxyrrhynchium* (Schimp.) Warnst., *Palamocladium* Müll. Hal., *Plasteurhynchium* Broth., *Platyhypnidium* M. Fleisch., *Pseudopleuropus* Takaki, *Pseudorhynchostegiella* Ignatov et Vanderpoorten, *Pseudoscleropodium* (Limpr.) M. Fleisch., *Remyella* Müll. Hal., *Rhynchostegiella* (Schimp.) Limpr., *Rhynchostegium* Bruch et Schimp., *Sainthelenia* Ignatov et M. Wigginton, *Schimperella* Thér., *Sciuro-hypnum* (Hampe) Hampe, *Scleropodium* Bruch et Schimp., *Scorpiurium* Schimp., *Squamidium* (Müll. Hal.) Broth., *Stenocarpidiopsis* M. Fleisch., *Tomenthypnum* Loeske, *Zelometeorium* Manuel

Family 14. **Meteoriaceae** Kindb.

Aerobryidium M. Fleisch., *Aerobryopsis* M. Fleisch., *Barbella* M. Fleisch., *Barbellopsis* Broth., *Chrysocladium* M. Fleisch., *Cryptopapillaria* M. Menzel, *Diaphanodon* Renauld et Cardot, *Duthiella* Renauld, *Floribundaria* M. Fleisch., *Lepyrodontopsis* Broth., *Meteoriopsis* Broth., *Meteorium* (Brid.) Dozy et Molk., *Neodicladiella* W.R. Buck, *Neonoguchia* S.H. Lin, *Pseudospiridentopsis* (Broth.) M. Fleisch., *Pseudotrachypus* P. de la Varde et Thér., *Sinskea* W.R. Buck, *Toloxis* W.R. Buck, *Trachycladiella* (M. Fleisch.) M. Menzel et W. Schultze-Motel, *Trachypodopsis* M. Fleisch., *Trachypus* Reinw. et Hornsch.

Family 15. **Myriniaceae** Schimp.

Austinia Müll. Hal., *Macgregorella* E.B. Bartram, *Merrilliobryum* Broth., *Myrinia* Schimp., *Nematocladia* W.R. Buck

Family 16. **Fabroniaceae** Schimp.

Dimerodontium Mitt., *Fabronia* Raddi, *Ischyrodon* Müll. Hal., *Levierella* Müll. Hal.

Family 17. **Hypnaceae** Schimp.

Acritodon H. Rob., *Andoa* Ochyra, *Austrohondaella* Z. Iwats., H.P. Ramsay et Fife, *Bardunovia* Ignatov et Ochyra, *Breidleria* Loeske, *Bryocrumia* L.E. Anderson, *Buckiella* Ireland, *Callicladium* H.A. Crum, *Calliergonella* Loeske,

Campylophyllopsis W.R. Buck, *Campylophyllum* (Schimp.) M. Fleisch., *Caribaeohypnum* Ando et Higuchi, *Chryso-hypnum* (Hampe) Hampe, *Crepidophyllum* Herzog, *Ctenidiadelphus* M. Fleisch., *Cyathothecium* Dixon, *Dacryophyllum* Ireland, *Ectropotheciella* M. Fleisch., *Ectropotheciopsis* (Broth.) M. Fleisch., *Ectropothecium* Mitt., *Elharveya* H.A. Crum, *Elmeriobryum* Broth., *Entodontella* M. Fleisch., *Eurohypnum* Ando, *Foreauella* Dixon et P. de la Varde, *Gammiella* Broth., *Giraldiella* Müll. Hal., *Gollania* Broth., *Hageniella* Broth., *Homomallium* (Schimp.) Loeske, *Hondaella* Dixon et Sakurai, *Horridohypnum* W.R. Buck, *Hyocomium* Bruch et Schimp., *Hypnum* Hedw., *Irelandia* W.R. Buck, *Leiodontium* Broth., *Leptoischyrodon* Dixon, *Macrothamniella* M. Fleisch., *Mahua* W.R. Buck, *Microctenidium* M. Fleisch., *Mittenothamnium* Henn., *Nanothecium* Dixon et P. de la Varde, *Phyllodon* Bruch et Schimp., *Plagiotheciopsis* Broth., *Platygyriella* Cardot, *Podperaea* Z. Iwats. et Glime, *Pseudohypnella* (M. Fleisch.) Broth., *Ptilium* De Not., *Pylaisia* Schimp., *Rhacopilopsis* Renauld et Cardot, *Rhizohypnella* M. Fleisch., *Sclerohypnum* Dixon, *Stenotheciopsis* Broth., *Stereodon* (Brid.) Mitt., *Stereodontopsis* R.S. Williams, *Syringothecium* Mitt., *Taxiphyllopsis* Higuchi et Deguchi, *Taxiphyllum* M. Fleisch., *Vesicularia* (Müll. Hal.) Müll. Hal., *Wijkiella* Bizot et Lewinsky

Family 18. **Catagoniaceae** W.R. Buck et Ireland

Catagonium Broth.

Family 19. **Pterigynandraceae** Schimp.

Habrodon Schimp., *Heterocladium* Bruch et Schimp., *Iwatsukiella* W.R. Buck et H.A. Crum, *Myurella* Bruch et Schimp., *Pterigynandrum* Hedw., *Trachyphyllum* A. Geep

Family 20. **Hylocomiaceae** M. Fleisch.

Ctenidium Mitt., *Hylocomiastrum* Broth., *Hylocomium* Bruch et Schimp., *Leptocladiella* M. Fleisch., *Leptohymenium* Schwägr., *Loeskeobryum* Broth., *Macrothamnium* M. Fleisch., *Meteoriella* S. Okamura, *Neodolichomitra* Nog., *Orontobryum* M. Fleisch., *Pleurozium* Mitt., *Puiggariopsis* M. Menzel, *Rhytidiadelphus* (Limpr.) Warnst., *Rhytidiopsis* Broth., *Schofieldiella* W.R. Buck

Family 21. **Rhytidiaceae** Broth.

Rhytidium (Sull.) Kindb.

Family 22. **Symphyodontaceae** M. Fleisch.

Chaetomitriopsis M. Fleisch., *Chaetomitrium* Dozy et Molk., *Dimorphocladon* Dixon, *Symphyodon* Mont., *Trachythecium* M. Fleisch., *Unclejackia* Ignatov, T. Kop. et D. Norris

Family 23. **Plagiotheciaceae** M. Fleisch.

Herzogiella Broth., *Isopterygiopsis* Z. Iwats., *Myurella* Bruch et Schimp., *Orthothecium* Bruch et Schimp., *Plagiothecium* Bruch et Schimp., *Platydictya* Berk., *Pseudotaxiphyllum* Z. Iwats., *Rectithecium* Hedenäs et Huttunen, *Struckia* Müll. Hal.

Family 24. **Entodontaceae** Kindb.

Entodon Müll. Hal., *Erythrodontium* Hampe, *Mesonodon* Hampe, *Pylaisiobryum* Broth.

Family 25. **Pylaisiadelphaceae** Goffinet et W.R. Buck

Aptychella (Broth.) Herzog, *Brotherella* M. Fleisch., *Clastobryopsis* M. Fleisch., *Clastobryum* Dozy et Molk., *Heterophyllium* (Schimp.) Kindb., *Isocladiella* Dixon, *Isocladiellopsis* B. Tan, T.J. Kop. et D.H. Norris, *Isopterygium* Mitt., *Mastopoma* Cardot, *Platygyrium* Bruch et Schimp., *Pterogonidium* Broth., *Pseudotrismegistia* H. Akiyama et Tsubota, *Pylaisiadelpha* Cardot, *Taxitheliella* Dixon, *Taxithelium* Mitt., *Trismegistia* (Müll. Hal.) Müll. Hal., *Wijkia* H.A. Crum, *Yakushimabryum* H. Akiyama, Y. Chang, *Yamagushi* et B.C. Tan.

Family 26. **Sematophyllaceae** Broth.

Acanthorrhynchium M. Fleisch., *Acroporium* Mitt., *Allioniellopsis* Ochyra, *Aptychopsis* (Broth.) M. Fleisch., *Chionostomum* Müll. Hal., *Clastobryella* M. Fleisch., *Clastobryophilum* M. Fleisch., *Colobodontium* Herzog, *Donnellia* Austin, *Hydropogon* Brid., *Hydropogonella* Cardot, *Macrohymenium* Müll. Hal., *Meiotheciella* B.C. Tan, W.B. Schofield et H.P. Ramsay, *Meiothecium* Mitt., *Papillidiopsis* (Broth.) W.R. Buck et B.C. Tan, *Paranapiacabaea* W.R. Buck et Vital, *Potamium* Mitt., *Pterogoniopsis* Müll. Hal., *Piloecium* (Müll. Hal.) Broth., *Radulina* W.R. Buck et B.C. Tan, *Rhaphidostichum* M. Fleisch., *Schraderella* Müll. Hal., *Schroeterella* Herzog, *Sematophyllum* Mitt., *Timotimius* W.R. Buck, *Trichosteleum* Mitt., *Trolliella* Herzog, *Warburgiella* Müll. Hal.

Family 27. **Cryphaeaceae** Schimp.

Cryphaea D. Mohr, *Cryphaeophilum* M. Fleisch., *Cryphidium* (Mitt.) A. Jaeger, *Cyptodon* (Broth.) M. Fleisch., *Cyptodontopsis* Dixon, *Dendroalsia* E. Britton, *Dendrocryphaea* Broth., *Dendropogonella* E. Britton, *Pilotrichopsis* Besch., *Schoenobryum* Dozy et Molk., *Sphaerotheciella* M. Fleisch.

Family 28. **Prionodontaceae** Broth.

Prionodon Müll. Hal.

Family 29. **Leucodontaceae** Schimp.

Antitrichia Brid., *Dozya* Sande Lac., *Eoleucodon* H.A. Mill. et H. Whittier, *Leucodon* Schwägr., *Nogopterium* Crosby et W.R. Buck, *Pterogoniadelphus* M. Fleischer, *Scabridens* E.B. Bartram

Family 30. **Pterobryaceae** Kindb.

Calyptothecium Mitt., *Cryptogonium* (Müll. Hal.) Hampe, *Henicodium* (Müll. Hal.) Kindb., *Hildebrandtiella* Müll. Hal., *Jaegerina* Müll. Hal., *Micralsopsis* W.R. Buck, *Muellerobryum* M. Fleisch., *Neolindbergia* M. Fleisch., *Orthorrhynchidium* Renauld et Cardot, *Orthostichidium* Dusén, *Orthostichopsis* Broth., *Osterwaldiella* Broth., *Penzigiella* M. Fleisch., *Pireella* Cardot, *Pseudocryptogonium* Akiyama et B.C. Tan, *Pseudopterobryum* Broth., *Pterobryidium* Broth. et Watts, *Pterobryon* Hornsch., *Pterobryopsis* M. Fleisch., *Renauldia* Müll. Hal., *Rhabdodontium* Broth., *Spiridentopsis* Broth., *Symphysodon* Dozy et Molk., *Symphysodontella* M. Fleisch.

Family 31. **Phyllogoniaceae** Kindb.

Phyllogonium Brid.

Family 32. **Orthorrhynchiaceae** S.H. Lin
Orthorrhynchium Reichardt
Family 33. **Lepyrodontaceae** Broth.
Lepyrodon Hampe
Family 34. **Neckeraceae** Schimp.
Alleniella S. Olsson, Enroth et D. Quandt, *Baldwiniella* M. Fleisch., *Bryolawtonia* D.H. Norris et Enroth, *Caduciella* Enroth, *Circulifolium* S. Olsson, Enroth et D. Quandt, *Crassiphyllum* Ochyra, *Cryptoleptodon* Renauld et Cardot, *Curvicladium* Enroth, *Dixonia* Horik. et Ando, *Dolichomitra* Broth., *Echinodiopsis* S. Olsson, Enroth et D. Quandt, *Exsertotheca* S. Olsson, Enroth et D. Quandt, *Handeliobryum* Broth., *Himantocladium* (Mitt.) M. Fleisch., *Homalia* (Brid.) Bruch et Schimp., *Homaliodendron* M. Fleisch., *Hydrocryphaea* Dixon, *Isodrepanium* (Mitt.) E. Britton, *Metaneckera* Steere, *Neckera* Hedw., *Neckeropsis* Reichardt, *Neomacounia* Ireland, *Noguchiodendron* Ninh et Pócs, *Orthostichella* Müll. Hal., *Pendulothecium* Enroth et S. He, *Pinnatella* M. Fleisch., *Porotrichodendron* M. Fleisch., *Porotrichopsis* Broth. et Herzog, *Porotrichum* (Brid.) Hampe, *Shevockia* Enroth et Ji, *Thamnobryum* Nieuwl., *Thamnomalia* S. Olsson, Enroth et D. Quandt, *Touwia* Ochyra
Family 35. **Echinodiaceae** Broth.
Echinodium Jur.
Family 36. **Leptodontaceae** Schimp.
Alsia Sull., *Forsstroemia* Lindb., *Leptodon* D. Mohr, *Taiwanobryum* Nog.
Family 37. **Lembophyllaceae** Broth.
Acrocladium Mitt., *Bestia* Broth., *Camptochaete* Reichardt, *Dolichomitriopsis* S. Okamura, *Fallaciella* H.A. Crum, *Fifea* H.A. Crum, *Isothecium* Brid., *Lembophyllum* Lindb., *Looseria* (Thér.) D. Quandt, S. Huttunen, Tangney et Stech, *Neobarbella* Nog., *Pilotrichella* (Müll. Hal.) Besch., *Rigodium* Schwägr., *Tripterocladium* (Müll. Hal.) A. Jaeger, *Weymouthia* Broth.
Family 38. **Myuriaceae** M. Fleisch.
Eumyurium Nog., *Myurium* Schimp., *Oedicladium* Mitt., *Palisadula* Toyama
Family 39. **Anomodontaceae** Kindb.
Anomodon Hook. et Taylor, *Bryonorrisia* L.R. Stark et W.R. Buck, *Chileobryon* Enroth, *Curviramea* H.A. Crum, *Haplohymenium* Dozy et Molk., *Herpetineuron* (Müll. Hal.) Cardot, *Schwetschkeopsis* Broth.
Family 40. **Miyabeaceae** Enroth, S. Olsson, Buchbender, Hedenäs, Huttunen et D. Quandt
Bissetia Broth., *Homaliadelphus* Dixon et P. de la Varde, *Miyabea* Broth.
Family 41. **Theliaceae** M. Fleisch.
Thelia Sull.
Family 42. **Microtheciellaceae** H.A. Mill. et A.J. Harr.
Microtheciella Dixon
Family 43. **Sorapillaceae** M. Fleisch.
Sorapilla Spruce et Mitt.

Division III. **ANTHOCEROTOPHYTA** Stotl. et Crand.-Stotl.
Class A. **LEIOSPOROCEROTOPSIDA** Stotl. et Crand.-Stotl.
Order a. **Leiosporocerotales** Hässel
Family 1. **Leiosporocerotaceae** Hässel ex Ochyra
Leiosporoceros Hässel

Class B. **ANTHOCEROTOPSIDA** Jancz. ex Stotl. et Crand.-Stotl.
Subclass B1. **Anthocerotidae** Rosenv. corr. Prosk. emend Duff et al.
Order a. **Anthocerotales** Limpr. in Cohn.
Family 1. **Anthocerotaceae** Dumort. corr. Trevis. emend Hässel
Anthoceros L., *Folioceros* D.C. Bharadwaj, *Sphaerosporoceros* Hässel
Subclass B2. **Notothylatidae** Duff, J.C. Villarreal, Cargill et Renzaglia
Order b. **Notothyladales** Hyvönen et Piippo
Family 1. **Notothyladaceae** (Milde) Müll. Frib. ex Prosk. emend. Hässel
Subfamily 1a. **Notothylatoideae** Grolle
Notothylas Sull. ex A. Gray
Subfamily 1b. **Phaeocerotoideae** Hässel
Phaeoceros Prosk., *Paraphymatoceros* Hässel, *Hattorioceros* (J. Haseg.) J. Haseg., *Mesoceros* Piippo
Subclass B3. **Dendrocerotidae** Duff, J.C. Villarreal, Cargill et Renzaglia
Order c. **Dendrocerotales** Hässel emend. Duff et al.
Family 1. **Dendrocerotaceae** (Milde) Hässel emend Duff et al.
Subfamily 1a. **Dendrocerotoideae** R.M. Schust.
Dendroceros Nees, *Megaceros* Campbell, *Nothoceros* (R.M. Schust.) J. Haseg.
Subfamily 1b. **Phaeomegacerotoideae** Duff, J.C. Villarreal, Cargill et Renzaglia
Phaeomegaceros Duff, J.C. Villarreal, Cargill et Renzaglia
Order d. **Phymatocerotales** Duff, J.C. Villarreal, Cargill et Renzaglia
Family 1. **Phymatocerotaceae** Duff, J.C. Villarreal, Cargill et Renzaglia
Phymatoceros Stotler, Doyle et Crandall-Stotler emend. Duff et al.

Subkingdom β. **LYCOPODIOBIOTINA** Doweld
† Division IV. **LANGIOPHYTOPHYTA** Doweld
† Class A. **LANGIOPHYTOPSIDA** Doweld
† Order a. **Lyonophytales** Doweld
† Family 1. **Lyonophytaceae** Doweld
† *Lyonophyton* Remy et Remy (incl. † *Aglaophyton* D.S. Edwards)
† Order b. **Langiophytales** Doweld
† Family 1. **Langiophytaceae** Doweld
† *Caia* Fanning et al., † *Horneophyton* Bargh. et Darrah, † *Hostinella* Barrande ex D.R.J. Stur, † *Langiophyton* Remy et Hass., † *Pectinophyton* O.A. Høeg, † *Salopella* Edwards et Richardson,† *Taeniocrada* D. White,† *Tarrantia* Fanning et al.,† *Tortilicaulis* D.S. Edwards

† Division V. **RHYNIOPHYTA** Cronq., Takht. et Zimmerm.
- † Class A. **RHYNIOPSIDA** Kryshtofovich
  - † Order a. **Rhyniales** Zimmerm.
    - † Family 1. **Rhyniaceae** Kidston et Lang
      - † *Huvenia* Hass et W. Remy, † *Rhynia* Kidst. et W.H. Lang (incl. † *Remyophyton* Kerp et al.), † *Sciadophyton* Steinrnann emend. Krausel et. Weyland, † *Stockmansella* Fairon-Dem.
  - † Order b. **Taeniocradales** Němejc
    - † Family 1. **Taeniocradaceae** Němejc
      - † *Huia* Geng
  - † Order c. **Yarraviales** Novák
    - † Family 1. **Yarraviaceae** Darrah (≡ † Hedeiaceae Němejc)
      - † *Yarravia* Němejc (incl. † *Hedeia* Cookson)
  - † Order d. **Cooksoniales** Doweld
    - † Family 1. **Cooksoniaceae** H. Banks ex D. Edwards
      - † *Aberlemnia* Gonez et Gerrienne, † *Cooksonia* W.H. Lang emend. Gonez et Gerrienne, † *Uskiella* Shute et D. Edwards, † *Yunia* S.G. Hao et C.B. Beck
    - † Family 2. **Renaliaceae** Doweld
      - † *Renalia* Gensel., † *Sartilmania* Fairon-Dem.

- † Class B. **TRIMEROPHYTOPSIDA** A.S. Foster et Gifford
  - † Order a. **TRIMEROPHYTALES** H. Banks ex S.V. Meyen
    - † Family 1. **Trimerophytaceae** Bierhorst
      - † *Euphyllophyton* Hao et Beck, † *Oocampsa* H.N. Andrews, P.G. Gensel et A.E. Kasper (?), † *Pauthecophyton* J.Z. Xue, S.G.Hao, X. Zhu et D.M. Wang., † *Psilophyton* Dawson emend. Hueber et H.P. Banks, † *Pertica* Kasper et H.N Andrews, † *Trimerophyton* C.A. Hopping

† Division VI. **ZOSTEROPHYLLOPHYTA** H. Bold
- † Class A. **ZOSTEROPHYLLOPSIDA** Foster et Gifford
  - † Order a. **Zosterophyllales** Bierhorst
    - † Family 1. **Zosterophyllaceae** Kräusel in Verdoorn
      - † *Zosterophyllum* Penh., † *Adoketophyton* C.S. Li et D. Edwards, † *Discalis* S.G.Hao, † *Distichophytum* Mägd. (?), † *Nothia* Lyon ex El-Saadawy et Lacy
  - † Order b. **Sawdoniales** Kenrick et Crane
    - † Family 1. **Hsueaceae** Kenrick et Crane
      - † *Hsua* De M.Wang, S.G. Hao et Q. Wang
    - † Family 2. **Sawdoniaceae** Kenrick et Crane
      - † *Sawdonia* F.M. Hueber
    - † Family 3. **Gosslingiaceae** H. Banks in Drake
      Gosslingia Heard

† Class B. **BARINOPHYTOPSIDA** S.V. Meyen
† Order a. **Barinophytales** Høeg ex Doweld
† Family 1. **Barinophytaceae** Høeg ex H. Banks
† *Barinophyton* White emend. Brauer, † *Protobarinophyton* Brauer, † *Krithodeophyton* D. Edwards

Division VII. **LYCOPODIOPHYTA** Cronquist, Takht. et W. Zimm.
Class A. **LYCOPODIOPSIDA** Bartl.
Order a. **Lycopodiales** DC. ex Bercht. et J. Presl
Family 1. **Lycopodiaceae** P. Beauv. ex Mirb. in Lam. et Mirb. (incl. Huperziaceae Rothm., Phylloglosaceae G. Kunze)
Huperzia Bernh., *Lycopodiella* Holub, *Lycopodium* L., *Phylloglossum* Kunze, † *Lycopodites* Brongn., † *Sagenaria* Brongn.
† Family 2. **Lycopodiopsidacea** Chaloner in Boureau
† *Lycopodiopsis* Renault
† Order b. **Drepanophycales** Pichi-Sermolli
† Family 1. **Drepanophycaceae** Kräusel et Weyland
† *Baragwanathia* Lang et Cookson, † *Drepanophycus* Göppert
† Family 2. **Asteroxylaceae** Kidtson et Lang (incl. † Colpodexylaceae Němejc)
† *Asteroxylon* Kidston et Lang, † *Colpodexylon* Banks, † *Tastaephyton* Senkevitsch
† Order c. **Protolepidodendrales** Koidzumi
† Family 1. **Archaeosigillariaceae** Koidzumi ex Nakai
† *Archaeosigillaria* Lejal
† Family 2. **Protolepidodendraceae** Zimmerm.
† *Baragwanathia* Lang et Cookson, † *Leclercqia* H. Banks, Bonamo et J. Grierson, † *Protolepidodendron* Krejči
† Family 3. **Eleutherophyllaceae** Kräusel et Weyl.
† *Eleutherophyllum* Stur, † *Zimmermannia* W. Gothan et Zimmermann
† Family 4. **Atasudendraceae** (Jurina) Senkevitsch et Jurina
† *Atasudendron* Senkevitsch et Jurina
† Family 5. **Blasariaceae** Senkevitsch (incl. † Barrandeinaceae Kräusel et Weyl.)
† *Barrandeina* D.R.J. Stur, † *Barrandeinopsis* A.N. Kristofovic in M.A. Rzonsnickaja et V.S. Melescenko, † *Blasaria* Zalessky emend. Senkevitsch, † *Broeggeria* Nathorst, † *Duisbergia* R. Kräusel et H. Weyland
† Family 6. **Jurinodendraceae** Doweld (≡ † Cyclostigmataceae Gothan in Potonié)
† *Jurinodendron* Doweld (≡ † *Cyclostigma* Baily)
† Family 7. **Omphalophloiaceae** Nakai (≡ † Pinakodendraceae Chaloner in Boureau)
† *Caenodendron* M.D. Zalessky, † *Omphalophloios* Nakai, † *Phialophloios* Hörich, † *Pinakodendron* C.E. Weiss in C.E. Weiss et T. Sterzel, † *Thaumasiodendron* Boureau
† Family 8. **Leptophloeaceae** Kräusel et Weyl.
† *Leptophloeum* J.W. Dawson, † *Sajakia* M.A. Senkevitsch

† Family 9. **Lepidosigillariaceae** Kräusel et Weyl.
† *Lepidosigillaria* Kräusel et Weyl., † *Libyaria* A. Lejal-Nicol, † *Prelepidodenron* P. Danzé-Corsin
† Family 10. **Sublepidodendraceae** Kräusel et Weyl.
† *Prelepidodendropsis* M.A. Senkevitsch in A.M. Grigor'eva et al., † *Shundia* A.L. Jurina, † *Sublepidodendron* A.G. Nathorst ex M. Hirmer, † *Tancrea* Puengeler

Class B. **ISOËTOPSIDA** Rolle
Order a. **Selaginellales** Bartl.
Family 1. **Selaginellaceae** Willk.
Selaginella P. Beauv.
† Family 2. **Kossoviellaceae** Petrosjan
† *Kossoviella* Petrosjan in Petrosjan et Kossovoj
† Family 3. **Miadesmiaceae** G.M. Smith
† *Miadesmia* C.-E. Bertrand
† Order b. **Lepidodendrales** Stewart
† Family 1. **Lepidodendraceae** Endl. (incl. † Siggilariaceae Unger in Endl., † Flemingitaceae B. Thomas et Brack-Hanes)
† *Bothrodendron* Hildreth, † *Hizemodendron* Bateman, † *Lepidodendron* Sternberg, † *Lepidodendropsis* Lutz, † *Lepidophloios* Sternberg et al., † *Lepidostrobus* Brongniart, † *Maubasia* Senkevitsch, † *Paralycopodites* Morey et Morey, † *Sigillaria* Brongniart, † *Sporangiostrobus* Bode, † *Stigmaria* Brongn., † *Sublepidophloios* Sterzel, † *Ulodendron* Lindl.
† Family 2. **Diaphorodendraceae** DiMichele et R. Bateman
† *Diaphorodendron* DiMichele emend. DiMichele et Bateman.
† Family 3. **Spenceritaceae** B. Thomas et Brack-Hanes ex Doweld (≡ † Bothrodendraceae Potonié)
† *Arthrocladion* Sauveur, † *Bothrodendron* Lindley et W. Hutton, † *Bothrostrobus* A.G. Nathorst ex M.D. Zalessky, † *Spencerites* D.H. Scott
† Family 4. **Diplotegiaceae** C.E.I. von Eichwald
† *Diplotegium* Corda
† Family 5. **Diploxylaceae** Corda
† *Diploxylon* Corda
† Family 6. **Tessellariaceae** C.E.I. von Eichwald
† *Tessellaria* (W.P. Schimper et A. Mougeot) C.E.I. von Eichwald
† Order c. **Pleuromeiales** Zimmerm.
† Family 1. **Pleuromeiaceae** Potonié
† *Pleuromeia* Neuburg.
Order d. **Isoëtales** Bartl.
† Family 1. **Chaloneriaceae** Pigg et G.W. Rothwell (incl. † Takhtajanodoxaceae N.S. Snigirevskaya)
† *Bodeodendron* R.H. Wagner et E. Spinner, † *Chaloneria* Pigg et G.W. Rothwell, † *Polysporia* Newberry, † *Sporangiostrobus* Bode, † *Takhtajanodoxa* N.S. Snigirevskaya

† Family 2. **Nathorstianaceae** Němejc
† *Nathorstiana* Richt.
† Family 3. **Suavitasaceae** J. Rice., G.W. Rothwell, G. Mapes et R.H. Mapes
† *Suavitas* J. Rice., G.W. Rothwell, G. Mapes et R.H. Mapes
Family 4. **Isoëtaceae** Rchb.
Isoëtes L.

Subkingdom γ. **PTERIDOBIOTINA** Britton et A. Brown
Superdivision γ1. **PTERIDOPHYTANAE** Doweld
Division VIII. **MONILOPHYTA** Cantino et Donoghue
Class A. **PSILOTOPSIDA** D.H. Scott
Order a. **Ophioglossales** Link
Family 1. **Ophioglossaceae** Martinov
Cheiroglossa C. Presl, *Botrychium* Michx. (incl. *Botrypus* Michx., *Sceptridium* Lyon), *Helminthostachys* Kaulf., *Mankyua* B.Y. Sun, M.H. Kim et C.H. Kim, *Ophioglossum* L. (incl. *Ophioderma* (Blume) Endl.)
Order b. **Psilotales** Prantl
Family 1. **Psilotaceae** J.W.Griff. et Henfr. (incl. Timesipteridaceae Nakai)
Psilotum L., *Tmesipteris* Bernh.

Class B. **EQUISETOPSIDA** C. Agardh
Order a. **Equisetales** DC. ex Bercht.
† Family 1. **Autophyllitaceae** Nakai
† *Autophyllites* Grand'Eury
† Family 2. **Asterocalamitaceae** Hirmer
† *Asterocalamites* Schimper
† Family 3. **Calamostachyaceae** S.V. Meyen (incl. † Archaeocalamitaceae Stur, † Calamitaceae Unger, † Calamocarpaceae Doweld, † Kallostachyaceae Doweld)
† *Annularia* Walton, † *Archaeocalamites* Stur, † *Asterophyllites* Brongniart, † *Astromyelon* Williams (incl. † *Arthropitys* Goepp.), † *Calamites* Stur, † *Calamocarpon* Baxter, † *Calamostachys* Schimper in Schimper et Schenk, † *Cingularia* C.E. Weiss, † *Kallostachys* Brush et Barghoorn, † *Mazostachys* Kosanke, † *Paleostachya* Presl in Sternberg (?)
† Family 4. **Gondwanostachyaceae** S.V. Meyen (≡ † Phyllothecaceae Gothan in Gürich)
† *Gondwanostachys* S.V. Meyen, † *Phyllotheca* Brongiart
† Family 5. **Tchernoviaceae** S.V. Meyen
† *Tschernovia* M.F. Neuburg, † *Equisetinostachys* Rassk.
† Family 6. **Manchurostachyaceae** Grauvogel-Stamm
† *Manchurostachys* Kon'no
† Family 7. **Konnostachyaceae** Doweld (≡ † Neurophyllaceae Kon'no)
† *Konnostachys* Doweld (≡ † *Neurophyllum* Kon'no)
† Family 8. **Notocalamitaceae** Rigby
† *Notocalamites* Rigby

† Family 9. **Echinostachyaceae** Grauvogel-Stamm
† *Echinostachys* Brongniart
Family 10. **Equisetaceae** Michx. ex DC.
Equisetum L., † *Equisetites* Sternberg (?)
† Order b. **Pseudoborniales** Nathorst.
† Family 1. **Pseudoborniaceae** Nathorst.
† *Pseudobornia* Nathorst.
† Order c. **Sphenophyllales** Seward.
† Family 1. **Sphenophyllaceae** Brong. (incl. † Bowmanitaceae S.V. Meyen, † Cheirostrobaceae D.H. Scott, † Lilpopiaceae Lipiarski)
† *Bowmanites* Binney, † *Cheirostrobus* D.H. Scott, † *Lilpopia* Conert et Schaarschmidt, † *Mesidiophyton* G.A. Leisman, † *Rotularia* Sternberg, † *Sphenophyllum* König
† Order d. **Cladoxylales** Zimmerm.
† Family 1. **Cladoxylaceae** Unger (incl. † Pseudosporochnaceae Hirmer in Wettst., † Steloxylaceae Arnold ex Doweld)
† *Cladoxylon* Unger, † *Pseudosporochnus* (Stur) Potonié et Bernard, † *Schizoxylon* F.J.A.N. Unger in R. Richter et F.J.A.N. Unger, † *Steloxylon* Solms-Laubach, † *Xenocladia* Arnold
† Family 2. **Iridopteridaceae** Arnold (incl. † Arachnoxylaceae Arnold)
† *Arachnoxylon* Read, † *Iridopteris* Arnold
† Family 3. **Hyeniaceae** Hirmer in Wettst. (incl. † Calamophytaceae Kräusel et Weyl. (≡ † Protohyeniaceae Nakai))
† *Hyenia* Kräusel et Weyl., † *Calamophyton* Kräusel et Weyl.

Class C. **MARATTIOPSIDA** Doweld
Order a. **Marattiales** Link
† Family 1. **Ptychocarpaceae** Doweld
† *Ptychocarpus* C. Weiss.
† Family 2. **Asterothecaceae** Sze Xingjian et LI Xing-xue (incl. Tieteaceae Němejc)
† *Asterotheca* Gilbert, † *Caulopteris* Lindley et Hutton, † *Pecopteris* Göpp., † *Psaronius* Unger, † *Scolecopteris* (Zenker) Millay, † *Tietea* Mendes, † *Trithecopteris* D.D. Pant et L. Misra
Family 3. **Marattiaceae** Kaulf. (incl. Angiopteridaceae Fée ex Bommer, Christenseniaceae Ching, Danaceae C. Agardh.)
Angiopteris Hoffm., *Christensenia* Maxon (≡ *Kaulfussia* C. Presl), *Danaea* Smith, *Eupodium* J. Sm., *Marattia* Swartz, *Ptisana* Murdock
† Family 4. **Weichseliaceae** Zimmerm.
† *Weichselia* Stiehler
† Order b. **Zygopteridales** Emberger
† Family 1. **Zygopteridaceae** P. Bertrand ex B. Sahni
† *Alloiopteris* R. Potonié, † *Asterochlaenopsis* B. Sahni, † *Austroclepsis* B. Sahni, † *Biscalitheca* Mamay, † *Brittsia* D. White, † *Clepsydropsis* Unger, † *Corynepteris* Baily, † *Diplolabis* Renault, † *Protoclepsydropsis* Hirmer, † *Symplocopteris* Hueber et Galtier, † *Yulebacaulis* Tidwell et Rozefelds, † *Zygopteris* Williamson

† Family 2. **Rhacophytaceae** Krausel et Weyland
† *Rhacophyton* Crép.
† Family 3. **Tedeleaceae** Eggert et T.N. Taylor (incl. † Senftenbergiaceae Reed)
† *Senftenbergia* Corda, † *Tedelea* D.A. Eggert et T.N. Taylor
† Family 4. **Psalixochlaenaceae** Holmes (incl. † Anachoropteridaceae P. Bertrand, † Grammatopteridaceae Němejc)
† *Anachoropteris* Corda, † *Calopteris* Corda, † *Chorionepteris* Corda, † *Grammatopteris* Renault, † *Norwoodia* G.W. Rothwell, † *Protothamnopteris* Beck, † *Psalixochlaena* H.S. Holden, † *Selenochlaena* Corda, † *Sonapteris* Pšenička, Bek et Rößler, † *Tracheotheca* Oliver, † *Tubicaulis* Cotta
† Family 5. **Sermayaceae** Eggert et Delevoryas (incl. † Neomariopteridaceae Doweld)
† *Doneggia* G.W. Rothwell, † *Neomariopteris* P.K. Maithy (≡ † *Damudopteris* D.D. Pant et P.K. Khare), † *Sermaya* Eggert et Delevoryas
† Order c. **Stauropteridales** Emberger
† Family 1. **Stauropteridaceae** Posthumus (incl. † Urnatopteridaceae Doweld, † Crossothecaceae Doweld, † Discopteridaceae Doweld)
† *Crossotheca* R. Zeiller, † *Discopteris* Stur., † *Stauropteris* E.W. Binney, † *Gillespiea* A.C. Smith, † *Rowleya* A.G. Long, † *Urnatopteris* R. Kidston,
† Family 2. **Botryopteridiaceae** Doweld (≡ † Botryopteridaceae Renault)
† *Botryopteridium* Doweld (≡ † *Botryopteris* Renault), † *Parabotryopteridium* Doweld, † *Primofilix* Doweld

Class D. **Polypodiopsida** Cronquist, Takht. et Zimmerm
Order a. **Osmundales** Link
Family 1. **Osmundaceae** Martinov (incl. † Guaireaceae R. Herbst)
† *Anomopteris* Brongniart, † *Aurealcaulis* W.D. Tidwell et L.R. Parker, † *Chasmatopteris* M.D. Zalessky, † *Donwelliacaulis* S.R. Ash, † *Guairea* R. Herbst, *Leptopteris* Blume, † *Luneajonesii* W.D. Tidwell, *Osmunda* L., † *Osmundacaulis* C.N. Miller, † *Osmundacidites* R.A. Couper, *Osmundastrum* C. Presl, † *Osmundites* Unger, *Todea* Bernh., † *Osmundopsis* T. M. Harris, † *Paleosmunda* Gould, † *Thamnopteris* (C. Presl) C. Presl, † *Todites* A. C. Seward, † *Zalesskya* R. Kidston et D.T. Gwynne-Vaughan
Order b. **Hymenophyllales** A.B. Frank in J. Leunis
Family 1. **Hymenophyllaceae** Mart. (incl. † Hymenophyllitaceae C. Presl in Sternb.)
Abrodictyum C. Presl, *Callistopteris* Copel., *Cephalomanes* C. Presl, *Crepidomanes* (C. Presl) C. Presl, *Didymoglossum* Desv., *Hymenophyllum* Sm., † *Hymenophyllites* Göppert, *Polyphlebium* Copel., *Trichomanes* L., *Vandenboschia* Copel.
Order c. **Gleicheniales** Schimp.
Family 1. **Gleicheniaceae** C. Presl (incl. † Oligocarpaceae Doweld)
Dicranopteris Bernh., *Diplopterygium* (Diels) Nakai, *Gleichenia* Smith, *Gleichenella* Ching, † *Oligocarpia* Göppert, *Sticherus* C. Presl, *Stromatopteris* Mettenius

Family 2. **Dipteridaceae** Seward et E. Dale (incl. † Camptopteridaceae Krassilov in M.N. Gramm et Krassilov, Cheiropleuriaceae Nakai)
† *Camptopteris* K. B. Presl in Sternberg, *Cheiropleuria* C. Presl, † *Clathropteris* Brongniart, † *Dictyophyllum* Lindley et Hutton, *Dipteris* Reinwardt, † *Goeppertella* S. Ôishi et K. Yamasita, † *Hausmannia* Dunker (incl. † *Protorhipis* Andrae), † *Taipingchangella* Yang Xianhe, † *Thaumatopteris* Göppert
Family 3. **Matoniaceae** C. Presl
Matonia R. Br. ex Wall., *Phanerosorus* Copel.
Order d. **Salviniales** Bartl. in Mart.
† Family 1. **Hydropteridiaceae** Doweld (≡ † Hydropteridaceae Rothwell et Stockey)
† *Hydropteridium* Doweld (≡ † *Hydropteris* Rothwell et Stockey non Kondinskaja), † *Sagenopteris* K.B. Presl in Sternberg
† Family 2. **Heroleandraceae** Krassilov et L.B. Golovneva
† *Heroleandra* Krassilov et L.B. Golovneva
Family 3. **Marsileaceae** Mirb. in Lam. et Mirb
Marsilea L., *Pilularia* L., *Regnellidium* Lindm., † *Regnellites* Y. Toshihiro et M. Kato, † *Rodeites* Sahni
Family 4. **Salviniaceae** Martinov
Azolla Lam., *Salvinia* Ség.
Order e. **Schizaeales** Schimp.
† Family 1. **Acrostichopteridaceae** Reed
† *Acrostichopteris* Fontaine, † *Pelletieria* Seward, † *Schizaeopsis* E.W. Berry
† Family 2. **Tempskyaceae** Reed
† *Tempskya* Corda
† Family 3. **Klukiaceae** Reed
† *Klukia* Andrz. ex DC., † *Naktongia* S. Ôishi, † *Ruffordia* A.C. Seward, † *Schizaeopteris* M. Stopes et Fujii
† Family 4. **Cynepteridaceae** S.R. Ash
† *Cynepteris* S.R. Ash
Family 5. **Lygodiaceae** M. Roem.
Lygodium Sw.
Family 6. **Schizaeaceae** Kaulf.
Actinostachys Wallich, *Schizaea* Sm.
Family 7. **Anemiaceae** Link
Anemia Sw., † *Protornithopteris* C.F. Reed
Order f. **Cyatheales** A.B. Frank in J. Leunis
† Family 1. **Tanydoraceae** J. Skog
† *Tanydorus* J. Skog
Family 2. **Loxsomataceae** C. Presl
Loxsoma R.Br. ex A. Cunn., *Loxsomopsis* Christ
Family 3. **Plagiogyriaceae** Bower
Plagiogyria (Kunze) Mett.
Family 4. **Metaxyaceae** Pic. Serm.
Metaxya C. Presl

Family 5. **Dicksoniaceae** M.R. Schomb. (incl. Lophosoriaceae Pic. Serm.)
Calochlaena (Maxon) M.D. Turner et R.A. White, *Dicksonia* L'Hér., *Lophosoria* C. Presl
Family 6. **Thyrsopteridaceae** C. Presl
Thyrsopteris Kunze
Family 7. **Cyatheaceae** Kaulf. (incl. Hymenophyllopsidaceae Pic. Serm.)
Alsophila R. Brown, † *Alsophilocaulis* C.A. Menéndez, † *Cibotiocaulis* Ogura, *Cnemidaria* Presl, *Cyathea* J. E. Smith (incl. *Hymenophyllopsis* Goebel), *Gymnosphaera* Blume, † *Oguracaulis* W.D. Tidwell, H. Nishida et N. Webster, *Sphaeropteris* Bernh.
Family 8. **Culcitaceae** Pic. Serm.
Culcita C. Presl
Family 9. **Cibotiaceae** Korall in A.R. Sm. et al.
Cibotium Kaulf.
Order g. **Polypodiales** Link
Family 1. **Lonchitidaceae** C. Presl ex M.R. Schomb.
Lonchitis L.
Family 2. **Saccolomataceae** Doweld et Reveal
Orthiopteris Copel., *Saccoloma* Kaulf.
Family 3. **Cystodiaceae** J.R. Croft
Cystodium J. Sm.
Family 4. **Lindsaeaceae** C. Presl ex M.R. Schomb.
Lindsaea Dryander ex Sm., *Nesolindsaea* Lehtonen et Christenh., *Odontosoria* Fée, *Osmolindsaea* (K.U. Kramer) Lehtonen et Christenh., *Sphenomeris* Maxon, *Tapeinidium* (C. Presl) C. Chr., *Xyropteris* K.U. Kramer
Family 5. **Dennstaedtiaceae** Lotsy
Blotiella Tryon, *Dennstaedtia* Bernh., *Histiopteris* (J. Agardh) J. Sm., *Hypolepis* Bernh., *Leptolepia* Prantl, *Microlepia* C. Presl, *Monachosorum* Kunze, *Paesia* St.-Hil., *Oenotrichia* Copel., *Pteridium* Gled. ex Scop.
Family 6. **Pteridaceae** E.D.M. Kirchn.
Subfamily 6a. **Cryptogrammoideae** S. Linds
Coniogramme Fée, *Cryptogramma* R. Br., *Llavea* Lag.
Subfamily 6b. **Ceratopteridoideae** (J. Sm.) R.M. Tryon
Acrostichum L., *Ceratopteris* Brongn.
Subfamily 6c. **Pteridoideae** C.Chr. ex Crabbe
Actiniopteris Link, *Anogramma* Link, *Aspleniopsis* Mett. ex Kuhn, *Austrogramme* E. Fourn., *Cerosora* (Baker) Domin, *Cosentinia* Todaro, *Jamesonia* Hook. et Grev., *Nephopteris* Lell., *Onychium* Kaulf., *Pityrogramma* Link, *Pteris* L., *Pterozonium* Fée, *Syngramma* J. Sm., *Taenitis* Willd. ex Schkuhr
Subfamily 6d. **Cheilanthoideae** W.C. Shieh
Adiantopsis Fée, *Aleuritopteris* Fée, *Argyrochosma* (J. Sm.) Windham, *Aspidotis* (Nutt. ex Hooker) Copel., *Astrolepis* D.M. Benham et Windham, *Bommeria* E. Fourn. in Baillon, *Calciphilopteris* Yesilyurt et H. Schneid., *Cassebeera* Kaulf., *Cheilanthes* Sw., *Cheiloplecton* Fée, *Doryopteris* J. Sm., *Hemionitis* L.,

Mildella Trev., *Notholaena* R. Br., *Paraceterach* Copel., *Paragymnopteris* K.H. Shing, *Pellaea* Link, *Pentagramma* Yatsk., *Trachypteris* André ex Christ, *Tryonella* Pic. Serm.

Subfamily 6e. **Vittarioideae** (C. Presl) Crabbe

Adiantum L., *Ananthacorus* Underw. et Maxon ex Maxon, *Anetium* Splitg., *Antrophyum* Kaulf., *Haplopteris* C. Presl, *Hecistopteris* J. Sm. in Benth., *Monogramma* Comm. ex Schkuhr, *Polytaenium* Desv., *Radiovittaria* (Benedict) E.H. Crane, *Rheopteris* Alston., *Scoliosorus* T. Moore, *Vittaria* Sm.

Family 7. **Cystopteridaceae** (Payer) Schmakov

Acystopteris Nakai, *Cystoathyrium* Ching, *Cystopteris* Bernh., *Gymnocarpium* Newman

Family 8. **Aspleniaceae** Newman

Asplenium L., *Hymenasplenium* Hayata

Family 9. **Diplaziopsidaceae** X.C. Zhang et Christenh.

Diplaziopsis C. Chr., *Homalosorus* Small ex Pic.Serm.

Family 10. **Thelypteridaceae** Ching ex Pic. Serm.

Cyclosorus Link, *Macrothelypteris* (H. Itô) Ching, *Phegopteris* (C. Presl) Fée, *Pseudophegopteris* Ching, *Thelypteris* Schmid.

Family 11. **Woodsiaceae** Herter

Cheilanthopsis Hieron., *Hymenocystis* C.A. Mey., *Protowoodsia* Ching, *Woodsia* R. Br.

Family 12. **Rhachidosoraceae** X.C. Zhang

Rhachidosorus Ching

Family 13. **Onocleaceae** Pic. Serm.

Matteuccia Tod., *Onoclea* L., *Onocleopsis* Ballard, *Pentarhizidium* Hayata

Family 14. **Blechnaceae** Newman

Blechnum L. (incl. *Doodia* R. Br.), *Brainea* J. Sm., *Pteridoblechnum* Hennipma, *Sadleria* Kaulf., *Salpichlaena* J. Sm, *Steenisioblechnum* Hennipman, *Stenochlaena* J. Sm., *Woodwardia* Sm. (incl. *Lorinseria* C. Presl)

Family 15. **Athyriaceae** Alston

Anisocampium C. Presl, *Athyrium* Roth, *Cornopteris* Nakai, *Deparia* Hooker et Grev., *Diplazium* Sw.

Family 16. **Hypodematiaceae** Ching

Didymochlaena Desv., *Hypodematium* Kunzea, *Leucostegia* C. Presl

Family 17. **Dryopteridaceae** Herter

Subfamily 17a. **Dryopteridoideae** B.K. Nayar

Acrophorus C. Presl, *Acrorumohra* (H. Itô) H. Itô in Nakai et Honda, *Arachniodes* Blume, *Coveniella* Tindale, *Ctenitis* (C. Chr.) C. Chr. in Tardieu et C. Chr., *Cyrtogonellum* Ching, *Cyrtomidictyum* Ching, *Cyrtomium* C. Presl, *Diacalpe* Blume, *Dryopolystichum* Copel., *Dryopsis* Holttum et P.J. Edwards, *Dryopteris* Adanson (incl. *Adenoderris* J. Sm. p.p., *Revwattsia* D.L. Jones, *Stenolepia* Alderw.), *Leptorumohra* (H. Itô) H. Itô in Nakai et Honda, *Lithostegia* Ching, *Peranema* D. Don, *Phanerophlebia* C. Presl, *Polystichopsis* (J. Sm.) Holttum, *Polystichum* A.W. Roth (incl. *Adenoderris* J. Sm. p.p.)

Subfamily 17b. **Elaphoglossoideae** (Pic. Serm.) Crabbe, Jermy et Mickel
Arthrobotrya J. Sm., *Bolbitis* Schott, *Cyclodium* C. Presl, *Elaphoglossum* Schott ex J. Sm., *Lastreopsis* Ching, *Lomagramma* J. Sm., *Maxonia* C. Chr., *Megalastrum* Holttum, *Mickelia* R.C. Moran, *Olfersia* Raddi, *Polybotrya* Humb. et Bonpl. ex Willd., *Rumohra* Raddi, *Stigmatopteris* C. Chr., *Teratophyllum* Mett. ex Kuhn

Family 18. **Lomariopsidaceae** Alston
Cyclopeltis J. Sm., *Dracoglossum* Christenhusz, *Lomariopsis* Fée, *Thysanosoria* Gepp in Gibbs

Family 19. **Nephrolepidaceae** Pic. Serm.
Nephrolepis Schott

Family 20. **Tectariaceae** Panigrahi
Aenigmopteris Holttum, *Arthropteris* J. Sm. in Hook. f., *Hypoderris* R. Br. ex Hooker, *Pleocnemia* C. Presl, *Psammiosorus* C. Chr., *Psomiocarpa* C. Presl, *Pteridrys* C. Chr. et Ching, *Tectaria* Cav., *Triplophyllum* Holttum, *Wagneriopteris* Á. Löve et D. Löve

Family 21. **Oleandraceae** Ching ex Pic. Serm
Oleandra Cav.

Family 22. **Davalliaceae** M.R. Schomb.
Araiostegia Copel., *Davallia* Sm., *Humata* Cav., *Paradavallodes* Ching,

Family 23. **Polypodiaceae** J. Presl et C. Presl.

Subfamily 23a. **Loxogrammoideae** H. Schneid.
Loxogramme (Blume) C.Presl (incl. *Dictymia* Sm.)

Subfamily 23b. **Drynarioideae** Crabbe, Jermy et Mickel
Aglaomorpha Schott, *Arthromeris* (T. Moore) J. Sm., *Christiopteris* Copel., *Drynaria* (Bory) J. Sm., *Gymnogrammitis* Griffith, *Paraselliguea* Hovenkamp, *Phymatopteris* Pic. Serm., *Polypodiopteris* C.F. Reed, *Selliguea* Bory

Subfamily 23c. **Platycerioideae** B.K. Nayar
Platycerium Desv., *Pyrrosia* Mirbel in Lam. et Mirbel

Subfamily 23d. **Microsoroideae** B.K. Nayar
Dendroconche Copel., *Goniophlebium* (Blume) C. Presl, *Kaulinia* Nayar, *Kontumia* S.K. Wu et P.K. Lôc, *Lecanopteris* Reinw., *Lemmaphyllum* C. Presl, *Lepisorus* (J. Sm.) Ching, *Lepidomicrosorium* Ching et K.H. Shing, *Leptochilus* Kaulf., *Microsorum* Link, *Neocheiropteris* Christ, *Neolepisorus* Ching, *Paragramma* (Blume) T. Moore, *Phymatosorus* Pic. Serm., *Podosorus* Holttum, *Thylacopteris* Kunze ex J. Sm., *Tricholepidium* Ching

Subfamily 23e. **Polypodioideae** B.K. Nayar
Acrosorus Copel., *Adenophorus* Gaudich., *Calymmodon* C. Presl, *Campyloneurum* C. Presl, *Ceradenia* L.E. Bishop, *Chrysogrammitis* Parris, *Cochlidium* Kaulfuss, *Ctenopterella* Parris, *Dasygrammitis* Parris, *Enterosora* Baker, *Grammitis* Sw., *Lellingeria* A.R. Sm. et R.C. Moran, *Leucotrichum* Labiak, *Luisma* M.T. Murillo et A.R. Sm., *Melpomene* A.R. Sm. et R.C. Moran, *Microgramma* C. Presl, *Micropolypodium* Hayata, *Niphidium* J. Sm., *Oreogrammitis* Copel., *Pecluma* M.G. Price, *Phlebodium* (R. Br.) J. Sm., *Pleopeltis* Humb. et Bonpl. ex Willd., *Pleurosoriopsis* Fomin, *Polypodium* L., *Prosaptia* C. Presl (incl. *Ctenopteris* Blume ex Kunze), *Radiogrammitis* Parris, *Scleroglossum* Alderw. (incl. *Nematopteris* Alderw.),

Serpocaulon A.R. Sm., *Synammia* C. Presl, *Terpsichore* A.R. Sm., *Themelium* (T. Moore) Parris, *Tomophyllum* (E. Fourn.) Parris, *Xiphopterella* Parris, *Zygophlebia* L.E. Bishop

Family 24.**Hemidictyaceae** Christenh.

Hemidictyum C. Presl

Superdivision γ2. **CYCADOPHYTANAE** Doweld

† Division IX. **PROGYMNOSPERMOPHYTA** Bold et al.

† Class A. **PROGYMNOSPERMOPSIDA** Beck

† Order a. **Aneurophytales** Kräusel

† Family 1. **Aneurophytaceae** Ananiev (incl. Protokalonaceae Barnard et Long)

† *Aneurophyton* Kräusel et Weyland, † *Protokalon* Scheckler et Banks, † *Protopteridium* Krejcí, † *Sphenoxylon* C.B. Read, † *Tetraxylopteris* C.B. Beck

† Order b. **Cecropsidales** Stubblefield et Rothwell

† Family 1. **Cecropsidaceae** Stubblefield et Rothwell

† *Cecropsis* Stubblefield et Rothwell

† Order c. **Protopityales** Walton

† Family 1. **Protopityaceae** Smith

† *Protopitys* Göppert

† Order d. **Archaeopteridales** Arnold

† Family 1. **Archaeopteridaceae** Nicholson et Lydekker

† *Actinopodium* Høeg, † *Actinoxylon* Matten, † *Archaeopteris* Dawson, † *Callixylon* Beck, † *Eddya* Beck, † *Siderella* Read, † *Svalbardia* Høeg

† Class B. **NOEGGERATHIOPSIDA** Krysht.

† Order a. **Noeggerathiales** Darrah

† Family 1. **Noeggerathiaceae** Göpp ex C.E. von Eichwald

† *Archaeonoeggerathia* R. Remy et W. Remy, † *Noeggerathia* Sternb., † *Noeggerathiaestrobus* O. Feistmantel

† Order b. **Discinitales** Doweld

† Family 1. **Discinitaceae** Gao Zhifeng et B.A. Thomas

† *Discinites* Feistmantel, † *Yuania* Sze emend. Du et Zhu, † *Palaeopteridium* R. Kidston, † *Saaropteris* M. Hirmer

† Order c. **Tingiales** Zimmerm

† Family 1. **Tingiaceae** G. Koidzumi

† *Tingia* T.G. Halle, † *Tingiostachys* Gao Zhifeng et B.A. Thomas

† Division X. **PTERIDOSPERMATOPHYTA** Meyen

† Class A. **MORESNETIOPSIDA** Doweld

† Order a. **Moresnetiales** Doweld

† Family 1. **Moresnetiaceae** Němejc (incl. † Genomospermaceae A.G. Long, † Elkinsiaceae Rothwell, S. Scheckler et Gillespie ex Cleal)

† *Aglosperma* Hilton et Edwards, † *Elkinsia* Rothwell, S. Scheckler et Gillespie ex Cleal, † *Genomosperma* A.G. Long, † *Kerryia* G. W. Rothwell et D.C. Wight,

† *Moresnetia* F. Stockmans, † *Ruxtonia* J. Galtier, R. Feist, J.A. Talent et B. Meyer-Berthaud, † *Serpentocarpus* Naygolnykh

† Family 2. **Eurystomataceae** A.G. Long

† *Dolichosperma* A.G. Long, † *Eurystoma* A.G. Long, † *Lyrasperma* A.G. Long, † *Tantallosperma* P.D. W. Barnard et A.G. Long

† Family 3. **Eospermataceae** A.G. Long.

† *Camptosperma* A.G. Long, † *Deltasperma* A.G. Long, † *Eccroustosperma* A.G. Long, † *Eosperma* Barnard

† Order b. **Pullarithecales** Doweld

† Family 1. **Pullarithecaceae** Doweld

† *Pullaritheca* G.W. Rothwell et D.C. Wight

† Family 2. **Calathiopsidaceae** Doweld

† *Calathiops* Göppert, † *Nudospermopteris* Doweld

† Family 3. **Austrocalyxaceae** J.C. Vega et S. Archangelsky

† *Austrocalyx* J.C. Vega et S. Archangelsky, † *Jejenia* J.C. Vega et S. Archangelsky, † *Polycalyx* J.C. Vega et S. Archangelsky, † *Rinconadia* J.C. Vega

† Family 4. **Gnetopsidaceae** Doweld.

† *Gnetopsis* B. Renault et R. Zeiller

† Order c. **Tetrastichiales** Němejc

† Family 1. **Tetrastichiaceae** Němejc.

† *Tetrastichia* W.T. Gordon

† Order d. **Calamopityales** Němejc

† Family 1. **Calamopityaceae** Scott

† *Bostonia* W.E. Stein et C.B. Beck, † *Buteoxylon* P.D.W. Barnard et A.G. Long, † *Galtiera* C.B. Beck et W.E. Stein, † *Kalymma* Unger in R. Richter et Unger, † *Stenomyelon* Kidston in D.H. Scott

† Class B. **LYGINOPTERIDOPSIDA** Novák

† Order a. **Lyginopteridales** V. Havleva (≡ † Lagenostomatales Seward ex A.G. Long)

† Family 1. **Physostomataceae** A.G. Long

† *Physostoma* Williamson

† Family 2. **Lyginopteridaceae** Bessey (≡ † Lagenostomataceae A.G. Long)

† *Lagenospermopteris* Doweld (≡ † *Eusphenopteris* W. Gothan ex E. Simson-Scharold), † *Lyginodendron* Gourlie, † *Lyginopteris* H. Potonié, † *Megaloxylon* A.C. Seward, † *Pitys* Agassiz, † *Pseudopecopteris* Lesquereux, † *Rhetinangium* Gordon, † *Sphenopteris* (A.T. Brongniart) Sternberg

† Order b. **Callistophytales** Rothwell

† Family 1. **Callistophytaceae** Steed et J.W. Hall

† *Callistophyton* Delevoryas et Morgan, † *Callospermarion* D.A. Eggert et Delevoryas, † *Dicksonites* Schlotheim ex Sternberg, † *Idanothekion* M.A. Millay et D.A. Eggert, † *Mariopteris* R. Zeiller, † *Vesicaspora* M.P. Schemel

† Family 2. **Cornucarpaceae** Doweld

† *Cornucarpus* E.A.N. Arber, † *Eremopteris* W.P. Schimper

† Order c. **Hexapterospermales** Doweld
† Family 1. **Hexapterospermaceae** Doweld
† *Hexapterospermum* Brongn., † *Potoniea* Zeiller
† Family 2. **Colpospermaceae** Doweld
† *Colpospemum* B. Renault

† Class C. **PACHYTESTOPSIDA** Doweld
† Order a. **Codonospermales** Doweld
† Family 1. **Codonospermaceae** Doweld
† *Codonospermum* Brongn.
† Order b. **Pachytestales** Doweld
† Family 1. **Polylophospermaceae** Doweld
† *Polylophospermum* Brongn.
† Family 2. **Pachytestaceae** Doweld
† *Alethopteris* Sternberg, † *Callipteris* Brongn. in Orbigny, † *Cyclopteris* Brongn., † *Medullosa* B. Cotta, † *Neuropteris* (Brongn.) Sternberg, † *Odontopteris* (Brongn.) Sternberg, † *Pachytesta* Brongn., † *Protoblechnum* L. Lesquereux, † *Whittleseya* Newberry
† Family 3. **Stephanospermaceae** Doweld
† *Stephanospermum* Brongn.

† Class D. **PHASMATOCYCADOPSIDA** Doweld
† Order a. **Gigantopteridales** Li et Yang
† Family 1. **Emplectopteridaceae** R.H. Wagner
† *Emplectopteris* T.G. Halle, † *Gigantogramme* Doweld, † *Gigantocladus* Doweld, † *Gigantonoclea* G. Koidzumi, † *Hallea* J.-F. Leroy
† Family 2. **Spermopteridaceae** Doweld
† *Spermopteris* A.A. Cridland et J.E. Morris
† Family 3. **Gigantopteridaceae** Koidzumi
† *Aculeovinea* H. Li et D.W. Taylor, † *Cardioglossum* G. Koidzumi, † *Cathaysiopteris* G. Koidzumi, † *Evolsonia* S.H. Mamay, † *Gigantonomia* X. Li et Z. Yao, † *Gigantopteris* Schenk in F. von Richthofen, † *Jiaochengia* Z.-Q. Wang, † *Vasovinea* H.Q. Li et D.W. Taylor, † *Zeilleropteris* G. Koidzumi
† Order b. **Phasmatocycadales** Doweld
† Family 1. **Phasmatocycadaceae** Doweld
† *Phasmatocycas* S.H. Mamay

† Class E. **PELTASPERMOPSIDA** Doweld
† Order a. **Trichopytiales** Doweld
† Family 1. **Trichopytiaceae** Doweld
† *Trichopytis* Saporta
† Family 2. **Psygmophyllaceae** Zalessky emend. Naugolnykh
† *Psygmophyllum* Schimper emend. Saporta, † *Psygmophyllodendron* Naugolnykh

† Order b. **Peltaspermales** Taylor
† Family 1. **Autuniaceae** Doweld
† *Autunia* Krasser
† Family 2. **Peltaspermaceae** Pilg. et Melchior
† *Antevsia* Harris, † *Callipterianthus* Roselt, † *Compsopteris* Zalessky, † *Cycadopteris* Schimper, † *Kirjamkenia* V.D. Prynada, † *Lepidopteris* Schimper, † *Peltaspermum* T.M. Harris, † *Pterispermostrobus* Stopes, † *Scytophyllum* Bornemann, † *Stiphorus* Meyen, † *Tatarina* Meyen, † *Thinnfeldia* C. von Ettingshausen, † *Vittaephyllum* Dobruskina
† Order c. **Sporophyllitales** Doweld
† Family 1. **Sporophyllitaceae** Doweld
† *Sporophyllites* Fefilova
† Family 2. **Leuthardtiaceae** Doweld
† *Leuthardtia* Kraüsel et Schaarschmidt
† Order d. **Umkomasiales** Doweld
† Family 1. **Umkomasiaceae** Petriella (≡ † Corystospermaceae Stockey et Rothwell)
† *Komlopteris* M. Barbacka, † *Pachypteris* Brongn., † *Pteruchus* H.H. Thomas, † *Sylvocarpus* Naugolnykh, † *Zuberia* J. Frenguelli
† Family 2. **Angaropeltidaceae** Doweld
† *Angaropeltis* Doweld

† Class F. **ARBERIOPSIDA** Doweld
† Order a. **Dicranophyllales** Archangelsky et Cúneo
† Family 1. **Dicranophyllaceae** Archangelsky et Cúneo
† *Dicranophyllum* Grand'Eury
† Order b. **Arberiales** S.V. Meyen
† Family 1. **Arberiaceae** Rigby
† *Arberia* D. White
† Family 2. **Schmeissneriaceae** Zhiyan Zhou
† *Schmeissneria* Kirchner et Van Konijnenburg-Van Cittert

† Class G.**DYCTIOPTERIDIOPSIDA** Doweld
† Order a. **Dictyopteridiales** McLoughlin ex Doweld
† Family 1. **Dictyopteridiaceae** Rigby (incl. † Ottokariaceae Rigby)
† *Dictyopteridium* Feistmantel ex Zeiller emend. McLoughlin, † *Jambadostrobus* Chandra et Surange, † *Ottokaria* R. Zeiller, † *Plumsteadia* Rigby emend Rigby, † *Scutum* Plumstead
† Family 2. **Breyteniaceae** Doweld
† *Breytenia* R. Melville
† Order b. **Rigbyales** Doweld
† Family 1. **Rigbyaceae** J.M. Anderson et H.M. Anderson (incl. † Glossopteridaceae Trapl)
† *Glossopteris* Brongniart, † *Nogoa* McLoughlin (≡ † *Cometia* McLoughlin)

† Order c. **Lidgettoniales** Doweld
† Family 1. **Lidgettoniaceae** J.M. Anderson et H.M. Anderson
† *Lidgettonia* H.H. Thomas
† Family 2. **Parthaceae** Doweld
† *Partha* Surange et Chandra
† Family 3. **Denkaniaceae** Doweld
† *Denkania* Surange et Chandra

† Class H. **PENTOXYLOPSIDA** D.D. Pant ex Doweld
† Order a. **Pentoxylales** Pilg. et Melchior
† Family 1. **Pentoxylaceae** Pilg. et Melchior
† *Pentoxylon* B. P. Srivastava

† Class I. **CAYTONIOPSIDA** H.H. Thomas ex Frenguelli
† Order a. **Caytoniales** Gothan in Handwört
† Family 1. **Caytoniaceae** Kräusel
† *Amphorispermum* T.M. Harris, † *Caytonia* H.H. Thomas (incl. † *Gristhorpia* H.H. Thomas), † *Caytonanthus* T.M. Harris (≡ † *Antholithus* Brongn.), † *Sagenopteris* K.B. Presl in Sternberg, † *Scoresbya* T.M. Harris

Division XI. **CYCADOPHYTA** Bessey
Class A. **CYCADOPSIDA** Brong
Subclass A1. **Cycadidae** Pax
Order a. **Cycadales** Pers. ex Bercht. et J. Presl
† Family 1. **Crossozamiaceae** Doweld
† *Crossozamia* Pomel., † *Taeniopteris* Brongn., † *Tianbaolinia* G. Zhifeng et B.A. Thomas, † *Yuania* Sze emend. Du et Zhu
Family 2. **Cycadaceae** Pers.
Cycas L., † *Menucoa* Petriella
Subclass A2. **Zamiidae** Doweld
† Order b. **Nilsoniales** Darrah
† Family 1. **Nilsoniaceae** Zimmerm.
† *Androstrobus* Schimper, † *Beania* Carruthers, † *Cycadoxylon* B. Renault, † *Dirhopalostachys* Krassilov, † *Nilsonia* Brongn., † *Nilssoniocladus* Kimura et Sekido
Order c. **Zamiales** Burnett (incl. Dioales Doweld)
Family 1. **Zamiaceae** Horan. (incl. Boweniaceae D.W. Stewenson, Encephalartaceae A. Schenk, Dioaceae Doweld, Stangeriaceae A. Schenk)
Bowenia Hook. f., *Ceratozamia* Brongn., *Dioon* Lindl., *Encephalartos* Lehm., *Lepidozamia* Regel, *Macrozamia* Miq., *Microcycas* (Miq.) DC. *Stangeria* T. Moore, *Zamia* L.

† Class B. **CYCADEOIDEOPSIDA** Scott (≡ † Bennettitopsida Engler)
† Order a. **Cycadeoideales** Berry (≡ † Bennettitales J.H. Schaffn.)

† Family 1. **Westersheimiaceae** Němejc
† *Westersheimia* F. Krasser
† Family 2. **Sturianthaceae** Doweld (≡ † Sturiellaceae Němejc)
† *Sturianthus* Kräusel
† Family 3. **Williamsoniaceae** (Carruthers) Nathorst
† *Cycadocephalus* Nathorst, † *Fredlindia* Anderson et Anderson, † *Ischnophyton* T. Delevoryas et R.C. Hope, † *Weltrichia* C.F.W. Braun, † *Williamsonia* Davis
† Family 4. **Cycadeoideaceae** R. Br. ex G.R. Wieland (≡ † Bennettitaceae Potonié)
† *Bennetticarpus* Harris, † *Bennettistemon* Harris, † *Bucklandia* Brongn., † *Cycadeoidea* W. Buckland ex Lindley et W. Hutton, † *Cycadeospermum* Saporta, † *Cycadolepis* Saporta, † *Monanthesia* Wieland ex Delevoryas, † *Sphenozamites* (Brongn.) Miq. (≡ † *Apoldia* Wesley)
† Family 5. † **Williamsoniellaceae** Nakai
† *Wielandella* Novák, † *Williamsoniella* H.H. Thomas

Division XII. **GINKGOPHYTA** Bessey
Class A. **GINKGOOPSIDA** Engler
† Order a. **Karkeniales** Doweld
† Family 1. **Karkeniaceae** Krassilov (≡ † Sphenobaieraceae X. Yang)
† *Arctobaiera* R. Florin, † *Baiera* C.F.W. Braun, † *Baieroxylon* Greguss, † *Karkenia* Archangelsky, † *Sphenobaiera* R. Florin, † *Sphenobaieroanthus* X. Yang, † *Sphenobaierocladus* X. Yang
† Family 2. **Yimaiaceae** Z. Zhou
† *Yimaia* Zhou et Zhang
† Order b. **Umaltolepidiales** Doweld
† Family 1. **Umaltolepidiaceae** F. Stanislawski emend Z. Zhou (incl. † Toretziaceae F. Stanislawski)
† *Pseudotorellia* Florin, † *Toretzia* Stanislavsky, † *Umaltolepis* Krassilov
Order c. **Ginkgoales** Goroshankin
Family 1. **Ginkgoaceae** Engler
† *Cheirophyllum* Pant et Singh, † *Chiropteris* J.G. Kurr in H.G. Bronn, *Ginkgo* L., † *Ginkgoites* A.C. Seward, † *Ginkgoïdium* Frenguelli, † *Ginkgophytopsis* O.A. Høeg in E. Boureau, † *Ginkgopitys* Gnaedinger, † *Kerpia* S.V. Naugolnykh, † *Phoeniopsis* Heer, † *Pityophyllum* (A.G. Nathorst) A.C. Seward, † *Polyspermophyllum* S. Archangelsky et R. Cúneo

Division XIII. **GNETOPHYTA** Bessey
Class A. **GNETOPSIDA** Eichler ex Kirpotenko
Order a. **Gnetales** Luerss.
Family 1. **Gnetaceae** Blume
† *Archaestrobilus* Cornet, † *Chaoyangia* Duan, † *Dechellyia* S.R. Ash, † *Dinophyton* S.R. Ash, † *Eragrosites* Cao et Wu, *Gnetum* L., † *Gurvanella* Krassilov, † *Nataligma* J.M. Anderson et H.M. Anderson, † *Palaeognetaleana* Z.Q. Wang, † *Sanmiguelia* R.W. Brown

Order b. **Ephedrales** Dumort.
Family 1. **Ephedraceae** Dumort.
† *Alloephedra* Tao et Yang, † *Amphiephedra* Miki, *Ephedra* L., † *Beipiaoa* Dilcher et al. in Sun et al., † *Eoantha* Krassilov, † *Ephedrispermum* Rydin et al., † *Ephedrites* Göppert et Berendt in Berendt, † *Erenia* Krassilov, † *Chengia* Y. Yang, L. Lin, Q. Wang, † *Drewria* Crane et Upchurch, † *Leongathia* Krassilov et al., † *Liaoxia* Cao et S.Q. Wu, † *Siphonospermum* Rydin et Friis
Order c. **Welwitschiales** Reveal
Family 1. **Welwitschiaceae** Caruel
Welwitschia Hook. f., † *Welwitschiella* Dilcher et al., † *Welwitschiophyllum* Dilcher et al., † *Welwitschiostrobus* Dilcher et al.

Division XIV. **PINOPHYTA** Reveal
Class A. **PINOPSIDA** Burnett
† Order a. **Cordaitales** Scott.
† Family 1. **Cordaitaceae** Grand'Eury
† *Cordaites* Unger, † *Cardiocarpus* Brongn., † *Cordaicarpus* A.C. Seward, † *Samaropsis* Göppert
† Order b. **Voltziales** Andreánszky
† Family 1. **Utrechtiaceae** Rothwell et G. Mapes (incl. † Carpentieraceae Zimmerm., † Lebachiaceae R. Florin, † Walchiaceae (Göpp.) Stur)
† *Carpentiera* Nemejc et Augusta, † *Czatkalostrobus* L.I. Savizkaja in T.A. Sixtel, L.I. Savizkaja et T.A. Iskandarchodjaev, † *Culmitzschia* H. Ullrich, † *Ernestiodendron* R. Florin, † *Lebachia* R. Florin, † *Moyliostrobus* C.N. Miller et J.T. Brown, † *Ortiseia* R. Florin, † *Utrechtia* G.W. Rothwell et G. Mapes, † *Walchia* Sternberg, † *Walchianthus* Florin, † *Walchiostrobus* Florin
† Family 2. **Thucydiaceae** Hernandez-Castillo, Rothwell et G. Mapes
† *Thucydia* Hernandez-Castillo, Rothwell et G. Mapes
† Family 3. **Emporiaceae** Rothwell et G. Mapes (≡ † Otoviciaceae Doweld)
† *Emporia* G. Mapes et G. W. Rothwell, † *Otovicia* J.H.F. Kerp et al.
† Family 4. **Majonicaceae** Clement-Westerhof
† *Dolomitia* J.A. Clement-Westerhof, † *Lebowskia* C.V. Looy, † *Majonica* J.A. Clement-Westerhof, † *Pseudovoltzia* R. Florin
† Family 5. **Ullmanniaceae** Němejc
† *Ullmannia* H.R. Göppert
† Family 6. **Voltziaceae** Arnold (incl. † Swedenborgiaceae Zimmerm.)
† *Aethophyllum* Brongn. emend. Grauvogel-Stamm, † *Swedenborgia* A.G. Nathorst, † *Voltzia* Brongn.
† Family 7. **Bartheliaceae** Rothwel et G. Mapes
† *Barthelia* Oloriz et Schairer
† Family 8. **Feruglioclad aceae** S. Archang. et Cúneo
† *Eucerospermum* Feruglio, † *Feruglioclad us* S. Archangelsky et R. Cúneo, † *Paranoclad us* Florin, † *Ugarteclad us* S. Archangelsky et R. Cúneo

† Family 9. **Buriadiaceae** T.N. Taylor et E.N. Taylor (incl. † Palissyaceae Florin)

† *Buriadia* A.C. Seward et B. Sahni, † *Coricladus* A. Jasper et al., † *Hanskerpia* Rothwell, Mapes et Hernandez-Castillo, † *Metridiostrobus* T. Delevoryas et R.C. Hope, † *Palissya* Baill., † *Paraburiadia* V.G. Zimina, † *Stachyotaxus* A.G. Nathorst

† Order c. **Vojnovskyales** M.F. Neuburg ex Emberger

† Family 1. **Vojnovskyaceae** Neuburg

† *Bardocarpus* Zalessky, † *Czatkalia* T.A. Sixtel in T.A. Sixtel et al., † *Gaussia* Neuburg, † *Guzania* L.I. Savizkaja et T.A. Sixtel in T.A. Sixtel et al., † *Krylovia* Schischkin, † *Kuznetskia* S.G. Gorelova et S.V. Meyen in S.V. Meyen, † *Pechorostrobus* S.V. Meyen, † *Pholidophyllum* Zalessky, † *Scirostrobus* A.B. Doweld et S.V. Naugolnykh, † *Sylvella* Zalessky, † *Vojnovskya* M.F. Neuburg

† Family 2. **Rufloriaceae** Ledrán ex S.V. Meyen

† *Pukhontella* I.A. Ignatiev, † *Rufloria* Meyen, † *Suchoviella* I.A. Ignatiev et S.V. Meyen

† Order d. **Czekanowskiales** Krassilov (incl. † Leptostrobales S.V. Meyen, † Iraniales H.-J. Schweitzer)

† Family 1. **Czekanowskiaceae** Samylina (incl. † Leptostrobaceae S.V. Meyen, † Schweitzeriaceae Shipunoy et D.D. Sokoloff (≡ † Iraniaceae H.-J. Schweitzer))

† *Culgoweria* Florin, † *Czekanowskia* O. Heer (incl. † *Harrisiella* China et Miller), † *Desmiophyllum* Lesquereux, † *Schweitzeria* Shipunov et D.D. Sokoloff (≡ † *Irania* H.-J. Schweitzer), † *Ixostrobus* Raciborski, † *Leptostrobus* Heer, † *Phoenicopsis* O. Heer, † *Solenites* Gesner, † *Sphenarion* T.M. Harris et J. Miller in T.M. Harris, W. Millington et J. Miller, † *Tianshia* Z. Zhou et Zhang, † *Vachrameevia* O. Heer, † *Windwardia* Florin

Order e. **Pinales** Gorozh.

Family 1. **Pinaceae** Spreng. ex F. Rudolphi

Subfamily 1a. **Pinoideae** Link

† *Compsostrobus* T. Delevoryas et R.C. Hope, † *Obirastrobus* T. Ohsawa, M. Nishida et H. Nishida, *Pinus* L., † *Pinuxylon* W. Gothan, † *Pityostrobus* Nathorst ex C.P. Dutt, † *Prepinus* E.C. Jeffrey, † *Strobus* Opiz

Subfamily 1b. **Piceoideae** Frankis

Picea A. Dietr.

Subfamily 1b. **Laricoideae** (Rendle) Pilger et Melchior

Cathaya Chun et Kuang, *Larix* Mill., *Pseudotsuga* Carr.

Subfamily 1c. **Abietoideae** Lindl. emend Pilger et Melchior

Abies Mill., † *Abiocaulis* Suzuki, † *Cedroxylon* G. Kraus in W.P. Schimper, *Cedrus* Trew, *Keteleeria* Carr., *Nothotsuga* Hu ex C.N.Page, *Pseudolarix* Gordon, *Tsuga* (Endl.) Carr., † *Tsugaepollenites* R. Potonié et H. Venitz ex R. Potonié

Order f. **Araucariales** Gorozh.

Family 1. **Araucariaceae** Henkel et W. Hochst. (incl. Hirmeirellaceae T.M. Harris)

† *Alkastrobus* Del Fueyo et S. Archangelsky, *Agathis* Salisb., † *Agathoxylon* Hartig, *Araucaria* Juss., † *Araucariacites* I.C. Cookson ex R.A. Couper, † *Araucarites* Endlicher, † *Araucarioxylon* Kraus in W.P. Schimper,

† *Balmeiopsis* S. Archangelsky, † *Brachyphyllum* Brongn., † *Cheirolepidium* Takhtajan ex S.J. Dijkstra, † *Cyclusphaera* W.C. Elsik, † *Dadoxylon* Endlicher, † *Doliostrobus* A.-F. Marion, † *Hirmeriella* L. Hörhammer, † *Pagiophyllum* O. Heer, † *Protodammara* Hollick et Jeffrey, † *Pseudoaraucaria* Alvin, † *Wairarapaia* Cantrill et Raine, *Wollemia* W.G. Jones, † *Yezonia* M. Stopes et Fujii

Family 2. **Podocarpaceae** Endl. (incl. Phyllocladaceae Bessey)

Acmopyle Pilg., *Afrocarpus* (Buchanan-Hamilton et N.E. Gray) C.N. Page, *Dacrycarpus* (Endlicher) de Laubenfels, *Dacrydium* Lamb., † *Dicroidium* Gothan, † *Elatocladus* T.G. Halle, *Falcatifolium* de Laub., *Halocarpus* C.J. Quinn, † *Heidiphyllum* Retallack, † *Jeffersonioxylon* G.M. Del Fueyo et al., *Lagarostrobos* C.J. Quinn, *Lepidothamnus* Phil., † *Lindleycladus* T.M. Harris, *Manoao* Molloy, † *Masculostrobus* A.C. Seward, † *Mataia* J.A. Townrow, † *Metapodocarpoxylon* M. Dupéron-Laudoueneix et D. Pons, *Microcachrys* Hook. f., *Microstrobos* J. Garden et L.A.S. Johnson, † *Morenoa* Dugés, *Nageia* Gaertn., † *Nothodacrium* J.A. Townrow, † *Notophytum* B. Meyer-Berthaud et T.N. Taylor, † *Paraphyllocladoxylon* R. Holden, *Parasitaxus* de Laub., † *Phyllocladoxylon* W. Gothan, *Phyllocladus* Rich. ex Mirb., † *Podocarpidites* I.C. Cookson ex R.A. Couper, † *Podocarpoxylon* W. Gothan, *Podocarpus* Persoon, † *Podostrobus* A.R. Rao et M.N. Bose, † *Podozamites* C.F.W. Braun, *Prumnopitys* Phil., *Retrophyllum* C.N. Page, † *Rissikia* J.A. Townrow, *Saxegothaea* Lindl., † *Sigmaphyllum* R.S. Hill et L.J. Scriven, † *Squamastrobus* S. Archangelsky et G. del Fueyo, † *Smithtonia* R.S. Hill et M. Pole, † *Stalagma* Z. Zhou, *Sundacarpus* (J.Buchh. et E.G. Gray) C.N. Page, † *Taeniasporites* Schulz, † *Telemachus* H.M. Anderson, † *Trisacocladus* S. Archangelsky, † *Willungia* R.S. Hill et M. Pole

Order g. **Cupressales** Link

Family 1. **Sciadopityaceae** Luerss.

† *Oswaldheeria* Bose et Manum, *Sciadopitys* Siebold et Zucc., † *Sciadopitophyllum* D.C. Christophel, † *Sciadopityostrobus* K. Saiki

Family 2. **Cupressaceae** Gray

Actinostrobus Miq. in J.G.C. Lehmann, *Athrotaxis* D. Don, *Austrocedrus* Florin et Boutelje, *Callitris* Vent., *Calocedrus* Kurz, *Chamaecyparis* Spach, *Cryptomeria* D. Don, *Cunninghamia* R.Br. in L.C.M. Richard, † *Cunninghamites* K.B. Presl in Sternberg, † *Cunninghamiostrobus* M. Stopes et Fujii, *Cupressus* L., † *Cupressinoxylon* Göppert, *Diselma* Hook. f., *Fitzroya* Hook. f. ex Lindl., *Fokienia* A. Henry et H.H. Thomas, *Glyptostrobus* Endl., † *Hellia* Unger (≡ † *Libocedrites* Endlicher), *Juniperus* L., † *Juniperoxylon* C. Houlbert in P. Lecointre, *Libocedrus* Endl., † *Libocedroxylon* P. Greguss, † *Margeriella* V.M. Page, † *Mesocyparis* E.E. McIver et J.F. Basinger, *Metasequoia* Hu et W.C. Cheng, *Microbiota* Komarov, *Neocallitropsis* Florin, *Papuacedrus* H.L. Li, † *Pararaucaria* Wieland, *Pilgerodendron* Florin, *Platycladus* Spach, *Sequoia* Endl., *Sequoiadendron* J. Buchholz, *Taiwania* Hayata, *Taxodium* Rich., † *Taxodioxylon* Hartig, *Tetraclinis* Masters, † *Tetraclinoxylon* L. Grambast, *Thuja* L., *Thujopsis* Siebold et Zucc. ex Endl., † *Thujoxylon* Unger, *Widdringtonia* Endl., † *Widdringtonioxylon* P. Greguss, † *Widdringtonites* Endlicher

Family 3. **Taxaceae** Gray (incl. Cephalotaxaceae)

Amentotaxus Pilger, *Austrotaxus* Compton, † *Cephalotaxites* O. Heer, † *Cephalotaxospermum* E.W. Berry, *Cephalotaxus* Siebold et Zucc. ex Endl., † *Diploporus* Manchester, † *Marskea* R. Florin, † *Palaeotaxus* Nathorst, † *Poteridion* T.M. Harris, *Pseudotaxus* W.C. Cheng, *Taxus* L., † *Taxaceoxylon* R. Kräusel et K.P. Jain, † *Sommerxylon* Pires et Guerra-Sommer, *Torreya* Arnott, † *Thomasiocladus* R. Florin, † *Tomharrisia* R. Florin, † *Vesquia* Bertrand

Division XV. **MAGNOLIOPHYTA** Cronq., Takht. et Zimerm. ex Reveal

Class A. **MAGNOLIOPSIDA** Brongn

[Subclass A1. **Magnoliidae** Novák ex Takht.]

II

Засади систематики рослин

1. Визначення ботанічної систематики

Систематика (таксономія) – це наукова дисципліна, до якої належить розробка принципів виокремлення і опису таксонів, класифікація організмів та виявлення їхніх взаємозв'язків, а також побудова таксономічних систем. При цьому **таксоном** називають будь-яку формальну групу живих організмів (у нашому випадку рослин) у межах цієї системи, виокремлену на підставі спільних ознак і властивостей організмів. У природі таксон відповідає популяції або групі популяцій, представлених сукупністю організмів, які тісно пов'язані спільними філогенетичними зв'язками і за певним набором ознак відрізняються від інших таких груп. Під **класифікацією** розуміють розподіл конкретних об'єктів (у нашому випадку рослин) на підставі аналізу набору їхніх ознак до певного таксона.

Безпосереднім результатом таксономічних досліджень є організація таксонів у **таксономічні системи**, у межах яких кожен таксон має визначений **ранг** (тобто порядкове положення в цій системі) і назву. До **основних таксономічних рангів** у ботаніці належать вид, рід, родина, порядок, клас, відділ та царство, а до **другорядних** – культивар, форма, різновид, серія, секція і триба. Окрім того, використовують **проміжні ранги**, додаючи до вже згаданих префікси **над-** (*super-*) або **під-** (*sub-*). Наприклад, поміжними рангами є *під*рід і *над*клас.

У межах більшості таксономічних систем кожен таксон вищого рангу містить один або кілька таксонів нижчих рангів, до яких можуть належати таксони ще нижчих рангів. Відповідно, вони організовані за **ієрархічним принципом** із урахуванням рангів (**категоріальні системи**). Однак не всі таксономічні системи є ієрархічними.

Основні ранги	Другорядні ранги		Закінчення	Приклад
укр.		англ.		
Царство		Kingdom, Regnum	-bionta	Chlorobionta
Відділ		Division, Phyllum	-phyta	Bryophyta
	Підвідділ	Subdivision, Subphyllum	-phytina	Pteridophytina
Клас		Class	-opsida	Liliopsida
	Підклас	Subclass	-idae	Rosidae
Порядок		Order	-ales	Rosales
	Підпорядок	Suborder	-ineae	Rosineae
Родина		Family	-aceae	Rosaceae
	Підродина	Subfamily	-oideae	Rosoideae
	Триба	Tribe	-eae	Roseae
	Субтриба	Subtribe	-inae	Rosinae
Рід		Genus	-us, -um, -is, -a, -on	*Pinus, Aconitum, Adonis, Rosa, Tragopogon*
	Підрід	Subgenus		*Aconitum* subgen. *Lycoctonum*
	Секція	Section		*Aconitum* subgen. *Lycoctonum* sect. *Lycoctonum*
	Підсекція	Subsection		*Scrophularia* subsect. *Vernales*
	Серія	Series		*Lycoctonum* sect. *Lycoctonum* ser. *Lycoctonia*
Вид		Species		*Aconitum moldavicum*
	Підвид	Subspecies		*Aconitum moldavicum* subsp. *hosteanum*
	Різновид	Varietas		*Aconitum plicatum* subsp. *plicatum* var. *clusianum*
	Форма	Form(a)		*Tectona grandis* f. *punctata*

Табл. 1. Основні і другорядні таксономічні ранги.

2. Історія становлення ботанічної систематики

В історичному ракурсі можна виокремити кілька **періодів становлення таксономії рослин**, між якими, однак, немає чіткої межі і деякі з яких тривають донині:

1. **Період утилітарних систем** – рослини класифікували лише за їхніми корисними або ужитковими властивостями (прикладом такої системи можна вважати поділ рослин на отруйні, їстівні, кормові, декоративні і т.д.);

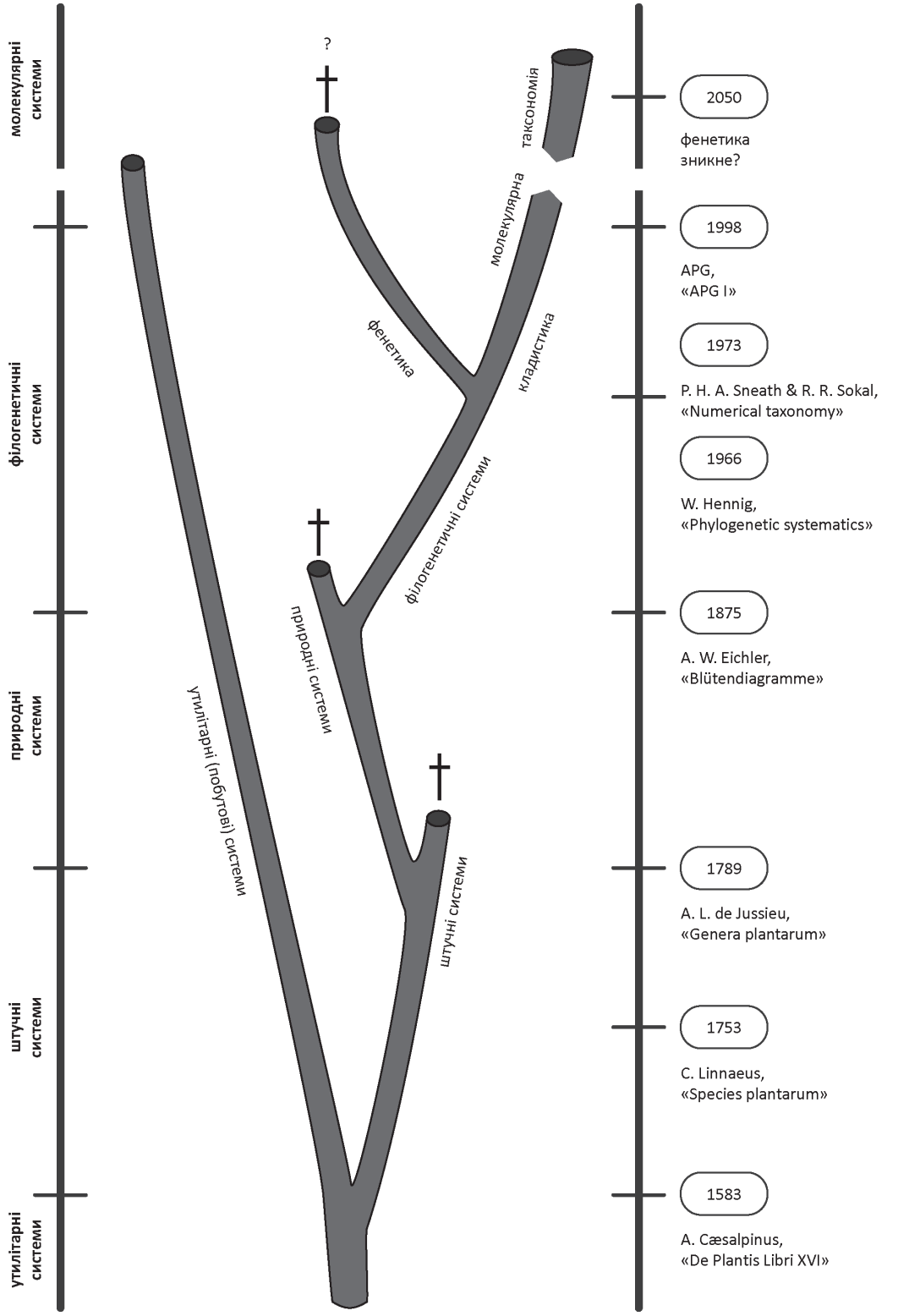
2. **Період штучних систем** – рослини класифікували на підставі однієї або кількох довільно обраних ознак (перша штучна система належить **А. Чезальпіно** (*Andreas Caesalpinus*), видана у 1583 році, а прикладом найвдалішої штучної системи є «статева система рослин» **К. Ліннея** (*Carl Linnaeus, Carl Linné*), у якій рослини поділено на групи: однотичинкові, двотичинкові, тритичинкові і т.д.);

3. **Період природних систем** – рослини класифікували на підставі аналізу максимальної кількості ознак і об'єднували у групи за принципом найбільшої подібності. Першу природну систему запропонував **А.Л. Жюссьє** (*Antoine Laurent de Jussieu*) у XVIII ст.;

4. **Період філогенетичних систем** – триває донині, коли рослини класифікують не лише на підставі їхньої максимальної подібності, а й з урахуванням їхніх еволюційних взаємозв'язків і визнаючи тільки ті таксони, які складаються з сукупності організмів зі спільним предком (першу філогенетичну систему розробив **А.В. Ейхлер** (*August Wilhelm Eichler*) 1875 року).

5. **Період молекулярної систематики** – сучасний період таксономії рослин, що дедалі чіткіше відокремлюється з філогенетичної таксономії і відрізняється тотальним застосуванням методів молекулярно-генетичних досліджень та кладистичного аналізу. Завдяки молекулярній систематиці, суттєво переосмислено філогенетичні взаємозв'язки живих організмів, менше уваги приділяють морфологічним й анатомічним ознакам, а таксономічні системи втратили класичну ієрархічну структуру на користь багаторівневих кладограм. Першою повноцінною молекулярною системою можна вважати APG I, яку 1998 року створила однойменна міжнародна група дослідників – **APG** (*Angiosperm Phylogeny Group*).

Рис. 1. Розвиток систематики рослин в історичному аспекті. ▸


молекулярні системи
філогенетичні системи
природні системи
штучні системи
утилітарні системи
?
таксономія
молекулярна
фенетика
кладистика
філогенетичні системи
природні системи
штучні системи
утилітарні (побутові) системи
2050
фенетика зникне?
1998
APG, «APG I»
1973
P. H. A. Sneath & R. R. Sokal, «Numerical taxonomy»
1966
W. Hennig, «Phylogenetic systematics»
1875
A. W. Eichler, «Blütendiagramme»
1789
A. L. de Jussieu, «Genera plantarum»
1753
C. Linnaeus, «Species plantarum»
1583
A. Cæsalpinus, «De Plantis Libri XVI»

3. Вид і концепції виду

Вид – це основна структурна одиниця біологічної (у цьому разі ботанічної) систематики. Попри це, постає питання, що ж саме називати видом і як визначати його межі. З огляду на це існує чимало розбіжних підходів до визначення поняття виду, які застосовують у ботаніці і які називаються **концепціями виду**. Загалом розрізняють **горизонтальні** (де вид розглядають як сукупність організмів, які існують у конкретний момент часу) і **вертикальні концепції виду** (де вид розглядають як одиницю, що має протяжність у часі від момету виникнення до моменту зникнення). До горизонтальних можна віднести типологічну, фенетичну та біологічну концепції виду, а до вертикальних – філогенетичну й еволюційну.

Основні концепції виду:

1. **Типологічна (Арістотелева) концепція виду** (Linné 1751). Вид – це група особин, які характеризуються ознаками, ідентичними з ознаками попередньо визначеного типового (еталонного) зразка. Проте особини в межах навіть однієї популяції можуть значно відрізнятися одна від одної, а тим паче, від еталонного зразка, тоді як особини з різних видів можуть бути подібними.

2. **Фенетична концепція виду** (Sokal & Crovello 1970). Вид – це група організмів з характерним набором фенетипових ознак, які також чітко відрізняються за фенотипом від іншої групи. Фенетична концепція виду є продовженням морфологічної концепції.

3. **Біологічна концепція виду** (*BSC, Biological Species Concept*) (Dobzhansky 1935; Mayr 1942). Вид – це група особин, які мають характерні спільні (морфологічні,генетичні,біохімічні тощо) ознаки, займають визначений природний **ареал виду** (територію поширення), вільно між собою схрещуються та дають плодовите потомство. Це – найбільш поширена концепція виду, що визнає головною рисою виду можливість схрещуватися і давати репродуктивне потомство.

4. **Еволюційна концепція виду** (*ESC, Evolutionary Species Concept*) (Wiley 1978). Вид – це одна лінія еволюції організмів, в межах якої організми можуть вільно обмінюватися генами і яка зберігає свою цілісність у просторі та часі. Нові види виникають унаслідок відокремлення й ізоляції (географічної або екологічної) певної групи із загальної кількості організмів. Процес утворення нових видів називається **видоутворенням**, а вид, що дає початок новому виду або видам – **паравид (парафілетичний вид)**.

5. **Філогенетична (кладистична) концепція виду** (*PSC, Phylogenetic Species Concept*) (Eldredge & Cracraft 1980; Baum 1992). Вид – це найменша дискретна монофілетична група організмів зі спільним для них предком, яка може бути відмежована від іншої такої групи. Згідно із цією концепцією, вид може відповідати як біологічному виду, так і одній популяції в межах біологічного виду. PSC фактично не визнає категорії підвиду, що в окремих випадках може призводити до **таксономічної інфляції** – коли все менші і менші одиниці у межах природної популяції можна виокремити й описати як незалежні види.

Концепція виду	Основні засади	Визначення
Номіналістична		Вид – це умовна таксономічна одиниця, що не має нічого спільного з природними явищами, адже в природі існують індивіди, а не види.
Морфологічна	de Lamark 1873	Вид (**морфовид**) – це сукупність особин, які мають спільні морфологічні риси і відрізняються від інших таких сукупностей на підставі низки дискримінаційних ознак.
Таксономічна	Grant 1981; Грант 1984	Вид – це основна одиниця формальної класифікації, яка об'єднує організми зі спільними морфологічними рисами. У розумінні В. Гранта, таксономічний вид є синонімом морфологічного й фенетичного видів, хоча насправді поняття морфологічного і фенетичного видів не тотожні. Поняття таксономічного виду в сучасній науковій літературі не вживають.
Морфо-географічна *(MGSC, Morpho-Geographical Species Concept)*	Davis & Heywood 1963	Вид – це сукупність організмів, які відрізняються передусім на підставі низки морфологічних ознак і/або відмежовані від інших таких сукупностей географічно, а також можуть бути додатково відмежовані на підставі інших допоміжних ознак, зокрема цитогенетичних і молекулярних, які, однак, не використовують як першочергові.
Екологічна I	Ridley 1993	Вид – це сукупність споріднених організмів, які займають або ж потенційно можуть займати одну екологічну нішу.
Екологічна II	Van Valen 1976	Вид – це споріднена сукупність або ж одне покоління організмів, які займають мінімальну територію адаптативної зони (нішу), що відрізняється від ніші будь-якого іншого покоління або сукупності організмів, а також які розвивалися й еволюціонували незалежно від інших поколінь та поза межами їхнього поширення.
Зчеплена	Templeton 1989	Вид – це максимально повна група організмів, які мають спільний потенціал для генетичної і/або демографічної взаємодії та є взаємозамінюваними.
Конкурентна (індивідуальна)	Ghiselin 1974	Вид – максимально обширна група індивідів, у межах якої спостерігається репродуктивна конкуренція між окремими її членами.
Ізоляційна	Dobzhansky 1970	Вид – це сукупність популяцій, які відмежовані від інших популяцій (видів) через обмежений обмін генами або його відсутність, що, у свою чергу, є наслідком дії одного або кількох механізмів репродуктивної ізоляції.
Впізнавальна	Paterson 1985	Вид – це найбільш повна сукупність особин **біпарентальних** організмів (розвинутих унаслідок схрещування двох батьківських організмів), які мають спільну репродуктивну систему, можуть вільно впізнавати один одного і схрещуватися між собою.

Табл. 2. Інші концепції виду.

4. Інші поняття виду

Окрім того, інколи в систематиці застосовують більш конкретні визначення виду, зокрема:

Агамний вид – сукупність **уніпарентальних** (розвинутих з одного батьківського організму) особин, які виникли внаслідок самозапліднення; відповідає агамному мікровиду.

Палеовид – одна еволюційна лінія організмів, які існували впродовж певного відтинку часу або ж представлені в більш ніж одному геохронологічному горизонті (Simpson 1961; Wiley 1981).

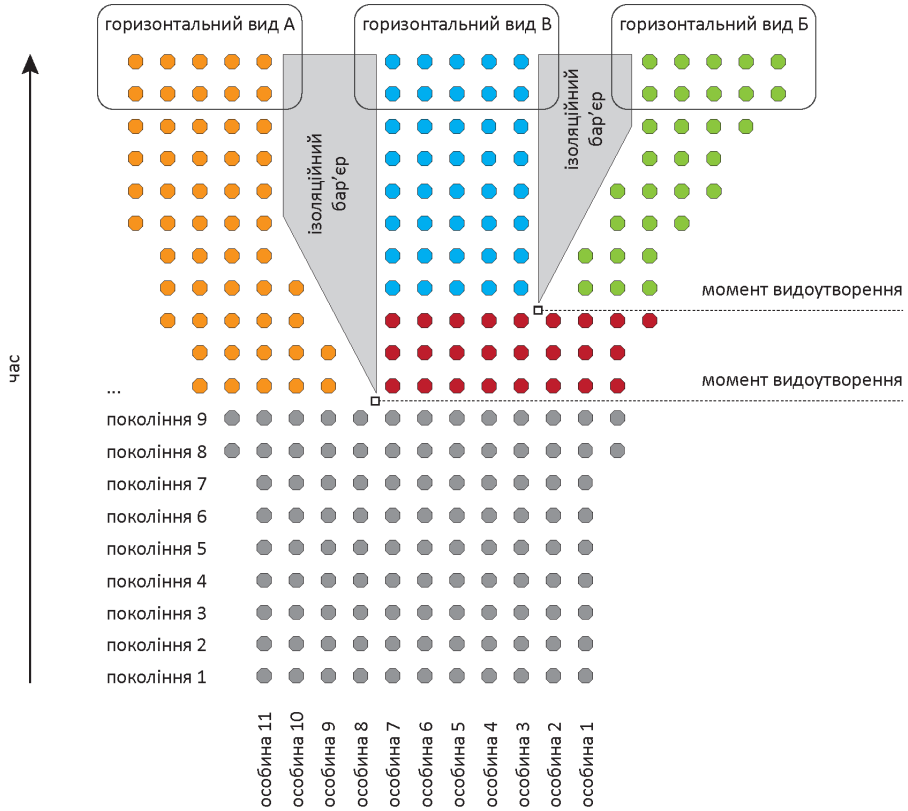
Мікровид – мінімальний набір уніпарентальних популяцій; вид із дуже низькою генетичною варіабельністю, зазвичай характеризується відтворенням шляхом **апоміксису** (зокрема, шляхом **партеногенезу**, як однією з форм статевого розмноження, при якій зародок розвивається з незапліднених жіночих статевих клітин).

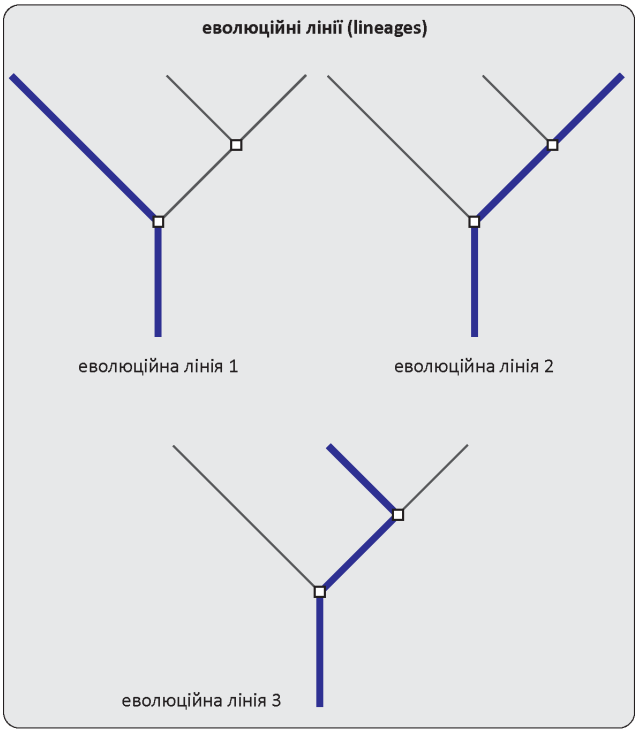
Вікаріюючий (заміщуючий вид, вид-вікаріант) – це вид, що не має репродуктивного бар'єру з іншим видом, а також може мати подібні або навіть тотожні риси організації, проте відмежований географічно або екологічно.

Гібридний вид – це вид, що утворився внаслідок безпосереднього схрещування особин двох самостійних батьківських видів, зазвичай характеризується стерильним потомством і, як наслідок, нетривалим існуванням. Гібридні таксони позначають додаванням префіксу **notho-** до назви рангу або ж додаванням символу множення (**×**). Наприклад, *Aconitum moldavicum* nothosubsp. *simonkaianum* (Gáyer) Starmühl. або ж *A. ×hebegynum* DC. Для гібридних таксонів обов'язково має бути відомо обидва батьківські таксони, які можна зазначати поруч у дужках в алфавітному порядку (послідовність зазначення не залежить від того, чи це материнський таксон, чи власне батьківський).

Гібридогенний вид (вид гібридного походження) – це вид, що виник унаслідок природної гібридизації між батьківськими видами і стабілізувався, тобто його особини вільно існують, схрещуються й дають плодовите потомство. Гібридогенні таксони вважають цілком самостійними, тому для них вживання префіксу notho- або символу × недопустиме.

Рис. 2. Співвідношення понять особина, покоління, горизонтальний вид, вертикальний вид та лінії ▸ еволюції.


горизонтальний вид А
горизонтальний вид В
горизонтальний вид Б
ізоляційний бар'єр
ізоляційний бар'єр
момент видоутворення
момент видоутворення
...
час
покоління 9
покоління 8
покоління 7
покоління 6
покоління 5
покоління 4
покоління 3
покоління 2
покоління 1
особина 11
особина 10
особина 9
особина 8
особина 7
особина 6
особина 5
особина 4
особина 3
особина 2
особина 1


еволюційні лінії (lineages)
еволюційна лінія 1
еволюційна лінія 2
еволюційна лінія 3

вертикальні види
вид А
вид В
вид Б
момент видоутворення
момент видоутворення
предковий вид Г
предковий вид Д
концепція філогенетичного виду
вид В
вид Б
момент видоутворення
момент видоутворення
вид А
концепція еволюційного виду

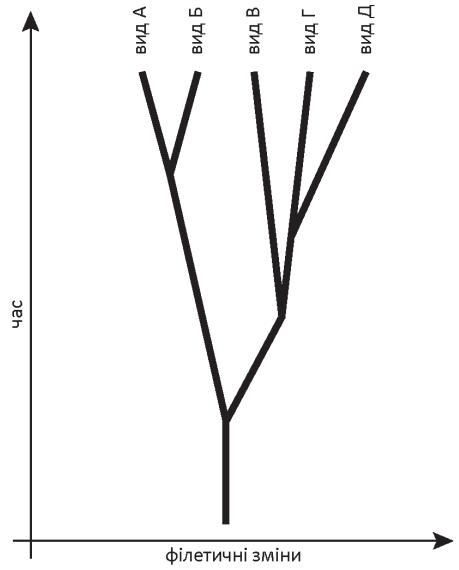
5. Концепції видоутворення

Хоч із видами все більш-менш зрозуміло, однаково постає питання як вони виникають і куди зникають. Виникнення виду у процесі еволюції називається **видоутворенням**. Цей термін вжив американський вчений **Оратор Ф. Кук** (*Orator Fuller Cook, Jr.*, 1867-1949) (Cook 1906), який процес видоутворення також називав **кладогенезом** – процесом формування нових клад або ж нових еволюційних ліній. На противагу кладогенезу, Кук розрізняв **анагенез** – процес еволюційних змін (**філетичної еволюції**) у межах окремих ліній еволюції, що не призводять до виникнення нових видів.

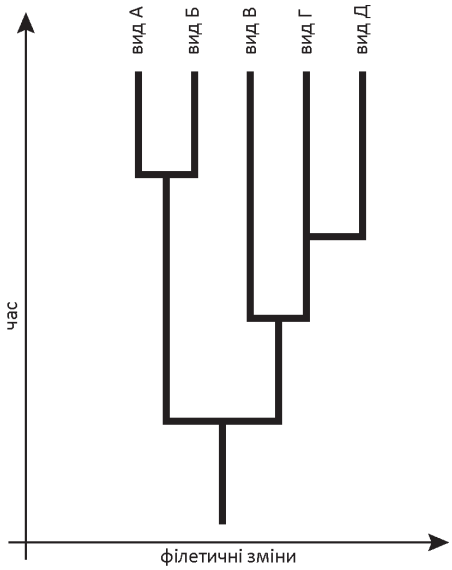
Тоді як більшість вчених схиляється до думки, що види виникають у процесі еволюції поступово внаслідок накопичення фенетичних або генетичних змін (**концепція філетичного градуалізму (поступовості)**, *phyletic gradualism concept*), інші, зокрема палеонтологи, зазначають, що більшість викопних видів зберігали виняткову стабільність впродовж тривалих періодів, а нові види з'являлися практично раптово (**концепція переривчастої стабільності (рівноваги)**, *punctuated equilibrium concept*) (Eldredge & Gould 1972). Вважають, що концепцію філетичного градуалізму запропонував Чарльз Дарвін у своїй праці «Походження видів» (Darwin 1859). Проте, як зауважив відомий англійський еволюціоніст **Річард Доукінс** (*Clinton Richard Dawkins*, 1941-) (Dawkins 1996), насправді Дарвін ніколи не говорив про поступове виникнення видів, а саме поняття філетичного градуалізму придумали самі ж опоненти, щоб мати що критикувати.

Натомість, Доукінс схиляється до думки, що різні види еволюціонували по-різному й виникали в різний час, накопичивши достатню (різну для кожного з них) кількість змін або ж раптово опинившись у нових умовах (**концепція квантової еволюції або ж змінної швидкості еволюції**, *variable speed evolution concept*) (Simpson 1944; Dawkins 1996).

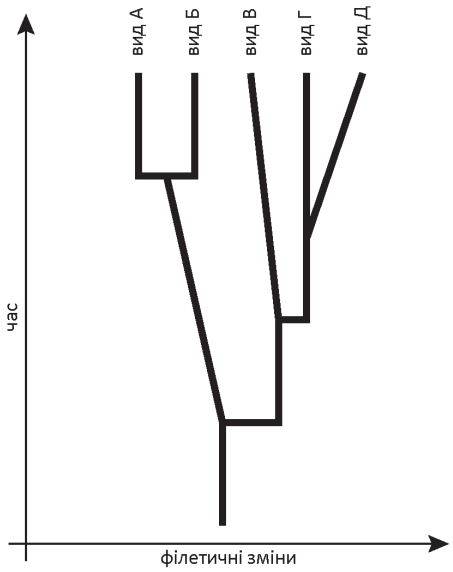
При цьому існує поняття про так звану **сіру зону видоутворення** – просторово-часовий проміжок, в межах якого новий вид ще не відокремився остаточно, проте вже відрізняється від вихідного (батьківського) виду. В межах сірої зони потенційний новий вид зберігає ряд спільних ознак з вихідним видом і переважно не проявляє статевої ізоляції. В результаті цього, новий вид може остаточно так і не сформуватися, повернувшись в межі вихідного виду або ж затриматися в такому невизначеному положені на тривалий час. Протяжність сірої зони може бути короткою або дуже великою, а сам процес остаточного вичленування нового виду швидким або дуже тривалим (de Queiroz 1998; Hohenegger 2014).



концепція філетичного градуалізму (поступовості)



концепція переривчастої стабільності (рівноваги)



концепція квантової еволюції
(змінної швидкості еволюції)

Рис. 3. Концепції видоутворення.

6. Моделі видоутворення

І все ж таки що відбувається з попереднім видом, коли виникає новий? Із цього приводу Foote (1996) висунув три можливі варіанти розвитку подій (**моделі видоутворення**):

1. **Модель розщеплення** (*bifurcating model*) – предковий вид розщеплюється на два або більше нових видів і перестає існувати як самостійна одиниця;

2. **Модель брунькування** (*budding model*) – від предкового виду впродовж певного проміжку часу «відбруньковується» кілька похідних видів, і водночас предковий вид продовжує ще якийсь час існувати паралельно з похідними видами;

3. **Модель філетичної трансформації** (*phyletic transformation model*) – предковий вид повністю перетворюється в похідний, а той – у наступний похідний і таким чином усі види становлять єдину лінію еволюції.

Нарешті, куди ж зникають види і чи зникають взагалі? Інколи види припиняють своє існування, даючи початок іншому виду або кільком дочірним видам. У такому разі одні види трансформуються в інші, а не зникають у прямому розумінні. При цьому послідовності видів формують **лінії еволюції (еволюційні лінії) видового рівня**. Проте в інших випадках вид може зникнути взагалі внаслідок катастрофічної зміни умов навколишнього середовища і, як наслідок, неможливості схрещуватися або ж давати плодовите потомство, тобто відтворюватися. Звісно, це далеко не повний перелік причин і шляхів зникнення видів. А дослідження цих процесів – тривалий і кропіткий процес.

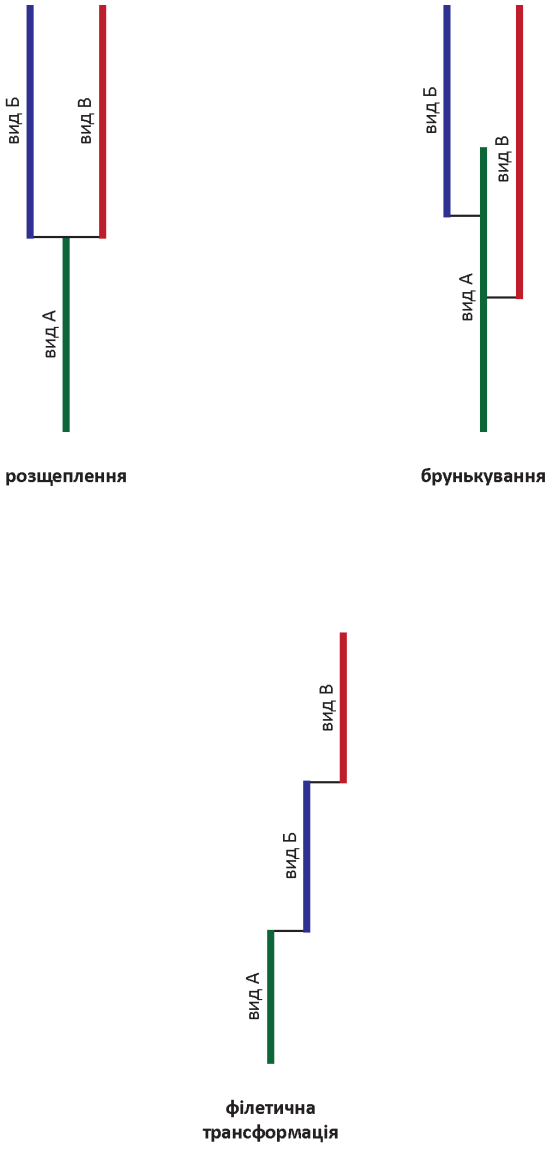


Рис. 4. Моделі видоутворення за Foote (1996).

7. Видоутворення у просторі

Розрізняють кілька **основних типів видоутворення за просторовим критерієм**:

1. **Алопатричне** – вихідна популяція розпадається на дві ізольовані внаслідок формування певного географічного бар'єру, що перешкоджає вільному схрещуванню й обміну генами між їхніми представниками. Унаслідок цього представники відокремлених популяцій підлягають природному відбору, а також у межах цих популяцій відбувається незалежний дрейф генів і мутаційні процеси, що призводить до радикальних відмінностей між цими популяціями, які відтепер можна називати новими незалежними видами.

2. **Перипатричне** – паралельно з наявною популяцією виникає нова ізольована екологічна ніша. Таким чином, після заселення нової ніші її представники повністю втрачають змогу обмінюватися генами з представниками першої ніші, що згодом таки призводить до формування радикальних відмінностей між ними, тобто двох незалежних видів.

3. **Парапатричне** – на протилежних крайніх ділянках ареалу вихідного виду особини схрещуються більш інтенсивно між собою, аніж з представниками протилежного кінця ареалу. Це призводить до формування відмінностей між представниками цих крайніх локалітетів, які, однак, щонайменш якийсь час зберігають можливість до перехресного схрещування, формуючи в середній ділянці (**гібридній зоні, зоні гібридизації**) ареалу нащадків із проміжними ознаками (**гібридів**). Урешті представники крайніх локалітетів набувають радикальних відмінностей, а їхнє схрещування припиняється, що дає змогу говорити про їхню видову самостійність. Цікаво, що такі нові види можуть водночас зберігати можливість до схрещування і надалі формувати гібриди в зоні гібридизації.

4. **Симпатричне** – новий вид виникає в межах ареалу вихідного виду, тобто без заселення нової території. Це можливо внаслідок формування репродуктивної ізоляції, заселення нової екологічної ніші в межах ареалу або ж змін екологічної приуроченості окремих представників вихідного виду.

5. **Гетеропатричне** – інколи в межах симпатричного видоутворення розрізняють гетеропатричне видоутворення, під час якого відбувається не зміна екологічної ніші, а власне репродуктивна ізоляція (передусім унаслідок розвитку поведінкових відмінностей у тварин).

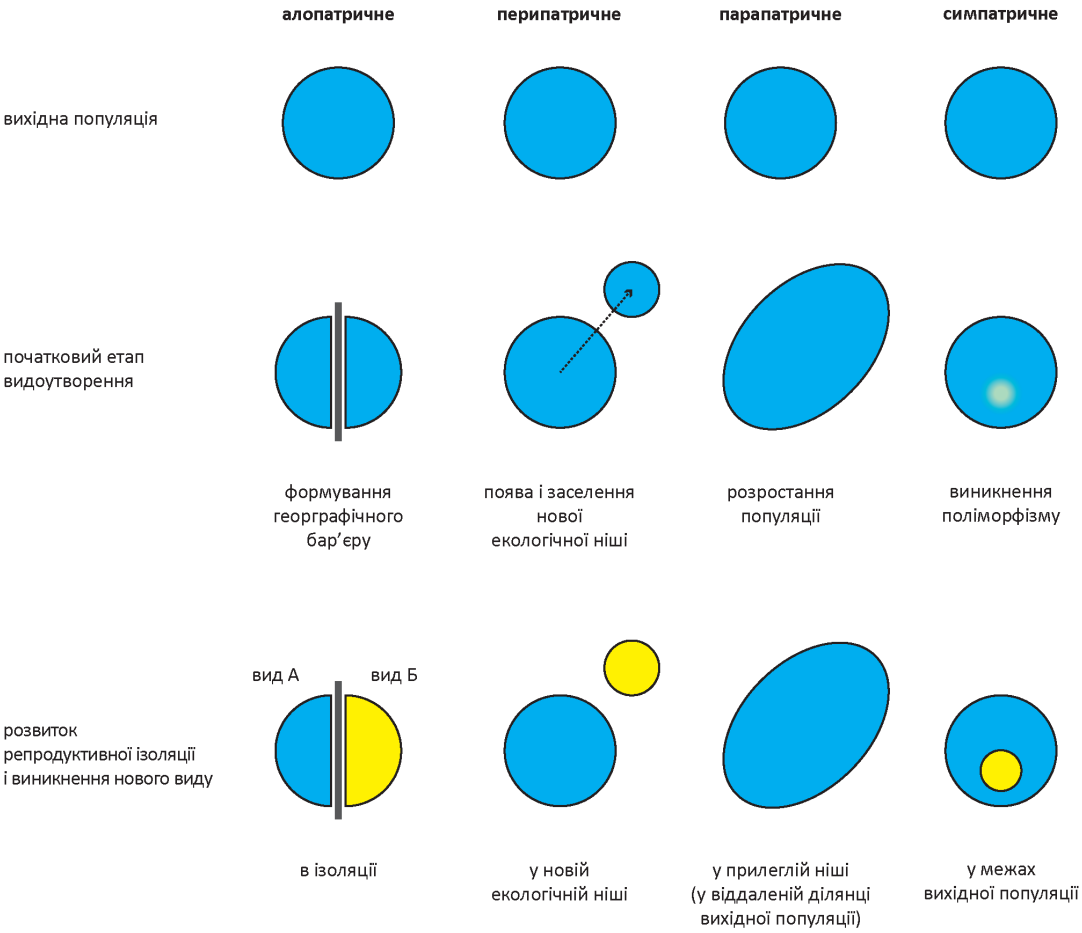


Рис. 5. Типи видоутворень за просторовим критерієм.

8. Механізми ізоляції видів

Здебільшого видоутворення можливе завдяки формуванню в певний момент **ізоляційного бар'єру** – чинника, що перешкоджає взаємодії, насамперед схрещуванню, особин колись єдиної популяції вихідного виду. Ізоляційними чинниками можуть бути географічні бар'єри і сформовані механізми репродуктивної (зокрема поведінкової) ізоляції.

Dobzhansky (1970) виокремив два **основні класи ізоляційних бар'єрів** із низкою підкласів.

1. **Презиготна ізоляція** передбачає, що схрещування не відбувається внаслідок того, що особини однієї групи заселяють ізольоване від іншої групи оселище і просто не зустрічаються одні з одними (або ж їхні діаспори не поширюються на сусідню територію), або ж якщо особини різних груп і зустрічаються, то не розглядають одна одну як потенційних партнерів (поведінкова ізоляція у тварин):

а) **екологічна або оселищна ізоляція** – популяції представлені в різних оселищах (екологічних нішах) в межах спільного регіону;

б) **сезонна або часова ізоляція** – представники популяцій розмножуються (вегетують) у різний час;

в) **сексуальна або етологічна (поведінкова) ізоляція** – представники популяцій не схрещуються між собою взагалі або ж дуже рідко, оскільки не розглядають один одного як потенційних партнерів;

г) **механічна ізоляція** – особини не схрещуються внаслідок фізичної (або фізіологічної) несумісності репродуктивних органів або ж унаслідок механізмів, що запобігають потраплянню/проростанню пилку;

д) **ізоляція внаслідок відмінних запилювачів**;

е) **гаметична ізоляція** – після запліднення гамети так і не зустрічаються, а якщо й зустрічаються, то не відбувається їх злиття.

2. **Постзиготна ізоляція** передбачає, що особини двох груп трапляються на спільній території і схрещуються між собою, проте їх нащадки нежиттєздатні або ж стерильні:

а) **ізоляція внаслідок нежиттєздатності гібридів** – нащадки нежиттєздатні або слабко життєздатні і не встигають дати потомство;

б) **ізоляція внаслідок стерильності гібридів** – нащадки F_1 (або лише одна зі статей) цілком життєздатні, але не спроможні статево розмножуватися (можуть вегетативно);

в) **ізоляція внаслідок гібридного розпаду** – покоління F_2 або беккросингові гібриди нежиттєздатні, або ж частково чи повністю стерильні.

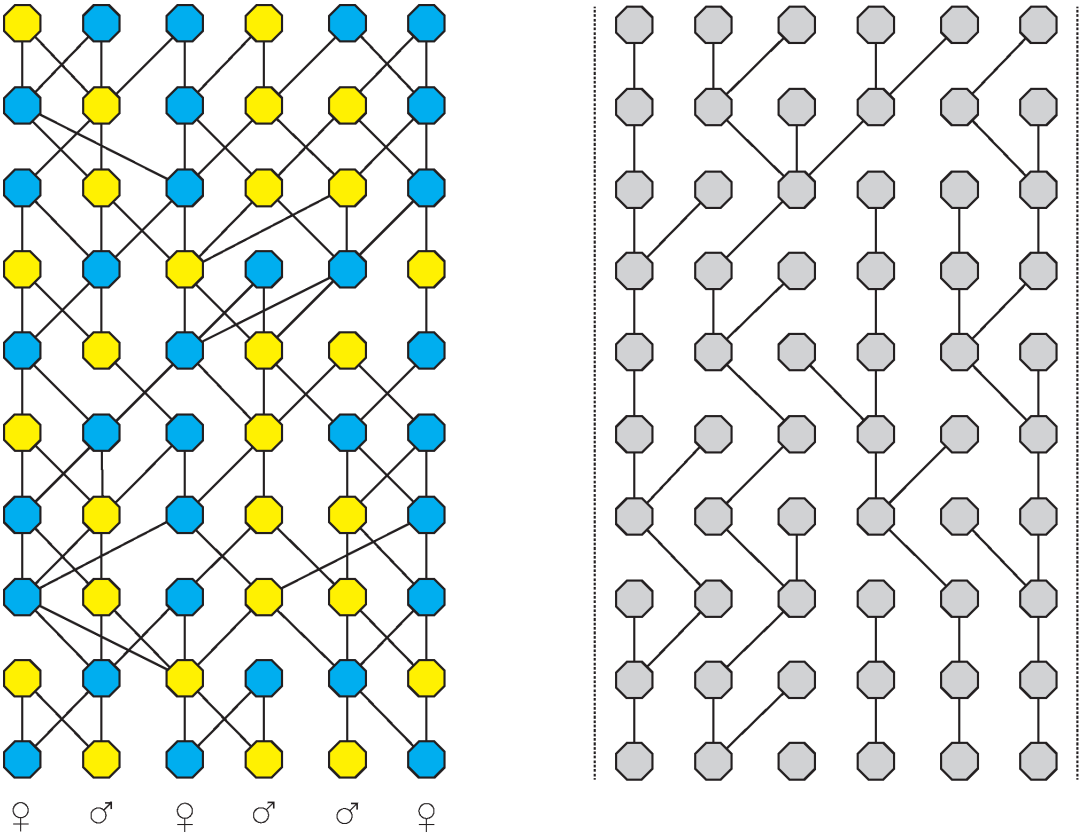


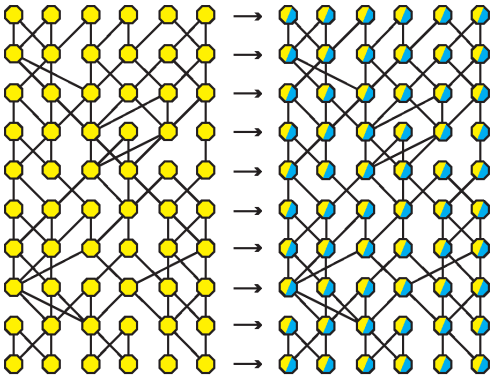
Рис. 6. Відмінності в еволюційних лініях біпарентальних та уніпарентальних видів за DE QUEIROZ (1998) зі змінами. У біпарентальних видів **еволюційні лінії організмового рівня** сполучені між собою за рахунок схрещування між жіночими і чоловічими особинами в суцільну сітку, протяжну в часі, що є ізольованою **еволюційною лінією видового рівня**. Натомість в уніпарентальних організмів (у разі апоміксису (партеногенезу), нестатевого або вегетативного розмноження) окремі еволюційні лінії організмового рівня не перетинаються і не формують замкнутої сітки. Тому в останньому випадку чітка еволюційна лінія видового рівня може не простежуватися, а якщо і формується, то лише завдяки нерепродуктивним обмежуючим чинниками (**наведено курсивом**). **Полігони** відповідають окремим особинам.

9. Гібридизація та інтрогресія

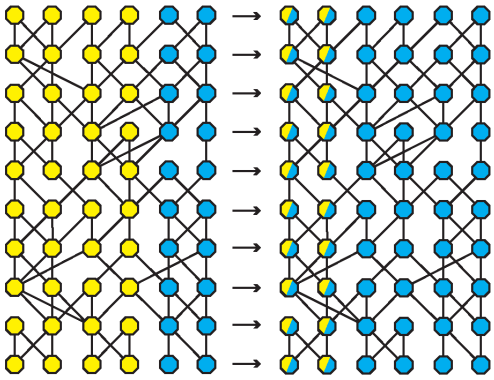
Окрім ізоляції, видоутворення може відбуватися завдяки кільком іншим чинникам, зокрема власне продуктивній **гібридизації** з формуванням життєздатного потомства. При цьому розрізняють **інтрогресивну гібридизацію**, за якої відбувається часткове або повне перенесення частини генів одного виду до генотипу іншого виду. **Інтрогресія** (влиття і закріплення генів одного виду у генетичному матеріалі іншого виду) може призвести до того, що один з видів отримує надлишок генетичного матеріалу (**інтрогресивний вид**), що може спричинити як його більше відособлення, так і розщеплення на нові види. Явище часткового проникнення генів одного виду в генофонд іншого без формування нових або злиття вихідних видів називається **локалізованою інтрогресією**. Якщо генетичний матеріал одного виду інтегрується в генофонд іншого, але другий вид не передає свого генетичного матеріалу першому, говорять про **однонапрямлену інтрогресію**. Інший варіант – **двонапрямлена інтрогресія**, коли обидва види взаємно обмінюються генетичним матеріалом. У разі двонапрямленої інтрогресії може відбутися **злиття видів** в один спільний (з комбінованим генофондом), в межах якого може бути широкий ряд перехідних форм.

Нарешті, унаслідок інтрогресивної гібридизації й наступного беккросингу з одним із батьківських видів може формуватися новий стабілізований гібридний вид (**стабілізований інтрогресант**).

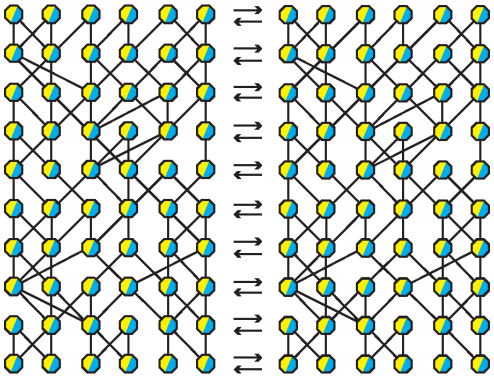
Рис. 7. Інтрогресія як шлях до утворення видів згідно з Riesenberg & Wendel (1993) зі змінами. ▸ **Полігони** – особини; **кольором** позначено генетичний матеріал різних видів.



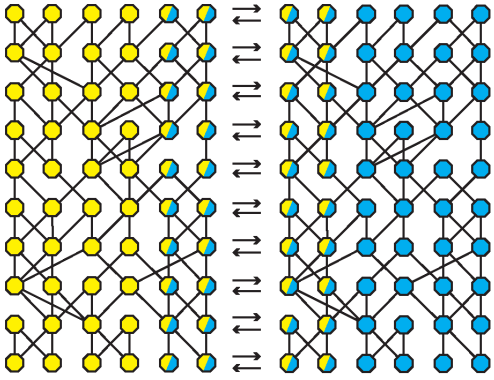
повна однонапрямлена інтрогресія



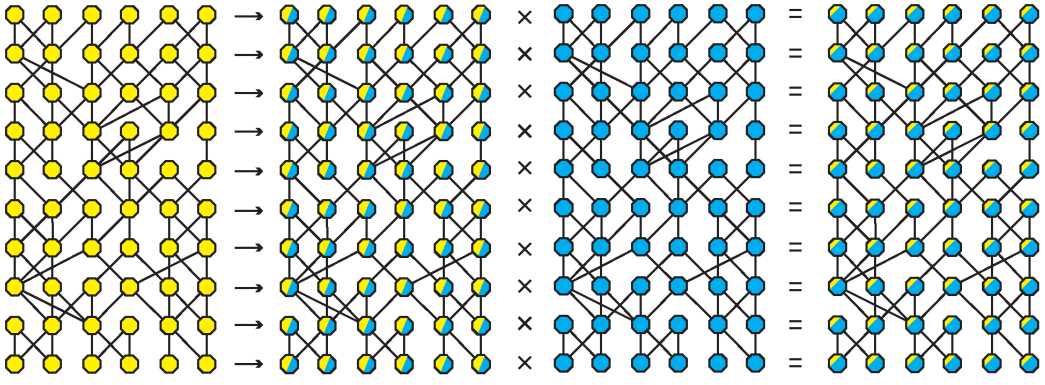
локалізована однонапрямлена інтрогресія



повна двонапрямлена інтрогресія
(злиття видів)



локалізована двонапрямлена інтрогресія



інтрогресія беккросинг стабілізований гібрид

10. Будова хромосом

Хромосоми – складні структури, які включають конденсовану ДНК і протеїни. Важливою ділянкою хромосоми зі специфічною послідовністю нуклеотидів (зазвичай із значною кількістю повторів) є **центромера** (**первинна перетяжка**). Окрім того, центромера зазвичай представлена **гетерохроматином** (конденсованим хроматином), тоді як решта метафазної хромосоми – **еухроматином** (неконденсованим хроматином). Нагадаємо, що **хроматин** – це складний комплекс ДНК і білків, що слугують для її компактного упакування.

Центромера ділить хромосому на дві частини – зазвичай коротшу **p-ділянку** (**коротке плече**) та довшу **q-ділянку** (**довге плече**). Зазвичай p- і q-ділянки розташовують під деяким кутом одна щодо іншої за рахунок викривлення в ділянці центромери. Саме в ділянці центромери сполучаються сестринські **хроматиди** (половинки реплікованої хромосоми, кожна з яких представлена окремою молекулою комплементарної ДНК та комплексом протеїнів) під час профази та метафази і формується **кінетохор** (білкова структура, до якої кріпляться волокна веретина поділу під час поділу клітини). Термінальні ділянки (кінці) хромосом називають **теломерами**.

Залежно від довжини p- і q-ділянок (положення центромери) хромосоми поділяють на:

а) **метацентричні (ізобрахіальні)** – з p- і q-ділянками приблизно однакової довжини;

б) **субметацентричні** (**гетеробрахіальні**) – з дещо коротшою p-ділянкою;

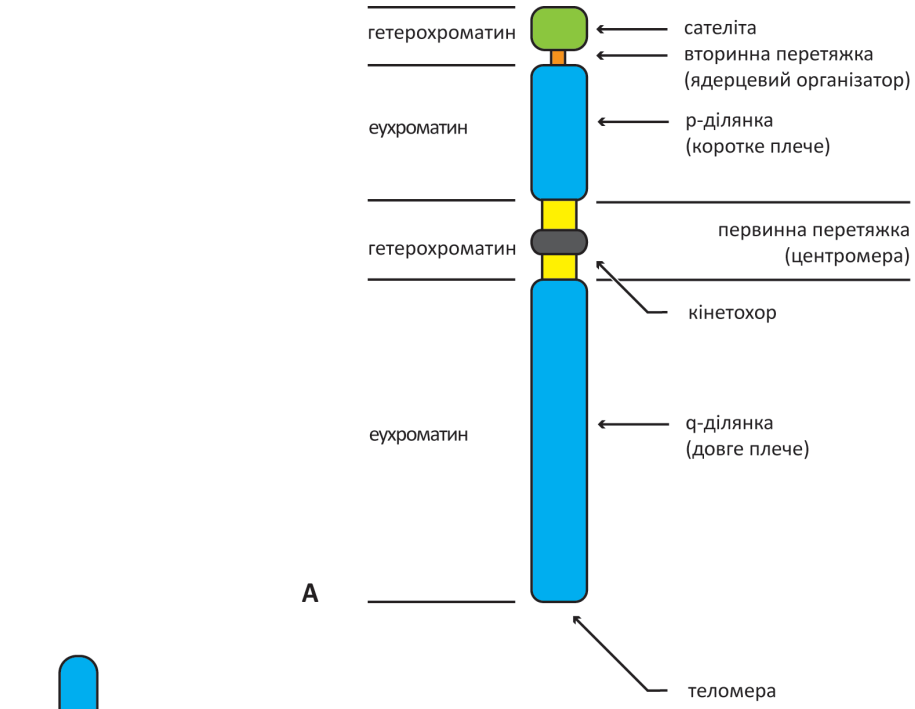
в) **акроцентричні** (**гіпербрахіальні**) – зі слабо вираженою p-ділянкою (з сильно зміщеною центромерою);

г) **телоцентричні** (**монобрахіальні**) – зі зміщеною центромерою на термінальний кінець хромосоми (тобто без поділу на p- і q-ділянки);

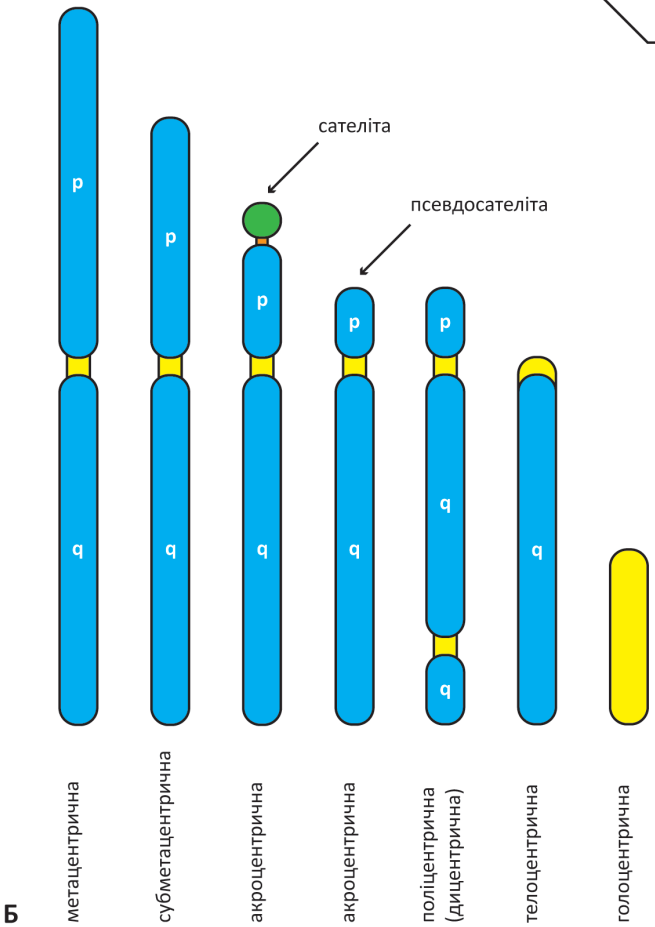
д) **поліцентричні** – з додатковою центромерою (**абнормальні хромосоми**);

е) **голоцентричні** – з дифузною ділянкою центромери (у цьому разі вся хромосома, зазвичай дуже коротка, проявляє центромерну активність).

Рис. 8. А – будова метафазної хромосоми (хроматиди); **Б** – основні типи хромосом за довжиною плеч, ▸ положенням і кількістю перетяжок.


гетерохроматин
сателіта
вторинна перетяжка
(ядерцевий організатор)
еухроматин
p-ділянка
(коротке плече)
гетерохроматин
первинна перетяжка
(центромера)
кінетохор
еухроматин
q-ділянка
(довге плече)
теломера

А


сателіта
псевдосателіта
p
q
метацентрична
субметацентрична
акроцентрична
акроцентрична
поліцентрична
(дицентрична)
телоцентрична
голоцентрична

Б

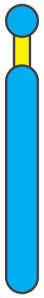
11. Будова хромосом (закінчення)

Іншою важливою структурою хромосом є **вторинна перетяжка** – зазвичай потоншена ділянка, що відокремлює особливу коротку ділянку хромосоми, найчастіше представлену гетерохроматином – **сателіту**.

Вторинна перетяжка може розташовуватися в різних ділянках хромосоми й мати різну довжину. Вона також містить значну кількість повторів генів. На відміну від первинної перетяжки, вторинна перетяжка не утворює викривлення. З ДНК ділянки вторинної перетяжки зазвичай в інтерфазі формується **ядерце** (**нуклеоля**), тому цю ділянку також інколи називають **ядерцевим організатором**.

Battaglia (1955), залежно від положення й кількості вторинних і первинних перетяжок, виокремив 12 основних типів хромосом, із яких щонайменше 4 було підтверджено для рослин (Singh 2002).

Рис. 9. Основні типи хромосом за положенням вторинної перетяжки згідно з Battaglia (1955) ▸ зі змінами. Відтворено з дозволу. Battaglia E. 1955. Chromosome morphology and terminology. *Caryologia* 8(1): 179–187. © University of Florence, reprinted by permission of Taylor & Francis Ltd, www.tandfonline.com on behalf of Association of University of Florence.



А

Б

В

Г

Д

Е

Є

Ж

З

И

І

Ї

12. Каріотип

Хромосоми із сателітами прийнято називати **SAT-хромосомами**. Сателіта може розташовуватися на одному з кінців хомосоми (**термінальна сателіта**) або ж у середній ділянці хромосоми (**інтеркалярна сателіта**). При цьому сателіта може бути однакового діаметру з довгою ділянкою хромосоми (**лінійна сателіта**) або ж бути меншого (**мікросателіта**) чи більшого (**макросателіта**) діаметру.

Якщо одна з ділянок хромосоми, відмежованих первинною перетяжкою, дуже коротка і майже сферичної форми, її називають **псевдосателітою** (може відповідати цілій p- або q-ділянці або ж фрагменту q-ділянки за наявності двох первинних або вторинних перетяжок). Аналогічно псевдосателіта може бути термінальною або інтеркалярною.

Хромосоми відрізняються за розмірами, положенням центромер, а також наявністю вторинних перетяжок і сателіт. Сукупність цих ознак повного набору хромосом називають **каріотипом**. Розрізняють **видовий каріотип** – набір ознак хромосом, характерних для виду, а також **індивідуальний каріотип** – набір ознак хромосом, характерних для окремої рослини. Розрізняють **симетричний** (хромосоми дуже подібні і переважно метацентричні; примітивний тип) та **асиметричний каріотипи** (хромосоми суттєво відрізняються; просунутий тип).

Дослідженнями каріотипу займається окрема галузь – **цитогенетика**, а результати часто зображають у вигляді **каріограм** (**ідеограм**) – схем рядів хромосом окремого каріотипу з зазначенням їхньої довжини та особливостей будови.

Табл. 3. Основні публікації із зазначенням хромосомних чисел рослин. ▸

Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.Б. 1990. *Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Т. 1.* Наука, Ленинград.

Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.Б. 1993. *Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Т. 2.* Наука, Санкт-Петербург.

Федоров А.А. (ред.) 1969. *Хромосомные числа цветковых растений*. Наука, Ленинград.

Cave M.S. (ed.) 1958a. *Index to plant chromosome numbers for 1956.* California Botanical Society, Berkeley, CA, USA.

Cave M.S. (ed.) 1958b. *Index to plant chromosome numbers for 1957.* California Botanical Society, Berkeley, CA, USA.

Cave M.S. (ed.) 1959a. *Index to plant chromosome numbers. Supplement.* California Botanical Society, Berkeley, CA, USA.

Cave M.S. (ed.) 1959b. *Index to plant chromosome numbers for 1958.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1960. *Index to plant chromosome numbers for 1959.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1961. *Index to plant chromosome numbers for 1960.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1962. *Index to plant chromosome numbers for 1961.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1963. *Index to plant chromosome numbers for 1962.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1964. *Index to plant chromosome numbers for 1963.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1965. *Index to plant chromosome numbers for 1964.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Darlington C.D., Janaki Amal E.K. 1945. *Chromosome atlas of cultivated plants.* George Allen & Unwin, London.

Darlington C.D., Wylie A.P. 1955. *Chromosome atlas of flowering plants.* George Allen & Unwin, London.

Darlington C.D., Wylie A.P. 1961. *Chromosome atlas of flowering plants.* Hafner, New York, NY, USA.

Delay C. 1951. Nombres chromosomiques chez les phanérogames. In: Eichhorn A., Mangenot G., Plantefol L. (eds), *Revue de cytologie et de biologie végétales. vol. 12*: 121–131. Laboratoire de Biologie Végétale de la Sorbonne, Paris, France.

Fay M. 2011. Book review: Index to plant chromosome numbers 2004–2006. *Bot. J. Linn. Soc.* **165**: 437–440.

Goldblatt P. (ed.) 1981. Index to plant chromosome numbers 1975–1978. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **5**: i–vii + 1–553.

Goldblatt P. (ed.) 1984. Index to plant chromosome numbers 1979–1981. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **8**: i–viii + 1–427.

Goldblatt P. (ed.) 1985. Index to plant chromosome numbers 1982–1983. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **13**: i–viii + 1–224.

Goldblatt P. (ed.) 1988. Index to plant chromosome numbers 1984–1985. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **23**: i–ix + 1–264.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1990. Index to plant chromosome numbers 1986–1987. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **30**: i–ix + 1–243.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1991. Index to plant chromosome numbers 1988–1989. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **40**: i–viii + 1–238.

13. Хромосомні числа

Хромосомні числа – збірна назва для кількох понять, що характеризують кількість хромосом певного організму. Для систематики рослин хромосомні числа є дуже важливою ознакою, яку враховано в більшості серйозних таксономічних праць. Відмінності у хромосомних числах неодноразово були підставою для розмежування близьких таксонів, для яких уже згодом шукали риси відмінності в морфології.

Розрізняють кілька основних хромосомних чисел:

1. **Спорофітне число** (*2n*) – відповідає подвійному набору хромосом у дорослій соматичній клітині рослини;
2. **Гаметофітне число** (*n*) – відповідає кількості хромосом у гаметах і спорах рослини (дорівнює половині від диплоїдного числа);
3. **Базове число** (*x*) – відповідає базовій кількості хромосом в рослині, тобто в диплоїдних рослин воно дорівнює гаметофітному числу, а в поліплоплоїдних – найменшому набору хромосом (наприклад, якщо в диплоїдної рослини *2n*=32, тоді *x*=*n*=16; або ж якщо вгексаплоїдної рослини *2n*=42, тоді *n*=21, а *x*=7).

Відомості щодо хромосомних чисел рослин можна знайти у спеціальних зведеннях (Darlington & Janaki-Amal 1945; Delay 1951; Darlington & Wylie 1955, 1961; Федоров 1969; Löve *et al.* 1977; Агапова *и др.* 1990, 1993).

Обліком хромосомних чисел тривалий час займалася група **International Organisation of Plant Biosystematists** (**IOPB**), яка зараз належить до складу **The International Association of Plant Taxonomy** (**IAPT**). Від 1964 року IOPB видала понад 100 частин «IOPB Chromosome number reports» (від 1967 року називалися просто «Chromosome number reports», а з 2006 року – «IAPT/IOPB chromosome data»). До 1988 року серію публікували в журналі Taxon, відтак якийсь час – в IOPB Newsletter, а від 2006 року – знову в Taxon. Частково ці публікації доступні на офіційній сторінці IOPB, яку, однак, давно не поновлюють – http://www.iopb.org/.

Аналогічну серію 1958 року американські дослідники започаткували під назвою **«Index to plant chromosome numbers»** (**IPCN**), якийсь час видавали її як самостійну книжкову серію, зокрема від 1967 року – у межах серії «Regnum Vegetabile», а від 1981 року – у «Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden» (Cave 1958-1965; Orndduff 1967-1969; Moore 1970-1974, 1977; Goldblatt 1981, 1984, 1985, 1988; Goldblatt & Johnson 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003, 2006, 2010). Згодом було створено онлайн базу даних на основі серверу проекту Tropicos (IPCN 2014) (Fay 2011; Goldblatt & Lowry 2011), яка доступна для широкого загалу до сьогодні.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1994. Index to plant chromosome numbers 1990–1991. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **51**: i–ixi + 1–267.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1996. Index to plant chromosome numbers 1992–1993. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **58**: i–x + 1–276.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1998. Index to plant chromosome numbers 1994–1995. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **69**: i–ix + 1–208.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 2000. Index to plant chromosome numbers 1996–1997. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **81**: i–xi + 1–188.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 2003. Index to plant chromosome numbers 1998-2000. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **94**: i–ix + 1–296.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 2006. Index to plant chromosome numbers 2001–2003. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **106**: 1–242.

Goldblatt P., Johnson D.E. 2010. Index to plant chromosome numbers 2004–2006. *Regnum Veg.* **106**: 1–242.

Goldblatt P., Lowry II P.P. 2011. The Index to plant chromosome numbers (IPCN): Three decades of publication by the Missouri Botanical Garden come to an end. *Ann. Mo Bot. Gard.* **98 (2)**: 226–227. doi: 10.3417/2011027

IPCN 2014. *Index to plant chromosome numbers.* Tropicos – Missouri Botanical Garden. http://www.tropicos.org/projectwebportal.aspx?pagename=Home&projectid=9

Löve A., Löve D., Pichi-Sermolli R.E.G. 1977. *Cytotaxonomic atlas of Pteridophytes.* Cramer, Koenigstein.

Moore R.J. (ed.) 1970. Index to plant chromosome numbers for 1968. *Regnum Veg.* **68**: 1–115.

Moore R.J. (ed.) 1971. Index to plant chromosome numbers for 1969. *Regnum Veg.* **77**: 1–116.

Moore R.J. (ed.) 1972. Index to plant chromosome numbers for 1970. Regnum Veg. **84**: 1–134.

Moore R.J. (ed.) 1973. Index to plant chromosome numbers 1967–1971. *Regnum Veg.* **90**: 1–539.

Moore R.J. (ed.) 1974. Index to plant chromosome numbers for 1972. *Regnum Veg.* **91**: 1–108.

Moore R.J. (ed.) 1977. Index to plant chromosome numbers for 1973/74. *Regnum Veg.* **96**: 1–257.

Ornduff R. (ed.) 1967. Index to plant chromosome numbers for 1965. *Regnum Veg.* **50**: 1–viii + 1–128.

Ornduff R. (ed.) 1968. Index to plant chromosome numbers for 1966. *Regnum Veg.* **55**: 1–126.

Ornduff R. (ed.) 1969. Index to plant chromosome numbers for 1967. *Regnum Veg.* **59**: 1–129.

Табл. 4. Основні публікації із зазначенням хромосомних чисел рослин (закінчення).

14. Поліплоїдизація

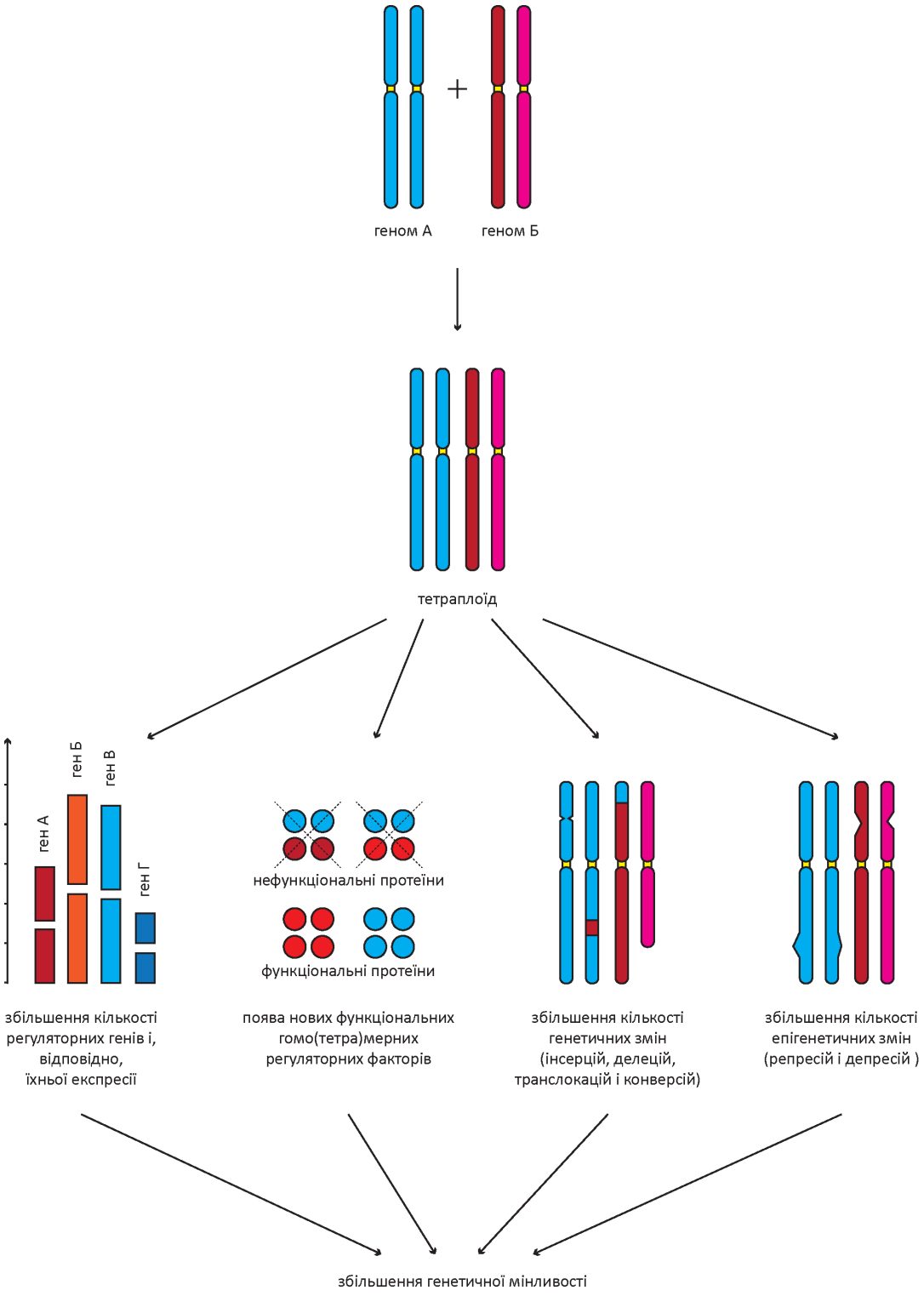
Явище набуття або втрати кількох хромосом, унаслідок якого рослина містить нетипове для виду число хромосом, має назву **анеуплоїдизація**. Зазвичай рослини є **диплоїдами** (містять подвійний набір хромосом). Тоді як наявність більше як двох базових наборів хромосом (**комплементів**) називається **поліплоїдизацією**. Поліплоїди можуть бути **триплоїдами** (2n=3x), **тетраплоїдами** (2n=4x), **гексаплоїдами** (2n=6x) і т.д.

Поліплоїдизація збільшує кількість генетичного матеріалу, що може мутувати, а також збільшує синтез тих чи інших сполук, або ж навіть зумовлює появу якісно нових синтезованих речовин. Водночас, поліплоїдизація інколи може спричиняти втрату **самонесумісності** (неможливості до самозапліднення), а також порушення в механізмах самовідтворення. Зокрема, поліплоїдизація може призвести до виникнення явища **апоміксису (агамоспермії, партеногенезу)** – різновиду статевого розмноження, за якого зародок розвивається із жіночих статевих клітин (або з диплоїдних клітин гаметофіта – **апогамія**) без їхнього запліднення. Окрім того, може відбуватися **самозапліднення** (злиття статевих клітин одного організму), унаслідок якого виникають відмінності між окремими організмами або їхніми групами, що також може призвести до видоутворення. Унаслідок самозапліднення в межах однієї особини можуть бути дві або більше алелі чи інші одиниці генетичного матеріалу, тоді говорять про **гетерозиготність**. Або ж навпаки, може бути лише одна алель чи інша одиниця генетичного матеріалу – тоді говорять про **гомозиготність**.

Поліплоїди (організми з поліплоїдним набором хромосом) мають більш широке поширення і часто продуктивніші, а також стійкіші до дії стресових чинників. Поліплоїди розділяють на дві групи: а) **автополіплоїди** – виникли внаслідок об'єднання трьох або більше комплементів хромосом одного виду рослин; б) **алополіплоїди** – виникли внаслідок об'єднання трьох або більше комплементів хромосом різних видів рослин.

Алополіплоїди, що містять диплоїдні набори хромосом обидвох батьківських видів, називають **амфіплоїдами**. Амфіплоїди часто застосовують у селекції для отримання подальших фертильних гібридів, які інакше були би стерильними, адже амфіплоїди зазвичай високофертильні організми. Найвідомішим амфіплоїдом є **тритикале** (*Triticale* або *Triticosecale*, абревіатура від *Triticum* L. (пшениця) та *Secale* L. (жито)) – озимий або ярий гібрид між пшеницею і житом.

Рис. 10. Поліплоїдизація як шлях до збільшення генетичної мінливості, що може призвести до ▸ виникнення нових видів.


геном А
геном Б
тетраплоїд
ген А
ген Б
ген В
ген Г
нефункціональні протеїни
функціональні протеїни
збільшення кількості регуляторних генів і, відповідно, їхньої експресії
поява нових функціональних гомо(тетра)мерних регуляторних факторів
збільшення кількості генетичних змін (інсерцій, делецій, транслокацій і конверсій)
збільшення кількості епігенетичних змін (репресій і депресій)
збільшення генетичної мінливості

15. Детермінація статі в рослин

Більшість рослин є гермафродитними (двостатевими) організмами, а ті, які є різностатевими, проявляють різноманітні механізми детермінації статі. У багатьох різностатевих рослин є рудименти органів протилежної статі, що свідчить про їхній вихідний гермафродитизм. У деяких рослин стать регулюється за допомогою особливих генів соматичних нестатевих хромосом (**аутосом**) – (**генетичний механізм детермінації**), проте в інших є додаткові статеві хромосоми (**гоносоми**), що зазвичай відрізняються між собою і тому називаються **гетероморфними хромосомами** або **гетерохромосомами** (**гетерохромосомний механізм детермінації**). Але інколи статеві хромосоми практично не відрізняються між собою і тому називаються **гомоморфними хромосомами** або **гомохромосомами** – (**гомохромосомний механізм детермінації**) (Charlesworth 2013).

Існує два основних **типи детермінації статі у рослин** (Ming *et al.* 2007, 2011):

1. **Y-активна система** або **W-активна система** (*active Y system, active W system*) – визначальну роль у детермінації статі має наявність Y- або W-хромосоми відповідно;

2. **X:A балансова система** (*X to autosome balance system, X:A balance system*) – визначальна роль у детермінації статі належить співвідношенню кількості X-хромосом до кількості автосом, тоді як наявність Y-хромосоми не є визначальною.

Родина	Види	Жіноча стать	Чоловіча стать	Механізм детермінації статі
Голонасінні				
Cycadaceae Pers.	*Cycas revoluta* Thunb.	XX	XY	Y-активна система
Ginkgoaceae Engl.	*Ginkgo biloba* L.	ZW	ZZ	W-активна система
Podocarpaceae Endl.	*Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Sweet, *P. longifoliolatus* Pilg., *P. elatus* R. Br. ex Endl.	X_1X_2	YX_1X_2	невідомий
Покритонасінні				
Cannabaceae Martinov	*Cannabis sativa* L.	XX	XY	Y-активна система
	Humulus lupulus L.	XX	XY	X:A балансова система
	Humulus scandens (Lour.) Merr.	XX	XY_1Y_2	X:A балансова система
Caryophyllaceae Juss.	*Silene latifolia* Poir., S. dioica (L.) Clairv.	XX	XY	Y-активна система
	Silene diclinis (Lag.) M. Laínz	XX	XY_1Y_2	Y-активна система
Cucurbitaceae Juss.	*Coccinia grandis* (L.) Voigt	XX	XY	Y-активна система
	Trichosanthes dioica Roxb., *T. kirilowii* Maxim. (incl. *T. japonica* Regel, *T. multiloba* C.B. Clarke), *T. pilosa* Lour.	XX	XY	Y-активна система
Polygonaceae Juss.	*Rumex acetosa* L.	XX	XY_1Y_2	X:A балансова система
	Rumex acetosella (incl. *R. angiocarpus* Murb., *R. tenuifolius* (Wallr.) Á. Löve)	XX	XY	Y-активна система
	R. graminifolius Georgi ex Lamb.	XX	XY	невідомий
	R. hastatulus Baldwin	XX	XY або XY_1Y_2	Y-активна система або X:A балансова система
	R. thyrsiflorus subsp. *papillaris* (Boiss. et Reut.) Sagredo et Malag.	XX	XY_1Y_2	невідомий
	R. paucifolius Nutt., *R. suffruticosus* J. Gay ex Meisn.	XX	XY	ймовірно Y-активна система

Табл. 5. Відомі насіннєві рослини з гетероморфними статевими хромосомами та механізми детермінації їхньої статі за Ming *et al.* (2011) з доповненнями згідно із Singh (2002) та змінами.

16. Детермінація статі в рослин (закінчення)

Окрім наведених вище, у різний час припускали й інші механізми детермінації статі рослин (Singh 2002), зокрема:

1. **Чоловічий гетерогаметний, X-Y-система** – жіноча стать є **гомогаметною** (XX), а чоловіча – **гетерогаметною** (XY). Наводили для *Cannabis sativa* L., *Humulus lupulus* L., *Rumex angiocarpus* Murb., *Silene latifolia* Poir. та *S. dioica* (L.) Clairv. За сучасними уявленнями відповідає Y-активній системі.

2. **Чоловічий гетерогаметний, X-0-система** – жіноча стать є гомогаметною (XX), а чоловіча – гетерогаметною (має лише одну X-хромосому). Наводили для *Vallisneria spiralis* L. (Winge 1923) та припускали (Meurman 1925) для *Dioscorea sinuata* Vell. Проте було спростовано для *Vallisneria* (Westergaard 1964) і досі не підтверджено для *Dioscorea*. Для *Dioscorea* тепер наводять Y-активну систему.

3. **Чоловічий гетерогаметний, X-XY-система** – жіноча стать є гомогаметною (XX), а чоловіча – **екстрагетерогаметною** (XXY). Цей механізм було описано для *Phoradendron villosum* (Nutt.) Nutt. ex Engelm. та *Ph. flavescens* (Pursh) Nutt. (Billings 1932, 1933), проте пізніші дослідження на *Ph. flavescens* його спростували (Baldwin & Speese 1957).

4. **Жіночий гетеогаметний, Z-W-система** – жіноча стать є гетерогаметною (ZW або XY), а чоловіча – гомогаметною (XX або ZZ). Наприклад, у *Fragaria elatior* (Thuill.) Ehrh. За сучасними уявленнями відповідає W-активній системі (тотожна Y-активній системі).

5. **Складних хромосомних взаємодій** – стать визначається комбінацією соматичних (A) і статевих (X та Y) хромосом, які об'єднуються в ланцюжки до 5 одиниць. Наводили для *Rumex acetosa* L. Проте пізніше з'ясували, що Y не є визначальною при детермінації статі цих рослин, яка визначається співвідношенням X- та A-хромосом. За сучасними уявленнями відповідає X:A балансовій системі.

Родина	Види	Жіноча стать	Чоловіча стать	Механізм детермінації статі
Покритонасінні				
Actinidiaceae Engl. et Gilg	*Actinidia chinensis* Planch.	XX	XY	Y-активна система
Amaranthaceae Juss.	*Amaranthus tamariscinus* Nutt.	XX	XY	Y-активна система
Arecaceae Bercht. et J. Presl	*Phoenix dactylifera* L.	XX	XY	Y-активна система
Asparagaceae Juss.	*Asparagus officinalis* L.	XX	XY	Y-активна система
Caricaceae Dumort.	*Carica papaya* L.	XX	XY	Y-активна система
	Vasconcellea pubescens DC., *V. goudotiana* Triana et Planch., *V. parviflora* DC.	XX	XY	Y-активна система
	Carica pulchra V.M. Badillo	XX	XY	Y-активна система
Caryophyllaceae Juss.	*Silene otites* (L.) Wibel	ZW? XX?	ZZ? XY?	невідомий
	Silene colpophylla Wrigley	XX	XY	Y-активна система
Chenopodiaceae Vent.	*Spinacia oleracea* L.	XX	XY	Y-активна система
Cucurbitaceae Juss.	*Bryonia cretica* subsp. *dioica* (Jacq.) Tutin	XX	XY	Y-активна система
	Ecballium elaterium (L.) A. Rich.	XX	XY	Y-активна система
Datiscaceae Dumort.	*Datisca cannabina* L.	ZW	ZZ	W-активна система
Dioscoreaceae R. Br.	*Dioscorea tokoro* Makino ex Miyabe	XX	XY	Y-активна система
Santalaceae R. Br.	*Viscum fischeri* Engl.	$X_1X_2X_3X_4$	$Y_1Y_2Y_3Y_4Y_5$	невідомий
Rosaceae Juss.	*Fragaria virginiana* Mill.	ZW	ZZ	W-активна система
	Fragaria moschata (Duchesne) Duchesne (incl. *F. elatior* (Thuill.) Ehrh.)	ZW	ZZ	W-активна система
Salicaceae Mirb.	*Populus trichocarpa* Torr. et A. Gray ex Hook.	ZW	ZZ	W-активна система

Табл. 6. Відомі насіннєві рослини з гетероморфними статевими хромосомами та механізми детермінації їхньої статі за Ming *et al.* (2011) з доповненнями згідно із Singh (2002) та змінами (закінчення).

17. Таксономічні ознаки

Як же відбувається розмежування видів на практиці, як визначають, що це один є вид, а це – інший, а той зразок – радше також належить до першого виду, хоч і дещо відрізняється? Для цього існує два принципово розбіжні підходи. Перший – скористатися визначником рослин і, пройшовши через послідовність куплетних запитань (тез і антитез) ключа, дійти до кінцевої точки, де буде зазначено вид, до якого, найімовірніше, належить наш зразок. У цьому разі можна говорити про рутинне визначення приналежності зразків до того чи іншого таксона, тобто їхню **класифікацію**. Ознаки, на підставі яких класифікують зразок, називаються **класифікаційними**.

Другий шлях – це врешті з'ясувати, що наш зразок не належить до жодного із вже описаних, оскільки має низку **діагностичних** (дискримінаційних чи відмежувальних) ознак або особливу їх комбінацію, якої немає в інших споріднених таксонів. Після цього слід описати наш зразок як самостійний вид (підвид, форму абощо) у межах вищого таксона (роду, родини тощо) згідно з порядком і правилами, передбаченими в «Міжнародному кодексі номенклатури водоростей, грибів та рослин» (МКБН, ICN). Зазвичай класифікаційні ознаки відповідають діагностичним, проте інколи їх дещо більше. Загалом ознаки, які використовують для опису й подальшого розмежування таксонів, називають **таксономічними ознаками**.

Таксономічними ознаками можуть бути будь-які ознаки (морфологічні, біохімічні, цитогенетичні, молекулярні тощо), що проявляються в організмі. Кожна з таких ознак може мати кілька станів прояву – **станів ознак**. Наприклад, ознака «колір віночка» може бути представлена станами «червоний», «жовтий», «блакитний» і т.д. Ознака «стать рослини» може бути представлена станами «чоловіча», «жіноча», «гермафродитна». А ознака «довжина пагона» може мати нескінченну кількість станів.

Скільки потрібно виявити дискримінаційних ознак або їх комбінацій, щоб мати змогу описати новий таксон? Це питання є предметом дискусій і консенсусу наразі немає. Дехто вважає й описує види за наявності навіть однієї такої ознаки, інші вважають, що потрібно щонайменше три або й більше. У будь-якому разі ці ознаки мають бути стабільними й адекватними.

Наприклад, зазвичай неможливо описати новий таксон на підставі таких варіабельних ознак як висота рослини, кількість листків, розміри листків і т.д., за винятком тих рідкісних випадків, коли ці ознаки дійсно стабілізовані. Водночас ці ознаки повинні зберігатися і в інших особин, принаймні в межах популяції, з якої відібрано наш зразок і на підставі якого описано наш новий вид (**голотип**), і яка називається **класичним локалітетом** (*locus classicus, l.c.*). Якщо ж ознака не зберігається в інших особин або ж її стани формують більш-менш суцільний перехідний ряд, можна з високою ймовірністю говорити про те, що маємо справу зі звичайною морфологічною (генетичною тощо) варіабельністю.

Показник	Математична формула	Визначення
Середнє арифметичне значення ($\bar{x}$)	$\bar{x} = \frac{x_1 + x_2 + \cdots + x_n}{n}$ $\bar{x}$ – елемент вибірки; n – об'єм вибірки.	Середнє значення показника від суми всіх зафіксованих значень.
Середнє геометричне значення (G)	$G(x_1, x_2, \ldots, x_n) = \sqrt[n]{x_1 \times x_2 \times \ldots \times x_n}$	Різновид середнього значення, що показує центральну тенденцію або типове значення вибірки. Відповідає числу, яким можна замінити будь-яке із чисел вибірки так, щоб їх добуток не змінився.
Стандартна похибка середнього значення ($SE_{\bar{x}}$)	$SE_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$ s – стандартне відхилення випадкової величини; n – об'єм вибірки.	Стандартне відхилення вибіркового середнього.
Середнє відхилення (випадкової величини) (S)	$S = \sqrt{\frac{n}{n-1}\sigma^2}$ σ^2 – дисперсія; n – об'єм вибірки.	Оцінка середньоквадратичного відхилення випадкової величини стосовно математичного очікування на підставі незміщеної оцінки її дисперсії.
Мінімум (m або x_{min})	Елемент математичного екстремуму, найменше можливе значення з вибірки.	
Максимум (M або x_{max})	Елемент математичного екстремуму, найбільше можливе значення з вибірки.	
Медіана ($\tilde{x}$ або $\mu_{1/2}$)	Можливе значення, що ділить рангову вибірку на дві половини так, що в першій половині представлені значення, нижчі від значення медіани, а у другій – вище від значення медіани. У випадку вибірки з непарним числом елементів (наприклад, 3, 3, 5, 9, 11) медіана дорівнюватиме 5. А у випадку вибірки з парним числом значень (наприклад, 3, 5, 7, 9), медіана дорівнюватиме середньому значенню від суми двох серединних значень вибірки (тобто (5+7)/2=6).	
Мода (Mo)	Значення, що найчастіше трапляється у вибірці. Наприклад, у вибірці 6, 2, 6, 6, 8 модою буде одне значення – 6 (**унімодальна вибірка**), а у вибірці 6, 2, 6, 6, 8, 9, 9, 9, 10 модами будуть значення, що трапляються однаково часто (тричі) – 6 і 9 (**бімодальна вибірка**). Кількість мод може бути й більшою, тоді говорять про **мультимодальні вибірки**.	

Табл. 7. Основні статистичні показники (міри середнього рівня).

18. Шкали вимірювань (неметричні)

Таксономічні ознаки, як і будь-які інші дані, можуть бути виражені за допомогою різних **шкал вимірювання** – знакових систем, покликаних присвоювати реальним об'єктам або станам ознак певне умовне числове або нечислове значення. Відповідно до цього, шкали вимірювання можна розділити на дві основні категорії – неметричні і метричні. У межах цих категорій розрізняють кілька основних **класів шкал вимірювання**:

Неметричні шкали містять нечислові або умовно трансформовані значення, дозволяють з'ясувати лише головну (центральну) тенденцію розподілу даних – головне або типове значення для розподілу ймовірностей:

1. **Номінальна (найменувальна, класифікаційна) шкала** – застосовується для найменування некількісних чітко відмежованих станів ознак і описується математичними операторами = або ≠. Номінальна шкала пропонує нам лише кілька чітких варіантів вибору стану ознаки (вибору «або/або») і не передбачає наявності проміжних варіантів вибору. Прикладом номінальних шкал може бути віднесення до однієї зі статей (чоловіча або жіноча), віднесення до однієї з країн (Україна, Польща, Словаччина і т.д.). Якщо шкала пропонує лише два варіанти вибору, її називають **дихотомічною**. Використання номінальної шкали значно обмежує подальший статистичний аналіз даних і передбачає використання багатовимірного аналізу даних лише типу PCoA в комбінації з коефіцієнтом Гувера. Головна тенденція може бути виражена тільки через моду.

2. **Ординаційна (порядкова, рангова) шкала** – застосовується для розмежування набору дискретних станів ознак із певним визначеним кроком і описується математичними операторами =, ≠, < та >. Ординаційна шкала пропонує нам вибір між кількома станами ознак, допускаючи проміжні (перехідні) стани, але не визначаючи чітких меж між ними. Особливістю є те, що в межах цієї шкали чітко встановлено послідовність (порядок) станів ознак, наприклад, від максимуму до мінімуму. Зокрема, прикладом може бути наступний вибір інтенсивності забарвлення оцвітини: дуже світле → світле → середнє → темне → дуже темне. Важливо зазначити, що аналіз таких даних теж обмежений і не дозволяє вивести середнє значення. Головна тенденція виражається через моду або медіану.

Показник	Математична формула	Визначення
Дисперсія (варіації) (σ^2, $D[X]$ або $Var[X]$)	$\sigma^2 = M[(X - M[X])^2]$ X – випадкова величина; M – математичне очікування.	міра відхилення випадкової величини від математичного очікування
Середньоквадратичне відхилення (SD або σ)	$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(x_i - \bar{x})^2}$ x – елемент вибірки; $\bar{x}$ – середнє (арифметичне) значення; n – об'єм вибірки.	Показник розсіювання значень випадкової величини стосовно її математичного очікування.
Розмах варіації (R)	$R = x_{max} - x_{min}$	Характеризує межі зміни варіабельної ознаки і не залежить від частоти варіаційного ряду.
Коефіцієнт варіації (V або V_σ)	$V = \frac{\sigma}{\bar{x}}$ σ – середньоквадратичне відхилення; $\bar{x}$ – середнє (арифметичне) значення.	Міра відносного розкиду випадкової величини. Показує, яку частину середнього значення цієї величини становить її середній розкид.

Табл. 8. Основні статистичні показники (міри розсіювання).

19. Шкали вимірювань (метричні)

Метричні шкали містять числові значення, окрім головної (центральної) тенденції, дають змогу визначити варіацію даних – параметр, що показує, наскільки ці дані розкидані або скупчені:

1. **Інтервальна (різнична) шкала** – шкала, у якій ми не лише знаємо порядок значень, а й чіткі чисельні відмінності між ними. Значення можна додавати і віднімати (тобто, окрім операторів =, ≠, < та >, можна застосувати оператори + і -). Ця шкала не має нульової точки, що дозволяє містити і додатні, і від'ємні значення. Між окремими значеннями шкали зазвичай існує сталий крок (інтервал). Прикладом такої шкали може бути шкала термометра, шкала (циферблат) годинника, календар. Центральна тенденція може бути виражена через моду, медіану або середнє арифметичне значення. Варіація може бути представлена через середньоквадратичне відхилення.

2. **Відносна (абсолютна) шкала** – шкала, у якій, на противагу інтервальній, є природна й логічна точка абсолютного нуля, що дозволяє виконувати операції множення і ділення (тобто можна застосовувати математичні оператори =, ≠, <, >, +, -, × та ÷), проте значення не можуть бути від'ємними. Особливістю цієї шкали також є те, що її значення можна достеменно співвідносити (чітко визначити, що якесь значення в стільки-то разів більше або менше від іншого). Центральна тенденція може бути виражена через моду, медіану, середнє арифметичне або середнє геометричне значення. Варіація може бути представлена через середньоквадратичне відхилення або коефіцієнт варіації. Прикладом застосування такої шкали може бути вимірювання довжини, площі, кількості особин, віку тощо.

	Неметричні		Метричні	
	Номінальна	**Ординаційна**	**Інтервальна**	**Відносна**
Допустимі логічні і/або математичні операції	=, ≠	=, ≠, <, >	=, ≠, <, >, +, -	=, ≠, <, >, +, -, ×, ÷
Міра центральної тенденції	мода	мода, медіана	мода, медіана, середнє арифметичне	мода, медіана, середнє арифметичне, середнє геометричне
Міра варіації	немає	немає	середньо-квадратичне відхилення	середньо-квадратичне відхилення, дисперсія, розмах варіації
Приклади	дихотомічна: стать (жіноча/чоловіча) недихотомічна: флора Карпат (України, Польщі, Словаччини, Угорщини, Румунії)	дихотомічна: стан виду (сучасний/ викопний) недихотомічна: приналежність до поясів висотності (субмонтанний, нижній монтанний, верхній монтанний, субальпійський, альпійський)	температура вегетації (від -5˚C до 50˚C), широтна приналежність (від -90˚ до +90˚) тощо	вік особин (у роках), площа листкової пластинки (у $см^2$), кількість особин у популяції (у шт.) тощо

Табл. 9. Порівняння шкал вимірювання даних.

20. Класифікація ознак

Усі ознаки можна розподілити на кілька основних **класів за їхнім характером**:

1. **Якісні** – не можна достеменно оцінити в кількісному (числовому) еквіваленті, виражаються через стани ознак, які аналізують у межах номінальної шкали:

а) **бінарні (двостанові, альтернативні)** – мають два стани: присутній (кодується як 1 або +) та відсутній (кодується як 0 або -) (наприклад, опушення – є або немає);

б) **множинні (багатостанові)** – мають багато дискретних станів, які можна умовно закодувати цілими числами від 0 до х.

2. **Напівкількісні** – ознаки, що мають суцільний ряд даних, які можна лише умовно розділити на стани ознак і аналізувати в межах ординаційної шкали (наприклад, густоту опушення стебла можна виразити через умовні стани 0 (голе), 1 (слабко опушене), 2 (середньо опушене), 3 (густо опушене) і т.д.). Прикладом напівкількісних ознак також є ступені покриття під час опису рослинності за Браун-Бланке;

3. **Кількісні** – ознаки, що не виражаються через стани, оскільки мають чіткі чисельні значення, які можна аналізувати через інтервальну або відносну шкалу:

а) **дискретні (меристичні)** – ознаки, що можуть мати лише фіксовані цілі значення (наприклад, кількість плодолистків або квіток);

б) **континуальні (метричні)** – ознаки, що представлені суцільними рядами даних і, принаймні теоретично, можуть набувати необмеженої кількості значень у межах мінімуму й максимуму (наприклад, довжина листка, висота пагона тощо).

Слід пам’ятати, що будь-яку кількісну ознаку можна перетворити в напівкількісну, розділивши неперервний ряд даних на дискретні категорії. Наприклад, маючи довжину листка в межах 10 см, можна виділити кілька умовних станів: 0 (довжина < 2 см), 1 (2-4 см), 2 (4-6 см), 3 (6-8 см), 4 (>8 см).

Чудовим підручником із систематики рослин, у якому значну увагу приділено принципам та методам аналізу даних, і безпосередньо методам таксономічних досліджень, є «Plant taxonomy: The systematic evaluation of comparative data» Тода Стюссі (Stuessy 2013). Інші вартісні підручники – «Monographic plant systematics: Fundamental assessment of plant biodiversity» (Stuessy & Lack 2011) та «Štatistické spracovanie mnohorozmerných dát v taxonómii: fenetické metódy» (Marhold & Suda 2008).

Стани ознаки	Бінарний код			
стан a	**1**	**0**	**0**	0
стан b	**0**	**1**	**0**	0
стан c	**0**	**0**	**1**	0
стан d	**0**	**0**	**0**	1

Табл. 10. Спосіб запису станів чотиристанової ознаки в бінарній системі за Marhold & Suda (2008). Як бачимо, для запису кожного зі станів достатньо лише трьох бінарних символів. Четвертий бінарний символ не є необхідним, і його можна упустити, адже стани можна достовірно розрізнити на підставі перших трьох бінарних символів: стан a буде мати бінарний код 100, стан b – 010, стан c – 001, а стан d – 000.

Програма	Доступність	Коротка характеристика
R http://www.r-project.org/	безкоштовна, open source	Мультиплатформова мова програмування і програмне середовище з відкритим кодом. Її вважають найпотужнішим засобом для будь-яких найскладніших статистичних досліджень (включаючи лінійну і нелінійну регресію, класичні статистичні тести, аналіз часових рядів, кластерний аналіз та ін.). Проте відлякує через відсутність звиклого користувацького інтерфейсу.
Stata http://www.stata.com/	платна ліцензія	Порівняно дешева мультиплатформова програма з порівняно дружнім інтерфейсом для всебічного статистичного аналізу наукових даних, зокрема складного моделювання.
SAS http://www.sas.com/en_us/home.html	платна ліцензія	Одна з найдорожчих, але й найпотужніших мультиплатформових програм статистичної обробки даних, яка, однак, не дуже дружня до користувача. Містить понад 200 компонентів для статистичного аналізу і графічного відтворення будь-яких даних.
SPSS http://www-01.ibm.com/software/analytics/spss/	платна ліцензія	Мабуть, найпотужніша мультиплатформова програма, проте й одна з найдорожчих. Відрізняється простим і зрозумілим інтерфейсом, приємним оформленням та численними зовнішніми модулями. Призначена для будь-яких наукових і ненаукових статистичних досліджень.
Statistica http://www.statsoft.com/	платна ліцензія	Комплексний пакет статистичної обробки будь-яких даних, побудований лише для платформи Windows. Найбільш відома серед програм статистичної обробки на пострадянському просторі завдяки відносній дешевизні й ранній появі на цьому ринку. Лише останні версії набули більш-менш приязний інтерфейс.

Табл. 11. Найкращі програми для статистичного опрацювання біологічних даних.

21. Фенетика

Розвиток філогенетичної систематики та поступ у статистичному аналізі, впровадження нових обчислювальних технологій зумовили виникнення двох потужних таксономічних шкіл. З одного боку це була школа фенетики, лідерами якої були **Пітер Сніт** (*Peter H.A. Sneath*, 1923-2011) та **Робер Сокаль** (*Robert R. Sokal,* 1926-2012), а з іншого – школа кладистики під патронатом **Віллі Хенніга** (*Willi Hennig,* 1913-1976).

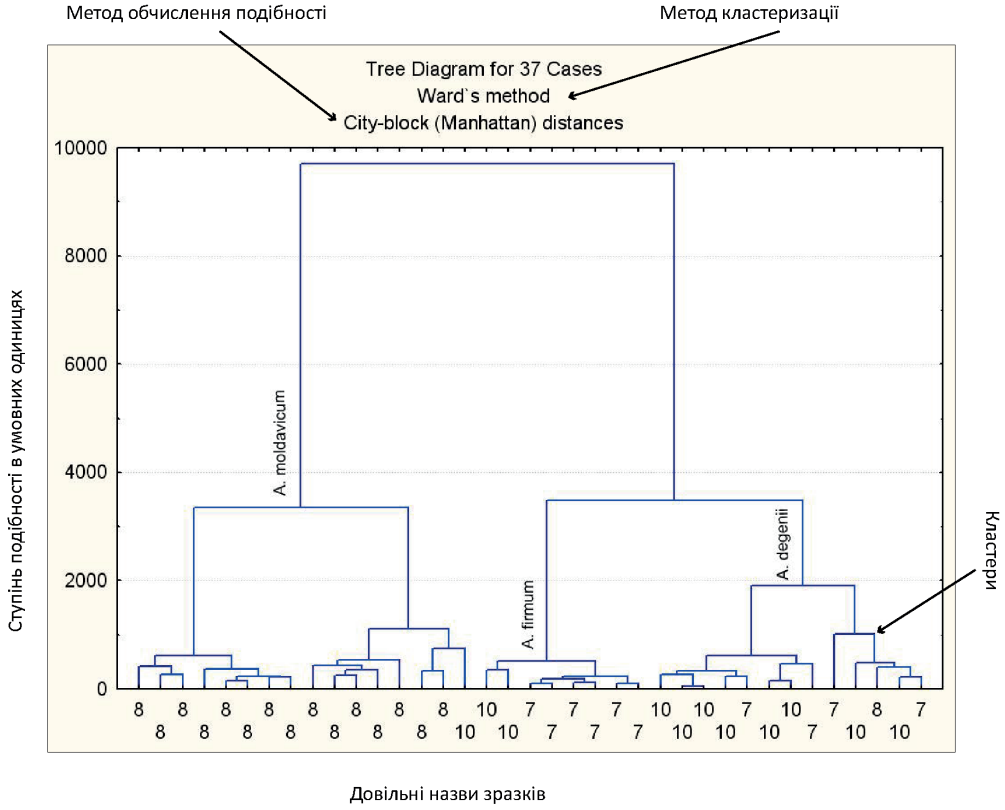
Фенетика (**нумерична таксономія**) – напрямок систематики на підставі принципу загальної подібності організмів і рівноцінності всіх їхніх ключових ознак, який в основному використовує нумеричні алгоритми аналізу (кластеризації й ординації) даних. Стани ознак у фенетиці, як і в кладистиці, кодуються. Зазвичай використовують двостанові ознаки, але допустимо також застосовувати мультистанові та дискретні ознаки після їх стандартизації. Фенетика не відкидає можливості існування поліфілетичних груп. Основними методами графічного представлення результатів є **фенограми** та графіки розсіювання (багатовимірного шкалювання).

Прихильники фенетики вважають, що неможливо точно встановити еволюційні взаємозв'язки між групами організмів і, щобільше, паралелізм та конвергенція є настільки звичними явищами, що шляхи еволюції ніколи не можуть бути відтворенні достовірно. Саме тому подібні за певними ознаками або властивостями організми слід відносити до одного таксона, а ті, які різняться, – до різних таксонів.

На сьогодні фенетика значно поступається своїми позиціями домінуючому напрямку систематики – кладистиці, і з кожним днем дедалі менше дослідників вживають методи нумеричної таксономії. Однак фенетика все ще залишається незамінним методом таксономії на видовому та субвидовому рівнях, а також у межах проблемних груп із високим рівнем гібридизації, апоміксисом і т.д. У цих випадках генетичні відмінності між групами організмів є мінімальними й не дають змоги здійснювати повноцінний таксономічний аналіз, тоді як фенетика, що в основному базується на ознаках морфології, чудово справляється з таким завданням. Широко застосовують нумеричні методи також в екології.

Одними з найкращих підручників з фенетичної систематики рослин є «Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification» (Sneath & Sokal 1973) та «The systematic evaluation of comparative data» (Stuessy 2013).

А



Б

Рис. 11. А – відмінності у принципах кластеризації об’єктів у фенетиці (їхня подібність) та кладистиці (їхня філетична або еволюційна спорідненість); **Б** – приклад фенограми, побудованої на основі кластерного аналізу 37 зразків трьох видів роду *Aconitum*.

22. Кладистика

Кладистика базується передусім на молекулярно-генетичних дослідженнях і не допускає існування поліфілетичних груп, а основним завданням ставить виявлення еволюційних взаємозв'язків і створення на їх підставі виключно монофілетичних груп. Це навіть дає підстави говорити про абсолютно новий період у таксономії рослин – **молекулярної систематики**. Основним принципом кластеризації є філогенетична спорідненість організмів.

Монофілетичною називають групу, усі члени якої мають спільне походження від єдиного предка. Тоді як **поліфілетична** група містить членів, які мають еволюційне походження від різних предків. Часто також уживають термін **парафілетична** група для означення груп, що містять не всіх нащадків (наприклад, частина невідома внаслідок браку викопних знахідок) єдиного предка.

З огляду на філогенетичний підхід у кладистиці, було впроваджено низку нових термінів для опису **станів ознак** – проявів одного з кількох можливих варіантів одної ознаки (наприклад, якщо забарвлення оцвітини є ознакою, тоді червоне або синє забарвлення – станами цієї ознаки). Зокрема, розрізняють **плезіоморфний** (примітивний або, іншими словами, вихідний) і **апоморфний** (еволюційно просунутий або похідний) стани ознак. Апоморфна ознака може бути унікальною і властивою лише окремій термінальній групі, тоді говорять про **аутапоморфію**.

Про спорідненість груп у кладистиці судять на підставі їхньої подібності виключно за апоморфними станами ознак (**синапоморфія**), тоді як подібність за плезіоморфними ознаками (**синплезіоморфія**) ігнорують. Оскільки однакові апоморфні стани ознак, найімовірніше, успадковано від спільного предка, тоді як подібні плезіоморфні ознаки нічого не говорять про спільність походження. Подібно, важливо уникнати **гомоплазії** – явища незалежного набуття однакових ознак унаслідок паралельної або конвергентної еволюції.

Результатом філогенетичного аналізу на підставі оцінки синапоморфій зазвичай є кілька (інколи сотні) гіпотетично можливих сценаріїв еволюції. У такому разі обирають той, що відповідає **принципу максимальної парсимонії**, тобто містить найменшу кількість еволюційних змін. На його підставі будують **філогенетичне дерево**, яке відображає філогенетичні взаємозв'язки між досліджуваними групами.

Одним із найкращих підручників із кладистики є «Plant systematics: A phylogenetic approach» (Judd et al. 1999, 2007).

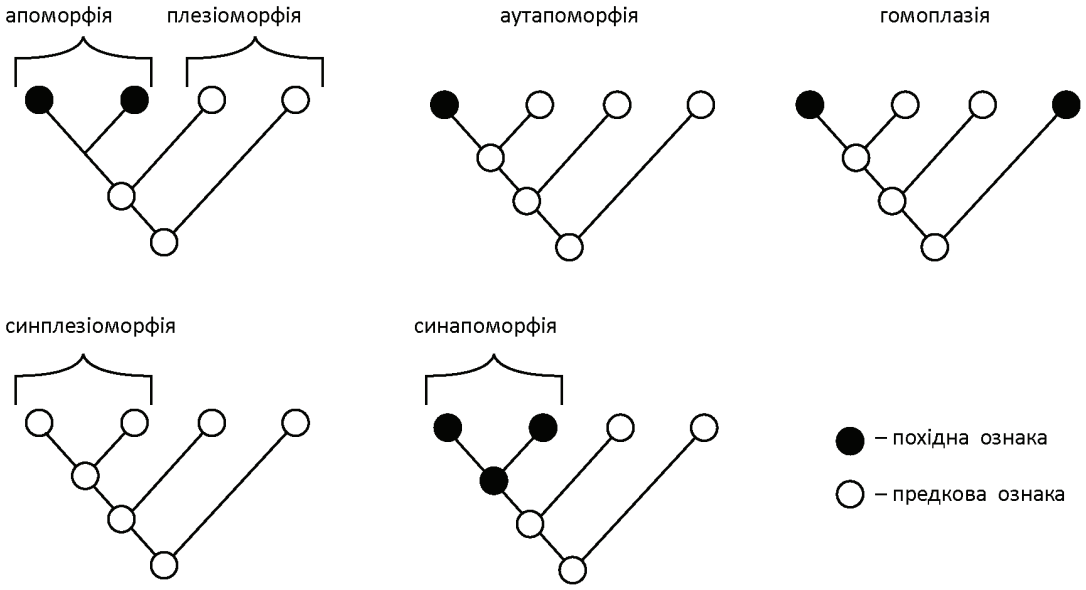


Рис. 12. Базові поняття кладистики.

23. Дендрограми (філогенетичні дерева)

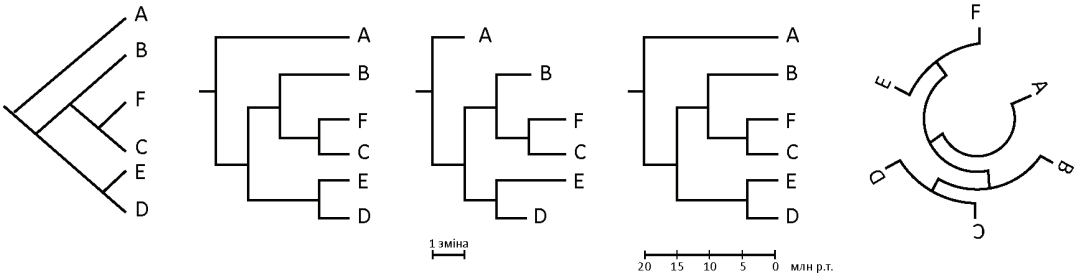
Філогенетичне дерево – це деревоподібний розгалужений графік, що відображає філогенетичні взаємозв'язки між групами та містить такі елементи: **термінальні групи** (власне досліджувані групи, що розташовані на кінцях гілок і інколи також називаються **листками**), **ноди** (вузли) та **інтерноди** (лінії, що сполучають вузли й термінальні групи і називаються ще **гілками**). Окремі фрагменти (окремі гілки або сукупності гілок) філогенетичного дерева прийнято називати **кладами**, тому інколи всі філогенетичні дерева називають кладограмами. Водночас за своєю графічною структурою вони відповідають **дендрограмам**.

Філогенетичні дерева можуть бути **вкорінені** (містять аутгрупу) або **невкорінені** (не містять аутгрупи). Для того, щоб **вкорінити** дерево, використовують так звану **аутгрупу** – групу, наближену до досліджуваних таксонів, але не більш близьку, ніж кожен із досліджуваних таксонів (або організмів) між собою, яка також повинна бути еволюційно старшою (тобто містити плезіоморфні ознаки) за сукупність досліджуваних таксонів (або організмів). У результаті вкорінення дерево набуває впорядкованого вигляду з послідовним представленням груп від більш примітивних до більш просунутих.

Існує багато різних стилів представлення дерев – вони можуть бути **лінійними** і **нелінійними** (зокрема циклічними), **діагональними** (гілки розходяться під непрямим кутом), **прямокутними** (гілки розходяться виключно під прямим кутом) і **напівпрямокутними** (гілки лише частково розходяться під прямим кутом).

Філогенетичні дерева можуть бути представлені у вигляді класичної **кладограми** (довжина гілок не має значення), **філограми** (**аддетивного дерева**, тобто дерева з додатковою інформацією, довжина кожної гілки якого пропорційна кількості генетичних змін, наприклад, нуклеотидних замін) або **ультраметричного дерева** (довжина гілки пропорційна часу еволюції). Будуючи ультраметричні дерева, зазначають (приблизно) час появи найбільш примітивного предка і на підставі цього калібрують часову шкалу. Ультраметричні дерева зазвичай будують на підставі попереднього аналізу філограми. Їх не можна будувати, якщо довжина окремих гілок філограми надто відрізняється (тобто є значні відмінності в кількості генетичних змін між окремими групами).

Більше про філогенетичні дерева можна дізнатися з праці Page et Holmes (1998).



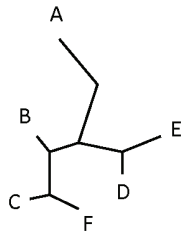
кладограма | кладограма | філограма | ультраметричне

діагональне | прямокутні

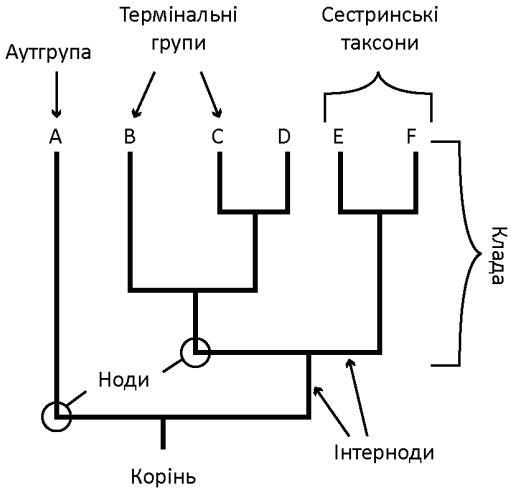
лінійні | циклічне

вкорінені дерева

А



невкорінене дерево



Б

Рис. 13. А – різновиди філогенетичних дерев; Б – основні елементи філогенетичного дерева.

24. Наукові назви видів рослин

У систематиці рослин загально прийнятою є так звана **біноміна́льна (бінарна) номенклатурна система**, яку запровадив **Карл Лінней** (Linné 1753). Відповідно до цієї системи, **вид** розглядають як основну таксономічну категорію і структурну одиницю.

Згідно з біноміна́льною номенклатурою, латинська наукова назва кожного виду рослин (**видова назва**) складається з двох частин: **родового епітету** (відповідає назві роду) та **видового епітету** (є унікальним ідентифікатором виду в межах роду). Зазвичай родовий епітет відповідає іменнику (що?), а видовий – прикметнику (який? або чий?). Наприклад, *Vicia angustifolia* = горошок вузьколистий, або ж *Aconitum degenii* = аконіт Дегена. Родовий епітет завжди записують з великої літери, тоді як видовий – завжди з малої. У тексті назву виду зазвичай виділяють курсивом, а назви таксонів вищих рангів подають регулярним шрифтом.

Згадуючи вид у тексті вперше, зазначають повні два епітети, а в наступних згадках у межах цього самого тексту родовий епітет скорочують до однієї або двох перших літер. Наприклад, *Vicia angustifolia* – перша згадка, *V. angustifolia* – усі наступні. Або *Thalictrum minus* – перша згадка, *Th. minus* – усі наступні.

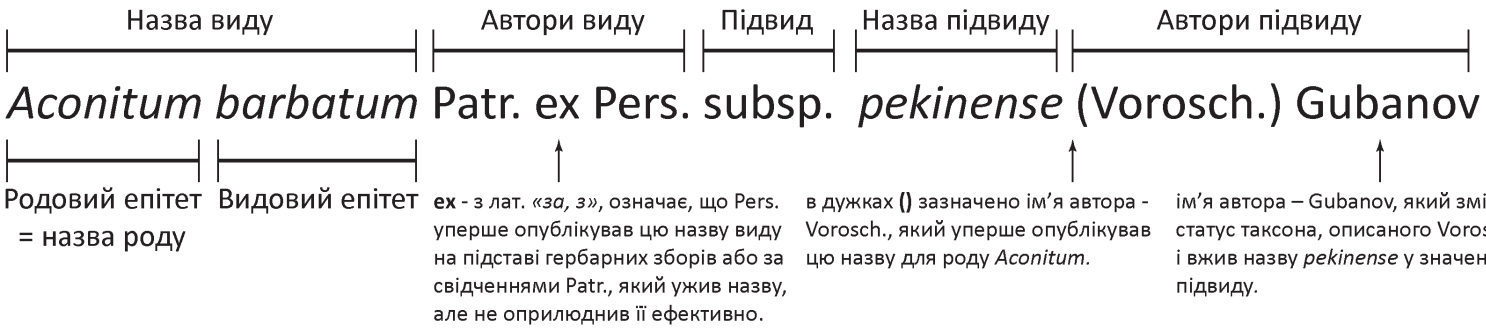
Після назви виду, зрештою, як і після назв таксонів інших рангів, зазначають **автора(-ів) таксона**, тобто дослідника, який науково описав його. Автора таксона зазначають у вигляді міжнародно прийнятих абревіатур (скорочень), розшифровку яких можна знайти в таких базах даних, як **ipni.org** (*International Plant Name Index*). Цікаво, що чим більше дослідник описав таксонів і чим вагоміший його внесок у систематику рослин, тим коротшою є абревіатура. Наприклад, для позначення К. Ліннея вживають лише одну літеру L. (Linnaeus), а для позначення А.П. ДеКандоля – лише дві літери DC. (de Candolle). Автора таксона здебільшого зазначають у фахових публікаціях, коли є необхідність зауважити, у розумінні якого саме таксономіста вжито цю назву, адже в різний час різні дослідники могли вживати однакові назви для різних, відмінних рослин. У тексті автора таксона не виділяють курсивом і зазначають лише, згадуючи вперше.

Для позначення гібридних таксонів уживають символ **«×»**. Наприклад, *Fragaria ×ananassa* Duchesne є видом гібридного походження, що виник унаслідок схрещування *F. chiloensis* (L.) Duchesne та *F. virginiana* (L.) Duchesne. Для позначення гібридних таксонів також можна вживати префікс **notho-**, який приєднують до рангу. Наприклад, *Aconitum* nothoser. *Acotoxicum* Mucher або *Aconitum ×berdaui* Zapał. nothosubsp. *walasii* (Mitka) Mitka.

Слід зауважити, що для гібридогенних таксонів спеціальних позначень у вигляді символу «×» та епітета notho- не вживають

Рис. 14. Елементи наукової назви таксона. ▸

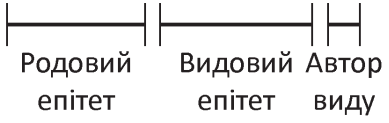
Повна назва таксона



Скорочена назва таксона

A. barbatum subsp. *pekinense*

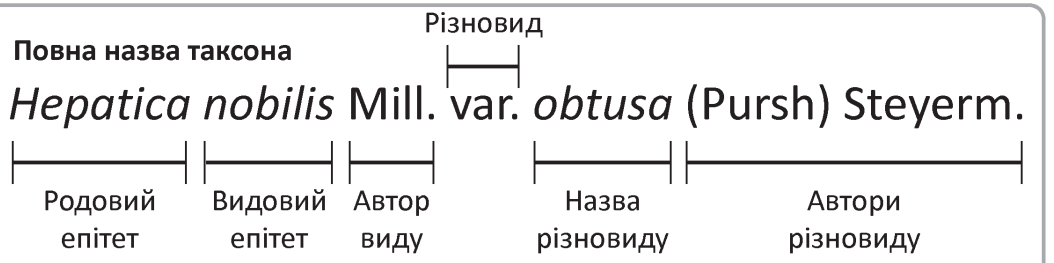
Повна назва таксона



Скорочена назва таксона

P. spinosa

Повна назва таксона



Скорочена назва таксона

H. nobilis var. *obtusa*

25. Уживання та присвоєння наукових назв рослинам

Принципи вживання та присвоєння назв рослинам, а також порядок опису нових таксонів урегульовуються **«Міжнародним кодексом номенклатури водоростей, грибів та рослин»** (McNeill *et al.* 2011) (*ICN, International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*), який регулярно, раз на шість років, доповнюють під час спеціальних засідань **Міжнародної асоціації таксономії рослин** (*IAPT, International Association for Plant Taxonomy*). До 2005 року цей кодекс мав назву **«Міжнародний кодекс ботанічної номенклатури»** (*ICBN, International Code of Botanical Nomenclature*), яку здебільшого використовують і сьогодні. Важливо, що для інтродукованих рослин діє окремий **«Міжнародний кодекс номенклатури культурних рослин»** (*ICNCP, International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*).

У систематиці рослин кожен таксон супроводжують: а) **наукова латинська назва** із зазначенням автора; б) **номенклатурний тип** – типовий зразок(-ки), цілий організм або його фрагмент(-и), інколи кілька організмів або навіть їхнє автентичне зображення, на підставі яких було описано таксон; в) **протолог** таксона – сукупність інформації, опублікованої при описі таксона, тобто докладний опис особливостей зразка, на основі якого виокремлено таксон (зокрема, зазначають інформацію про типовий зразок, етимологію наукової назви, спорідненість із близькими таксонами, наводять діагностичні ознаки, географічне поширення, тип оселища тощо, а також ілюстрації). Інколи до протологу долучають також: а) **перелік синонімів** (якщо такі існують) – список наукових назв, які попередньо вживали для цього таксона; б) **перелік проаналізованих зразків** (подано не завжди) – перелік зразків, які автор вивчив і визначив як відповідний таксон; в) **наукова назва державною мовою** – наукова назва мовою певної країни, що також складається з видого і родового епітетів, проте її наводять, не зазначаючи авторів таксона; г) **ужиткові назви** – назва або кілька назв, які вживаються для позначення певного таксона в народному господарстві.

Наукова назва таксона державною мовою часто є перекладом латинської назви. Ужиткові назви зазвичай складаються з одного слова. Окрім того, часто різні рослини мають однакові ужиткові назви в різних регіонах, а одні й ті самі рослини можуть називатися по-різному.

Скорочення	Латинське значення	Український переклад	Вживають для позначення:
aff.	affinis	споріднений	невідомого організму, який, однак, подібний на якийсь, уже описаний
aggr.	aggregatio	сукупність	неформальної групи таксонів
anon.	anonymus	анонім	випадків, коли автор невідомий
auct. non	auctorum non	деяких авторів, але не	таксона, назву якого вжито згідно з деякими авторами, але не в розумінні зазначеного автора
ca.	circiter	близько	приблизних значень
cf.	confer	наближений до, подібний на	непідтверджених або сумнівних визначень, коли ідентифікований зразок подібний на певний таксон, але немає повної впевненості в такому визначені
comb. nov.	combinatio nova	нова комбінація	ужитку нової таксономічної комбінації в цій публікації
ct.	chemotypus	хемотип	групи організмів, об'єднаних синтезом спільних хімічних речовин
cv.	cultivar	культивар	сорту культурних рослин
emend.	emendatus	виправлений	назв таксонів, протологи яких виправив зазначений автор
est! або !	est	саме так!	підтвердження попереднього визначення
et		і	сполучення двох слів, найчастіше для сполучення імен двох співавторів таксона
et al.	et alii	та інші	групи авторів таксону тощо
ex		з, за, згідно з	сполучення імен авторів, перший із яких ужив вказану назву таксона, але ефективно не опублікував її, а другий лише ефективно опублікував
f. або fil.	filius	син, молодший	автора таксона, прізвище якого таке саме, як відоме прізвище батька (вживається після прізвища автора таксона; наприклад, скорочення Hook.f. означає Гукера молодшого)
f.	forma	форма	форми рослин (уживають перед латинською назвою форми)
f.sp.	forma specialis	форма виду	форми паразиту, прилаштованого лише до зазначеного виду рослини
hort.	hortulanorum	агрикультурний	назв таксонів агрикультурного або ужиткового походження

Табл. 12. Основні скорочення, які вживають у таксономії рослин.

26. Номенклатурні типи рослин

Згідно з останнім виданням «Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, грибів та рослин» (McNeill *et al.* 2011), розрізняють кілька основних **номенклатурних типів** – елементів ботанічної класифікації (гербарних зразків або ж зображень рослин), на яких безпосередньо базується опис нових таксонів. Номенклатурні типи відрізняються і за походженням, і за вагомістю.

Голотип (*holotypus*) – найвагоміший тип, що відповідає конкретному єдиному зразку, який автор таксона зазначив під час опису. Голотипи є важливими зразками, які ретельно зберігають у гербаріях.

Ізотипи (*isotypus*) – зразки-дублікати голотипу, що мають ідентичні з голотипом етикетки й походження.

Лектотип (*lectotypus*) – єдиний зразок або ілюстрація, обрані з переліку автентичного (тобто зазначеного автором таксону при його описі) матеріалу, який пізніше визначено як типовий для цього таксону. Лектотип вводять за наявності автентичного матеріалу, коли втрачено або знищено голотип або ж якщо автор таксона не зазначив голотипу, але навів синтипи або паратипи.

Неотип (*neotypus*) – єдиний зразок або ілюстрація, який згодом визначено як типовий для певного таксона через втрату голотипу, і коли автор таксона не зазначив синтипів або паратипів.

Синтипи (*syntypus*) – типові зразки, які автор таксона під час опису зазначив як рівноцінні. Поняття вживають, якщо автор не виокремив єдиного голотипу. У разі наявності синтипів здійснюють процедуру **лектотипіфікації** – виокремлюють єдиний лектотип, а решту синтипів переводять у статус ізотипів.

Паратипи (*paratypus*) – необмежена кількість зразків, які автор додатково зазначив під час опису таксона. Паратипами вважають, зокрема, зразки, наведені в переліках проаналізованих зразків. Паратипи можуть також використовувати у процедурі лектотипіфікації.

Епітип (*epitypus*) – зразок або ілюстрація, які обирають, якщо голотип, лектотип, неотип або весь автентичний матеріал, використаний під час опису таксона, виражено неоднозначний і не може бути застосований для чіткої ідентифікації таксона. Епітип не застосовується, якщо не наведено чітко голотипу, лектотипу або неотипу.

Окрім того, «Міжнародний кодекс номенклатури водоростей, грибів та рослин» дозволяє використовувати такі поняття:

Ізоепітип (*isoepitypus*) – дублікат епітипу.

Ізолектотип (*isolectotypus*) – дублікат лектотипу.

Ізонеотип (*isoneotypus*) – дублікат неотипу.

Інколи також уживають поняття **іконотип** (*iconotypus*), що означає зображення (детальний рисунок або фотографію) типового зразка.

Скорочення	Латинське значення	Український переклад	Вживають для позначення:
in		в, у	сполучення імен двох авторів, перший з яких є власне автором таксона, а другий – автором книги або збірної праці, у якій перший автор ефективно опублікував цю назву
ined.	ineditus	не видано	назв таксонів, які досі ефективно не опубліковано
nom. dub.	nomen dubium	сумнівна назва	назв таксонів, які не підкріплені типовими зразками або ж існування яких є сумнівним, непідтвердженим
nom. cons.	nomen conservandum	законсервована назва	окремих випадків назв таксонів, які широко уживають науковці, хоча ті й не відповідають нормам ICN
nom. illeg.	nomen illegitimum	незаконна назва	назв таксонів, які хоч і ефективно оприлюднено, але вжито з порушеннями інших статей ICN
nom. nov.	nomen novum	нова назва	назв таксонів, які вперше вжито в цій публікації
nom. nud.	nomen nudum	гола назва	назв таксонів, які оприлюднено без відповідних протологів і які, відповідно, не можна вжити до конкретної групи організмів
nom. rej.	nomen rejiciendum	відхилена назва	назв таксонів, які було з певних причин відкинуто з ужитку
notho-		гібридний	гібридних таксонів різноманітних рангів
sect.	sectio	секція	секцій рослин
ser.	series	серія	серій рослин
s.l.	sensu lato	у широкому значенні	назв таксонів або термінів, вжитих у широкому значенні
s.str.	sensu stricto	у вузькому значенні	назв таксонів або термінів, вжитих у конкретному, вузькому значенні
sp.	species (*sing*.)	вид	виду рослин
spp.	species (*pl*.)	види	загальної групи видів певного роду
ssp.	subspecies	підвид	підвидів рослин
sub-		під-	таксонів проміжних рангів, підвідділу тощо
super-		над-	таксонів проміжних рангів, надвідділу тощо
var.	varietas	різновид	різновидів рослин

Табл. 13. Основні скорочення, які вживають у таксономії рослин (закінчення).

27. Біноміальна номенклатура К. Ліннея в інших галузях природи

Карл Лінней, як і більшість науковців його часу, не обмежувався вивченням рослин, розглядаючи природу як цілісний об'єкт дослідження. Він опублікував 12 видань «Systema naturae», перше з яких побачило світ ще 1735 року (Linné 1735). У кожному з видань він розглядав природу в таксономічному ранзі імперії, яку поділяв на три основні царства – каменів (Regnum Lapideum), рослин (Regnum Vegetabile) і тварин (Regnum Animale).

Царство каменів Лінней поділяв на три класи – власне камені (Petrae), мінерали (Minerae) і скам'янілості (Fossilia). Ці класи він поділяв на 11 порядків, що містили 54 роди і, найцікавіше, – близько 530 видів із біноміальними назвами на кшталт рослин і тварин.

Царство тварин Лінней поділяв на 6 класів – Vermes (включно з молюсками, червами, ракоподібними), Insectae (комахи), Pisces (риби), Amphibia (амфібії), Aves (птахи) і Mammalia (ссавці). Кожен із класів, за винятком Amphibia, містив щонайменше 5 порядків, що також поділялися на роди й біноміальні види.

Рис. 15. Сторінка з 12 видання 3 тому «Systema naturae» (Linné 1768). ▸

PETRÆ natura *eruenda ex ſua* Matre TERRA.
TERRÆ matres *ſunt præprimis quatuor*:
Humus *lutoſa*, *Vegetabilis*, *combuſtibilis.*
Calx *teſtacea*, *Animalis*, *effervescens.*
Argilla *apyra*, *Aquatilis*, *induranda.*
Arena *mobilis*, *Aquatilis*, *indurata.*

I. HUMOSÆ ex Humo Vegetabili, ignitæ ardentes combuſtibiles.
Humus *lente depoſita in aqua*, *ergo horizontalis* fiſſilis.
Argillaceæ *particulæ ſæpe cum Humo depoſitæ*, *ergo etiam Schiſtus ſæpe ſubargilloſus.*
Acidum *minerale paludum ſæpe inquinavit Ferro*, *ergo uſtulatæ reddunt terram ochraceam rubram.*
Accenſæ ardent *vegetabili*, *niſi nimis Metallo inquinatæ.*

II. CALCARIÆ ex Teſtaceis ſ. Lithophytis *in terram* mutatis,
Calx *enim omnis* e Regno Animali *prognata.*
effervescentes & ſolubiles acido, *utpote alcalinæ*, *niſi antea acido ſaturatæ*, *uti Gypſum.*
Combuſtæ & *aqua exſtinctæ ſatiſcunt in* farinam.
vi Calcificandi ſ. Petrificandi *multiplicativa pollent*, *in Humoſis*, *vegetabilibus*, *animalibus*; *argillaceis?*

III. ARGILLACEÆ *ex Viſcido* marino in Terram *coacto.*
Raſiles *Tritura lubrica*, *cum e Viſcido molli natæ.*
Indurandæ *in igne aridioresque evadunt & duriores.*
Apyræ *quondam dictæ.*

IV. ARENATÆ *ex Atomis aquæ*, *in* Arenaceam *ſubſtantiam connatis.*
ortæ *ex* Aqua æthereo-pluviali.
Particulis duræ *ſcabræ radentes.*
Chalybe ſcintillantes *ob ſoliditatem & duritiem*; *nec aliæ niſi aliquot Spata metallico indurata.*
Vitreſcentes *quondam dictæ.*

V. AGGREGATÆ ex præcedentium *particulis* mixtis.
Induratæ *e terra quacumque*, *poroſæ.*
Interſtitia *cava repleta fuere aqua terreſtri*, *quæ enata in particulas ſolidas addidit miſcelam e Quartzo*, *Spato*, *Mica.*
igne conſiderandæ *ſecundum qualitates immixtas.*

I. HU-

28. Уніномінальна номенклатурна система Ленхама

Біномінальна номенклатура, яку запровадив Лінней, не єдина, яку застосовують у біології, зокрема й ботаніці. Зокрема, **Урл Ленхам** 1965 року зауважив, що біномінальна номенклатура виконує три основні функції: надає унікальну назву організму, впроваджує систему реєстрації даних про організм, а також відображає філогенетичні взаємозв'язки між організмами, що є абсолютно невиправдано. Адже лише перша функція є прямим покликанням номенклатури, тоді як інші дві заважають неупередженим дослідженням (Lanham 1965). З огляду на це Ленхам запропонував застосовувати альтернативний метод називання видів – **уніномінальну номенклатуру**, що базувалася на досвіді бібліографії. Згідно з уніномінальною номенклатурою, назва виду повинна складатися лише з видового епітету, за яким слідує ім'я автора, який цей вид описав, рік опису й номер сторінки опису. Наприклад, вид *Aconitum firmum* Rchb., який описав Райхенбах 1819 року, на 20 сторінці книги «Uebersicht der Gattung Aconitum», згідно з уніномінальною номенклатурою, слід було би записати наступним чином: *firmum* Reichenbach 1819: 20. А якщо на одній сторінці того самого видання і/або того самого року було опубліковано два нові види з однаковими видовими епітетами, слід застосовувати додатково латинські літери a, b, c і т.д. для їх розмежування. Тобто види *Nepeta multifida* L. та *Lavandula multifida* L., які описав Лінней 1753 року на 572 сторінці книги «Species plantarum» слід записати як *multifida* Linnaeus 1753: 572a та *multifida* Linnaeus 1753: 572b відповідно.

Унікальна уніномінальна номенклатура Ленхама викликала жвавий інтерес у дослідників і гарантувала аудиторію послідовників. Зокрема, її жваво підтримали деякі сучасні вчені, які розробляли нову номенклатуру, зручну для застосування в рутинних кладистичних дослідженнях. (Dayrat 2004, 2005; Dayrat *et al.* 2004, 2008; Laurin 2005).

Проте, закономірно, що уніномінальна номенклатура, яку також прийнято називати **номенклатурним методом Ленхама** (*Lanham's method*), зазнала нищівної критики. Зокрема, опоненти (Stevenson 2004; Pfeil & Crisp 2005; Stewens 2006; Wolsan 2007a, 2007b) висунули такі **зауваження щодо неї**:

а) назви непрактичні і громіздкі;

б) назви нестабільні з огляду на нестабільне закінчення (рік, сторінка або ж літера), наявність діакритичних символів (наприклад, æ, é, ö, ł, ě тощо) в іменах авторів, може некоректно розпізнавати комп'ютер, а також розбіжності, що можуть виникати під час написання кириличних імен у латинській транскрипції;

в) назви не завжди можна згенерувати, зокрема в сучасній електронній публікації, у якій немає номерів сторінок.

Отож, уніномінальна номенклатурна система Ленхама, з очевидних причин, не набула популярності.

Табл. 14. Основні відмінності в сучасній ботанічній і зоологічній номенклатурі. ▸

Відмінні ознаки	Ботанічна номенклатура	Зоологічна номенклатура
Закінчення надродових таксонів	-idae – для підкласу, -inae – для підтриби	-idae – для родини, -inae – для підродини
Курсив при написанні	обов'язковий для родових і видових таксонів, а також рекомендований для надродових таксонів	обов'язковий тільки для родових і видових таксонів
Регламентація правил для різних рангів	правила написання, публікації й ужитку чітко регламентовано для всіх таксономічних рангів	правила написання, публікації й ужитку чітко регламентовано лише для рангів, що нижче від родини, а для решти мають дорадчий характер
Субвидові таксони	допустимо використовувати таксони субвидових рангів, а саме: підвиди, різновиди, підрізновиди, форми й підформи	у сучасному описі використання субвидових рангів не допускають, однак субвидові ранги підвид і **варієтет** (різновид) трапляються в описах до 1985 року
Принцип координації авторства	при зміні рангу таксону зазначається автор, який здійснив зміну (наприклад, родина Orchidaceae Juss. була підвищена до рангу порядку Рафінеском, внаслідок чого таксон отримав нову назву – Orchidales Raf.)	незалежно від змін рангу таксона за ним зберігається автор, який уперше його описав
Автоніми	допускаються **автоніми** – автоматично згенеровані назви для таксонів, що містять типові види або роди і пишуться без зазначення автора (наприклад, у роді *Magnolia* L. ніколи не існувало секцій, проте Декандоль описав секцію *Gwillimia* DC., що спричинило автоматичну генерацію автоніма – секції *Magnolia*, що містить типовий вид *Magnolia virginiana* L.)	автоніми не допускаються
Розбіжності в термінології	видова назва → видовий епітет → таксономічний синонім → номенклатурний синонім →	біномен видова назва суб'єктивний синонім об'єктивний синонім
Авторство нових комбінацій	при реалізації нових комбінацій першоавтора зазначають у дужках, а автора нової комбінації – за дужками (наприклад, *Aconitum confertiflorum* (DC.) Gáyer)	вид *Motacilla troglodites* L., 1758 був описаний Ліннеєм, а Віеллот опублікував нову комбінацію – *Troglodites troglodites* (L., 1758); при цьому ім'я автора змін не зазначається, а лише ім'я першоавтора у поміщається дужки
Тавтоніми	**тавтоніми** (збіг родового і видового епітетів) недопустимі	тавтоніми допустимі (наприклад, *Troglodites troglodites*)
Апострофи в назвах таксонів	допустимо (наприклад, *Alisma plantago-aquatica* L.)	не допустимо (наприклад, *Hemipneustes striato-radiatus* (Leske, 1778) слід писати як *Hemipneustes striatoradiatus* (Leske, 1778)
Зазначення року публікації	необов'язкове	обов'язкове після зазначення автора таксона

29. Філогенетична номенклатурна система PhyloCode

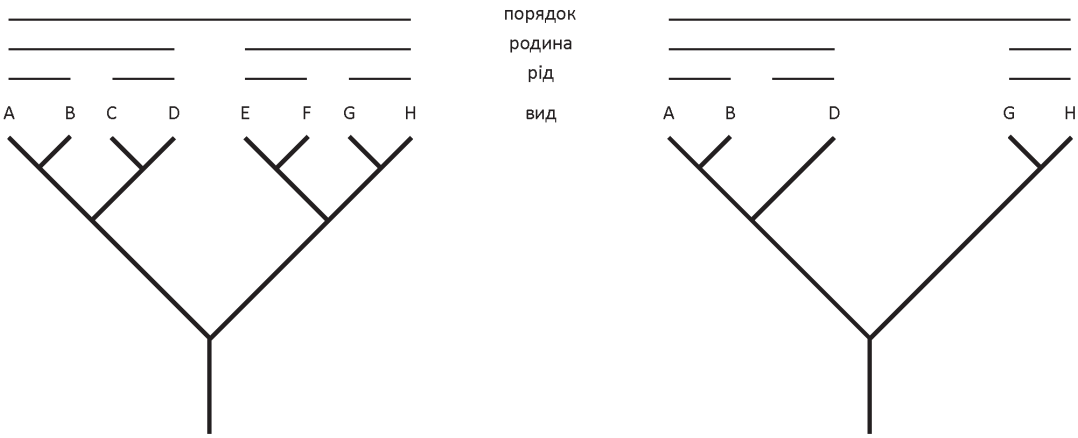
Філогенетична номенклатура (кладистична номенклатура) – це метод неієрархічної номенклатуризації біологічних таксонів, а саме клад, покликаний установити повну відповідність між номенклатурою й філогенією всіх живих і вимерлих організмів. Заплановано, що філогенетичну номенклатуру буде регламентувати **ФілоКод** (*International Code of Phylogenetic Nomenclature, PhyloCode*). ФілоКод є постійно оновлюваним набором правил та рекомендацій, що поширюються лише на монофілетичні клади і не поширюються на види у класичному розумінні.

Філокод існує у вигляді робочого макету (прототипу), а його втілення заплановано одночасно з запуском **бази даних філогенетичних таксонів** (**RegNum**, http://app.phyloregnum.org/). Усі описані **філогенетичні таксони** (**філотаксони**, монофілетичні клади) мають бути зареєстровані в онлайн базі даних RegNum. Водночас таксони можна зареєструвати в RegNum навіть ще до моменту їх оприлюднення й публікації, проте тоді їм нададуть лише тимчасовий реєстраційний номер.

Регламентацію номенклатури видів ФілоКод залишає за відповідними кодексами – **«Міжнародним кодексом номенклатури водоростей, грибів та рослин»** *(ICN, International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants)*, **«Міжнародним кодексом зоологічної номенклатури»** *(ICZN, International Code of Zoological Nomenclature)*, а також **«Міжнародним кодексом номенклатури бактерій»** *(ICNB, International Code of Nomenclature of Bacteria)* та **«Міжнародним кодексом класифікації і номенклатури вірусів»** *(ICVCN, International Code of Virus Classification and Nomenclature)*.

PhyloCode було запровадила і надалі розробляє група науковців із **Міжнародного товариства філогенетичної номенклатури** (*ISPN, International Society for Phylogenetic Nomenclature*), заснованого 2004 року в Парижі (http://www.phylonames.org/). Очолює ISPN один із засновників –видатний французький палеонтолог **Мішель Лоурін** (*Michel Laurin*, 1965-).

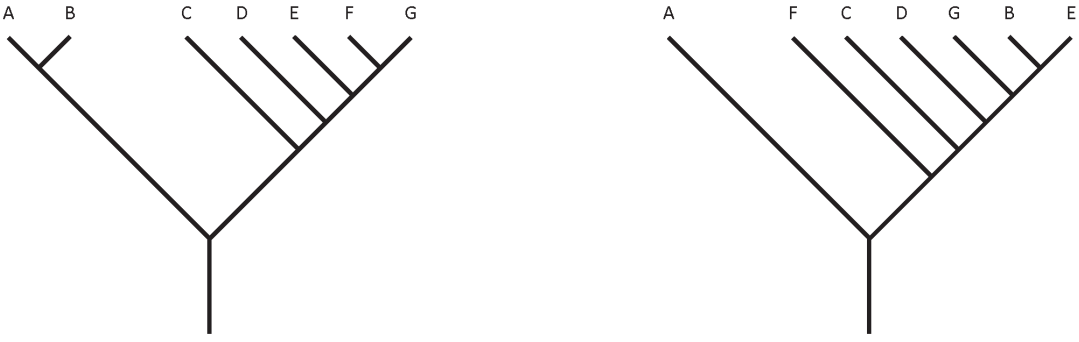
До складу ISPN входить група з 12 науковців, які представляють **Комітет філогенетичної номенклатури** (*CPN, Committee on Phylogenetic Nomenclature*), який займається безпосередньо розробкою і впровадженням ФілоКоду.



ієрархічна система Ліннея

неієрархічна філогенетична система

А



першопочаткове філогенетичне дерево

філогенетичне дерево після чергової ревізії

Б

Рис. 16. Проблеми філогенетичної номенклатури й систематики: **А** – у випадку ієрархічної системи Ліннея зберігається чітка еквідистанція між таксономічними рангами, тоді як у випадку філогенетичної системи різні таксономічні групи можуть мати різне наповнення, і фактично таксони з різними назвами можуть опинятися в одній лінії; **Б** – важливе значення має вибір специфікаторів, адже у випадку вибору специфікаторами таксонів B та E під час філогенетичної ревізії вони можуть зайняти крайні положення поруч у кладі, і отже не описувати всього вмісту клади.

30. Принципи й особливості PhyloCode

Основні принципи:

1. **Цитованість**. Основною задачею філогенетичних назв є можливість їх коректного цитування й ужитку, а не зазначення тих чи інших ознак. Тим паче не має бути впливу характерних ознак на назву, співвідношення чи приналежність описуваних таксонів;

2. **Чіткість**. Назви мають бути виключно однозначнимипід час виокремлення конкретних таксонів. Номенклатурної чіткості можна досягти завдяки конкретним визначенням, які, окрім іншого, зазначають застосовану концепцію таксона (принцип виокремлення клади);

3. **Унікальність**. Кожен таксон повинен мати лише одну назву, а кожна назва має відповідати лише одному таксону.

4. **Стабільність**. Назви таксонів не мають змінюватися з часом. Зокрема має бути можливість описувати нові таксони без зміни назв таксонів, описаних попередньо.

5. **Філогенетичний контекст**. Цей кодекс має справу з називанням таксонів і застосуванням таксономічних назв лише в контексті філогенетичних концепцій таксонів;

6. **Таксономічна свобода**. Кодекс надає повну свободу у висвітленні тієї чи іншої позиції щодо філогенетичних взаємозв'язків між таксонами і лише визначає, як саме потрібно застосовувати назви у філогенетичному контексті.

7. **Відсутність «прецедентного права»**. Номенклатурні проблеми комітет CPN вирішує на підставі цього кодексу. Водночас попередні рішення комітету щодо подібних питань ураховують, однак вони не є обов'язковими для застосування в тому чи іншому конкретному випадку.

Особливості:

1. Неієрархічність і відсутність категоріальних таксономічних рангів.

2. Застосування виключно щодо монофілетичних клад і відсутність впливу на номенклатуру таксонів видового й субвидового рангів.

3. Застосування трьох основних і кількох додаткових принципів виокремлення філогенетичних таксонів.

4. Збереження назв таксонів при зміні їхнього положення.

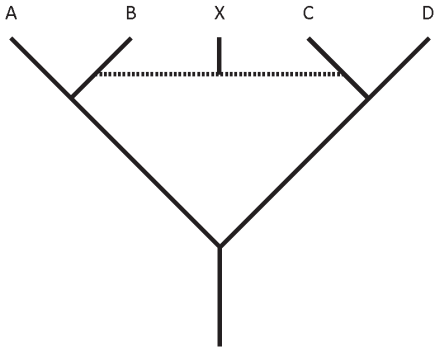
5. Усі назви слід писати курсивом (від 2006 року).

6. Усі філотаксони мають бути зареєстровані в базі даних RegNum.

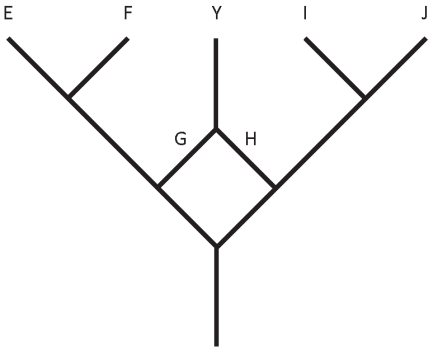
7. Філогенетичні назви можна застосовувати паралельно з ранговими (опублікованими згідно з правилами рангових кодексів – ICN, ICZN, ICNB та ICVCN), але тоді перші позначають додаванням приставки **[P]**, а другі – приставки **[R]** (наприклад, *Ajugoideae*[R] та *Teucrioideae*[P]).

8. Якщо родовий епітет або **преномен** (перша частина **біномена** – наукової назви виду в зоології, відповідника видової назви в ботаніці) є визнаною кладою згідно з ФілоКодом, його рекомендовано позначати символом **©** (наприклад, ©*Cladius vulgaris* – *Cladius* є визнаною кладою, або ж ©*Hypotheticus* – *Hypotheticus* є визнаною кладою).

9. Опис кожного таксона має супроводжуватися відзначенням щонайменше двох **специфікаторів** – видів, зразків або ж апоморфій, що характеризують описувану кладу (специфікатори відповідають за своєю функцією типовим зразкам у категоріальних номенклатурах і фактично є фокусними точками в таксономії).



видоутворення через гібридизацію



видоутворення через злиття видів

Рис. 17. Особливі випадки формування клад, які частково перекриваються внаслідок видоутворення шляхом гібридизації або ж шляхом злиття видів, згідно з Cantino & de Queiroz (2014) зі змінами. Походження виду X унаслідок гібридизації видів B і C спричинило часткове перекриття між кладою, що містить A, B і X, та кладою, що містить C, D і X. У цьому разі X є частиною обох клад. На іншому зображенні: злиття видів G та H призвело до утворення виду Y, що спричинило до часткового перекриття клади, яка містить E, F, G і Y, та клади, що містить H, I, J і Y. У цьому разі Y є частиною обох клад.

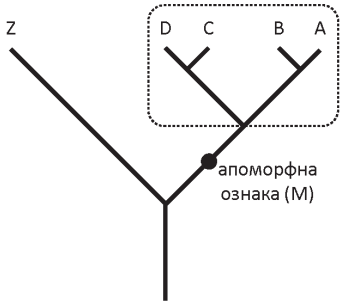
31. Принципи виокремлення філогенетичних таксонів

Пропонують застосовувати три **основні принципи виокремлення філогенетичних таксонів** (відмежування монофілетичних клад):

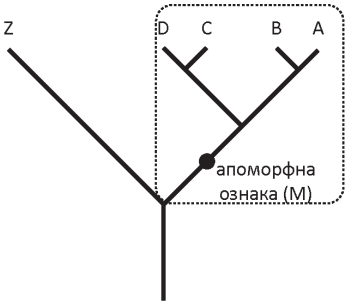
1. **Вузловий** (*node-based*) – містить таксони A, B, C і D, а також найбільш близького їхнього спільного предка;
2. **Гілковий** (*branch-based, stem-based*) – містить таксони A, B, C і D, а також усіх предків їхньої спільної лінії еволюції, які відрізняються від сусідньої лінії еволюції таксонів Z та Y;
3. **Апоморфний** (*apomorphy-based*) – містить таксони A, B, C і D, а також усіх їхніх спільних предків аж до моменту виникнення спільної апоморфної (просунутої, похідної) ознаки M, що відрізняє ці таксони.

Також в останній опублікованій версії ФілоКоду (ver. 4c) запропоновано застосовувати два **додаткові принципи** виокремлення філогенетичних таксонів (застосовуються для виокремлення кроневих клад із зазначенням усіх сучасних таксонів як внутрішніх специфікаторів без їх називання, коли базальні взаємозв'язки в такій кроні не до кінця з'ясовані або ж сусідні гілки проявляють лише часткову апоморфність):

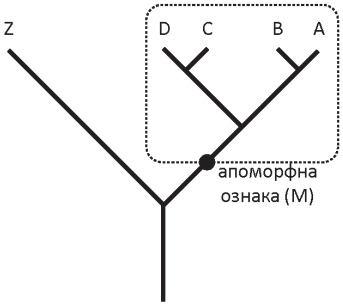
1. **Гілково-модифікований вузловий** (*branch-modified node-based*) – містить таксон A, а також усі інші таксони, що мають більш пізнього предка із таксоном A, ніж з таксоном Z;
2. **Апоморфно-модифікований вузловий** (*apomorphy-modified node-based*) – містить таксон A й усі інші таксони, що мають більш пізнього предка з таксоном A, ніж із таксоном Z аж до моменту виникнення синапоморфної ознаки M.



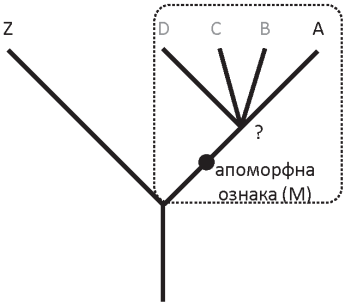
вузловий



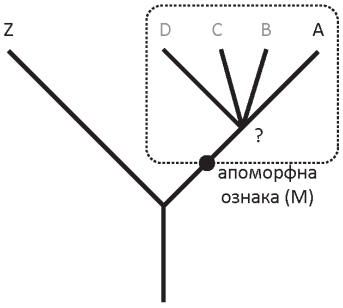
гілковий



апоморфний



гілково-модифікований вузловий



апоморфно-модифікований вузловий

Рис. 18. Принципи виокремлення філогенетичних таксонів (монофілетичних клад).

32. Бази даних таксономічних публікацій

Здійснювати таксономічні дослідження стає дедалі простіше, адже виникає дедалі менше проблем із пошуком публікацій протологів, типових зразків, стародруків, збором та опрацюванням необхідної інформації, її верифікацією й публікацією. Поступу таксономії значною мірою сприяє розвинута система різноманітних спеціалізованих онлайн ресурсів та програмного забезпечення. Таких ресурсів чимало і їхня кількість зростає, проте існує кілька основних, із яких починають свої дослідження спеціалісти.

ICN (*International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)*, http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php) – онлайн версія останнього видання Міжнародного кодексу номенклатури. Це – основний документ, що врегульовує правила і принципи опису нових таксонів рослин, грибів та водоростей, зміни їхнього таксономічного статуту, типіфікацію й інші таксономічні операції. Без дотримання цього кодексу жодні таксономічні операції недопустимі і вважаються нелегітимними. ICN – це біблія для систематиків зазначених груп.

BHL (*Biodiversity Heritage Library*, http://www.biodiversitylibrary.org/) – відкрита онлайн бібліотека, заснована 2005 року в рамках співпраці природничих і ботанічних бібліотек зі всього світу. Основне її завдання – оцифрування різноманітної природничої літератури, особливо стародруків і таксономічних праць, та їх розміщення у відкритому доступі. На сьогодні BHL – це найбільший у світі репозиторій оцифрованих біологічних публікацій у форматі .pdf, що містить інформацію про понад 150 мільйонів назв видів і більш як 40 мільйонів оцифрованих сторінок.

Botanicus (http://www.botanicus.org/) – відкрита онлайн бібліотека, заснована 1995 року. Один із наймасштабніших та найважливіших репозиторіїв ботанічної таксономічної літератури, що містить понад 2 мільйони оцифрованих сторінок та близько 240 тисяч протологів у форматі .pdf.

Internet Archive (http://archive.org/) – відкрита онлайн бібліотека, заснована 1996 року, що містить тексти, відео, музику, програмне забезпечення тощо. Корисна тим, що має значну кількість оцифрованих стародруків, недоступних на інших ресурсах. Дані подано в різних форматах, зокрема у .pdf та .djvu.

Фундаментальная электронная библиотека «Флора и фауна» (http://ashipunov.info/shipunov/school/sch-ru.htm) – унікальна онлайн бібліотека, що містить електронні версії (у форматах .pdf та .djvu) багатьох важливих наукових публікацій із пострадянського простору. Незамінний ресурс для пошуку рідкісних монографій, регіональних флор, чек-лістів та іншої важливої таксономічної літератури.

Табл. 15. Провідні ботанічні часописи світу. **est.** – рік заснування; **IF** – імпакт-фактор. ▸

Видання	Коротка характеристика
Taxon est. 1951; ISSN 0040-0262; e-ISSN 1996-8175; IF 2,78 *Абревіатура (ISO 4):* Taxon *Видавець*: International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature, Братіслава, Словаччина. *Періодичність*: 6 разів на рік. *Оплата публікації*: автор.	Журнал, який публікує **Міжнародна асоціація систематики рослин** (*IAPT, International Association for Plant Taxonomy*), і є головним ботанічним таксономічним часописом у світі. Високорейтингове, високоякісне видання з найвищими вимогами до матеріалу. На сьогодні офіс видання розташований на базі Інституту ботаніки Словацької Академії Наук у Братіславі.
Plant Systematics and Evolution est. 1851; ISSN 0378-2697; e-ISSN 1615-6110; IF 1,31 *Абревіатура (ISO 4):* Plant Syst. Evol. *Видавець*: Springer-Verlag, Відень, Австрія. *Періодичність*: 6 разів на рік. *Оплата публікації*: видавництво.	Міжнародний ботанічний журнал, який засновано 1851 року під назвою «**Österreichisches Botanisches Wochenblatt**», з 1958 до 1973 року видавали під назвою «**Österreichische Botanische Zeitschrift**», а від 1974 року отримав сучасну назву. Належить до десятки найпрестижніших спеціалізованих видань. Публікує результати таксономічних досліджень рослин, грибів і водоростей у широкому розумінні.
Systematic Botany est. 1976; ISSN 0363-6445; e-ISSN 1548-2324; IF 1,52 *Абревіатура (ISO 4):* Syst. Bot. *Видавець*: American Society of Plant Taxonomists, Вайомінг, США. *Періодичність*: 4 рази на рік. *Оплата публікації*: видавництво або автор.	Журнал **Американського товариства систематиків рослин** (*ASPT, American Society of Plant Taxonomists*). Престижне видання, яке публікує результати не лише таксономічних, а й дотичних досліджень рослин, грибів і водоростей.
American Journal of Botany est. 1914; ISSN 0002-9122; e-ISSN 1537-2197; IF 2,59 *Абревіатура (ISO 4):* Am. J. Bot. *Видавець*: Botanical Society of America, Сант Луіс, США. *Періодичність*: 12 разів на рік. *Оплата публікації*: видавництво або автор.	Журнал **Американського ботанічного товариства** (*BSA, Botanical Society of America*), який також публікує таксономічні праці. Один із найповажніших ботанічних журналів у світі загального спрямування.
Annals of Botany est. 1887; ISSN 0305-7364; e-ISSN 1095-8290; IF 3,45 *Абревіатура (ISO 4):* Ann. Bot. *Видавець*: The Annals of Botany Company, Екстер, Велика Британія. *Періодичність*: 12 разів на рік. *Оплата публікації*: автор.	Високорейтингове міжнародне ботанічне видання, що спеціалізується передусім на молекулярно-генетичних дослідженнях та сучасній таксономії рослин. Видання належить до видавничої групи Oxford Journals і має дуже високий рейтинг.
Annals of the Missouri Botanical Garden est. 1890; ISSN 0026-6493; e-ISSN 2162-4372; IF 2,00 *Абревіатура (ISO 4):* Ann. Mo. Bot. Gard.; Ann. Missouri Bot. Gard. *Видавець*: Missouri Botanical Garden Press, Сант Луіс, США. *Періодичність*: 4 рази на рік. *Оплата публікації*: автор.	Одне з найстаріших ботанічних видань США, засноване 1890 року під назвою «**Annual report of Missouri Botanical Garden**», а від 1914 року видається під сучасною назвою.

33. Бази даних для оцінки біорізноманіття

GBFI (*Global Biodiversity Information Facility*, http://www.gbif.org/) – один із наймасштабніших міжнародних проектів, який фінансує низка міжнародних організацій та уряди країн-партнерів. GBFI передбачає створення та наповнення онлайн бази даних про всі види живих організмів. Проект розпочато 1999 року. На сьогодні база даних налічує понад 417 мільйонів записів, що містить 1,5 мільйона видів. Основна інформація, яку подано про таксони – наукова назва, статус, таксономічне положення, поширення, облікові записи екземплярів. Кожному таксону, а також кожному зразку присвоюють унікальні ідентифікаційні номери. Основна цінність бази – інформація про збори та спостереження видів у природі.

Flora Europaea Database (http://rbg-web2.rbge.org.uk/FE/fe.html) – онлайн база даних, що містить основну інформацію про таксони, представлені у виданні «Flora Europae». База містить дані про статус таксонів, їхні синоніми, поширення, таксономічне положення, а також про авторів.

Euro+Med Plantbase (http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/query.asp) – усе ще не завершена, але робоча онлайн база даних, що містить основну інформацію про таксони рослин флори Європи та Середземномор'я. Серед основних даних – статус таксона, автор(и), синоніми, таксономічне положення, ужиткові назви, поширення.

EoL (*Encyclopedia of Life*, http://eol.org/) – онлайн проект, який розпочато 2007 року. Основне його завдання – агрегація всієї можливої інформації про всі, будь-коли описані, види. Поєднує у собі цілу низку зовнішніх ресурсів і надає інформацію про публікації, карти поширення, мультимедію, описи видів тощо. Є відкритим ресурсом з ліцензією CreativeCommons, який постійно розвивають і доповнюють.

ToL (*Tree of Life Web Project*, http://tolweb.org/) – онлайн проект, розпочатий 1994 року. Основне завдання – таке саме, як в EoL, відмінність лише в тому, що ToL акцентує на молекулярній систематиці, побудові й удосконаленні філогенетичної системи (еволюційного дерева) усіх живих організмів.

Табл. 16. Провідні ботанічні часописи світу (продовження). **est.** – рік заснування; **IF** – імпакт-фактор. ▸

Видання	Коротка характеристика
Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics est. 1998; ISSN 1433-8319; e-ISSN немає; IF 4,16 *Абревіатура (ISO 4):* Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. *Видавець*: Elsevier, Філадельфія, США. *Періодичність*: 6 разів на рік. *Оплата публікації*: автор.	Порівняно молодий, але вже один із високорейтингових сучасних ботанічних журналів, що публікує як статті, так і монографічні опрацювання.
Kew Bulletin est. 1887; ISSN 0075-5974; e-ISSN 1874-933X; IF немає *Абревіатура (ISO 4):* Kew Bull. *Видавець*: Springer, Лондон, Велика Британія. *Періодичність*: 4 рази на рік. *Оплата публікації*: автор.	Міжнародний високоякісний рецензований журнал, який публікує **Ботанічний сад К'ю** (*Royal Botanic Gardens, Kew*). Публікує статті не лише з таксономії, а й зі збереження, морфології, еволюції та інших напрямків досліджень рослин, грибів і водоростей.
Botanical Journal of Linnean Society est. 1856; ISSN 0024-4074; e-ISSN 1095-8339; IF 2,59 *Абревіатура (ISO 4):* Bot. J. Linn. Soc. *Видавець*: Wiley-Blackwell, Лондон, Велика Британія. *Періодичність*: 3 рази на рік. *Оплата публікації*: автор або видавництво.	Відомий ботанічний журнал, заснований 1856 року **Ліннеївським товариством у Лондоні** (*Linnean Society of London*) під назвою «**Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Botany**». Публікує найрізноманітніші ботанічні статті, зокрема таксономічні дослідження.
Adansonia est. 1979; ISSN 1280-8571; e-ISSN 1639-4798; IF 0,64 *Абревіатура (ISO 4):* Adansonia *Видавець*: Muséum national d'Histoire naturelle, Париж, Франція. *Періодичність*: 2 рази на рік. *Оплата публікації*: видавництво.	Міжнародний ботанічний журнал заснований 1979 року під назвою «**Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Section B, Adansonia, botanique, phytochimie**», а від 1997 року публікується під назвою «Adansonia» у **Природничому музеї Парижу** (*Muséum national d'Histoire naturelle*). Широкопрофільний ботанічний журнал з акцентом на таксономічних та морфологічних дослідженнях.
Wulfenia est. 1994; ISSN 1561-882X; e-ISSN немає; IF немає *Абревіатура (ISO 4):* Wulfenia *Видавець*: Kärntner Botanikzentrum, Клагенфурт-ам-Вертерзе, Австрія. *Періодичність*: 1 раз на рік. *Оплата публікації*: видавництво.	Міжнародний друкований ботанічний журнал, який засновано на базі **Ботанічного центру Каринтії** (*Kärntner Botanikzentrum*) при **Національному музеї Каринтії** (Landesmuseum Kärnten) у м. Клагенфурт-ам-Вертерзе в Австрії. Високоякісний журнал із ліберальною політикою, що публікує сучасні таксономічні дослідження рослин, а також флористичні й палеоботанічні праці.
Blumea est. 1934; ISSN 0006-5196; e-ISSN немає; IF немає *Абревіатура (ISO 4):* Blumea *Видавець*: Nationaal Herbarium Nederland, Ляйден, Нідерланди. *Періодичність*: 3 рази на рік. *Оплата публікації*: видавництво.	Міжнародний ботанічний журнал, що спеціалізується передусім на таксономічних дослідженнях рослин тропічних і субтропічних регіонів.

34. Бази даних репозиторіїв

The Linnaean Plant Name Typification Project (http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/linnaean-typification/database/) – онлайн база даних, що містить основну інформацію та скани гербарних зборів К. Ліннея з різних гербаріїв. База даних важлива з огляду на те, що саме К. Лінней є першим автором багатьох таксонів рослин.

Index Herbariorum (http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp) – база даних, що містить дані про абревіатури, колекції, розташування, адреси та контактні дані персоналу основних гербаріїв світу. Наведена інформація, на жаль, не завжди актуальна. База містить близько 3400 гербаріїв світу.

Virtual Herbaria (http://herbarium.univie.ac.at/database/search.php) – онлайн база даних, що поєднує 23 основні гербарії й містить інформацію, здебільшого, про типові зразки, що в них зберігаються. Є важливим джерелом для пошуку типового матеріалу. В окремих випадках база містить відсканові зображення типових зразків та фотографії.

Index Herbariorum Rossicum (http://www.binran.ru/projects/herbaria/) – база даних, аналогічна попередній, але містить дані лише про гербарії Росії. Актуальність і достовірність наведеної інформації викликає сумніви.

GRBio (*The Global Registry of Biorepositories*, http://grbio.org/) – база даних, що містить інформацію про будь-які збори і колекції будь-якого біологічного матеріалу зі всього світу. Ця база є порівняно новою – постала 2013 року в результаті злиття кількох великих проектів – **Index Herbariorum, Biodiversity Collections Index** та **Biorepositories.org**. База даних є відкритою, і кожен охочий може долучитися до її наповнення та корегування даних, проте на цей момент вона також містить значну кількість неактуальної інформації, яку отримала від проектів-донорів. База даних містить основні чотири розділи – репозиторії, колекції організацій, приватні колекції та персонал, який обслуговує ці колекції. Містить понад 7 тисяч записів про колекції та близько 7 тисяч записів про персонал.

Табл. 17. Провідні ботанічні часописи світу (закінчення). **est.** – рік заснування; **IF** – імпакт-фактор. ▸

Видання	Коротка характеристика
Plant Diversity and Evolution est. 1880; ISSN 1869-6155; e-ISSN немає; IF немає *Абревіатура (ISO 4):* Plant. Divers. Evol. *Видавець*: Schweizerbart science publishers, Штутгарт, Німеччина. *Періодичність*: 1 раз на рік. *Оплата публікації*: автор.	Журнал засновано 1880 року під назвою «**Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**», а 2010 року перейменовано. Це одне з найстаріших у світі спеціалізованих періодичних видань. Проте на сьогодні вже не таке впливове. Журнал публікує статті не лише таксономічного спрямування, а й інших напрямків.
Modern Phytomorphology est. 2012; ISSN 2226-3063; e-ISSN 2227-9555; IF немає *Абревіатура (ISO 4):* Mod. Phytomorphol. *Видавець*: Сучасна Фітоморфологія, Львів, Україна. *Періодичність*: двічі на рік. *Оплата публікації*: автор або видавництво.	Молоде високоякісне видання, засноване у Львові 2012 року як інді-проект водночас з однойменною конференцією. Основну частину публікацій становлять рецензовані рукописи, подані для участі в конференції. Open Access видання, що спеціалізується передусім на публікації результатів морфологічних досліджень, а також принципів застосування в сучасній таксономії рослин, грибів і водоростей. Є друкована й електронна версія.
PhytoKeys est. 2010; ISSN 1314-2011; e-ISSN 1314-2003; IF немає *Абревіатура (ISO 4):* PhytoKeys *Видавець*: Pensoft, Софія, Болгарія. *Періодичність*: нерегулярно, у міру надходження рукописів. *Оплата публікації*: автор.	Сучасне таксономічне онлайн видання з політикою Open Access. Статті в інтернеті редакція публікує, як тільки прийме їх, згодом групують у томи, що виходять друком в обмеженій архівній кількості. PhytoKeys – один із найшвидших способів опублікувати результати таксономічних досліджень.
Phytotaxa est. 2009; ISSN 1179-3155; e-ISSN 1179-3163; IF 1,3 *Абревіатура (ISO 4):* Phytotaxa *Видавець*: Magnolia Press, Сант Люкс, Нова Зеландія. *Періодичність*: нерегулярна, по мірі поступлення рукописів. *Оплата публікації*: автор або видавництво.	Таксономічне онлайн видання з політикою Open Access гібридного типу, що розвивається не менш стрімко, аніж PhytoKeys. Статті, здебільшого об'ємні таксономічні дослідження, редакція публікує онлайн у міру надходження впродовж двох місяців після прийняття до друку.
Journal of Systematics and Evolution est. 1949; ISSN 1674-4918; e-ISSN 1759-6831; IF 1,85 *Абревіатура (ISO 4):* J. Syst. Evol. *Видавець*: Wiley-Blackwell, Лондон, Велика Британія. *Періодичність*: 6 разів на рік. *Оплата публікації*: автор або видавництво.	Журнал Інституту ботаніки Китайської академії наук, що належить до переліку найвагоміших таксономічних ботанічних видань світу. Заснований 1949 року як «**Acta Phytotaxonomica Sinica**», а від 2008 року виходить під новою назвою під егідою Wiley-Blackwell і постійно підвищує свій імпакт-фактор.
Flora est. 1818; ISSN 0367-2530; e-ISSN немає; IF 1,72 *Абревіатура (ISO 4):* Flora *Видавець*: Elsevier, Філадельфія, США. *Періодичність*: 12 разів на рік. *Оплата публікації*: автор.	Найстаріший ботанічний журнал у світі, що виходить друком від 1818 року до сьогодні. Публікує ботанічні статті широкого профілю, зокрема багато сучасних таксономічних досліджень. Типовий олдскул.

35. Таксономічні онлайн ресурси

IPNI (*The International Plant Names Index*, http://ipni.org/) – один з найважливіших таксономічних онлайн ресурсів, що містить основну інформацію про майже всі будь-коли описані таксони рослин. Заснований 1999 року ресурс містить на сьогодні близько 2 мільйонів записів. Незамінний для встановлення першоавторства таксонів, верифікації їх назв та пошуку першоджерел. Також містить інформацію про стандартні скорочення імен авторів таксонів та абревіатури періодичних видань.

The Plant List (http://www.theplantlist.org/) – не менш важливий онлайн ресурс, що містить основну інформацію (точні назви, авторів та протологи) про більш як мільйон таксонів вищих рослин. Ресурс значною мірою базується на даних IPNI і є його адаптованою версією з дещо обмеженими функціями, але привітнішим інтерфейсом.

AlgaeBase (http://www.algaebase.org/) – онлайн база даних, що містить інформацію про більшість таксонів водоростей. Заснована 1996 року і на сьогодні налічує близько 134 тисячі таксонів, приблизно 50 тисяч бібліографічних посилань та 222 тисячі записів про поширення. Окрім того, містить інформацію про авторів таксонів, типові зразки, синоніми, культури тощо.

Species Fungorum (http://www.speciesfungorum.org/) – онлайн ресурс, що поєднує одразу кілька баз даних, зокрема **Bibliography of Systematic Mycology**, **Dictionary of the Fungi Hierarchy**, **Index Fungorum**. Основна база даних містить близько 128 тисяч таксонів грибів і надає інформацію про авторів, таксономічний статус, типи, синоніми та ін.

Wikispecies (http://species.wikimedia.org/wiki/Main_Page) – таксономічна база даних усіх живих організмів. Побудована на відкритій платформі wiki і містить 417815 статей. Корисний ресурс, аналогічний до чотирьох попередніх.

GNI (*Global Names Index*, http://gni.globalnames.org/) – молодий проект, що все ще перебуває на стадії бета-тестування. Містить зведену базу близько 17 млн. таксономічних назв усіх живих організмів, серед них значна кількість викопних, що робить проект унікальним і незамінним.

Taxacom (http://mailman.nhm.ku.edu/mailman/listinfo/taxacom) – система поширення інформації через електронну пошту, яку започаткували американські систематики 1987 року для швидкого обміну повідомленнями та обговорення робочих проблем. Це унікальний та надзвичайно корисний безкоштовний ресурс, у якому можна підписатися на розсилку і не лише брати участь у дискусіях та отримувати кваліфіковану консультацію, а й обмінюватися публікаціями, отримувати повідомлення про конференції, вакансії і гранти.

Xper^3 (http://www.xper3.com/) – французький проект, що постав 2004 року у **LIS** (*Laboratoire d'Informatique et Systematique, Université Pierre et Marie Curie, Paris*). На сьогодні цей проект поєднує і безкоштовну програму для розробки інтерактивних ключів для визначення будь-яких біологічних об'єктів із надзвичайно привітним інтерфейсом, і ресурс для розміщення сайтів із розробленими ключами у вільному доступі в інтернеті у вигляді окремих веб-сторінок. Це ідеальний ресурс для створення визначника будь-якого рівня складності.

Видання	Коротка характеристика
Український ботанічний журнал est. 1921; ISSN 0372-4123; e-ISSN немає; IF немає *Абревіатура (ISO 4)*: Ukr. Bot. J.; Ukr. Botan. Zhurn. *Видавець*: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ. Україна. *Періодичність*: 6 разів на рік. *Оплата публікації*: видавництво.	Центральний український ботанічний часопис. Публікує статті із загальних питань ботаніки, флористики, ресурсознавства, морфології, систематики вищих і нижчих рослин, геоботаніки, ґрунтознавства, еволюції, географії рослин, історії флори та рослинності, альгології, мікології, цитології, ембріології, фізіології та біохімії рослин.
Чорноморський ботанічний журнал est. 2005; ISSN 1990-553X; e-ISSN 2308-9628; IF немає *Абревіатура (ISO 4)*: Chornomorski Bot. J. *Видавець*: Херсонський державний університет, Херсон, Україна. *Періодичність*: 4 рази на рік. *Оплата публікації*: автор.	Перспективний український ботанічний часопис загального спрямування. Публікує матеріали з усіх питань ботаніки, мікології й ліхенології, фітоекології, геоботаніки, географії рослин, історії флори та рослинності, еволюції рослинного світу, філогенії рослин, грибів і лишайників, ресурсознавства, інтродукції рослин, методики ботанічних досліджень, історії ботанічної науки, заповідної справи, охорони рослинного світу, загальної созології.
Альгологія est. 1991; ISSN 0868-8540; e-ISSN немає; IF немає *Абревіатура (ISO 4)*: Algology *Видавець*: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ. Україна. *Періодичність*: 4 рази на рік. *Оплата публікації*: автор.	Спеціалізоване українське видання, яке публікує результати досліджень водоростей усіх напрямків. Зокрема, видання публікує таксономічні праці, а також прикладні й науково-технічні розробки.

Табл. 18. Українські ботанічні часописи. **est.** – рік заснування; **IF** – імпакт-фактор.

36. ScratchPads 2.0

Публікація даних, у тому числі таксономічних, не обмежується стандартними форм-факторами друкованих видань, форматами pdf та DjVu. Активно впроваджуються принципи web 2.0 і розвиваються технології соцмереж, блогів та хмарних обчислень. Публікація даних перестала бути привілеєм спеціалізованих організацій, і кожен може сам безпосередньо вибрати обсяг, якість, форму і спосіб оприлюднення результатів своїх досліджень. Попри те, що електронні і друковані наукові часописи надалі залишаються пріоритетною формою публікації, щораз більше дослідників паралельно використовують додаткові онлайн ресурси для оприлюднення й обробки даних. Проривом у цьому напрямку було створення 2007 року платформи ScratchPads, що повністю перейшла в режим 2.0 2012 року.

ScratchPads (http://scratchpads.eu/) – це open source віртуальне середовище з дружнім інтерфейсом, розроблене на базі відкритої CMS Drupal 7 для природознавців різних профілів. ScratchPads надає безкоштовний хостинг і доменні імена, на основі яких дозволяє створювати власні спеціалізовані інтернет-сторінки й об'єднувати їх у мережі. На сьогодні на базі ScratchPads розроблено близько 600 сайтів, що містять понад 580 тисяч сторінок і близько 7 тисяч користувачів. Основні сервери ScratchPads розташовані в Природознавчому музеї в Лондоні, а також мають дзеркала в Ботанічному саду та Ботанічному музеї в Берліні. Частково хостинг також надають провайдери із США.

ScratchPads дозволяє не просто створити власний сайт, а ефективно і швидко опублікувати дані, які одразу ж стають доступними науковій спільноті і високо індексуються пошуковими системами і спеціалізованими базами даних.

На базі ScratchPads можна швидко й легко створити сайти таких спрямувань:

1. Сайти таксономічного спрямування з довільною комбінацією даних (таксономічні системи, ключі, описи, облікові записи, карти поширень, бази даних, фотографії, відео тощо);
2. Сайти різноманітних проектів дослідження біорізноманіття (зокрема, сайти курсових і дипломних робіт, звітні сайти грантових проектів, колаборативні платформи міжнародних проектів тощо);
3. Сайти спрямовані на збереження біорізноманіття й популяризацію природоохоронної тематики;
4. Сайти флор і фаун окремих регіонів, сайти окремих колекцій тощо;
5. Сайти наукових товариств та асоціацій, робочих груп, авторські сторінки тощо;
6. Сайти наукових видань і бібліографічні бази даних.

Рис. 19. Приклади сторінок сайту, розробленого на базі ScratchPads 2.0. ▸

Contact us Report abuse Log in

Genus Aconitum L. (Ranunculaceae) in Slovakia

Search... SEARCH

All Taxonomy

HOME ACONITUM IN SLOVAKIA EVENTS LITERATURE MEDIA GALLERY ABOUT US

Welcome to Genus Aconitum L. (Ranunculaceae) in Slovakia

The aim of this site is to introduce the results of investigation of chorology, taxonomy and morphology of genus *Aconitum* L. in flora of Slovakia.

The research was carried our in November 2012 - January 2013 and based on study of herbarium material which is deposited in SAV, BRA, SLO, NI, ZV, KO and TNP. In total about 3.000 specimens were elaborated and 994 of them were included in main database. As well as phenetic study has been conducted using 453 best saved specimens.

The genus *Aconitum* in world flora includes about 300 species of herbaceous plants, most of which are not only poisonous but also endangered rare species. These genus is known as a one of the difficult taxonomical group and a number of taxa inside them have debatable and controversial character. To solve the problems of genus systematics adoption of new methods of taxonomy are necessary.

Current investigations have been supported by SAIA, n.o. grant No 2957

RECENT PAGES

About us

RECENTLY ADDED LITERATURE

Ranunculaceae subtrib. Delphiniiae exsiccatae, Fasc. 3 (Nr.

RECENTLY ADDED TAXON DESCRIPTIONS

Section Cammarum

Contact us Report abuse Log in

Genus Aconitum L. (Ranunculaceae) in Slovakia

Search... SEARCH

All Taxonomy

HOME ACONITUM IN SLOVAKIA EVENTS LITERATURE MEDIA GALLERY ABOUT US

ACONITUM IN SLOVAKIA

- *Aconitum* (3)
  - *Subgenus Aconitum* (3)
    - *Nothosection Acomarum* (1)
      - Aconitum ×cammarum
    - *Section Aconitum* (1)
      - **Aconitum firmum** (2)
        - Aconitum firmum subsp. firmum
        - Aconitum firmum subsp. moravicum
    - *Section Cammarum* (4)
      - Aconitum degenii (1)
        - Aconitum degenii subsp. degenii
      - Aconitum lasiocarpum (2)
        - Aconitum lasiocarpum subsp. kotulae
        - Aconitum lasiocarpum subsp. lasiocarpum
      - Aconitum variegatum (1)
        - Aconitum variegatum subsp. variegatum
      - Aconitum ×pawlowskii
  - *Subgenus Anthora* (1)
    - Aconitum anthora (2)
  - *Subgenus Lycoctonum* (3)
    - Aconitum lycoctonum (1)
      - Aconitum lycoctonum subsp. vulparia
    - Aconitum moldavicum (3)
      - Aconitum moldavicum subsp. hosteanum
      - Aconitum moldavicum subsp. moldavicum
      - Aconitum moldavicum subsp. simonkaianum
    - Aconitum ×triste

Aconitum firmum Rchb., 1819

Overview Descriptions Media Literature Maps Specimens Stats

ACONITUM FIRMUM

General description:	Non-rosette orthotropic plants with short stem of 20-40(60) cm of height; bulbs napiform; stem glabrous, pedicels rarely pubescent; leaves 5-divided, incised up to 2/3; inflorescence rigid, candle-shaped, glabrous; perianth violet or dark blue, falling; hood not elongated, 1-1.3 times higher than wide, hemispherical or crescent-shaped, glabrous; (2)3(4-5) carpels glabrous or rarely pubescent on the dorsal side; nectary spurs capitate or bent, always reaching the top of the hood; pedicels glabrous; bracteoles 3-divided or lanceolate; seeds with three longitudinal wings, one of which is much more developed.
Media:	

Tue, 2013-01-22 22:33 -- Andrew Novikoff

37. Основні типи наукових публікацій

Таксономічні дані можуть бути викладені у вигляді наукових публікацій кількох основних типів – монографій або їх частин, статей, матеріалів або тез конференцій. Публікації можуть бути друкованими, електронними (у форматах pdf, DjVu, xml тощо) та комбінованими. Окрім того, таксономічні дані можуть бути подані у звітах, рефератах тощо.

Монографія – масштабна наукова публікація у вигляді книги з повним і всебічним опрацюванням однієї або кількох суміжних тем, яке виконав один автор або група авторів. Монографії можуть видавати як збірники тематично поєднаних розділів, які підготували окремі автори, під редакцією одного або кількох фахівців.

Стаття – коротка наукова публікація в періодичному виданні (газеті, журналі, альманаху або продовжуваній книжковій серії), що містить результати завершених досліджень або вичерпний огляд певної проблеми, які подав один автор або група авторів. Статті – найпоширеніший та найважливіший тип наукових публікацій, що дають змогу швидко й ефективно представити результати широкій аудиторії. Зазвичай статті проходять **рецензування** – оцінку якості викладеного матеріалу та відповідності вимогам видання, яку здійснюють уповноважені спеціалісти (**рецензенти**).

Зазвичай наукова стаття складається з назви, імен авторів, контактної інформації авторів, анотації (однією або кількома мовами), ключових слів (тегів), основного тексту, додаткового контенту (ілюстрацій, таблиць тощо), списку цитованих джерел.

Основний текст експериментальної статті зазвичай містить такі розділи: а) **вступ** (короткий екскурс у висвітлювану проблему, історію досліджень); б) **матеріали й методи** (містить стислий опис ужитих методів і матеріалів, списки досліджених зразків тощо); в) **результати досліджень** (містить лише чисті отримані дані, їхній опис); г) **обговорення** (містить інтерпретацію отриманих даних, їхнє пояснення й узагальнення); д) **висновки** (коротко, по пунктах, викладено основні досягнення); е) **подяка** (містить подяку людям та установам, які допомогли реалізувати дослідження, а також інформацію про підтримку проведених досліджень грантами і програмами тощо).

Матеріали конференції – коротка наукова публікація, що містить результати досліджень, поданих для обговорення на засіданні конференції, симпозіуму, семінару тощо. Матеріали конференції можуть мати довільну структуру й обсяг, містити додатковий контент або не містити його, але зазвичай мають посилання на джерела в тексті і, відповідно, список цитованих джерел.

Тези конференції – дуже стисла наукова публікація результатів, представлених під час конференції або інших наукових заходів, що не містить додаткового контенту. Зазвичай тези конференцій не містять посилань у тексті і списку джерел, а їхній обсяг не перевищує однієї сторінки. Тези, як і матеріали конференцій, часто не рецензують і подають в авторській редакції. Тези й матеріали конференцій здебільшого публікують у вигляді збірників або ж як спецвипуски періодичних видань.

Рис. 20. Структура наукової статті. ▸

назва і номер журналу, сторінки публікації

логотип журналу

поточна сторінка

колонтитул

назва статті

автори статті

анотація

ключові слова

контактна інформація

основний текст статті

рисунок

підпис до рисунку

правовласники публікації

Modern Phytomorphology **1**: 27–35, 2012

VASCULAR ANATOMY AND MORPHOLOGY OF THE FLOWER IN *FRITILLARIA MONTANA* HOPPE (LILIACEAE)

to W. Leinfellner & H. Baum

Andrew V. Novikoff [1] & Maria A. Kazemirska [2]

Abstract. In the first time structural type of gynoecium and vascular system organization in *Fritillaria montana* Hoppe flower were described in details. We ascertain that gynoecium is divided in three vertical zones viz synascidiate, symplicate and apocarpous. Therefore the gynoecium was described as syncarpous in wide sense and typified as *Fritillaria*-type. In the other hand, for the vascular system of the flower six main groups of bundles were described, e.g. recurrent bundles in central column of ovary were observed. It was ascertained that ovules supply by the complex of ventral and dorsal as soon as recurrent bundles. A little difference in the innervation of inner and outer tepals was ascertained too.

Key words: *Fritillaria montana*, flower, gynoecium, morphology, vascular anatomy

[1] *State Natural History Museum NAS Ukraine, Department of Evolution and Biosystematics, Teatralna Str., 18, Lviv, 79008, Ukraine; novikoffav@gmail.com*

[2] *Yuriy Fedkovich Chernivtsi National University, Faculty of Biology, Ecology and Biotechnology, Department of Botany and Nature Protection, Fedkovycha Str., 11, Chernivtsi, 58022, Ukraine; mariya-arabella@mail.ru*

Introduction

Fritillaria montana Hoppe – is an endangered species listed in the third edition of the Red Book of Ukraine (Chorney *et al.* 2009) and Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention 2002).

It is south-european-Balcanian species found in disjunctive areas and its general natural range covers Central and Southern Europe (Italy, France, Bulgaria), South Hungary, Austria and Balcanian penninsula. Also it can be found in Moldova and Romania. In Ukraine *F. montana* occurs in the northeastern limit of its natural range, and is reported in Khmel'nytska, Chernivtsi and Odessa regions.

At the present time, in Chernivtsi Region there are 9 habitats (sites) of *F. montana*, which can be found mainly in communities of *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg. in Vlieg. 1937, *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937 and *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Mull. 1962. classes (Kazemirska & Chorney 2010a, 2010b; Kazemirska 2011).

Previous investigations on *Fritillaria* mainly were attached to the morphology and phenetic studies (Zaharof 1988; Mohammadi-Dehcheshmeh *et al.* 2008; Bartolucci et al. 2009) and only particularly – to the anatomy of vegetative organs (Corneanu & Popescu 1981; Alan 2008). There no profound investigations on the floral anatomy or gynoecium morphology of *Fritillaria* because the most important taxonomical features in the flower organization in this genus are: perigonium colour, flower and tepal shape, shape of the nectaries (Rix 1974, 1975, 1978, 1980; Bartolucci *et al.* 2009). Although the studies on gynoecium vertical zonality and organization of floral vascular system are not less interesting features for comparative morphological and taxonomical research.

Material and methods

Flowers of *Fritillaria montana* were collected by M. Kazemirska at the different stages of ontogenesis during 2011 in: 1) Botanical garden of Yuriy Fedkovich Chernivtsi National University; 2) environs of Kaplivka village, Chernivetsi region; 3) environs of Podviryivka village, Chernivetsi region; 4) environs of Zelene village, Chernivetsi region. Flowers were fixed in 70% alcohol, dehydrated with chloroform and then embedded in paraffin mixture (Gerlach 1984). After that flowers have been cut into 15 μm cross-sections by rotary microtome MS-2 (USSR), stained by 1% safranin and 0,5% methylene blue and embedded in Canadian Balm. Figures of cross-sections were drawn by the using of Carl Zeiss Q1 microscope and camera lucida Lomo RA-4 (USSR).

The total ovary height (TOH) was calculated as a distance from the ovary loculi bottom up to the base of the style (Fig. 1 E). *F. montana* has no strict border between the ovary and style, therefore the base of the style we identify by the reduction of mushroom-shaped walls above the level of placentas and by the vanishing of ventral median bundles of carpels. The length of style and stigma had no calculated because of high variability and intensive elongation during the flower ontogenesis.

© A.V. Novikoff, M.A. Kazemirska, 2012

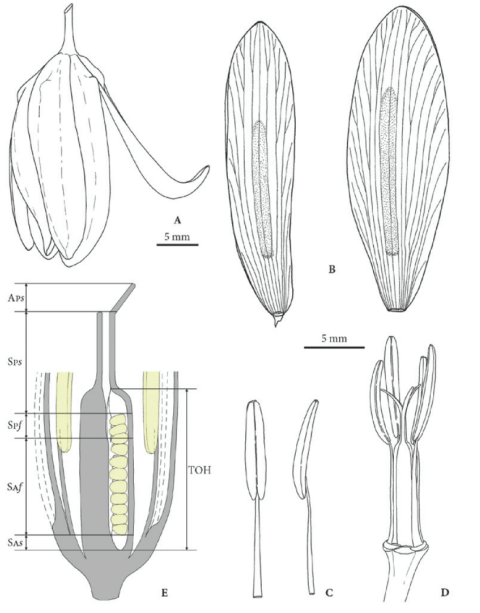


Fig. 1. *Fritillaria montana* Hoppe: A – common view of the flower, B – outer (left) and inner (right) tepals, C – stamens, D – flower with detached perigonium, E – scheme of longitudinal section of the flower. Gray color – congenital fusion, yellow – ovules and anthers. APs – apocarpous sterile, SPs – symplicate sterile, SPf – symplicate fertile, SAf – synascidiate fertile and SAs – synascidiate sterile zones. TOH – total ovary height.

38. Оцінка наукових публікацій

Таксономічні дослідження не зводяться лише до опису й публікації нових таксонів, вони включають також таксономічні ревізії, створення конспектів, розробку ключів та визначників, уточнення меж таксонів та інші напрямки наукової діяльності. Результати таких таксономічних досліджень можуть бути опубліковані в найрізноманітніших друкованих та електронних виданнях, а засади їх публікації регламентують виключно локальні правила і вимоги видань і наукових установ. Формально результати таких досліджень можуть бути опубліковані в довільній формі, у будь-якому виданні та будь-якою мовою.

Однак, існує кілька критеріїв, що все ж таки визначають значимість і престижність таких наукових публікацій. У різних країнах вони різні. В Україні вважають престижною публікацію у виданнях, що належать до «Переліку наукових фахових видань України», затвердженого ДАК МОН України. Лише публікації в таких виданнях розглядають як повноцінні і враховують під час захисту дисертацій, присудження звань та інших процедур. Решту публікацій в Україні вважають другорядними. В той же час приналежність до переліку фахових видань України немає жодного значення за її межами.

Одним із найвагоміших міжнародних критеріїв оцінки значущості публікацій і видань є їх оцінка за індексами цитованості та включення в різноманітні пошукові та наукометричні бази даних. Індекси цитованості – це чисельні індекси оцінки частоти посилання на конкретну публікацію або на видання в інших виданнях або публікаціях. Наукометричні бази даних – зазвичай це онлайн ресурси, що провадять оцінку цитованості на основі аналізу даних у межах власних баз із використанням різноманітних індексів та їхніх комбінацій. Часто до наукометричних баз даних відносять і просто пошукові бібліографічні та реферативні бази, що спеціалізуються на індексації наукових публікацій – розміщенні, обробці й подані даних про публікації та видання, а також інколи архівуванні самих публікацій.

Основними оцінками цитованості є:

1. **Імпакт-фактор** (IF) – це складний чисельний індекс, який розраховує компанія **Thomson Reuters** на підставі аналізу цитованості видання за останні три роки на комерційних засадах.

2. **SJR** – це чисельний індекс, аналогічний до IF, який у межах наукометричної бази SciVerse **Scopus** розраховує компанія Elsevier.

3. **Індекс Хірша** (**h-індекс**) розроблено 2005 року для оцінки продуктивності дослідників на підставі аналізу кількості їхніх публікацій та частоти посилання на ці публікації. Найпростіше оцінити свій h-індекс шляхом реєстрації у Google Scholar, проте також можна скористатися й іншими ресурсами. Серед комерційних онлайн ресурсів слід відмітити **Scopus** компанії Elsevier та **ISI Web of Science** компанії Thomson Reuters. Також можна застосувати спеціалізоване програмне забезпечення на кшталт безкоштовної мультифункціональної програми **Publish or Perish** (http://www.harzing.com/pop.htm)

Наукометрична база даних	Коротка характеристика
Web of Knowledge (ISI) http://ip-science.thomsonreuters.com/mjl/	Онлайн ресурс компанії Thomson Reuters, що поєднує цілу низку пошукових систем та реферативних баз даних, в тому числі найвпливовішу з них – **Web of Science,** і забезпечує обрахунок імпакт-фактора. Має кілька власних списків акредитованих видань різного ступеня, серед яких «Master Journal List».
SciVerse Scopus http://www.scopus.com/ http://scimagojr.com/	Реферативна пошукова база даних, яку розробила корпорація Elsevier і яка використовує власні алгоритми обрахунку індексів цитованості й оригінальну платформу. Індексовані у Scopus видання оцінюють за набором критеріїв, аналогічних до таких у ISI, але замість імпакт-фактора отримують чисельну оцінку у вигляді індексу SJR.
Index Copernicus http://www.indexcopernicus.com/	Незалежна польська метрична база даних наукових і ненаукових видань із ліберальною політикою. Index Copernicus International надає і безкоштовні, і платні послуги з оцінки якості й цитованості публікацій та видань. Має власний індекс, аналогічний до імпакт-фактора, а також власний «Master Journal List».
PubMed http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed	Безкоштовна реферативна база даних біологічних і медичних публікацій, яку 1996 року розробив **National Center for Biotechnological Information** (NCBI), поєднує кілька ресурсів і відрізняється наявністю власної системи ідентифікації публікацій.

Табл. 19. Провідні наукометричні бази даних світу.

III

Робота з рослинними зразками

39. Збір і гербаризація матеріалу

Ботанічні дослідження тісно пов'язані зі збором матеріалу під час експедицій і його подальшою ідентифікацією й опрацюванням у камеральних умовах. Щоб матеріал становив наукову цінність і його можна було б у подальшому опрацьовувати, він має бути правильно зібраний і загербаризований, а в окремих випадках – зафіксований і законсервований.

Збір матеріалу – процес, що включає, окрім відбору матеріалу із середовища, присвоєння йому унікального ідентифікатора (номера збору), запис супроводжуючих даних (координати, висотність, експозиція, локалітет, регіон, дата, ім'я колектора тощо). Збір матеріалу може відбуватися як з метою подальшої його інтродукції в культурах і живих колекціях, так і з метою гербаризації або фіксації.

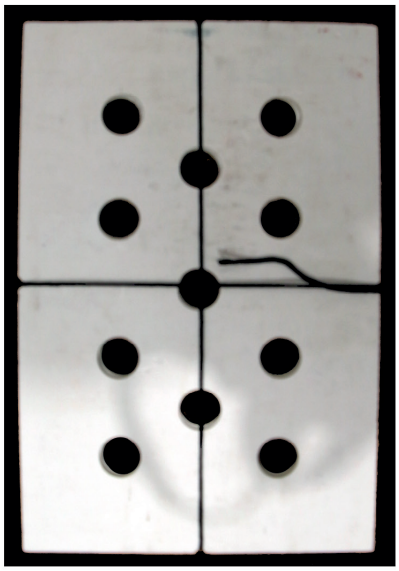
Практикується присвоєння унікальних ідентифікаторів, які складаються зі скороченого прізвища колектора і номера збору, який є крізним (тобто, кожному черговому збору колектор протягом життя присвоює наступний номер). Наприклад, ANov0001. також можливі інші варіанти, на приклад, коли ідентифікатор включає відомості про колектора, дату збору і власне номер збору. Наприклад, ANov25072015-01.

Гербаризація (закладання гербарію) – процес поступового висушування матеріалу (зазвичай рослин) у гербарному пресі. Основним завданням гербаризації є поступове висушування матеріалу та його спресування так, щоб згодом його можна було розмістити на гербарному аркуші або кількох аркушах і помістити на тривале зберігання у фонди гербарію.

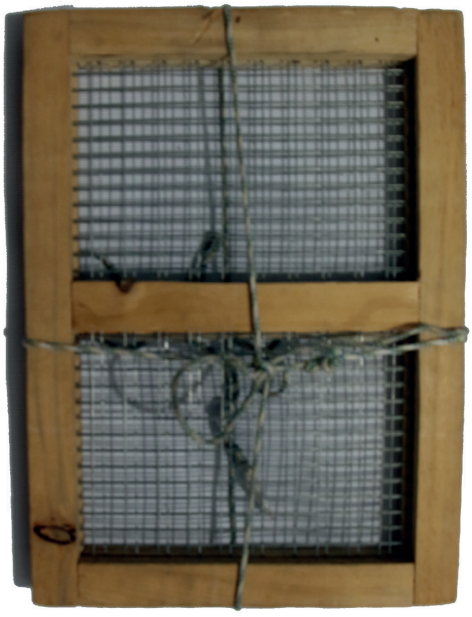
Гербарна папка – це легка експедиційна папка зі стяжками та запасом аркушів паперу (найкраще – газет), зручна для тривалого перенесення й обслуговування в польових умовах. Гербарну папку зазвичай виготовляють із фанери формату А3 або ж із тонкого сталевого каркасу формату В4, обтягнутого мідним дротом. Трапляються й інші варіанти, наприклад, із перфорованого спіненого ПВХ довільних форматів. Гербарні папки зазвичай використовують для збирання і транспортування матеріалу, який при першій нагоді поміщають на досушування в гербарні преси або спеціальні сушильні устаткування, де він перебуває до повного висушування. Проте перфоровані гербарні папки також придатні для більш тривалого зберігання невеликої кількості гербарних аркушів і в окремих випадках навіть для повноцінного висушування гербарного матеріалу.

Портативний гербарний прес – порівняно важкий прес формату А3, що складається з міцного дерев'яного каркасу, на який натягнуто металеву сітку. Гербарні преси використовують безпосередньо для висушування і спресування матеріалу в камеральних умовах.

Механічний гербарний прес – пристрій довільної конструкції, часто з активною системою нагнітання повітря для швидшого висушування матеріалу. Зазвичай має вигляд камери, у якої верхня стінка закріплена на гвинтовому шарнірі або має гніт, а в задню стінку вмонтовано електричний тен із вентилятором.



А



Б

В

Рис. 21. Зовнішній вигляд гербарних папок різної конструкції (**А**) та портативного гербарного пресу (**Б**) конструкції А. Новікова, а також електричного гербарного пресу (**В**) компанії StiroLab (http://www.stirolab.com).

40. Вимоги до зразків, що підлягають гербаризації

1. Зразок має бути якомога повним, тобто містити якнайбільшу кількість частин, що можуть бути важливими для його подальшої ідентифікації (бажано – включати цілу рослину);

2. Рослина, відібрана для гербаризації має бути неушкодженою, без ознак захворювань, не зжухлою;

3. Якщо зразок не поміщається, його можна переломити і скласти на аркуші так, щоб це було виразно помітно, але при цьому уникаючи перекриття частин зразка;

4. Якщо зразок не поміщається на одному аркуші, його можна розділити на кілька фрагментів, які розмістити на окремих гербарних аркушах, пронумерувавши їх і зазначивши загальну кількість фрагментів (наприклад, арк. 1 із 4, арк. 2 із 4, арк. 3 із 4; арк. 4 із 4);

5. Потовщені частини зразка можна розрізати поздовж для кращого висушування;

6. Для кращого висушування можна додатково перекласти гербарні зразки аркушами фільтрувального паперу або відрізами цупкої мішковини;

7. Якщо фрагменти гербарного зразка (наприклад, листки) перекривають один одного, їх також слід перекласти фільтрувальним папером;

8. Гербарний аркуш має бути якомога більше заповненим, проте слід уникати перекриття гербарних зразків та їхніх фрагментів;

9. Фрагменти зразка не мають виступати за межі гербарного аркуша;

10. Якщо зразок має кілька листків, їх слід повернути різними поверхнями;

11. Бажано, щоб листки гербарного зразка не накладалися на стебла або корені, оскільки після висушування такі листки будуть деформованими;

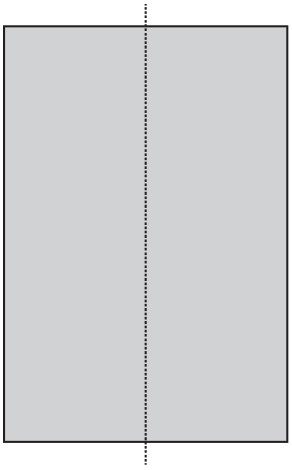
12. Фрагменти гербарного зразка повинні якомога менше перекриватися;

13. Кожен зразок має супроводжувати ідентифікатор (номер збору), що відповідає запису в польовому щоденнику або ж тимчасовою гербарною етикеткою;

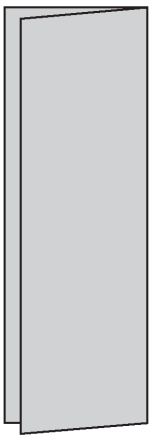
14. Слід обережно й відповідально ставитися до гербаризації рідкісних і тих, що перебувають під охороною видів рослин.

15. Для використання в генетичних дослідженнях матеріал потрібно висушити максимально швидко. Найпростіше для цього використати силікагель у надлишковій кількості.

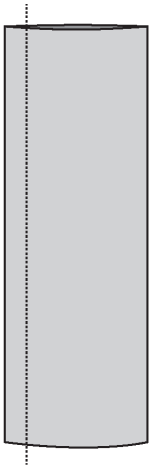
Рис. 22. Спосіб швидкого виготовлення конверту для дрібних рослинних фрагментів. ▸



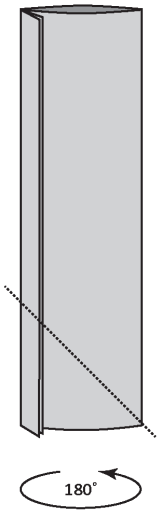
1



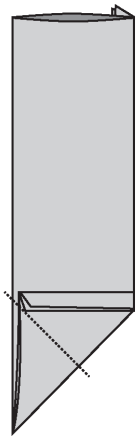
2



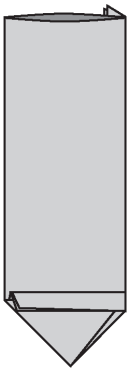
3



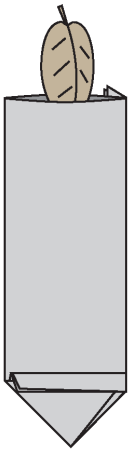
4



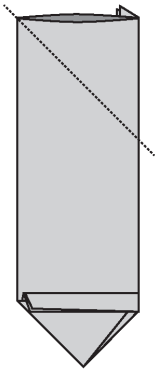
5



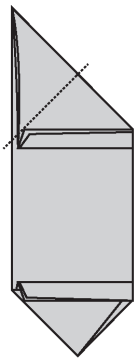
6



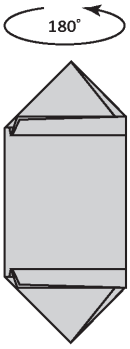
7



8



9



10

11

41. Робота з гербарієм

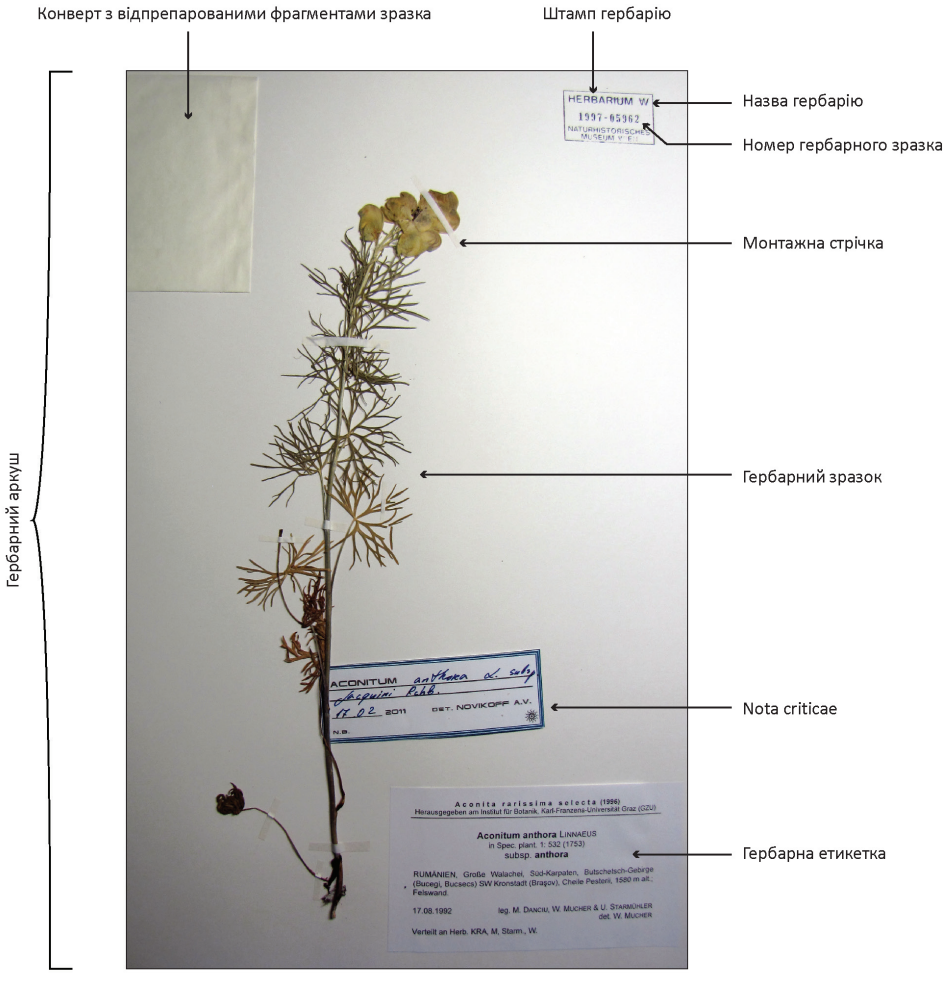
Гербарій – поняття, яке використовують у кількох значеннях: а) сукупність (колекція) гербарного матеріалу; б) спеціалізоване сховище для зберігання цього матеріалу; в) спеціалізована установа або підрозділ, який обслуговує гербарні колекції. В усіх значеннях гербарій є не лише унікальним доробком ботанічної науки, а й часто об'єктом національного надбання.

Тому існує низка норм і правил роботи з матеріалом, що зберігається в гербаріях:

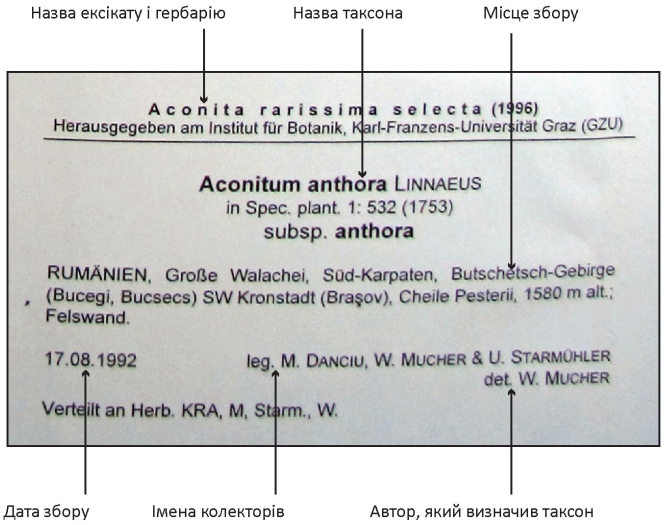
1. Гербарний матеріал є у відкритому доступі, і, за винятком окремих випадків, його можуть надати для опрацювання будь-якому зацікавленому досліднику;
2. Гербарій зазвичай має унікальний міжнародний **акронім** (абревіатуру), а основні дані про його працівників та колекції представлено в «Index Herbariorum»;
3. Доступ до гербарного матеріалу можна отримати з дозволу куратора гербарію або іншої уповноваженої особи;
4. Не можна самовільно вилучати з колекції або переміщувати гербарні аркуші, а також фрагменти гербарних зразків, їхні етикетки та інші супровідні матеріали;
5. Не можна самовільно порушувати систему розміщення гербарних фондів;
6. Не можна самовільно змінювати чи виправляти зміст гербарних етикеток;
7. Гербарні аркуші не можна перевертати чи нахиляти, щоб уникнути випадання фрагментів зразків чи супровідних етикеток;
8. Заборонено перебувати у приміщенні гербарію з їжею та напоями;
9. Із гербарними зразками слід поводитися максимально обережно і відповідально;
10. Можна робити помітки й нотатки на спеціальних етикетках «nota criticae», які долучають до гербарного зразка і зберігають разом із ним;
11. Можна додавати інші етикетки та приписи, що не загрожують ушкодженням гербарному зразку;
12. Фотографувати й публікувати зображення гербарних зразків можна лише з дозволу куратора гербарію або ж уповноваженої особи;
13. Після опрацювання матеріалу слід занести відповідні дані до облікового журналу гербарію.
14. Порушення зазначених пунктів загрожує позбавленням права опрацьовувати гербарні колекції не лише в цьому, а й в інших гербаріях.

Гербарні фонди є не лише сховищами сухих рослин, а й потужними науково-дослідними установами, архівами живих доказів того, що саме ці види і саме тоді були представлені на певній території. Гербарні зразки використовуються не лише для підготовки флор і визначників, а й для історичних та хорологічних досліджень. Гербарії – це основне джерело таксономічної інформації, без якого будь-які більш-менш завершені дослідження неможливі. Щобільше, гербарний зразок, що зберігається в гербарії, – це чи не єдиний достовірний доказ, без якого всі твердження є сумнівними.

Рис. 23. Гербарний зразок (**А**) та його етикетка (**Б**).


Конверт з відпрепарованими фрагментами зразка
Штамп гербарію
Назва гербарію
Номер гербарного зразка
Монтажна стрічка
Гербарний зразок
Nota criticae
Гербарна етикетка
Гербарний аркуш
HERBARIUM W
1997-05962
ACONITUM
DET. NOVIKOFF A.V.
Aconita rarissima selecta (1996)
Herausgegeben am Institut für Botanik, Karl-Franzens-Universität Graz (GZU)
Aconitum anthora LINNAEUS
in Spec. plant. 1: 532 (1753)
subsp. anthora
RUMÄNIEN, Große Walachei, Süd-Karpaten, Butschetsch-Gebirge (Bucegi, Bucsecs) SW Kronstadt (Braşov), Cheile Pesterii, 1580 m alt.; Felswand.
17.08.1992
leg. M. DANCIU, W. MUCHER & U. STARMÜHLER
det. W. MUCHER
Verteilt an Herb. KRA, M, Starm., W.

А


Назва ексікату і гербарію
Назва таксона
Місце збору
Aconita rarissima selecta (1996)
Herausgegeben am Institut für Botanik, Karl-Franzens-Universität Graz (GZU)
Aconitum anthora LINNAEUS
in Spec. plant. 1: 532 (1753)
subsp. anthora
RUMÄNIEN, Große Walachei, Süd-Karpaten, Butschetsch-Gebirge (Bucegi, Bucsecs) SW Kronstadt (Braşov), Cheile Pesterii, 1580 m alt.; Felswand.
17.08.1992
leg. M. DANCIU, W. MUCHER & U. STARMÜHLER
det. W. MUCHER
Verteilt an Herb. KRA, M, Starm., W.
Дата збору
Імена колекторів
Автор, який визначив таксон

Б

42. Особливі випадки гербаризації

В окремих випадках неможливо загербаризувати матеріал звичайними методами. Тоді застосовують спеціальні методики гербаризації та зберігання.

Зокрема, голонасінні рослини погано піддаються висушуванню, а їхня хвоя осипається. Щоб цього уникнути, зразок на 1-2 хвилини поміщають у киплячу воду.

Водні рослини та водорості під час висушування збиваються в аморфні грудки або ж кришаться, тому їх наклеюють на білий аркуш паперу, разом із яким і висушують.

Зразки мохоподібних погано піддаються спресовуванню і тривалий час зберігають життєздатність, тому їх висушують в об'ємі і поміщають у відповідні конверти або коробочки. Більшість епіфітних та епігейних мохоподібних складно відділити від субстрату, тому їх збирають і гербаризують разом із якомога меншим фрагментом субстрату.

Гербаризація, за дотримання умов правильного зберігання, дозволяє зберегти зібрані зразки неушкодженими кілька століть.

Слід пам'ятати, що гербаризація зумовлює деформацію й руйнування тканин та клітин зразка, що часто унеможливлює його подальше використання для гістологічних і цитологічних досліджень. Однак існують методи повторного розмочування гербаризованого матеріалу для наступних гістологічних досліджень шляхом прокип'ячування в 1% розчині NaOH впродовж 5-10 хв., та оптимальним варіантом все ж таки є безпосередня фіксація матеріалу в польових умовах.

Інколи виготовляють цілі тиражі однотипних гербарних зразків, призначених для обміну та розповсюдження серед наукових установ й дослідників, що називають **ексікатами**.

Одним з перших серійно виготовляти гербарій для продажу та обміну почав німецький ботанік **Якоб Фрідріх Ерхарт** (*Jakob Friedrich Ehrhart*, 1742-1795). Починаючи від 1780 року, він видав 7 серій гербарних зразків, що включали близько 1620 видів рослин. Проте сам термін «ексікат» з'явився дещо пізніше, у середині XIX ст., коли масове виготовлення гербарних серій досягло промислових обсягів. В цей же час було виокремлено два основні типи ексікат: а) **типу флори** (регіональні) – видавалися протягом тривалого періоду часу одним або цілою групою ботаніків, що опрацьовували флору певного конкретного регіону; мали зазвичай великий тираж обсягом в 30-100 екземплярів; зазвичай в заголовку супроводжувалися фразами «Flora...» або «Flora exiccata»; б) **типу експедиції** (подорожі) – видавалися обмеженою групою дослідників, що перебували в тій чи іншій експедиції протягом відносно короткого періоду; зазвичай мали тираж, що не перевищував 20 екземплярів одного виду; переважно в заголовку супроводжувалися фразою «Iter...» (шлях).

Практика видання ексікат існує й на сьогодні. Основна перевага ексікат власне у їх багатотиражності і можливості обміну гербарними зразками між ботаніками з різних регіонів.

	Повна назва установи	Розташування	Абревіатура	Кількість зразків
1	Muséum national d'Histoire naturelle	Париж, Франція	P, PC	9377300
2	New York Botanical Garden	Нью-Йорк, США	NY	7200000
3	Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН	Санкт-Петербург, Росія	LE	7160000
4	Royal Botanic Gardens, Kew	Річмонд, Велика Британія	K	7000000
5	Missouri Botanical Garden	Сент-Луїс, США	MO	6232000
6	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève	Женева, Швейцарія	G	6000000
7	British Museum of Natural History	Лондон, Велика Британія	BM	5200000
8	Harvard University Herbaria	Кембридж, США	A, AMES, ECON, FH, GH, NEBC	5005000
9	Naturhistorisches Museum Wien	Відень, Австрія	W	5000000
10	Naturhistoriska Riksmuseet	Стокгольм, Швеція	S	4400000

Табл. 20. Найбільші гербарії світу.

43. Фіксація гістологічного матеріалу

Фіксація матеріалу – переміщення матеріалу у **фіксатор** (речовину, що швидко вбиває живі клітини, мінімально ушкоджуючи їх і, відповідно, не порушуючи структури тканин). Деякі фіксатори водночас є **консервантами** – речовин, у яких матеріал можна **консервувати** (тобто довготривало зберігати без значного ушкодження його структури і втрати якості).

Фіксатори й консерванти можуть бути сумішами або ж простими речовинами, проте основними діючим агентами зазвичай є: етанол, оцтова кислота, хромова кислота, пікринова кислота та формалін. Буфером зазвичай є вода або гліцерин.

У більшості фіксаторів матеріал утрачає своє забарвлення, проте додавання солей міді дозволяє зберегти зелене забарвлення, а деякі фіксатори самі підфарбовують матеріал (наприклад, фіксатор Флемінга забарвлює жири в бурий колір).

Основні вимоги до зразків, що підлягають фіксації:

1. Зразок має бути якомога свіжіший, тому найкраще фіксувати матеріал одразу ж на місці збору;
2. Об'єм фіксатора має в 5-10 разів перевищувати об'єм матеріалу;
3. Фіксатор має рівномірно просочуватися в матеріал з усіх сторін;
4. Різні зразки слід фіксувати в окремих ємностях;
5. Разом із зразком у фіксатор слід помістити етикетку, на якій простим олівцем (чорнило від ручки розпливеться) зазначити ідентифікатор (номер збору) або ж іншу супровідну інформацію.

Докладніше з методами фіксації та роботи з фіксованим матеріалом можна ознайомитися в посібниках «Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы» (Барыкина *и др.* 2004) та «Botanical microtechnique» (Saas 1958).

Табл. 21. Основні фіксатори, які застосовують у ботанічній практиці. ▸

Назва:	**Спирт**
Склад:	96% етанол – 70-80 мл вода – 30-20 мл
Призначення:	Найпопулярніший універсальний гістологічний фіксатор і консервант, доступний та зручний у використанні і транспортуванні. Окрім того, може врятувати в польових умовах.
Умови фіксації:	Від 24 годин і більше.

Назва:	**FAA**
Склад:	96% етанол – 100 мл льодяна оцтова кислота – 7 мл формалін – 7 мл
Призначення:	Універсальний м'який цито-ембріологічний фіксатор, що дає одні з найкращих результатів подальшого забарвлення матеріалу. Матеріал може зберігатися у FAA кілька тижнів, але надалі потребує переміщення в консервант.
Умови фіксації:	Від 3 до 7 днів.

Назва:	**Фіксатор Карнуа**
Склад:	96% етанол – 60 мл хлороформ – 30 мл льодяна оцтова кислота – 10 мл
Призначення:	Популярний цитоембріологічний грубий фіксатор швидкого проникнення, який, однак, може викликати зморщування тонких клітинних стінок і хрупкість матеріалу. Матеріал потребує надалі промивання й переміщення в консервант.
Умови фіксації:	Від 2 до 12 годин при кімнатній температурі.

Назва:	**Суміш Темпера**
Склад:	хлорид міді – 0,2 г нітрат міді – 0,2 г фенол – 1 г вода – 99 мл
Призначення:	Гістологічний фіксатор для водоростей та заростків папоротеподібних.
Умови фіксації:	Від 7 до 14 днів.

Назва:	**Спирт/формалін**
Склад:	96% етанол – 94 мл формалін – 6 мл
Призначення:	Універсальний гістологічний фіксатор, що додатково забезпечує коагуляцію білків цитоплазми, чим покращує її зафарбовування. Водночас є консервантом.
Умови фіксації:	Від 24 годин і більше.

Назва:	**Фіксатор Навашина**
Склад:	хромова кислота – 100 мл 40% формалін – 40 мл льодяна оцтова кислота – 10 мл
Призначення:	Ембріологічний фіксатор, що дозволяє досягнути високоякісного зафарбовування матеріалу. Матеріал після фіксації слід ретельно промити й перемістити в консервант. Фіксатор готують безпосередньо перед фіксацією, оскільки він швидко руйнується.
Умови фіксації:	24 години в темноті при кімнатній температурі.

Назва:	**Фіксатор Чемберлена**
Склад:	70% етанол – 90 мл формалін – 5 мл льодяна оцтова кислота – 5 мл
Призначення:	Цитоембріологічний фіксатор середньої м'якості і швидкого проникнення. Добре підходить для роботи з ядерними барвниками. Матеріал потребує подальшого промивання й переміщення в консервант.
Умови фіксації:	Від 12 до 16 годин при кімнатній температурі.

Назва:	**Фіксатор Флемінга**
Склад:	1% р-н хромової кислоти – 25 мл 2% р-н тетраоксиду осмія – 5 мл льодяна оцтова кислота – 7 мл вода – 60 мл
Призначення:	Вважається найкращим цитоембріологічним фіксатором у ботанічній мікротехніці. Є водночас м'яким ядерним і цитоплазматичним фіксатором, який, однак, повільно проникає у тканини і потребує тривалого промивання матеріалу згодом.
Умови фіксації:	Від 24 до 48 годин у темноті.

44. Визначення зразків

Для визначення рослин зазвичай використовують **таксономічні ключі** – засоби для швидкого визначення приналежності конкретної рослини до певної таксономічної групи. Таксономічні ключі можуть бути подані окремо або об'єднані у **визначники** – спеціалізовані книги для визначення рослин, що зазвичай містять не лише ключі, а й коротку характеристику таксонів, інформацію про їхнє поширення, охорону тощо.

Текстові ключі зазвичай є **дихотомічними**, тобто містять **куплети** з двох протилежних станів для вибору – **тезу** й **антитезу** (наприклад, оцвітина синя/оцвітина біла; стебло опушене/стебло голе; опушення залозисте/опушення інше).

Інколи ключі або окремі їхні куплети бувають **політомічними**, тобто містять кілька **синтез** (оцвітина жовта/оцвітина біла/оцвітина синя). Політомічні куплети використовують, якщо є необхідність подати одночасно кілька станів ознаки, але зазвичай цього намагаються уникнути, розбиваючи багатостанову ознаку на кілька куплетів (наприклад, куплет 1: оцвітина жовта/оцвітина інакша, куплет 2: оцвітина біла/оцвітина синя).

Ознаки, які використовують для визначення рослин і які є важливими для розмежування таксонів, називають **діагностичними** або **ключовими**.

За характером подання інформації ключі поділяють на: а) **послідовні** – для визначення рослини необхідно один за одним обирати стани послідовно перерахованих ознак; б) **мультидоступні** – для визначення одночасно використовують кілька ознак.

Послідовні ключі бувають трьох основних типів: а) **драбинчасті** – одні з найпоширеніших ключів європейського зразка, у яких теза й антитеза можуть бути розмежовані наступними тезами; б) **паралельні** – популярні на пострадянському просторі ключі, у яких теза й антитеза завжди знаходяться поряд; в) **нумеровані** – малопопулярний аналог драбинчастих ключів із крізною нумерацією тез і антитез.

Мультидоступні ключі бувають кількох типів: а) прорізні картки; б) перфоровані картки (перфокартки); в) табличні; г) графічні; д) ілюстративні; е) абревіатурні; є) інтерактивні. Різновиди мультидоступних ключів буде розглянуто далі.

1. Квітки зигоморфні
    2. Верхній сегмент оцвітини шоломоподібний — *Aconitum*
    2. Верхній сегмент оцвітини не шоломоподібний
        3. Листянок 2 або більше — *Delphinium*
        3. Листянка 1 — *Consolida*
1. Квітки актиноморфні
        4. Листки супротивні, листочки оцвітини стульчасто складені — *Clematis*
        4. Листки почергові або кільчасто розміщені, листочки оцвітини черепитчасто складені
            5. Квітки зі шпорками
                6. Листки від лінійчастих до лопатевих, цільні, усі базальні; сім'янки зібрані в голівки — *Myosurus*
                6. Листки трироздільні, деякі стеблові, листянки зібрані в одне кільце — *Aquilegia*
            5. Квітки без шпорок

Табл. 22. Приклад драбинчастого послідовного ключа за Tutin & Chater (1993) зі змінами.

1. Наземні рослини	2
- Водні рослини	*Batrachium*
2. Квітки зигоморфні	3
- Квітки актиноморфні	5
3. Однорічні рослини. Плід – листянка	*Consolida*
- Багаторічні рослини. Плід – багатолистянка	4
4. Верхній чашолисток при основі зі шпоркою	*Delphinium*
- Верхній чашолисток шоломоподібний	*Aconitum*
5 (2). Оцвітина проста	6
- Оцвітина подвійна	11
6. Листки почергові або зібрані у прикореневу розетку	7
- Листки супротивні	*Clematis*

Табл. 23. Приклад паралельного послідовного ключа за Прокудин (1987) зі змінами.

1. (6) Плід сім'янка	
2. (4) Чашечка відрізняється від оцвітини	
3. Пелюстки з базальними нектарниками	*Ranunculus*
3. Пелюстки без нектарників	*Adonis*
4. (2) Чашечка не відрізняється від віночка	
5. Рослини деревні	*Clematis*
5. Рослини трав'яні	*Anemone*
6. (1) Плід листянка	
7. (9) Шпорка є	
8. Шпорка 1	*Delphinium*
8. Шпорок 5	*Aquilegia*
9. (7) Шпорки немає	*Caltha*

Табл. 24. Приклад нумерованого послідовного ключа за Singh (2010) зі змінами.

45. Мультидоступні таксономічні ключі

Прорізні картки – це картки із зазначеними по периметру станами всіх ключових ознак та отворами навпроти них. Для кожного з таксонів виготовляють окрему картку, на якій прорізають до краю отвори навпроти вірних станів ознак. Для визначення рослини беруть одночасно всі картки, вставляють шпильку в отвір першої виявленої ознаки й відпускають картки – картки з прорізями (з потрібною ознакою) випадуть. Далі процедуру повторюють для інших ознак, допоки не залишиться єдина картка із зазначеним таксоном.

Перфоровані картки (перфокартки) – картки із зазначеним станом окремої ознаки, на яких проставлені номери таксонів. Для кожного зі станів ознак виготовляють окрему картку і проколюють номери тих таксонів, які мають цей стан ознаки. Для визначення рослини картки послідовно накладають одна на одну, допоки не залишиться відкритим лише один отвір, що відповідатиме потрібному таксону.

Табличні ключі – це таблиці, у рядках яких зазначено таксони, а в стовпчиках – стани ключових ознак. Навпроти кожного таксона затушовують клітинки, що відповідають його ознакам. Інколи також у заголовках стовпчиків зазначають ознаки, а вже у клітинках прописують їхні стани.

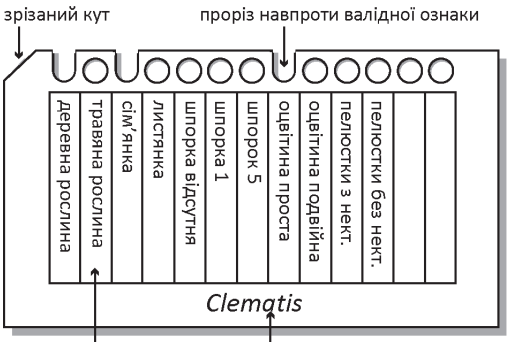
Графічні ключі – це ключі у вигляді схем, блок-схем або діаграм, що закінчуються таксонами. Графічні ключі є наочними, проте незручними для використання за великої кількості таксонів і ключових ознак. Їх застосовують здебільшого в популярній та навчальній літературі.

Ілюстративні ключі – це ключі у вигляді формалізованих зображень рослин із позначеними стрілками або в інший спосіб поданими ключовими ознаками. Такі ключі використовують як доповнення до текстових ключів або ж окремо, але виключно досвідченими дослідниками. Дають змогу максимально швидко ідентифікувати рослину серед незначної кількості таксонів, коли, наприклад, є сумнів, до якого саме виду вже відомого роду вона належить. Але практично неефективні для визначення «з нуля».

Абревіатурні ключі – екзотичний тип ключів, який використовують, наприклад у «Флорі Туреччини» (Hedge & Lamond 1972). Це ключі, у яких кожному стану ключових ознак присвоєно унікальний символ – літеру або цифру. Ці символи об'єднуються в єдину абревіатуру відповідно до набору ознак конкретного таксона, і вона є унікальною для кожного таксона. Абревіатури перераховують в алфавітному порядку, що дозволяє швидко ідентифікувати рослину лише за невеликої кількості ключових ознак.

Інтерактивні ключі – найновіше досягнення таксономії. Це мультидоступні ключі, побудовані за допомогою спеціальних програм (**Delta, Lucid, Xper**[3] та ін.) із використанням довільної кількості будь-яких ключових ознак, ілюстрацій та іншої інформації, що може комбінуватися в довільному порядку і дозволяє легко й ефективно визначити рослину за наявності комп'ютера або іншого мультимедійного засобу.

Рис. 24. Приклад прорізного ключа (**А**), перфокартки (**Б**), табличного ключа (**В**), графічного ключа (**Г**) та ілюстративного ключа (**Д**). **А-В** – згідно з Табл. 20; **Г** – згідно з Fishel & Kendig (2003); **Д** – згідно з Jäger (2009). ▸

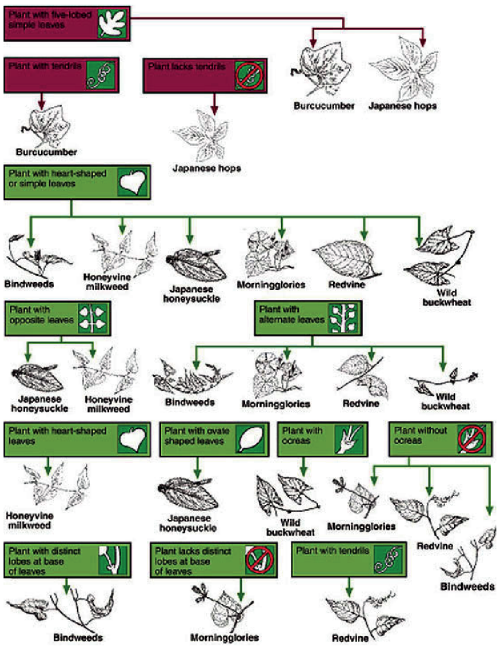


А

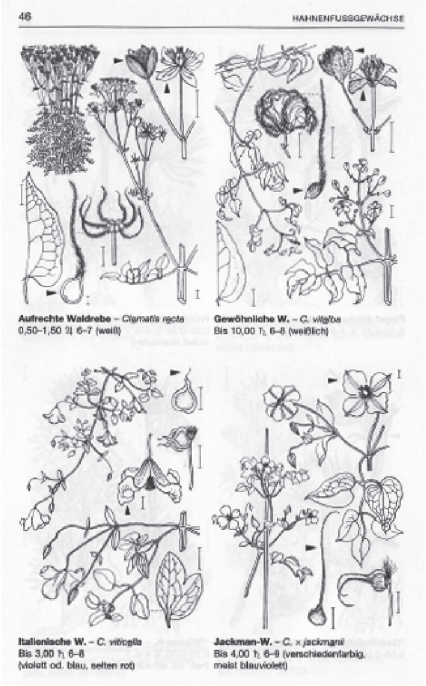
Б

	Деревна р.	Трав'яна р.	Сім'янка	Листянка	Подвійна оцв.	Проста оцв.	Шпорок нема	1 шорка	5 шпорок	Пелюстки з нект.	Пелюстки без нект.
Ranunculus		■	■		■		■			■	
Adonis		■	■		■		■				■
Anemone		■	■			■	■				■
Clematis	■		■			■	■				■
Caltha		■		■		■	■				■
Delphinium		■		■		■		■		■	
Aquilegia		■		■		■			■		■

В



Г



Д

IV

Системи класифікації вищих рослин

46. Утилітарні і ранні штучні системи рослин

Утилітарні (ужиткові) системи класифікації рослин існували спрадавна й слугували для розмежування рослин за певними ужитковими властивостями (отруйні, їстівні, лікарські тощо). Утилітарна класифікація рослин, яку ще називають народною, дала початок науковій класифікації (а саме штучним системам) і розвивалася паралельно з нею. Зокрема, народні назви рослин виникли внаслідок утилітарної класифікації і повсякдень успішно використовуються.

Штучні системи виникли внаслідок інтенсивного нагромадження даних про рослини, які необхідно було систематизувати. Штучні системи розділяли відомі рослини за певним довільно обраним набором ознак на більш-менш окреслені групи. У цьому сенсі вони фактично не відрізнялися від утилітарних систем, але використовували ознаки, що не мали «безпосередньої користі» в господарстві, а були радше науковими (наприклад, кількість пелюсток у квітці, забарвлення оцвітини, деревні чи трав'яні рослини тощо). Незважаючи, на науковий підхід, штучні системи, як у подальшому і природні та частково філогенетичні системи, найкраще було розроблено для насіннєвих рослин, тоді як решта рослин майже не вивчали.

Вважають, що першу штучну систему запропонував італійський природодослідник **Андреа Чезальпіно** (*Andrea Cesalpino* або *Andreas Caesalpinus*, 1519-1603) у монографії «De plantis libri XVI» (Cesalpino 1583). У своїй праці Чезальпіно передусім опирався на світогляди Арістотеля й Теофраста. Він описав 1520 рослин, розділивши їх на дві основні категорії – дерева і трави та нижчі 15 підгруп на основі будови плодів і насінин.

Трохи згодом швейцарський дослідник **Гаспар Баухін** (**Каспар Боен**) (*Gaspard (Caspar) Bauhin*, 1560-1624) опублікував серію робіт («Phytopinax» (Bauhin 1596), «Prodromus theatri botanici» (Bauhin 1620), «Pinax theatri botanici» (Bauhin 1623)), у яких описав уже понад 6000 видів, для окремих навіть ужив подвійні назви, задовго до загального запровадження біноміальної номенклатури. Він також відзначився тим, що був першим, хто зазначав **синоніми** (альтернативні назви, які уживали попередні дослідники і які було відкинуто з певних міркувань) для вивчених таксонів. Хоча він і не описував родів, але вже групував близькі види під спільними назвами.

Родові назви запровадив французький ботанік **Жозе Пітон де Турнефор** (*Joseph Pitton de Tournefort,* 1656-1708), який опублікував «Éléments de botanique» (de Tournefort 1694). Ця праця містила 10146 видів, розділених поміж 698 родів, що мали власні діагностичні описи.

Англійський дослідник **Джон Рей** (*John Ray*, 1627-1705) також опублікував кілька робіт, основна з яких – тритомник «Historia plantarum» (Ray 1686-1704) – в останньому виданні охоплювала понад 18000 видів, також розмежованих на трави і дерева, а згодом розділених на однодольні і дводольні. Система Рея вирізнялася тим, що він уперше почав розміщати поряд споріднені, на його думку, види, що передувало розвитку природних систем.

PLANTÆ funt vel.

1. **ARBORES & FRUTICES**

A. **corde in feminis**

I. **apice**

II. **basi**

2. S**UFRUTICES & HERBÆ**

B. **seminibus sub singulo flore distributis ex principio**

a. **simplicie**

III. **seminibus**

IV. **perecarpiis**

V. **vasculis**

b. **duplicie**

VI. **seminibus**

VII. **conceptacul**

c. **triplicie**

VIII. **non bulbosæ**

IX. **bulbosæ**

d. **quadruplicie**

X. **seminibus**

e. **multiplici**

XI. **semin. fl. distributo.**

XII. **semin. fl. distributo.**

XIII. **semin. fl. includente.**

XIV. **foliculis**

C. (XV). **seminibus destitutis**

Табл. 25. Класифікація рослин А. Чезальпіно згідно з прикладом, наведеним у «Classes plantarum» (Linnaeus 1738).

I. **Herbæ** (трави)

A. **Imperfectæ** (криптогамні рослини)

B. **Perfectæ** (насіннєві рослини)

a. **Monocotyledonæ** (однодольні)

b. **Dicotyledonæ** (дводольні)

II. **Arboræ** (дерева)

c. **Monocotyledonæ** (однодольні)

d. **Dicotyledonæ** (дводольні)

Табл. 26. Спрощена класифікація рослин Дж. Рея згідно з «Historia plantarum» (Ray 1686-1704).

47. Штучна система рослин К. Ліннея

Найбільш досконалу і пропрацьовану штучну систему запропонував видатний шведський ботанік **Карл Лінней** (*Carolus Linnaeus, Carl Linnaeus, Carl Linné* або *Carl Von Linne*, 1707-1778) у найвідомішій праці «Species plantarum» (Linné 1753), якій, однак, передували «Systema naturae» (перше видання 1735 року (Linné 1735)) та «Genera plantarum» (перше видання 1737 року (Linné 1737)). Лінней не лише розділяв види рослин по родах, але також виокремлював групи вищих таксономічних рангів. Лінней в основу класифікації рослин поклав кількість тичинок і маточок, а також їхнє співвідношення у квітці, за що його систему ще називають «статевою системою».

Публікацію «Species plantarum» вважають моментом зародження сучасної таксономії рослин, оскільки в цій книзі вперше послідовно вжито **біномінальну (бінарну) номенклатуру** (назва виду містить родовий і видовий епітети), для кожного з видів подано короткий діагноз (визначні особливості) й наведено синоніми, а також зазначено інформацію про поширення і посилання на попередні праці інших дослідників. У першому виданні «Species plantarum» містить 24 основні класи з 5940 видами рослин.

Цікаво, що у «Species plantarum» немає діагнозів родів, які, однак, подано в «Genera plantarum». Система, яку запропонував Лінней, була далекою від досконалості, адже на підставі обраних ознак навіть очевидно близькі види були розкидані по різних класах. Тому в останньому, шостому, виданні «Genera plantarum» (Linné 1764) Лінней спробував виокремити 58 природних порядків, що передувало розвитку натуральних (природних) систем.

1.	**Monandria** (одна тичинка)
2.	**Diandria** (дві тичинки)
3.	**Triandria** (три тичинки)
4.	**Tetrandria** (чотири тичинки)
5.	**Pentandria** (п’ять тичинок)
6.	**Hexandria** (шість тичинок)
7.	**Heptandria** (сім тичинок)
8.	**Octandria** (вісім тичинок)
9.	**Ennandria** (дев’ять тичинок)
10.	**Decandria** (десять тичинок)
11.	**Dodecandria** (11-19 тичинок)
12.	**Icosandria** (тичинок 20 або більше, приростих до оцвітини)
13.	**Polyandria** (тичинок 20 або більше, розміщених на квітколожі)
14.	**Didynamia** (2 короткі і 2 довгі тичинки)
15.	**Tetradynamia** (2 короткі і 4 довгі тичинки)
16.	**Monadelphia** (тичинки об’єднані в одну групу)
17.	**Diadephia** (тичинки формують дві групи)
18.	**Polyadelphia** (тичинки формують три групи або більше)
19.	**Syngenesia** (тичинки сполучені лише пиляками)
20.	**Gynandria** (тичинки сполучені з гінецеєм)
21.	**Monoecia** (однодомні рослини)
22.	**Dioecia** (дводомні рослини)
23.	**Polygamia** (полігамні рослини)
24.	**Cryptogamia** (безквіткові рослини)

Табл. 27. Основні класи рослин згідно із «Species plantarum» (Linné 1753).

48. Ранні природні системи

Перші спроби узагальнити дані та побудувати природну систему на підставі максимальної подібності рослин і з використанням якнайбільшої кількості ознак належать К. Ліннею, проте подібні спроби робили й інші дослідники. Зокрема, французький натураліст **Мішель Адансон** (*Michel Adanson*, 1727-1806) спробував застосувати якомога більше незалежних ознак (тому його вважають праотцем фенетики) для побудови системи «Familles des plantes» (Adanson 1763), що також містила 58 порядків. Згодом інший французький вчений **Жан-Батіст де Ламарк** (повне ім'я – *Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de Lamarck* 1744-1829), більше відомий за еволюційною теорією – ламаркізмом, у «Flore Françoise» (de Lamarck 1778) запропонував свою систему й виклав принципи природної класифікації рослин.

Вважають, що першу вдалу природну систему рослин запропонував **Антуан Лоран де Жюссьє** (*Antoine Laurent de Jussieu*, 1686-1758). Проте слід зауважити, що над розробкою цієї системи працювало також троє його братів – **Бернард де Жюссьє** (*Bernard de Jussieu*, 1699-1776), **Жозе де Жюссьє** (*Joseph de Jussieu*, 1704-1779) та **Крістоф де Жюссьє** (*Christophe de Jussieu*, 1685-1758). 1759 року, узагальнивши власні дослідження й доробок братів, Антуан Лоран де Жюссьє опублікував монографію «Genera plantarum» (de Jussieu 1759). У цій системі рослини було розділено на три основні групи, що поділялися на 15 класів і 100 порядків на підставі параметрів квітки. Таким чином, ця система частково запозичила риси «**статевої системи**» К. Ліннея.

Наступною розробкою природної системи рослин займалася також родина, але вже швейцарських спадкових ботаніків Декандолів. Зокрема, **Огюстен Пірам Декандоль** (*Augustín Pyrámus (Pyráme) de Candólle*, 1778-1841) 1813 року опублікував працю «Théorie élémentaire de la botanique» (de Candólle 1813), де запропонував свою систему, що ґрунтувалася на ознаках будови як вегетативних, так і генеративних частин рослин. У цій же праці Огюстен визначив поняття таксона і таксономії. Взявши за основу розроблену вже класифікацію, 1824 року Огюстен видав перший том фундаментальної і небувалої за обсягами на той час ботанічної праці «Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis» (de Candólle 1824-1873). До 1839 року він видав ще шість томів, а після смерті його справою зайнялися син **Альфонс Декандоль** (*Alphonse Louis Pierre Pyramus de Candolle*, 1806-1893) та онук **Анн Казимир Декандоль** (*Anne Casimir Pyramus de Candolle*, 1836-1918). В остаточному вигляді видання складалося із 17 томів у 24 книгах, а останній том опубліковано 1873 року. Система Декандолів налічувала 161 порядок (213 порядків – у «Théorie élémentaire de la botanique» 1844 року випуску під ревізією Альфонса Декандоля (de Candólle 1844)) і значною мірою опиралася на анатомічні дослідження, зокрема структуру провідної системи рослин.

1. **Acotyledones**
2. **Monocotyledones**
3. **Dicotyledones**
    - A. **Apetalæ**
    - B. **Monopetalæ**
    - C. **Polypetalæ**
    - D. **Diclines irregulares**

Табл. 28. Спрощена класифікація рослин А.Л. Жюссьє (DE JUSSIEU 1759).

I. **Vasculares** (судинні рослини)
- Classis 1. **Exogenæ** (**DICOTYLEDONEÆ**) (дводольні)
    - A. **Diplochlamydeæ** (подвійна оцвітина)
        - a. **Thalamifloræ**
        - b. **Calycifloræ**
        - c. **Corollifloræ**
    - B. **Monochlamydeæ** (оцвітина проста, включаючи голонасінні)
- Classis 2. **Endogenæ** (**MONOCOTYLEDONEÆ**) (однодольні, включаючи криптогамні рослини)
    - A. **Phanerogamæ** (явношлюбні (з розвинутими статевими органами) рослини, тобто однодольні)
    - B. **Cryptogamæ** (**DUCTULOSÆ**) (прихованошлюбні рослини (з невиявленими статевими органами), тобто папоротеподібні та ін.)

II. **Cellulares** (безсудинні і безсім'ядольні рослини)
- Classis 1. **Foliaceæ** (мохоподібні)
- Classis 2. **Aphyllæ** (гриби, водорості і лишайники)

Табл. 29. Узагальнена система Декандоля (DE CANDOLLE 1813).

49. Природна система Дж. Бентама та Дж. Хукера

Найбільш досконалу і чи не останню природну систему насіннєвих рослин запропонували у співавторстві **Джордж Бентам** (*George Bentham*, 1800-1884) і **Джозеф Хукер** (*Joseph Dalton Hooker*, 1817-1911) у тритомнику з класичною назвою «Genera plantarum» (Bentham & Hooker 1862-1883). У праці описано 202 родини, близько 7500 родів і понад 97000 видів насіннєвих рослин. Система була поєднанням засад, які запропонували Жюссьє та Декандолі. Цікаво, що всі описи було побудовано на ботанічних зразках, які вони опрацювали самостійно.

Згідно із системою Дж. Бентама та Дж. Хукера, Phanerogames (насіннєві рослини) розділено на три класи: Dicotyledonum, Gymnospermeæ та Monocotyledonum. Клас Dicotyledonum поділяється на підкласи Polypetalæ, Gamopetalæ та Monochlamydeæ відповідно до будови оцвітини і зростання її елементів. Підкласи поділяються на серії та когорти (відповідають порядкам), а також природні порядки (відповідають родинам). Однак у межах класів Gymnospermeæ і Monocotyledonum автори не виокремлювали підкласів та когорт, а серії відразу поділяли на природні порядки.

Classis A. **DICOTYLEDONUM** (дводольні; 14 серій, 25 порядків, 165 родин)

Subclassis 1. **DICOTYLEDONUM POLYPETALÆ** (оцвітина подвійна, пелюстки вільні)

Series I. **Thalamifloræ** (зав'язь верхня)

Cohortes: **Ranales, Parietales, Polygalineae, Caryophyllineae, Guttiferales, Malvales**

Series II. **Disciflorae** (зав'язь верхня, є нектарний диск)

Cohortes: **Geraniales, Olacales, Celastrales, Sapindales**

Series III. **Calycifloræ** (зав'язь напівнижня або нижня)

Cohortes: **Rosales, Myrtales, Passiflorales, Ficoidales, Umbellales**

Subclassis 2. **DICOTYLEDONUM GAMOPETALÆ** (оцвітина подвійна, пелюстки зрослі)

Series I. **Inferæ** (зав'язь нижня)

Cohortes: **Rubiales, Asterales, Campanales**

Series II. **Heteromeræ** (зав'язь верхня, тичинки в 1 або 2 колах, плодолистків більше ніж 2)

Cohortes: **Ericales, Primulales, Ebenales**

Series III. **Bicapellatæ** (зав'язь верхня, тичинки в 1 колі, плодолистків лише 2)

Cohortes: **Gentianales, Polemoniales, Personales, Lamiales**

Subclassis 3. **DICOTYLEDONUM MONOCHLAMIDEÆ** (оцвітини немає або оцвітина проста)

Series I. **Curvembryeæ** (насінний зачаток закручений, плодолисток зазвичай 1)

Series II. **Multiovulatæ aquaticæ** (водні рослини із численними насінними зачатками)

Series III. **Multiovulatæ terrestres** (наземні рослини із численними насінними зачатками)

Series IV. **Micrembryeæ** (насінні зачатки редуковані або дуже дрібні)

Series V. **Daphnales** (1 плодолисток, 1 насінний зачаток)

Series VI. **Achlamydosporeæ** (нижня одногніздна зав'язь з 1-3 насінними зачатками)

Series VII. **Unisexuales** (квітки одностатеві)

Series VIII. **Ordines anomali** (таксони невизначеного положення)

Classis B. **GYMNOSPERMEÆ** (голонасінні; 3 родини)

Classis C. **MONOCOTYLEDONUM** (однодольні; 7 серій, 34 родини)

Series I. **Microspermæ** (зав'язь нижня, насінини дуже дрібні)

Series II. **Epigynæ** (зав'язь нижня, насінини крупні)

Series III. **Coronarieæ** (зав'язь верхня, плодолистки зрослі, оцвітина забарвлена)

Series IV. **Calycineæ** (зав'язь верхня, плодолистки зрослі, оцвітина зелена)

Series V. **Nudifloreæ** (зав'язь верхня, оцвітини немає)

Series VI. **Apocarpæ** (зав'язь верхня, плодолистків більше ніж 1, плодолистки вільні)

Series VII. **Glumaceæ** (зав'язь верхня, оцвітина редукована, насінини оточені лусками)

Табл. 30. Система покритонасінних рослин Бентама і Хукера (Bentham & Hooker 1862-1883).

50. Філогенетична система рослин А.В. Ейхлера

Перші філогенетичні системи з'явилися задовго до впровадження генетичних досліджень і були побудовані здебільшого на аналізі морфологічних і анатомічних ознак рослин. Згодом до переліку важливих джерел додали ембріологічні, цитологічні, хемотаксономічні й інші ознаки.

Першу таку систему запропонував німецький дослідник **Август Вільгельм Ейхлер** (*August Wilhelm Eichler*, 1839-1887) 1875 року, а остаточну її версію опубліковано 1883 року (Eichler 1883). Царство рослин, услід за К. Ліннеєм, було поділено на дві умовні групи, що відповідали підцарствам – Cryptogamae та Phanerogamae. Підцарство Cryptogamae містило відділи Thallophyta (класи Algae, Fungi та Lichenes), Bryophyta (класи Hepaticae та Musci) Pteridophyta (класи Equisetinae, Lycopodinae та Filicinae). Підцарство Phanerogamae було розділено на відділи Gymnospermae (голонасінні) та Angiospermae (покритонасінні). Покритонасінні ж поділялися на клас Monocotyleae та клас Dicotyleae (підклас Choripetalae – вільнопелюсткові та підклас Sympetalae – зрослопелюсткові).

A. **Cryptogamae**

Division I. **Thallophyta**

Classis I. **Algae**

Group I. **Cyanophyceae**

Group II. **Diatomeae**

Group III. **Chlorophyceae**

Group IV. **Phaeophyceae**

Group V. **Rhodophyceae**

Classis II. **Fungi**

Group I. **Schizomycetes**

Group II. **Eumycetes**

Group III. **Lichenes**

Division II. **Bryophyta**

Classis I. **Hepaticae**

Classis II. **Musci**

Division III. **Pteridophyta**

Classis I. **Equisetinae**

Classis II. **Lycopodinae**

Classis III. **Filicinae**

B. **Phanerogamae**

Division I. **Gymnospermae**

Division II. **Angiospermae**

Classis I. **Monocotyleae**

Classis II. **Dicotyleae**

Subclassis I. **Choripetalae**

Subclassis II. **Sympetalae**

Табл. 31. Узагальнена система рослин Ейхлера (Eichler 1883).

51. Філогенетична система рослин А. Енглера і послідовників

Система Ейхлера дала потужний поштовх розвитку таксономії рослин і лягла в основу багатьох наступних таксономічних досліджень. Зокрема, вона послужила фундаментом для створення найвідомішої та найпоширенішої (навіть на сьогодні) системи рослин **Адольфа Енглера** (*Adolf Engler*, 1844-1930) та **Карла Прантля** (*Karl A. Prantl*, 1849-1893). Ця система викладена у 23 томах фундаментальної праці «Die Natürlichen Pflanzenfamilien» (Engler & Prantl 1887-1909), де пропрацьована аж до рівня роду, що сприяло її всесвітньому визнанню і швидкому поширенню. А також її представлено в низці видань одноосібної монографії Енглера «Syllabus der Pflanzenfamilien» (Engler 1892, 1898).

Хоча система загальновідома під назвою «Система Енглера», однак до її опрацювання в різний час долучалися різні дослідники, послідовники й учні згаданих вчених, а останнє видання побачило світ 1964 року і також відоме як **система Ганса Мельхіора** (Melchior 1964).

Особливістю і здобутком системи Енглера є те, що вона вперше починалася з найбільш простих (примітивних) груп і продовжувалася до найбільш складних, хоча й не завжди виправдано. Згідно із цією системою, підвідділ покритонасінні (Angiospermae) належав до відділу Embryophyta siphonogama (насіннєві рослини) царства Plantae. У свою чергу, підвідділ Angiospermae поділявся на клас Monocotyledoneae (14 порядків, 45 родин) та клас Dicotyledoneae (48 порядків, 258 родин). Клас Dicotyledoneae поділявся на підклас Archychlamydeae (пелюсток немає або ж вони вільні) та підклас Sympetalae (Metachlamydeae; пелюстки зрослі).

I. divisio **Schizophyta**

II. divisio **Phytosarcodina**

III. divisio **Flagellatae**

IV. divisio **Dinoflagellatae**

V. divisio **Bacillariophyta**

VI. divisio **Conjugatae**

VII. divisio **Chlorophyceae**

VIII. divisio **Charophyta**

IX. divisio **Phaeophyceae**

X. divisio **Rhodophyceae**

XI. divisio **Eumycetes**

XII. divisio **Embryophyta asiphonogama**

1. subdivisio **Bryophyta**

2. subdivisio **Pteridophyta**

XIII. divisio **Embryophyta siphonogama**

1. subdivisio **Gymnospermae**

2. subdivisio **Angiospermae**

2.1. classis **Monocotyledoneae** (ordi: Helobiae, Triuridales, Liliiflorae, Juncales, Bromeliales, Commelinales, Graminales, Principes, Synanthae, Spathiflorae, Pandanales, Cyperales, Scitamineae, Microspermae)

2.2. classis **Dicotyledoneae**

2.2.1. subclassis **Archychlamydeae** (ordi: Casuarinales, Juglandales, Balanopales, Leitneriales, Salicales, Fagales, Urticales, Proteales, Santalales, Balanophorales, Medusandrales, Polygonales, Centrospermae, Cactales, Magnoliales, Ranunculales, Piperales, Aristolochiales, Guttiferales, Sarraceniales, Papaverales, Batales, Rosales, Hydrostachyales, Podostemales, Geraniales, Rutales, Sapindales, Julianiales, Celastrales, Rhamnales, Malvales, Thymelaeales, Violales, Cucurbitales, Myrtiflorae, Umbelliflorae)

2.2.2. subclassis **Sympetalae** (ordi: Diapensiales, Ericales, Primulales, Plumbaginales, Ebenales, Oleales, Gentianales, Tubiflorae, Plantaginales, Dipsacales, Campanulales)

Табл. 32. Система рослин Енглера в редакції Мельхіора (Melchior 1964).

52. Філогенетична система покритонасінних Ч. Бессі

Одним із перших американських дослідників, який запропонував філогенетичну систему покритонасінних 1915 року був **Чарльз Бессі** (*Charles Bessey*, 1845-1915).

Він був прихильником стробілярної теорії еволюції квітки і вважав, що покритонасінні пішли від древніх представників Cycadophyta. На підставі цих уявлень він розробив філогенетичну схему, відому як **«Opuntia Besseyi»** або **«Bessey Cactus»** (Bessey 1915), у якій виокремив три основні гілки еволюції – гілку однодольних рослин, гілку Ranales (підклас Strobiloideae, 14 порядків) та гілку Rosales (підклас Cotyloideae, 10 порядків). У межах однодольних рослин (клас Alternifoliae) Бессі виділяв два аналогічні підкласи – Strobiloideae (5 порядків) та Cotyloideae (3 порядки).

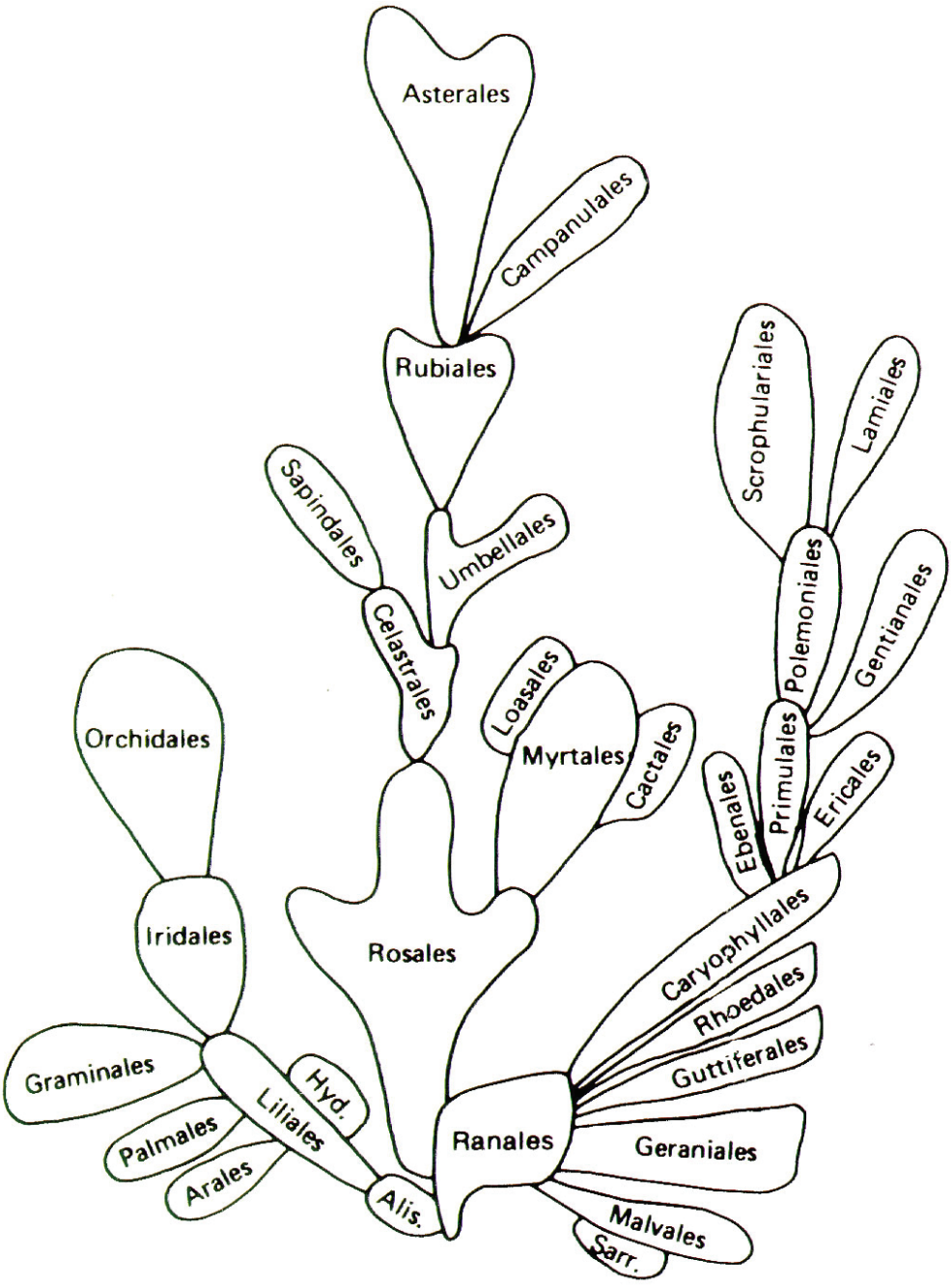


Рис. 25. Схема філогенетичних взаємозв'язків покритонасінних Ч. Бессі «Opuntia Besseyi» (Bessey 1915).

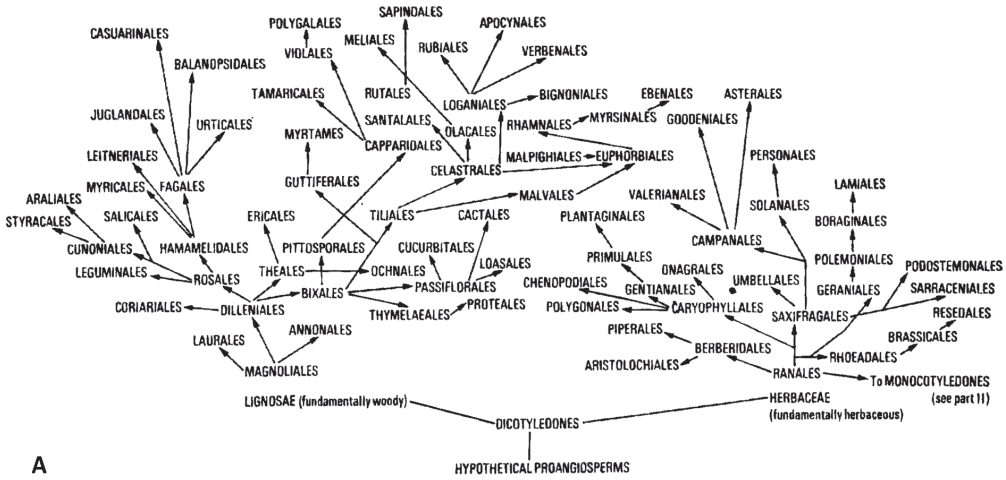
53. Філогенетична система покритонасінних Дж. Хатчінсона

Британський вчений **Джон Хатчінсон** (*John Hutchinson*, 1884-1972) 1926 року видав перший том «The families of flowering plants» (Hutchinson 1973), присвячений дводольним, а 1934 року – другий том, присвячений однодольним рослинам. Відтак книгу ще кілька разів перевидавали, і вона стала одним з найвагоміших здобутків європейської ботанічної систематики.

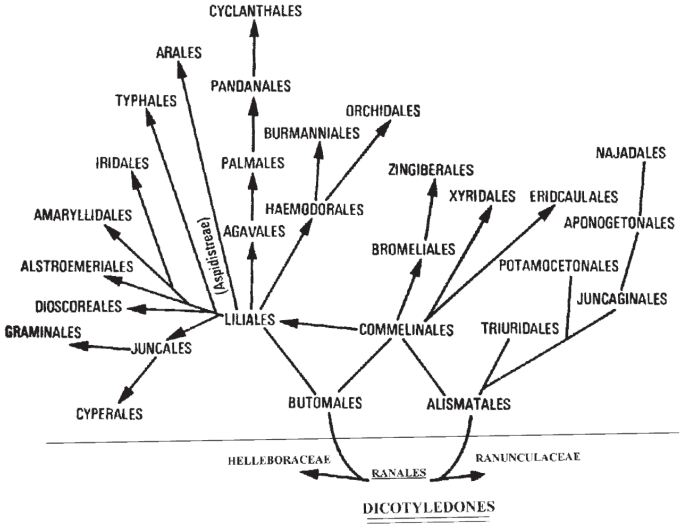
Так само, як і Бессі, Хатчінсон вважав покритонасінні монофілетичною групою, що походить від примітивних сагових рослин, які назвав групою Proangiosperms. Цікаво, що Хатчінсон вважав дводольні рослини більш примітивною групою, аніж однодольні, а родину Magnoliaceae – найбільш примітивними дводольними.

Хатчінсон уперше використав 24 сталі критерії й комбінації ознак під час побудови своєї системи, а також запровадив філограми – класичні денрограми, що відображають філогенетичні зв'язки між таксонами. Однак, попри всі здобутки, він не уникнув штучних груп (поділ дводольних на Lignosae та Herbaceae тощо), а також здебільшого не розглядав таксонів рангом нижче родини, що ускладнювало використання цієї системи.

Таким чином, відділ Angiospermae поділявся на підвідділи Dicotyledones та Monocotyledones. Підвідділ Dicotyledones поділявся на групи Lignosae (54 порядки) і Herbaceae (28 порядків). А підвідділ Monocotyledones – на групи Calyciferae (12 порядків), Corolliferae (14 порядків) та Glumiflorae (3 порядки).



А



Б

Рис. 26. Схеми філогенетичних взаємозв’язків дводольних (**А**) та однодольних (**Б**) рослин за Hutchinson (1973).

54. Філогенетична система покритонасінних А. Кронквіста

Артур Кронквіст (*Arthur Cronquist*, 1919-1992) уперше запропонував свою версію системи покритонасінних 1968 року, після чого її було доопрацьовано й опубліковано в монографії «An integrated system of classification of flowering plants» (Cronquist 1981). Згодом цю систему було ще раз переопрацьовано й востаннє видано в монографії «The evolution and classification of flowering plants» (Cronquist 1988).

Система Кронквіста є однією з найбільш уживаних у США, хоча її використання ускладнює брак таксономічних ключів. Ця система значною мірою подібна до ранніх версій системи А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян 1966, 1987; Takhtajan 1969, 1980).

У системі Кронквіста відділ Magnoliophyta (покритонасінні) традиційно розділено на два класи – Magnoliopsida (дводольні) та Liliopsida (однодольні).

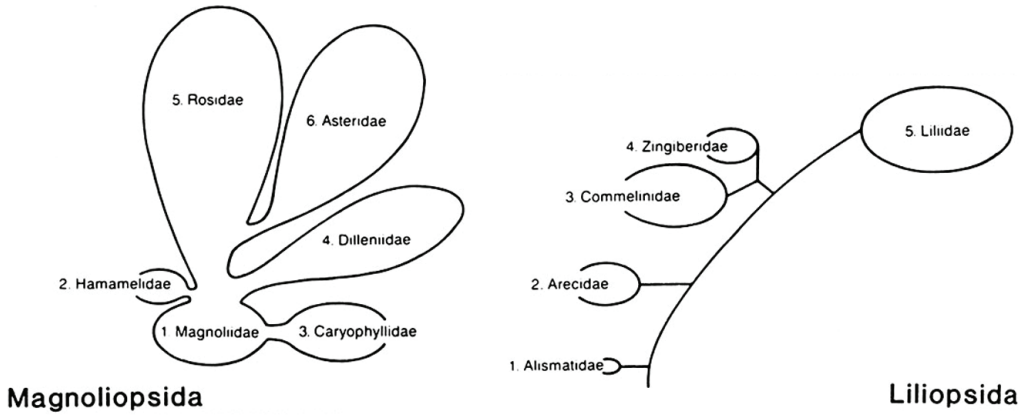


Рис. 27. Філогенія покритонасінних згідно з CRONQUIST (1981).

Division **Magnoliophyta** (2 класи, 11 підкласів, 83 порядки, 386 родин, 219300 видів)

Class A. **Magnoliopsida** (6 підкласів, 64 порядки, 320 родин, 169400 видів)

Subclass 1. **Magnoliidae** (orders: Magnoliales, Laurales, Piperales, Aristolochiales, Illiciales, Nymphaeales, Ranunculales, Papaverales)

Subclass 2. **Hamamelidae** (orders: Trochodendrales, Hamamelidales, Daphniphyllales, Didymelales, Eucommiales, Urticales, Leitneriales, Juglandales, Myricales, Fagales, Casuarinales)

Subclass 3. **Caryophyllidae** (orders: Caryophyllales, Polygonales, Plumbaginales)

Subclass 4. **Dilleniidae** (orders: Dilleniales, Theales, Malvales, Lecythidales, Nepenthales, Violales, Salicales, Capparales, Batales, Ericales, Diapensiales, Ebenales, Primulales)

Subclass 5. **Rosidae** (orders: Rosales, Fabales, Proteales, Podostemales, Haloragales, Myrtales, Rhizophorales, Cornales, Santalales, Rafflesiales, Celastrales, Euphorbiales, Rhamnales, Linales, Polygalales, Sapindales, Geraniales, Apiales)

Subclass 6. **Asteridae** (orders: Gentianales, Solanales, Lamiales, Callitrichales, Plantaginales, Scrophulariales, Campanulales, Rubiales, Dipsacales, Calycerales, Asterales)

Class B. **Liliopsida** (5 підкласів, 19 порядків, 66 родин, 49900 видів)

Subclass 1. **Alismatidae** (orders: Alismatales, Hydrocharitales, Najadales, Triuridales)

Subclass 2. **Arecidae** (orders: Arecales, Cyclanthales, Pandanales, Arales)

Subclass 3. **Commelinidae** (orders: Commelinales, Eriocaulales, Restionales, Juncales, Cyperales, Hydatellales, Typhales)

Subclass 4. **Zingiberidae** (orders: Bromeliales, Zingiberales)

Subclass 5. **Liliidae** (orders: Liliales, Orchidales)

Табл. 33. Система покритонасінних Кронквіста (CRONQUIST 1988).

55. Філогенетична система покритонасінних А.Л. Тахтаджяна

Уперше таксономічну систему покритонасінних **Армен Леонович Тахтаджян** (*Արմեն Լեոնի Թախտաջյան*, 1910-2009) запропонував 1954 року (Тахтаджян 1954), а згодом її кілька разів доопрацьовував (Тахтаджян 1966, 1987) та неодноразово видавав англійською мовою (Takhtajan 1969, 1980, 1997). 2009 року, уже після смерті вченого, було опубліковано останнє опрацювання «Flowering plants» (Takhtajan 2009), у якому Тахтаджян продовжував розділяти відділ Magnoliophyta на два класи (Magnoliopsida – дводольні та Liliopsida – однодольні).

Тахтаджян перший запропонував використовувати закінчення -anae для надпорядків замість -florae, щоб уникнути номенклатурних нісенітниць при називанні надпорядків неквіткових рослин. Хоч нова система і враховує останні дані молекулярних, хемотаксономічних та цитологічних досліджень, усе ж значною мірою є спадкоємицею попередніх класичних систем автора, опублікованих 1987 та 1997 років.

Згідно з останньою версією системи Тахтаджяна, клас Magnoliopsida містить 8 підкласів: Magnoliidae, Ranunculidae, Hamamelididae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae та Lamiidae; а клас Liliopsida – лише 4 підкласи: Alismatidae, Liliidae, Arecidae та Commelinidae. Загалом підкласи розділено на 44 надпорядки, 157 порядків, близько 560 родин та понад 13500 родів.

Табл. 34. Система покритонасінних Тахтаджяна (Takhtajan 2009). ▸

Divisio **Magnoliophyta** (2 класи, 12 підкласів, 44 надпорядки, 157 порядків, ~560 родин, ~13500 родів, ~260000 видів)

Class A. **Magnoliopsida** (11 підкласів, 32 надпорядки, 126 порядків, ~440 родин, ~10500 родів, ~195000 видів)

Subclass 1. **Magnoliidae**

Superorder I. **Nymphaeanae** (Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales, Illiciales, Trimeniales, Chloranthales, Ceratophyllales)

Superorder II. **Magnolianae** (Canellales, Magnoliales, Himantandrales, Annonales, Myristicales)

Superorder III. **Lauranae** (Laurales)

Superorder IV. **Piperanae** (Piperales, Hydnorales)

Superorder V. **Rafflesianae** (Mitrostemonales, Rafflesiales (incl. Cytinales))

Subclass 2. **Ranunculidae**

Superorder I. **Proteanae** (Platanales, Proteales, Nelumbonales)

Superorder II. **Ranunculanae** (Eupteleales, Lardizabalales, Menispermales, Berberidales, Ranunculales, Circaeasterales, Papaverales, Glaucidiales, Paeoniales)

Subclass 3. **Hamamelididae**

Superorder I. **Trochodendranae** (Trochodendrales, Cercidiphyllales)

Superorder II. **Myrothamnanae** (Myrothamnales)

Superorder III. **Hamamelidanae** (Hamamelidales, Daphniphyllales, Balanopales, Buxales, Fagales, Betulales (Corylales), Casuarinales)

Superorder IV. **Juglandanae** (Myricales, Juglandales)

Subclass 4. **Caryophyllidae**

Superorder I. **Caryophyllanae** (Caryophyllales, Physenales)

Superorder II. **Polygonanae** (Polygonales, Plumbaginales, Tamaricales)

Superorder III. **Nepenthanae** (Nepenthales)

Subclass 5. **Dilleniidae**

Superorder I. **Dillenianae** (Dilleniales)

Superorder II. **Ericanae** (Paracryphiales, Theales, Balsaminales, Hypericales, Ochnales, Ericales, Diapensiales, Fouquieriales, Polemoniales, Lecythidales, Sarraceniales, Roridulales)

Superorder III. **Primulanae** (Styracales (incl. Ebenales), Sapotales, Primulales)

Superorder IV. **Violanae** (Berberidopsidales, Aextoxicales, Violales (incl. Passiflorales), Elaeocarpales, Cucurbitales)

Superorder V. **Capparanae** (Acaniales, Tropaeolales, Limnanthales, Caricales, Moringales, Capparales (incl. Resedales, Brassicales))

Superorder VI. **Malvanae** (Malvales, Urticales)

Superorder VII. **Euphorbianae** (Euphorbiales)

Subclass 6. **Rosidae**

Superorder I. **Rosanae** (Cunoniales, Anisophylleales, Cephalotales, Saxifragales, Podostemales, Vitales, Rosales, Crossosomatales, Chrysobalanales)

Superorder II. **Myrtanae** (Myrtales)

Superorder III. **Fabanae** (Fabales, Polygalales)

Superorder IV. **Rutanae** (Oxalidales (incl. Connarales), Sapindales, Sabiales, Biebersteiniales, Rutales, Coriariales, Corynocarpales, Geraniales, Zygophyllales, Linales, Malpighiales)

Superorder V. **Celastranae** (Celastrales)

Superorder VI. **Santalanae** (Santalales)

Superorder VII. **Balanophoranae** (Cynomoriales, Balanophorales)

Superorder VIII. **Rhamnanae** (Rhamnales)

Subclass 7. **Asteridae**

Superorder I. **Cornanae** (Desfontainiales, Bruniales, Loasales (incl. Hydrangeales), Cornales, Garryales, Eucommiales, Dipsacales, Aquifoliales, Apiales)

Superorder II. **Asteranae** (Rousseales, Campanulales, Stylidiales, Phellinales (incl. Alseuosmiales), Asterales)

Subclass 8. **Lamiidae**

Superorder I. **Lamianae** (Rubiales (Gentianales), Solanales, Boraginales, Oleales, Lamiales, Hydrostachyales)

Class B. **Liliopsida** (4 підкласи, 12 надпорядків, 31 порядок, 120 родин, ~3000 родів, ~65000 видів)

Subclass 1. **Alismatidae**

Superorder I. **Petrosavianae** (Petrosaviales)

Superorder II. **Alismatanae** (Hydrocharitales, Alismatales, Potamogetonales)

Superorder III. **Aranae** (Arales)

Subclass 2. **Liliidae**

Superorder I. **Lilianae** (Melanthiales, Trilliales, Liliales, Burmanniales, Alstroemeriales, Smilacales, Orchidales, Iridales, Amaryllidales, Asparagales)

Superorder II. **Pandananae** (Pandanales, Cyclanthales, Triuridales, Velloziales, Stemonales)

Superorder III. **Dioscoreanae** (Dioscoreales)

Subclass 3. **Arecidae**

Superorder I. **Arecanae** (Arecales)

Subclass 4. **Commelinidae**

Superorder I. **Bromelianae** (Bromeliales)

Superorder II. **Zingiberanae** (Zingiberales (incl. Cannales))

Superorder III. **Commelinanae** (Commelinales, Xyridales, Dasypogonales)

Superorder IV. **Juncanae** (Juncales)

Superorder V. **Poanae** (Typhales, Restionales, Poales)

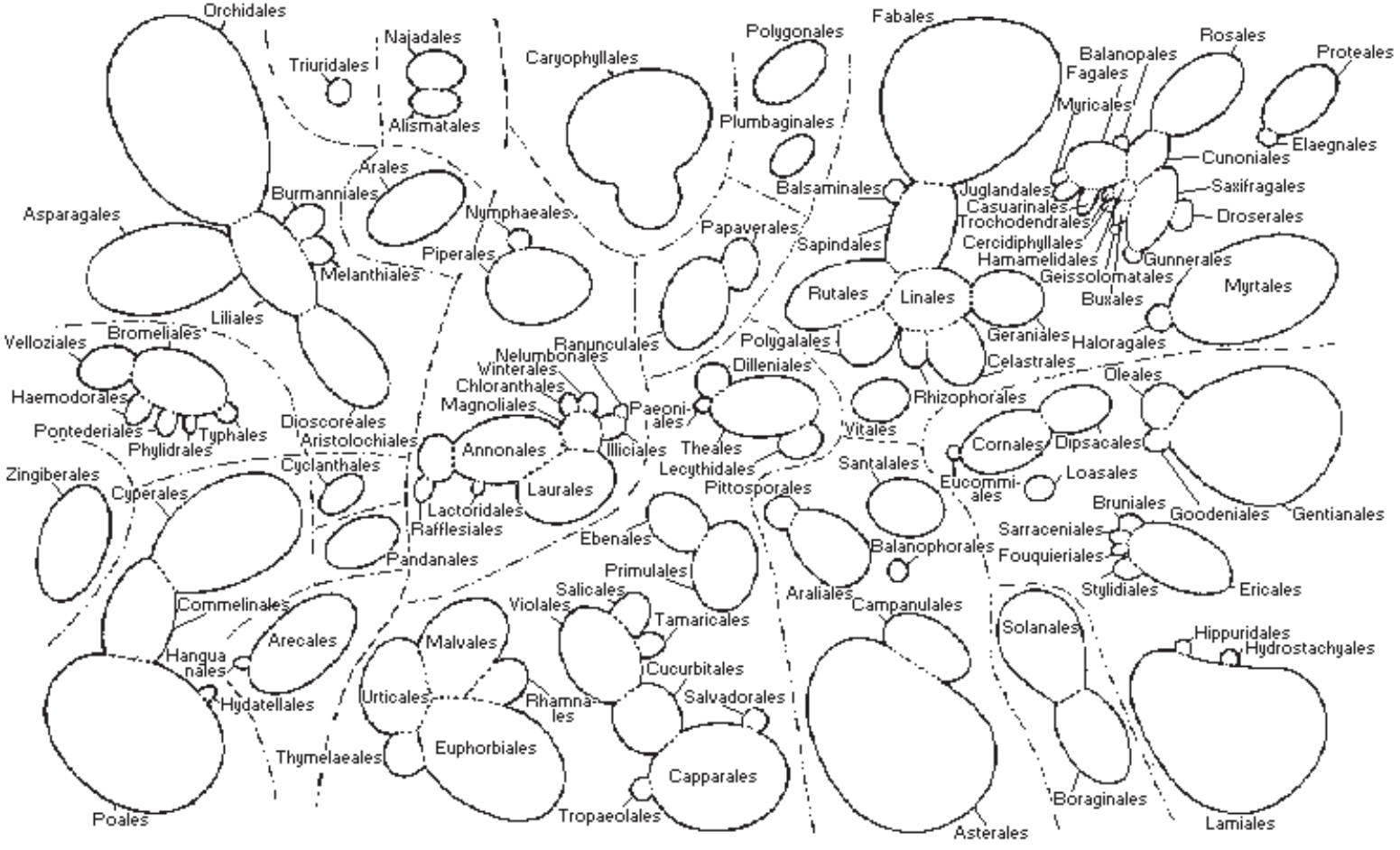
56. Філогенетична система покритонасінних Р. Дахльгрена

1974 року датський дослідник **Рольф Дахльгрен** (*Rolf Dahlgren*, 1932-1987) запропонував власну версію системи покритонасінних, яка значною мірою була подібною до ранньої системи Р.Ф. Торна, і клас Magnoliopsida було розділено на два підкласи – Magnoliidae (25 надпорядків, 87 порядків, 343 родини) та Liliidae (10 надпорядків, 24 порядки, 104 родини).

Основою для побудови філогенетичної системи Дахльгрена були цитологічні, ембріологічні та цитохімічні дослідження, однак використовувалися й інші ознаки. Дахльгрен регулярно допрацьовував свою систему з врахуванням новітніх даних (Dahlgren 1975, 1980; Dahlgren *et al.* 1985). Проте останню версію системи 1989 року (Dahlgren 1989), після трагічної загибелі Рольфа Дахльгрена в автокатастрофі, видала його дружина **Гертруда Дахльгрен** (*Gertrud Dahlgren*, 1931-2009).

Особливість системи в тому, що її розроблено лише до рівня родин, і вона не опускається до нижчих рівнів, що частково ускладнює її використання. Цікавим графічним рішенням, яке запровадив Дахльгрен, є так звані **дахльгренограми** – двовимірні діаграми поперечного перерізу через філогенетичне дерево, що чудово відображають не лише взаємозв'язки між групами, але також наповнення цих груп та зручні для ілюстрування проявів тих чи інших ознак.

Рис. 28. Дахльгренограма (Dahlgren 1989). ▸


Orchidales
Najadales
Triuridales
Alismatales
Caryophyllales
Polygonales
Plumbaginales
Fabales
Balanopales
Rosales
Fagales
Proteales
Myricales
Elaegnales
Cunoniales
Arales
Balsaminales
Juglandales
Saxifragales
Burmanniales
Casuarinales
Droserales
Asparagales
Nymphaeales
Papaverales
Trochodendrales
Sapindales
Piperales
Cercidiphyllales
Hamamelidales
Gunnerales
Melanthiales
Geissolomatales
Rutales
Linales
Buxales
Myrtales
Liliales
Velloziales
Bromeliales
Ranunculales
Polygalales
Geraniales
Haloragales
Nelumbonales
Dilleniales
Celastrales
Winterales
Oleales
Chloranthales
Haemodorales
Magnoliales
Paeoniales
Rhizophorales
Dioscoreales
Vitales
Pontederiales
Typhales
Aristolochiales
Annonales
Illiciales
Theales
Cornales
Dipsacales
Phylidrales
Santalales
Cyclanthales
Lecythidales
Eucommiales
Loasales
Zingiberales
Laurales
Pittosporales
Cyperales
Bruniales
Lactoridales
Goodeniales
Gentianales
Rafflesiales
Sarraceniales
Ebenales
Balanophorales
Pandanales
Fouquieriales
Primulales
Stylidiales
Ericales
Salicales
Araliales
Commelinales
Violales
Campanulales
Tamaricales
Solanales
Arecales
Malvales
Hippuridales
Hydrostachyales
Hangua
nales
Cucurbitales
Urticales
Rhamna
les
Salvadorales
Hydatellales
Euphorbiales
Thymelaeales
Capparales
Boraginales
Poales
Tropaeolales
Asterales
Lamiales

57. Філогенетична система судинних рослин О.Б. Доуельда

Російський дослідник, львів'янин за походженням, **Олександр Борисович Доуельд** (*Александр Борисович Доуэльд*, 1973-) 2001 року видав власну філогенетичну систему **трахеофітів** (судинних рослин) у вигляді **синопсиса** (стислої конспективної праці, що не містить значних теоретичних обґрунтувань, але водночас охоплює масштабний предмет досліджень).

Згідно із системою Доуельда «Prossyllabus Tracheophytorum» (Doweld 2001), трахеофіти є підцарством Pteridobiotina з трьома надвідділами (Psilophytanae, Pteridophytanae та Cycadophytanae). Тоді як група плауневі розглядається як незалежна гілка еволюції (підцарство Lycopodiobiotina), сестринська до групи мохоподібних (підцарство Bryobiotina) на підставі даних молекулярно-генетичних досліджень.

Отже, система загалом містить 3 підцарства (Bryobiotina, Lycopodiobiotina та власне судинні рослини – Pteridobiotina), які поділено на 26 відділів (зокрема і 22 відділи судинних рослин). Відділи судинних рослин розмежовано у трьох надвідділах – Psilophytanae (2 відділи виключно викопних рослин), Pteridophytanae (7 відділів як сучасних, так і викопних рослин) та Cycadophytanae (13 відділів викопних і сучасних рослин, включно з покритонасінними). До недоліків системи можна віднести традиційний розподіл покритонасінних на два класи – Magnoliopsida та Liliopsida.

Наприкінці систему трахеофітів доповнено коротким конспектом системи еукаріот. Загалом у «Prossyllabus Tracheophytorum» оприлюднено й узаконено нові таксономічні назви для неймовірної, як на сучасність, кількості таксонів – аж для 504.

Ця система унікальна не лише докладним і, на рідкість, глибоким пропрацюванням таксономії всіх сучасних представників судинних рослин аж до рівня родин, а й унікальною деталізованою розробкою системи викопних судинних рослин, які розглядаються як невід'ємний елемент. Для більшості таксонів наведено детальну синоніміку. Подано авторів усіх викопних таксонів, що є рідкістю для аналогічних таксономічних праць.

Це робить систему неоціненною з погляду довідкової літератури, хоча сама її структура виглядає дещо застарілою. Нарешті, систему, за винятком вступної частини англійською й російською мовами, видано латинською, що також рідкість для сучасних публікацій.

За своїм обсягом і рівнем деталізації, а також прецизійністю виконання система Доуельда значно перевершує будь-яку із запропонованих раніше філогенетичних систем, хоча й виникають зауваження до деяких моментів.

Вагоме значення системи підтверджує й те, що значну кількість таксонів, які описав Доуельд прийняли та використовують у своїх розробках інші сучасні систематики (Smith *et al.* 2006; Cantino *et al.* 2007; Christenhusz *et al.* 2011a, 2011b).

Табл. 35. Спрощена система царства зелених рослин за Doweld (2001). ▸

Dominium **Eucariota**
Subdominium **Chlorota**
Regnum **Chlorobiota**
Subregnum **Chlorococcobiotina**
Phylum I. **Micrinomonadophyta**
Phylum II. **Chlorococcophyta**
Phylum III. **Chlamydomonadophyta**
Phylum IV. **Ulvophyta**
Phylum V. **Oedogoniophyta**
Subregnum **Charobiotina**
Phylum I. **Mesostigmatophyta**
Phylum II. **Chlorokybophyta**
Phylum III. **Klebsormidiophyta**
Phylum IV. **Zygnematophyta**
Phylum V. **Charophyta**
Phylum VI. **Coelochaetophyta**
Subregnum **Bryobiotina**
Phylum I. **Marchantiophyta**
Classis 1. **Sphaerocarpopsida**
Classis 2. **Marchantiopsida**
Phylum II. **Langiophytophyta**
Classis 1. **Langiophytopsida**
Phylum III. **Anthocerotophyta**
Subphylum A. **Jungermanniophytina**
Classis 1. **Haplomitriopsida**
Classis 2. **Jungermanniopsida**
Subclassis α. **Metzgeriidae**
Subclassis β. **Jungermanniidae**
Subphylum B. **Anthocerotophytina**
Classis 3. **Anthocerotopsida**
Phylum IV. **Bryophyta**
Subphylum A. **Sphagnophytina**
Classis 1. **Sphagnopsida**
Subphylum B. **Bryophytina**
Classis 2. **Polytrichopsida**
Classis 3. **Anraeopsida**
Subclassis α. **Takakiidae**
Subclassis β. **Andraeidae**
Classis 4. **Bryopsida**
Subclassis α. **Tetraphididae**
Subclassis β. **Buxbaumiidae**
Subclassis γ. **Bryidae**
Subclassis δ. **Dicranidae**
Subregnum **Lycopodiobiotina**
Phylum I. **Zosterophyllophyta**
Classis 1. **Zosterophyllopsida**
Classis 2. **Barinophytopsida**
Phylum II. **Lycopodiophyta**
Classis 1. **Drepanophycopsida**
Classis 2. **Lycopodiopsida**
Phylum III. **Isoëtophyta**
Subphylum A. **Leclercqiophytina**
Classis 1. **Leclercqiopsida**
Subphylum B. **Isoëtophytina**
Classis 2. **Lepidocarpopsida**
Classis 3. **Isoëtopsida**
Subphylum C. **Selaginellophytina**
Classis 4. **Selaginellopsida**

Subregnum **Pteridobiotina**
Superphylum **Psilophytanae**
Phylum I. **Rhyniophyta**
Classis 1. **Rhyniopsida**
Phylum II. **Psilophytophyta**
Classis 1. **Psilophytopsida**
Superphylum **Pteridophytanae**
Phylum III. **Sphenophyllophyta**
Classis 1. **Sphenophyllopsida**
Phylum IV. **Equisetophyta**
Classis 1. **Asterocalamitopsida**
Classis 2. **Calamitopsida**
Classis 3. **Equisetopsida**
Phylum V. **Cladoxylophyta**
Classis 1. **Cladoxylopsida**
Phylum VI. **Marattiophyta**
Classis 1. **Marattiopsida**
Phylum VII. **Botryopteridiophyta**
Classis 1. **Botryopteridiopsida**
Classis 2. **Urnatopteridopsida**
Classis 3. **Stauropteridopsida**
Phylum VIII. **Ophioglossophyta**
Subphylum A. **Ophioglossophytina**
Classis 1. **Ophioglossopsida**
Subphylum B. **Psilotophytina**
Classis 2. **Psilotopsida**
Phylum IX. **Pteridophyta**
Classis 1. **Osmundopsida**
Classis 2. **Matoniopsida**
Classis 3. **Hymenophyllopsida**
Classis 4. **Gleicheniopsida**
Classis 5. **Schizaeopsida**
Classis 6. **Marsileopsida**
Subclassis α. **Marsileidae**
Subclassis β. **Salviniidae**
Classis 7. **Pteridopsida**
Subclassis α. **Dennstaedtiidae**
Subclassis β. **Pteridiidae**
Subclassis γ. **Polypodiidae**
Classis 8. **Cyatheopsida**
Subclassis α. **Plagiogyriidae**
Subclassis β. **Cyatheidae**
Superphylum **Cycadophytanae**
Phylum X. **Noeggerathiophyta**
Classis 1. **Noeggerathiopsida**
Phylum XI. **Aneurophytophyta**
Subphylum A. **Aneurophytophytina**
Classis 1. **Rhacophytopsida**
Classis 2. **Aneurophytopsida**
Subphylum B. **Archaeopteridophytina**
Classis 3. **Archaeopteridopsida**
Phylum XII. **Moresnetiophyta**
Classis 1. **Moresnetiopsida**
Phylum XIII. **Lyginopteridophyta**
Classis 1. **Lyginopteridopsida**
Phylum XIV. **Cycadophyta**
Classis 1. **Pachytestopsida**
Classis 2. **Phasmatocycadopsida**
Classis 3. **Cycadopsida**
Subclasis α. **Cycadidae**
Subclasis β. **Zamiidae**
Phylum XV. **Peltaspermophyta**
Classis 1. **Peltaspermopsida**
Classis 2. **Arberiopsida**
Classis 3. **Dictyopteridiopsida**
Classis 4. **Pentoxylopsida**
Phylum XVI. **Cycadeoideophyta**
Classis 1. **Cycadeoideopsida**
Phylum XVII. **Gnetophyta**
Classis 1. **Gnetopsida**
Classis 2. **Ephedropsida**
Classis 3. **Welwitschiopsida**
Phylum XVIII. **Pinophyta**
Classis 1. **Cordaitopsida**
Classis 2. **Voltziopsida**
Classis 3. **Pinopsida**
Subclassis α. **Pinidae**
Subclassis β. **Cupressidae**
Subclassis γ. **Araucariidae**
Classis 4. **Podocarpopsida**
Classis 5. **Taxopsida**
Classis 6. **Ginkgoopsida**
Subclassis α. **Umaltolepididae**
Subclassis β. **Ginkgoidae**
Phylum XIX. **Magnoliophyta**
Subphylum A. **Caytoniophytina**
Classis 1. **Caytoniopsida**
Subphylum B. **Leptostrobophytina**
Classis 2. **Leptostrobopsida**
Subphylum C. **Magnoliophytina**
Classis 3. **Magnoliopsida**
Subclassis α. **Nymphaeidae**
Subclassis β. **Winteridae**
Subclassis γ. **Magnoliidae**
Subclassis δ. **Piperidae**
Subclassis ε. **Ceratophyllidae**
Subclassis ζ. **Ranunculidae**
Subclassis η. **Hamamelididae**
Subclassis θ. **Myrtidae**
Subclassis ι. **Rutidae**
Subclassis κ. **Rosidae**
Subclassis λ. **Cariophyllidae**
Subclassis μ. **Theidae**
Subclassis ν. **Lamiidae**
Subclassis ξ. **Cornidae**
Subclassis ο. **Asteridae**
Classis 4. **Liliopsida**
Subclassis α. **Liliidae**
Subclassis β. **Alismatidae**
Subclassis γ. **Arecidae**
Subclassis δ. **Commelinidae**
Subclassis ε. **Zingiberidae**
Subclassis ζ. **Juncidae**

58. Філогенетична система покритонасінних Р.Ф. Торна

Американський систематик рослин **Роберт Торн** (*Robert F. Thorne*, 1920-) уперше запропонував свою класифікацію 1968 року (Thorne 1968), після чого неодноразово доопрацьовував і модифікував її (Thorne 1992a, 1992b, 2000). Ранні системи значною мірою подібні до тогочасних систем Кронквіста, Дахльгрена і Тахтаджяна, але відрізняються тим, що покритонасінні він називав Annonopsida замість Magnoliopsida, підклас дводольні – Annonidae замість Magnoliidae і т.д. Хоча в пізніших версіях системи (після 1992 року) він відмовився від цих особливих назв на користь загальноприйнятих.

Останню версію системи покритонасінних Торна опубліковано 2007 року. Вона містить новітні дані хемотаксономії, цитології, ембріології та морфології рослин, і є однією з найбільш просунутих сучасних ієрархічних філогенетичних систем, що значною мірою узгоджується із системою APG II. Зокрема, Торн відмовився від розмежування дводольних і однодольних рослин та врешті розділив клас Magnoliopsida на 12 підкласів, що загалом містять 36 надпорядків, 85 порядків та 485 родин.

2007 року було представлено спільну працю – **систему покритонасінних Торна та Рівіла** (Thorne & Reveal 2007), що базувалася на результатах досліджень, опублікованих включно до 1999 року та містила поправки, прийняті у «Міжнародному кодексі ботанічної номенклатури» від 2005 року. Згідно із цією системою, покритонасінні рослини належать до класу Magnoliopsida, поділеного на 12 підкласів, 35 надрядів, 87 рядів, 472 родини і 400 підродин.

В останній системі для багатьох таксонів було уточнено авторів і роки публікації, а також подано списки **синонімів** – наукових назв таксонів, які вживали раніше, але були відхилені внаслідок невідповідності вимогам кодексу ботанічної номенклатури. Ще однією особливістю системи є те, що в ній немає традиційного поділу покритонасінних на однодольні й дводольні рослини.

Class. **Magnoliopsida**

Subclass 1. **Chloranthidae**

Superorder 1. **Chloranthanae** (Chloranthales, Nymphaeales)

Subclass 2. **Magnoliidae**

Superorder 1. **Magnolianae** (Magnoliales, Laurales, Canellales, Piperales)

Subclass 3. **Alismatidae**

Superorder 1. **Acoranae** (Petrosaviales, Nartheciales, Acorales)

Superorder 2. **Aranae** (Arales)

Superorder 3. **Alismatanae** (Alismatales, Potamogetonales)

Subclass 4. **Liliidae**

Superorder 1. **Pandananae** (Pandanales)

Superorder 2. **Dioscoreanae** (Dioscoreales)

Superorder 3. **Lilianae** (Liliales, Orchidales, Iridales)

Superorder 4. **Asphodelineae**

Superorder 5. **Hyacinthineae**

Superorder 6. **Asparagineae**

Subclass 5. **Commelinidae**

Superorder 1. **Arecanae** (Arecales)

Superorder 2. **Commelinanae** (Commelinales, Cannales, Dasypogonales, Bromeliales, Typhales, Xyridales, Juncales, Restionales, Poales)

Subclass 6. **Ranuneulidae**

Superorder 1. **Proteanae** (Proteales, Platanales, Buxales, Sabiales)

Superorder 2. **Ranunculanae** (Nelumbonales, Eupteleales, Paeoniales, Ranunculales)

Subclass 7. **Hamamelldidae**

Superorder 1. **Hamamelidanae** (Hamamelidales, Saxifragales, Juglandales, Betulales)

Subclass 8. **Caryophyllidae**

Superorder 1. **Berberidopsidanae** (Berberidopsidales)

Superorder 2. **Caryophyllanae** (Physenales, Caryophyllales, Polygonales, Tamaricales, Nepenthales)

Superorder 3. **Dillenianae** (Dilleniales)

Superorder 4. **Santalanae** (Santalales)

Superorder 5. **Balanophoranae** (Balanophorales)

Subclass 9. **Rosidae**

Superorder 1. **Celastranae** (Celastrales)

Superorder 2. **Violanae** (Violales)

Superorder 3. **Podostemanae** (Ochnales, Podostemales, Euphorbiales)

Superorder 4. **Oxalidanae** (Oxalidales)

Superorder 5. **Geranianae** (Zygophyllales, Geraniales)

Superorder 6. **Rosanae** (Rosales, Fabales)

Superorder 7. **Myrtanae** (Myrtales, Crossosomatales)

Subclass 10. **Malvidae**

Superorder 1. **Malvanae** (Vitales, Malvales, Rhamnales, Urticales)

Superorder 2. **Rafflesianae** (Rafflesiales)

Superorder 3. **Capparanae** (Capparales)

Superorder 4. **Huerteanae** (Huerteales)

Superorder 5. **Rutanae** (Rutales)

Subclass 11. **Asteridae**

Superorder 1. **Cornanae** (Bruniales, Cornales, Desfontainiales)

Superorder 2. **Ericanae** (Balsaminales, Polemoniales, Lecythidales, Sapotales, Primulales, Ericales)

Superorder 3. **Aralianae** (Aquifoliales, Dipsacales, Araliales)

Superorder 4. **Asteranae** (Asterales)

Subclass 12. **Lamiidae**

Superorder 1. **Solananae** (Garryales, Solanales)

Superorder 2. **Lamianae** (Rubiales, Lamiales)

Табл. 36. Система покритонасінних Торна та Рівіла (Thorne & Reveal 2007).

59. Філогенетичні системи Дж.Л. Рівіла

Джеймс Рівіл (*James L. Reveal*, 1941-2015) продовжив роботу Роберта Торна, опублікувавши 2007 року інтернет-версію таксономічної системи всіх судинних рослин (**система судинних рослин Рівіла**), яка включала й ревізовану версію їхньої спільної системи покритонасінних, що вийшла друком того ж таки 2007 року (Thorne & Reveal 2007).

Останню ревізію інтернет-сторінки зі згаданою системою Рівіла здійснено в березні 2008 року (Reveal 2008). А вже 2009 року Рівіл у співавторстві з **Марком Чейзом** (Mark W. Chase 1951-) представив нову адаптовану систему покритонасінних, відому як **система покритонасінних Чейза та Рівіла**.

Система покритонасінних Чейза та Рівіла враховує результати APG III і є, певною мірою, компромісним рішенням. Цю систему рекомендували використовувати навіть самі члени групи APG «тим дослідникам, кому потрібна формальна класифікація наземних рослин вищих рангів». У цій системі Чейз та Рівіл розглядають покритонасінні як підклас Magnoliidae в межах класу Equisetopsida (вищі рослини), поділений на 15 надпорядків і 54 основні порядки (ще 2 порядки та 7 родин мають невизначене положення).

Згодом Рівіл продовжив роботу самостійно, опублікувавши 2011 року нову версію системи покритонасінних (**система покритонасінних Рівіла**), яку також було викладено в розширеному варіанті 2012 року (Reveal 2010, 2011, 2012a, 2012b; Reveal & Chase 2011). Ця система значною мірою перегукується із системою APG III, а також враховує напрацювання низки інших філогенетичних систем, зокрема Торна, Тахтаджяна й Шипунова. У цій системі покритонасінним надано статус підкласу, що містить 21 надпорядок, 92 порядки і 501 родину.

Subclass XIII. **Magnoliidae**		
	Superorder A.	**Amborellanae** (Amborellales)
	Superorder B.	**Nymphaeanae** (Nymphaeales)
	Superorder C.	**Austrobaileyanae** (Austrobaileyales, Chloranthales)
	Superorder D.	**Magnolianae** (Magnoliales, Laurales, Canellales, Piperales)
	Superorder E.	**Lilianae** (Acorales, Arales, Tofieldiales, Alismatales, Potamogetonales, Petrosaviales, Nartheciales, Dioscoreales, Pandanales, Liliales, Orchidales, Iridales, Dasypogonales, Arecales, Typhales, Bromeliales, Rapateales, Xyridales, Juncales, Restionales, Poales, Commelinales, Cannales)
	Superorder F.	**Ceratophyllanae** (Ceratophyllales)
	Superorder G.	**Ranunculanae** (Eupteleales, Ranunculales)
	Superorder H.	**Proteanae** (Sabiales, Proteales, Trochodendrales)
	Superorder I.	**Buxanae** (Buxales)
	Superorder J.	**Myrothamnanae** (Gunnerales)
	Superorder K.	**Dillenianae** (Dilleniales)
	Superorder L.	**Saxifraganae** (Peridiscales, Hamamelidales, Saxifragales, Cynomoriales)
	Superorder M.	**Rosanae** (Vitales, Zygophyllales, Fabales, Rosales, Rhamnales, Urticales, Juglandales, Cucurbitales, Celastrales, Oxalidales, Violales, Rhizophorales, Linales, Ochnales, Hypericales, Malpighiales, Euphorbiales, Chrysobalanales, Geraniales)
	Superorder N.	**Myrtanae** (Myrtales, Crossosomatales, Picramniales, Sapindales, Huerteales, Malvales, Capparales)
	Superorder O.	**Berberidopsidanae** (Berberidopsidales)
	Superorder P.	**Santalanae** (Santalales, Balanophorales)
	Superorder Q.	**Caryophyllanae** (Polygonales, Nepenthales, Tamaricales, Caryophyllales)
	Superorder R.	**Cornanae** (Cornales)
	Superorder S.	**Ericanae** (Ericales)
	Superorder T.	**Lamianae** (Garryales, Icacinales, Gentianales, Solanales, Vahliales, Lamiales)
	Superorder U.	**Asteranae** (Aquifoliales, Asterales, Escalloniales, Bruniales, Apiales, Paracryphiales, Dipsacales)

Табл. 37. Система покритонасінних Рівіла (Reveal 2012a).

60. Філогенетична система покритонасінних О.Б. Шипунова

Доволі оригінальною є система покритонасінних, яку від 1991 року розробляє російський дослідник **Олексій Борисович Шипунов** (*Алексей Борисович Шипунов*, 1965-). Регулярно виходять нові її релізи, зокрема остання версія (v. 5.13) побачила світ у червні 2014 року (Shipunov 2014).

Система Шипунова є результатом синтезу всіх наявних джерел таксономічної інформації, зокрема значною мірою опирається на новітні напрацювання системи APG та морфологію покритонасінних рослин.

Основні її особливості, а також передумови виникнення подано в оглядовій статті самого ж автора (Шипунов 2003). Цікаво, що Шипунов у цій статті намагається порівняти власну систему із системою Кронквіста (Cronquist 1988) та системою APG I (APG 1998) шляхом зіставлення даних про довжину кладограми й індекса відповідності, зазначаючи про перевагу власної системи над іншими двома.

Систему пропрацьовано до рівня родин. Покритонасінні рослини, згідно з останнім релізом, виокремлено у клас Angiospermae, що містить лише 4 підкласи – Liliidae (5 порядків, 65 родин), Magnoliidae (8 порядків, 40 родин), Rosidae (4 надпорядки, 15 порядків, 129 родин) та Asteridae (2 надпорядки, 10 порядків, 123 родини).

Окрім звичного текстового формату, система Шипунова також представлена у вигляді діаграми на кшталт дахлгренограми.

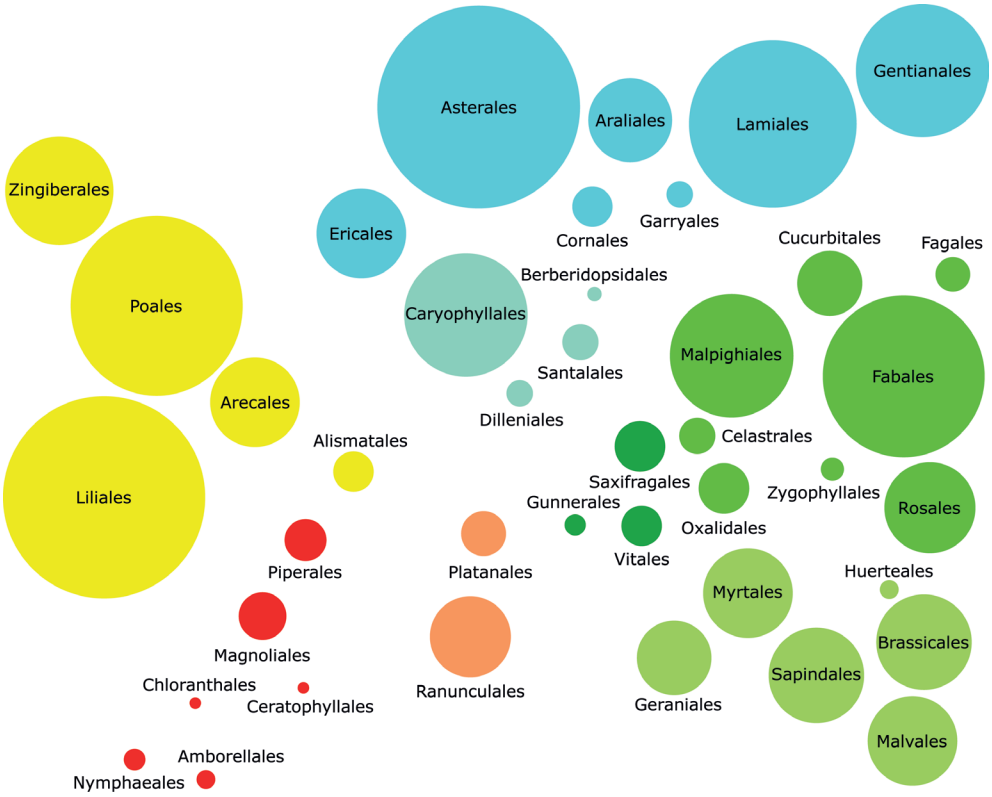


Рис. 29. Схема системи покритонасінних Шипунова (Шипунов 2014).

Classis **Angiospermae**

Subclassis **Liliidae** (Zingiberales, Poales, Arecales, Liliales, Alismatales)

Subclassis **Magnoliidae** (Nymphaeales, Amborellales, Ceratophyllales, Chloranthales, Magnoliales, Piperales, Ranunculales, Platanales)

Subclassis **Rosidae**

Superordo **Saxifraganae** (Gunnerales, Dilleniales, Vitales, Saxifragales)

Superordo **Malvanae** (Geraniales, Myrtales, Sapindales, Huerteales, Brassicales, Malvales)

Superordo **Rosanae** (Zygophyllales, Fabales, Rosales, Fagales, Cucurbitales)

Superordo **Celastranae** (Celastrales, Oxalidales, Malpighiales)

Subclassis **Asteridae**

Superordo **Caryophyllanae** (Santalales, Berberidopsidales, Caryophyllales)

Superordo **Asteranae** (Ericales, Cornales, Araliales, Asterales, Garryales, Lamiales, Gentianales)

Табл. 38. Система покритонасінних Шипунова (Shipunov 2014).

61. Поліфілетично-поліхронічно-політопічна система покритонасінних Ж.-Ї. Ву

Однією з найбільш неординарних сучасних класифікаційних систем покритонасінних є **поліфілетично-поліхронічно-політопічна система** видатного китайського дослідника **Женг-Ї Ву** (*Zheng-Yi Wu*, 1916-2013), яку вперше запропоновано 1998 року (Wu *et al.* 1998a, 1998b) і доопрацьовано 2002 року (Wu *et al.* 2002).

Згідно із цією системою, ранні покритонасінні рослини були **монофілетично-монохронічно-монотопічною групою**, однак за час існування окремі групи були ізольовані і стали реліктовими, тоді як інші – бурхливо розвивалися й еволюціонували. Тому сучасні покритонасінні рослини є комбінацією груп із різним рівнем еволюційної просунутості, різною історією географічного поширення і різним рівнем диференціації та редиференціації. Тобто сучасні покритонасінні є поліфілетично-поліхронічно-політопічною групою, і лише деякі окремі її еволюційні лінії (*lineages*) є монофілетично-монохронічно-монотопічними.

Система Ж.-Ї. Ву подає покритонасінні як відділ Magnoliophyta поділений на 8 класів: Magnoliopsida, Lauropsida, Piperopsida, Liliopsida, Ranunculopsida, Caryophyllopsida, Hamamelidopsida, Rosopsida. Система має класичну ієрархічну структуру і загалом містить 40 підкласів, 202 порядки та 572 родини. Це єдина у світі восьмикласова система покритонасінних.

Табл. 39. Поліфілетично-поліхронічно-політопічна система покритонасінних Ж.-Ї. Ву (Wu *et al.* 2002). ▸

Division **Magnoliophyta**

Class I. **Magnoliopsida**

Subclass 1. **Magnoliidae** (Magnoliales, Degeneriales, Eupomatiales, Winterales, Austrobaileyales, Canellales, Lactoridales)

Subclass 2. **Annonidae** (Annonales)

Subclass 3. **Illiciidae** (Illiciales)

Subclass 4. **Ceratophyllidae** (Ceratophyllales)

Subclass 5. **Nymphaeidae** (Nymphaeales)

Class II. **Lauropsida**

Subclass 6. **Lauridae** (Laurales, Monimiales)

Subclass 7. **Calycanthidae** (Calycanthales)

Subclass 8. **Chloranthidae** (Chloranthales)

Class III. **Piperopsida**

Subclass 9. **Aristolochiidae** (Aristolochiales, Rafflesiales, Hydnorales)

Subclass 10. **Piperidae** (Piperales)

Class IV. **Caryophyllopsida**

Subclass 11. **Caryophyllidae** (Nyctaginales, Aizoales, Cactales, Portulacales, Chenopodiales, Caryophyllales)

Subclass 12. **Polygonidae** (Polygonales)

Subclass 13. **Plumbaginidae** (Plumbaginales)

Class V. **Liliopsida**

Subclass 14. **Alismatidae** (Alismatales, Hydrocharitales, Petrosaviales, Aponogetonales, Potamogetonales, Juncaginales, Najadales, Posidoniales, Cymodoceales)

Subclass 15. **Triuridіdae** (Triuridales)

Subclass 16. **Aridae** (Arales)

Subclass 17. **Liliidae** (Dioscoreales, Paridales, Smilacales, Asparagales, Xanthorrhoeales, Nartheciales, Liliales, Melanthiales, Hypoxidales, Haemodorales, Burmanniales, Orchidales)

Subclass 18. **Bromeliidae** (Velloziales, Bromeliales, Philydrales, Pontederiales)

Subclass 19. **Zingiberidae** (Musales, Lowiales, Zingiberales, Cannales)

Subclass 20. **Commelinidae** (Commelinales, Eriocaulales)

Subclass 21. **Juncidae** (Restionales, Hydatellales, Juncales, Cyperales)

Subclass 22. **Poaidae** (Poales, Typhales)

Subclass 23. **Arecidae** (Arecales, Hanguanales, Cyclanthales, Pandanales)

Class VI. **Ranunculopsida**

Subclass 24. **Nelumbonidae** (Nelumbonales)

Subclass 25. **Ranunculidae** (Lardizabalales, Ranunculales, Circaeasterales, Berberidales, Hydrastidales)

Subclass 26. **Paeoniidae** (Paeoniales, Glaucidiales)

Subclass 27. **Papaveridae** (Papaverales)

Class VII. **Hamamelidopsida**

Subclass 28. **Trochodendridae** (Trochodendrales, Cercidiphyllales)

Subclass 29. **Hamamelididae** (Hamamelidales, Platanales, Barbeyales, Myrothamnales)

Subclass 30. **Betulidae** (Betulales, Casuarinales, Juglandales, Myricales, Buxales)

Class VIII. **Rosopsida**

Subclass 31. **Dilleniidae** (Dilleniales, Theales, Hypericales, Physenales, Medusagynales, Elatinales, Ochnales, Ancistrocladales, Nepenthales, Lecythidales, Sarraceniales, Flacourtiales, Passiflorales, Dipentodontales, Violales, Cucurbitales, Salicales, Tamaricales, Capparales, Tropaeolales, Batales, Gyrostemonales, Moringales)

Subclass 32. **Malvidae** (Elaeocarpales, Cistales, Bixales, Malvales, Urticales, Euphorbiales, Thymelaeales)

Subclass 33. **Ericidae** (Ericales, Bruniales, Geissolomatales, Fouquieriales, Diapensialis, Styracales, Primulales)

Subclass 34. **Rosidae** (Saxifragales, Greyiales, Cunoniales, Haloragales, Gunnerales, Podostemales, Cephalotales, Rosales, Parnassiales, Droserales, Proteales, Elaeagnales)

Subclass 35. **Myrtidae** (Myrtales)

Subclass 36. **Rutidae** (Sapindales, Burserales, Meliosmales, Sabiales, Connarales, Fabales, Rutales, Coriariales)

Subclass 37. **Geraniidae** (Linales, Oxalidales, Geraniales, Balanitales, Balsaminales, Polygalales, Celastrales, Brexiales, Corynocarpales, Rhizophorales, Anisophylleales, Aquifoliales, Icacinales, Metteniusales, Rhamnales, Salvadorales, Santalales, Medusandrales, Balanophorales, Cynomoriales)

Subclass 38. **Cornidae** (Hydrangeales, Cornales, Griseliniales, Garryales, Aralidiales, Eucommiales, Araliales, Pittosporales, Byblidales, Viburnales, Dipsacales)

Subclass 39. **Asteridae** (Campanulales, Goodeniales, Stylidiales, Menyanthales, Asterales, Calycerales)

Subclass 40. **Lamiidae** (Oleales, Gentianales, Rubiales, Apocynales, Loasales, Solanales, Convolvulales, Polemoniales, Boraginales, Limnanthales, Scrophulariales, Plantaginales, Hydrostachyales, Verbenales, Lamiales, Callitricales, Hippuridales)

62. Філогенетична система папоротеподібних А. Сміта

2006 року вийшла друком класифікація сучасних папоротеподібних видатного американського дослідника **Алана Сміта** (*Alan R. Smith*, 1943-), який присвятив їх вивченню все своє життя, за що 2014 року його удостоєно престижної премії Asa Gray Award від **Американського товариства систематиків рослин** (*ASPT, American Society of Plant Taxonomists*).

Система Сміта (Smith *et al.* 2006, 2008) базується як на молекулярних, так і на морфологічних даних і представлена не лише у вигляді лінійної послідовності таксонів, але також репрезентує філогенетичні взаємозв'язки між основними групами. Зокрема, система містить 4 класи (Psilotopsida, Equisetopsida, Marattiopsida та Polypodiopsida), які представляють чіткі монофілетичні клади. У межах класу Psilotopsida автори виокремили два монофілетичні порядки (Psilotales та Ophioglossales), у межах класів Equisetopsida та Marattiopsida – по одному порядку (Equisetales та Marattiales, відповідно). Складнішою виявилася система класу Polypodiopsida, у якому автори виокремили 7 монофілетичних порядків (Osmundales, Hymenophyllales, Gleicheniales, Schizaeales, Salviniales, Cyatheales та Polypodiales). Положення лише 5 родин із 15 в порядку Polypodiales виявилося недостатньо достовірним. Таким чином, система загалом містить 37 родин, із яких 32 відповідають монофілетичним кладам.

У цій системі хоч папоротеподібні й визнано як самостійну монофілетичну кладу, проте немає жодного таксономічного рангу вище класу. Сама ж клада папоротеподібних умовно називається Monilophytes або просто Ferns (папороті). Автори цілком виправдано пояснюють це бажанням уникнути таксономічних непорозумінь.

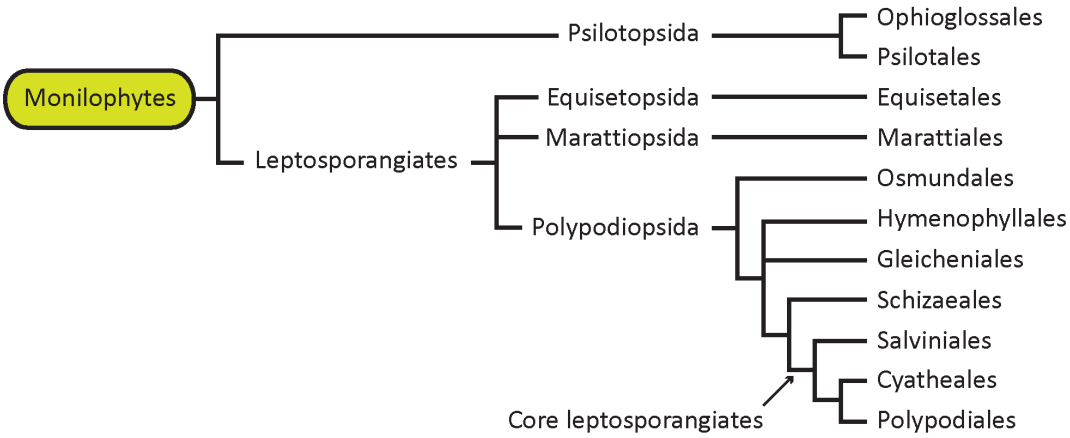


Рис. 30. Філогенетична структура папоротеподібних за Смітн *et al.* (2006, 2008).

63. Філогенетична система ембріофітів М. Хрістенхуша

2009 року, узявши за основу систему APG III, Марк Чейз та Джеймс Рівіл (Chase & Reveal 2009) запропонували власну класифікацію наземних рослин (ембріофітів), які вперше об'єднали у клас Equisetopsida з підкласами Anthocerotidae, Bryidae, Marchantiidae, Lycopodiidae, Equisetidae, Marattiidae, Ophioglossidae, Polypodiidae, Psilotidae, Ginkgoidae, Cycadidae, Pinidae, Gnetidae та Magnoliidae. При цьому, підкласи Equisetidae, Marattiidae, Ophioglossidae, Polypodiidae та Psilotidae сформували кладу Monilophytes (папоротеподібні), а підкласи Ginkgooidae, Cycadidae, Pinidae та Gnetidae – кладу Gymnosperms (голонасінні). Покритонасінні рослини ж залишилися в межах підкласу Magnoliidae. Згодом було запропоновано змінити назву класу з Equisetopsida на Embryopsida з метою уникнути непорозумінь (Pirani & Prado 2012).

Система Чейза та Рівіла лягла в основу низки наступних розробок. Зокрема, голландський дослідник **Маартен Хрістенхуш** (*Maarten J.M. Christenhusz*, 1976-) зі співавторами 2011 року опублікував три вагомі праці із систематики плауноподібних, папоротеподібних та голонасінних (Christenhusz *et al.* 2011a, 2011b, Christenhusz & Schneider 2011). Ці праці мали внести зміни і доповнення до системи Чейза та Рівіла. Зокрема, частину, що стосувалася плауноподібних і папоротеподібних значною мірою була змінена згідно із системою Смітн *et al.* (2006, 2008). Також було уперше запропоновано виділяти Cycadidae, Ginkgoidae, Gnetidae та Pinidae в самостійні рівноправні підкласи. Таксономічні зміни в працях Хрістенхуша також значною мірою торкнулися таксонів нижчих рангів. Праці дослідника важливі з огляду на систематику родин і порядків, оскільки містять не лише значну кількість таксономічних змін та нових таксонів, а й докладно пропрацьовану синоніміку, типіфікації й посилання на першоджерела.

Хоча Хрістенхуш і не звів своїх напрацювань у єдину класифікаційну систему ембріофітів, зосередившись на дослідженнях «ненасіннєвих» і голонасінних рослин, проте, узагальнивши дані, які він опублікував, можна відтворити цілісну структуру такої системи.

Табл. 40. Реконструкція системи ембріофітів за Хрістенхушем (Christenhusz *et al.* 2011a, 2011b, Christenhusz & Schneider 2011). Підкласи Marchantiidae, Bryidae, Anthocerotidae та Magnoliidae наведено за Chase & Reveal (2009) для загального уявлення про положення решти таксонів у системі. ▸

Class **Equisetopsida** (Embryopsida)

- Subclass I. **Marchantiidae**
- Subclass II. **Bryidae**
- Subclass III. **Anthocerotidae**
- Subclass IV. **Lycopodiidae**
  - Order A. **Lycopodiales**
  - Order B. **Isoëtales**
  - Order C. **Selaginellales**
- Subclass V. **Equisetidae**
  - Order D. **Equisetales**
- Subclass VI. **Ophioglossidae**
  - Order E. **Ophioglossales**
  - Order F. **Psilotales**
- Subclass VII. **Marattiidae**
  - Order G. **Marattiales**
- Subclass VIII. **Polypodiidae**
  - Order H. **Osmundales**
  - Order I. **Hymenophyllales**
  - Order J. **Gleicheniales**
  - Order K. **Schizaeales**
  - Order L. **Salviniales**
  - Order M. **Cyatheales**
  - Order N. **Polypodiales**
- Subclass IX. **Cycadidae**
  - Order O. **Cycadales**
- Subclass X. **Ginkgoidae**
  - Order P. **Ginkgoales**
- Subclass XI. **Gnetidae**
  - Order R. **Welwitschiales**
  - Order S. **Gnetales**
  - Order T. **Ephedrales**
- Subclass XII. **Pinidae**
  - Order U. **Pinales**
  - Order V. **Araucariales**
  - Order W. **Cupressales**
- Subclass XIII. **Magnoliidae**

64. Філогенетична система голонасінних Д.-Ж. Фу

Професор і почесний директор Інституту ботаніки Китайської Академії Наук **Де-Жі Фу** (*De-Zhi Fu* або *Dezhi Fu*, 1952-) опублікував серію робіт із філогенії й систематики голонасінних, у яких розвинув **BSSSC теорію еволюції** цих рослин. Він виокремив дві основні лінії еволюції голонасінних: **C-лінію** (*C-line, Cycas evolutionary line*) та **BS-лінію** (*BS-line, Bract Scale Seed Scale Complex evolutionary line*) (Fu 1992; Fu & Yang 1993a, 1993b).

C-лінію представляють сучасні Cycadaceae. Ця лінія характеризується наявністю одноосьових мегастробілів, на єдиній центральній осі яких розташовані стерильні криючі луски (брактеї) та фертильні насіннєві луски (листки).

BS-лінію представляють решта сучасних голонасінних, включно з *Ginkgo* L. BS-лінія характеризується наявністю багатоосьових складних мегастробілів, на центральній осі яких є стерильні брактеї. У пазухах цих брактей розташовані фертильні структури, що фактично відповідають сильно вкороченим і в різному ступені редукованим бічним генеративним пагонам. Як пазушні комплекси, так і брактеї можуть бути виражені й редуковані в різній мірі. Таким чином, стерильні брактеї (**криючі луски**) і фертильні пазушні структури (**насіннєві луски**) формують комплекси криючих та насіннєвих лусок – **BSSSC комплекси** (*Bract Scale Seed Scale Complex*). Фу зазначає, що в *Ginkgo* кожний вегетативний брахібласт відповідає центральній осі складної жіночої шишки, трофофіли, які на ньому розташовані – криючим лускам, а насіннєві структури (видовжені ніжки, на яких розташовуються два термінальні насінні зачатки) – пазушним генеративним структурам (тобто насіннєвим лускам). Водночас сама ніжка представляє видовжену насіннєву луску, а вильчасте розгалуження на верхівці – це два черешки редукованих мегаспорофілів.

За рахунок примітивності організації жіночих генеративних структур гілку еволюції *Ginkgo* Фу вважає найбільш примітивною в межах BS-лінії і пропонує називати її **Pro-BSSSC-лінією** еволюції. Окрім того, в межах BS-лінії еволюції Фу вслід за Arnold (1948) виокремлює **M-лінію** (*M-line, Multi-nerved leaf evolutionary line*) еволюції, для представників якої характерні багатожилкові листки без вираженої центральної жилки, а також **S-лінію** (*S-line*, *Single-nerved leaf evolutionary line*) – для представників якої характерні одножилкові листки з єдиною центральною жилкою.

Наведені вище уявлення про еволюцію голонасінних лягли в основу запропонованої 2004 року системи (Fu *et al.* 2004), що містить лише два класи – Cycadopsida (C-лінія) та Coniferopsida (BS-лінія). Клас Cycadopsida містить єдиний порядок Cycadales. А клас Coniferopsida розділено на два підкласи – Multinervidae (M-лінія) і Taxidae (S-лінія).

Ця система підтверджує систему голонасінних, яку значно раніше запропонував Чемберлейн (Chamberlain 1935), проте абсолютно не узгоджується з сучасними уявленнями щодо філогенії голонасінних, сформованими на підставі молекулярно-генетичних досліджень.

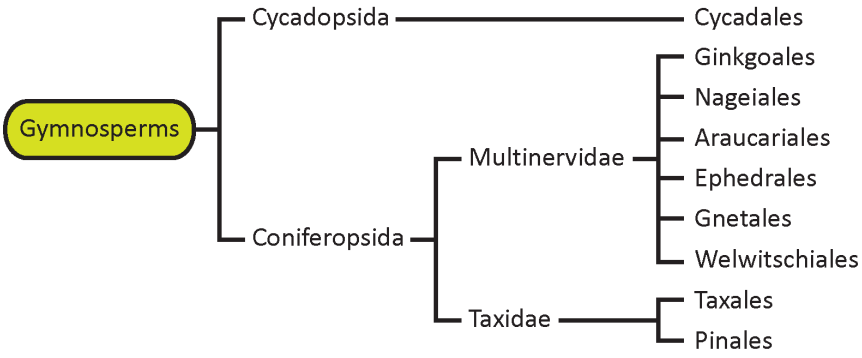


Рис. 31. Філогенетична структура голонасінних за Fu *et al.* (2004).

65. Філогенетична система мохоподібних Р. Стотлера і Б. Кренделл-Стотлер

Подружжя **Реймонд Стотлер** (*Raymond E. Stotler*, 1940-2013) і **Барбара Кренделл-Стотлер** (*Barbara J. Crandall-Stotler*, 1942-) – відомі американські бріологи з університету Карбондейл Північного Іллінойсу (Southern Illinois University Carbondale), які займалися поглибленими дослідженнями філогенії й систематики мохоподібних, особливо групи печіночників (Stotler & Crandall-Stotler 2005; Forrest *et al.* 2006; Crandall-Stotler *et al.* 2009a, 2009b).

2005 року дослідники вперше опублікували в інтернеті філогенетичну класифікацію печіночників, яку згодом доповнили іншими мохоподібними і яку постійно оновлюють до сьогодні (Stotler & Crandall-Stotler 2014). Ця система базується на низці як власних досліджень (Stotler & Crandall-Stotler 2005; Crandall-Stotler *et al.* 2009a, 2009b), так і даних інших бріологів (Mishler *et al.* 1994; Qiu *et al.* 2006; Goffinet *et al.* 2009).

У своїй системі автори розглядають мохоподібні як монофілетичну групу, розділену на три відділи – Marchantiophyta, Bryophyta та Anthocerotophyta. Відділ Marchantiophyta містить класи Haplomitriopsida, Marchantiopsida та Jungermanniopsida. Структура відділу Bryophyta дещо складніша – він розділений на 4 підвідділи: підвідділ Takakiophytina (клас Takakiopsida), підвідділ Sphagnophytina (клас Sphagnopsida), підвідділ Andreaeophytina (Andreaeopsida, Andreaeobryopsida) та підвідділ Bryophytina (класи Oedipodiopsida, Polytrichopsida, Tetraphidopsida та Bryopsida). Відділ Anthocerotophyta включає лише 2 класи – Leiosporocerotopsida та Anthocerotopsida.

Табл. 41. Система мохоподібних за Stotler & Crandall-Stotler (2014). ▸

Phylum **Marchantiophyta**

Class **Haplomitriopsida**

Subclass **Treubiidae** (order Treubiales)

Subclass **Haplomitriidae** (order Calobryales)

Class **Marchantiopsida**

Subclass **Blasiidae** (order Blasiales)

Subclass **Marchantiidae** (orders Sphaerocarpales, Neohodgsoniales, Lunulariales, Marchantiales)

Class **Jungermanniopsida**

Subclass **Pelliidae** (orders Pelliales, Fossombroniales, Pallaviciniales)

Subclass **Metzgeriidae** (orders Pleuroziales, Metzgeriales)

Subclass **Jungermanniidae** (orders Porellales, Ptilidiales, Jungermanniales)

Phylum **Bryophyta**

Subphylum **Takakiophytina**

Class **Takakiopsida** (order Takakiales)

Subphylum **Sphagnophytina**

Class **Sphagnopsida** (order Sphagnales)

Subphylum **Andreaeophytina**

Class **Andreaeopsida** (order Andreaeales)

Class **Andreaeobryopsida** (order Andreaeobryales)

Subphylum **Bryophytina**

Class **Oedipodiopsida** (order Oedipodiales)

Class **Polytrichopsida** (order Polytrichales)

Class **Tetraphidopsida** (order Tetraphidales)

Class **Bryopsida**

Subclass **Buxbaumiidae** (order Buxbaumiales)

Subclass **Diphysciidae** (order Diphysciales)

Subclass **Timmiidae** (order Timmiales)

Subclass **Funariidae** (orders Gigaspermales, Encalyptales, Funariales)

Subclass **Dicranidae** (orders Scouleriales, Bryoxiphiales, Grimmiales, Archidiales, Dicranales, Pottiales)

Subclass **Bryidae**

Superorder **Bryanae** (orders Splachnales, Bryales, Bartramiales, Orthotrichales, Hedwigiales, Rhizogoniales)

Superorder **Hypnanae** (orders Hypnodendrales, Ptychomniales, Hookeriales, Hypnales)

Phylum **Anthocerotophyta**

Class **Leiosporocerotopsida** (order Leiosporocerotales)

Class **Anthocerotopsida** (orders Anthocerotales, Notothyladales)

66. Філогенетичні системи мохоподібних Б. Гоффінета та Ю.К. Віллареаля

Бернард Гоффінет (*Bernard Goffinet*, 1969(?)-) дуже відомий американський бріолог бельгійського походження, який спеціалізується на дослідженнях мохів і відзначився публікацією багатьох монографій.

2009 року в монографії «Bryophyte Biology» він представив свою систему справжніх мохів (Goffinet *et al.* 2009), яку також було використано в підготовці іншої монографії – «Introduction to bryophytes» (Vanderpoorten & Goffinet 2009). Після цього систему неодноразово доопрацьовували і на сьогодні вона доступна на сторінці університету Коннектикуту (Goffinet *et al.* 2014) разом із класифікацією антоцеротових мохів, яку першопочатково розробляв британський бріолог **Юан Карлос Віллареаль** (*Juan Carlos Villarreal*, 1975-) зі співавторами для тієї самої монографії «Bryophyte Biology»; (Renzaglia *et al.* 2009; Goffinet & Villarreal 2014).

Системи справжніх мохів та антоцеротопідбних Гоффінета й Віллареаля значною мірою перегукуються із системою всіх мохоподібних Стотлера та Кренделл-Стотлер (Stotler & Crandall-Stotler 2014) і відрізняються лише в деталях. Основною відмінністю між системою антоцеротових Гоффінета і Стотлера та Кренделл-Стотлер є те, що Гоффінет виокремлює два додаткові підкласи (Notothylatidae і Dendrocerotidae). У системі Стотлера та Кренделл-Стотлер представників цих порядків віднесено до єдиного спільного порядку Notothyladales. А основною відмінністю системи мохів Гоффінета від системи Стотлера та Кренделл-Стотлер є те, що у першому випадку класи Andreaeopsida й Andreaeobryopsida розмежовано по окремих підвідділах (Andreaeophytina та Andreaeobryophytina відповідно). Тоді як у системі Стотлера та Кренделл-Стотлер ці класи об'єднано в один підвідділ Andreaeophytina.

Остання версія системи мохів Гоффінета базується на низці філогенетичних досліджень (Shaw & Goffinet 2000; Stech & Frey 2008; Goffinet *et al.* 2004, 2009; Cox *et al.* 2010). Подібно й остання версія системи антоцеротових мохів, хоча й базується на відповідному розділі «Bryophyte Biology» (Renzaglia *et al.* 2009), проте також враховує дані інших публікацій (Stotler & Crandall-Stotler 2005; Renzaglia *et al*. 2007; Duff *et al.* 2007).

Отож, відділ Bryophyta містить 5 підвідділів (Takakiophytina, Sphagnophytina, Andreaeophytina, Andreaeobryophytina та Bryophytina), які загалом нараховують 8 класів. Тоді як відділ Anthocerotophyta не розділено на підвідділи, і він містить лише 2 класи.

Division **Bryophyta**

- Subdivision **Takakiophytina**
  - Class **Takakiopsida** (order Takakiales)
- Subdivision **Sphagnophytina**
  - Class **Sphagnopsida** (order Sphagnales)
- Subdivision **Andreaeophytina**
  - Class **Andreaeopsida** (order Andreaeales)
- Subdivision **Andreaeobryophytina**
  - Class **Andreaeobryopsida** (order Andreaeobryales)
- Subdivision **Bryophytina**
  - Class **Oedipodiopsida** (order Oedipodiales)
  - Class **Polytrichopsida** (order Polytrichales)
  - Class **Tetraphidopsida** (order Tetraphidales)
  - Class **Bryopsida**
    - Subclass **Buxbaumiidae** (order Buxbaumiales)
    - Subclass **Diphysciidae** (order Diphysciales)
    - Subclass **Timmiidae** (order Timmiales)
    - Subclass **Funariidae** (orders Gigaspermales, Encalyptales, Funariales)
    - Subclass **Dicranidae** (orders Scouleriales, Bryoxiphiales, Grimmiales, Archidiales, Dicranales, Pottiales)
    - Subclass **Bryidae**
      - Superorder **Bryanae** (orders Splachnales, Bryales, Bartramiales, Orthotrichales, Hedwigiales, Rhizogoniales)
      - Superorder **Hypnanae** (orders Hypnodendrales, Ptychomniales, Hookeriales, Hypnales)

Табл. 42. Класифікація справжніх мохів за Goffinet *et al.* (2014).

Division **Anthocerotophyta**

- Class **Leiosporocerotopsida** (order Leiosporocerotales)
- Class **Anthocerotopsida**
  - Subclass **Anthocerotidae** (order Anthocerotales)
  - Subclass **Notothylatidae** (order Notothyladales)
  - Subclass **Dendrocerotidae** (orders Dendrocerotales, Phymatocerotales)

Табл. 43. Класифікація антоцеротових мохів за Goffinet & Villarreal (2014).

67. Система покритонасінних APG

Найбільш сучасним досягненням таксономії покритонасінних є система APG, яку розробила міжнародна група провідних систематиків рослин.

Спочатку розробкою нової системи покритонасінних, покликаної максимально інтегрувати новітні досягнення молекулярно-генетичних досліджень, займалося шведське подружжя ботаніків **Коре Бремер** (*Kåre Bremer*, 1948-) та **Біргітта Бремер** (*Birgitta Bremer*, 1950-). Згодом до них приєдналися дослідники з інших країн, у результаті чого сформувалася міжнародна робоча група під назвою (**APG**, *Angiosperm Phylogeny Group*), до якої належать і співавтори, і контрибутори (члени, які надали або опрацювали певний фрагмент інформації). Склад групи постійно змінюється, а загальна кількість контрибуторів на сьогодні перевищує 30 осіб.

Окрім зазначених вище дослідників, співавторами APG у різний час були **Марк Чейз** (*Mark W. Chase*, 1951-) та **Майкл Фей** (*Michael F. Fay*, 1960-) із Ботанічного саду Кью (Великобританія), **Джеймс Рівіл** (*James L. Reveal*, 1941-2015) із Ботанічного саду Нью-Йорка (США), подружжя **Дуглас Солтис** (*Douglas E. Soltis*, 1953-) і **Памела Солтис** (*Pamela S. Soltis*, 1959-) із Природничого музею Флориди (США), а також **Пітер Стівенс** (*Peter F. Stevens*, 1944-) із Міссурійського ботанічного саду (США).

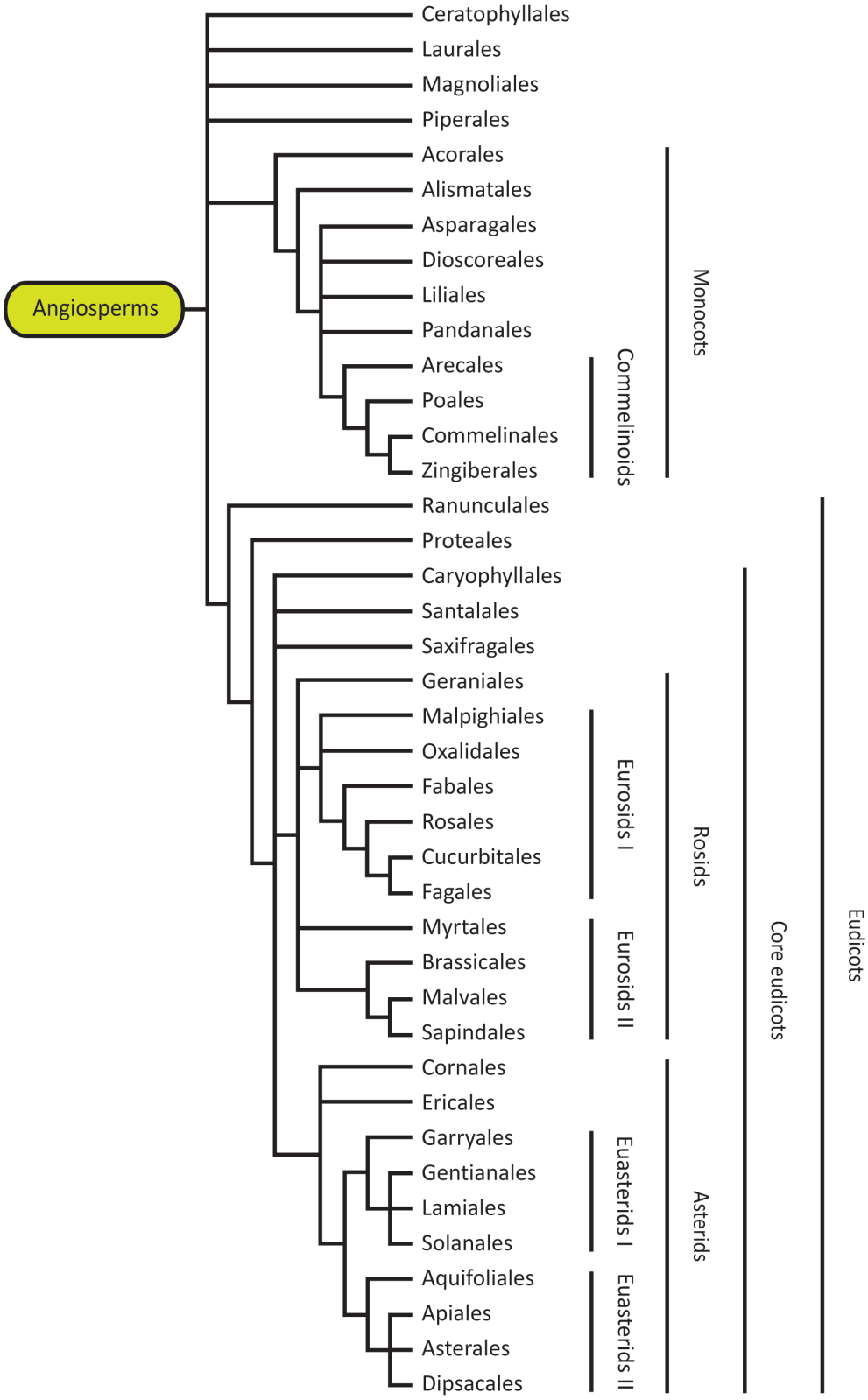
Перша версія філогенетичної системи APG побачила світ 1998 року (APG 1998), після чого її було доопрацьовано й перевидано 2000 року з ревізією однодольних (Chase *et al.* 2000).

Цю систему постійно вдосконалюють, і базується вона передусім на результатах молекулярно-генетичних досліджень, доповнених даними морфології, анатомії, хемотаксономії та хорології рослин.

Попри те, що перша система **APG I** постала 1998 року, проте вже 2003 року було запропоновано нову систему **APG II**, а 2009 року – останню версію, **APG III**. Остання версія є найбільш завершеною й містить лише 4 родини з невизначеним положенням (для порівняння, система APG II мала 18 таксонів невизначеного положення, а APG I – 25 таких таксонів) (APG 1998, 2003, 2009; Chase *et al.* 2009).

Остання ревізія системи APG III містить кілька основних клад (*ANITA, Magnoliids, Monocots, Commelinids, Eudicots, Core Eudicots, Fabids, Rosids, Malvids, Asterids, Lamiids, Campanulids*) і включає 59 порядків та 415 родин (4 родини мають невизначене положення – Dasypogonaceae, Sabiacea, Dilleniaceae, Boraginaceae). З метою адаптувати систему APG до практичного використання розробили **лінійну послідовність родин** (**LAPG**, *Linear APG*), що базується на APG III (Haston *et al.* 2009).

Рис. 32. Кладограма системи покритонасінних APG I (APG 1998). ▸


Angiosperms
Ceratophyllales
Laurales
Magnoliales
Piperales
Acorales
Alismatales
Asparagales
Dioscoreales
Liliales
Pandanales
Arecales
Poales
Commelinales
Zingiberales
Commelinoids
Monocots
Ranunculales
Proteales
Caryophyllales
Santalales
Saxifragales
Geraniales
Malpighiales
Oxalidales
Fabales
Rosales
Cucurbitales
Fagales
Eurosids I
Myrtales
Brassicales
Malvales
Sapindales
Eurosids II
Rosids
Cornales
Ericales
Garryales
Gentianales
Lamiales
Solanales
Euasterids I
Aquifoliales
Apiales
Asterales
Dipsacales
Euasterids II
Asterids
Core eudicots
Eudicots

68. Особливості системи APG

1. Система не ієрархічна у традиційному розумінні, а багато груп мають кореневе положення (наприклад, згідно з APG III (APG 2009), клада *Core Eudicots* містить родини, які не віднесено до жодного з порядків, а також у цій системі є й інші таксони з невизначеним положенням);

2. Система не містить назв таксонів рангом вище порядку згідно з прийнятими правилами ботанічної номенклатури (McNeill *et al.* 2012). Замість цього вжито особливу неієрархічну номенклатуру (наприклад, *Eudicots, Euasterids II* і т.д.), використання якої врегульовують правила робочого макету **Міжнародного кодексу філогенетичної номенклатури** (*PhyloCode*, *International Code of Phylogenetic Nomenclature*), останню версію якого (PhyloCode 5.0 beta) було схвалено у лютому 2014 року на засідані **Міжнародного товариства філогенетичної номенклатури** (*ISPN*, *International Society for Phylogenetic Nomenclature*, http://phylonames.org/) (Cantino & de Queiroz 2010);

3. Система базується передусім на кладистичному аналізі секвенування трьох генів (двох хлоропластних та одного кодуючого рибосомального) і лише як додаткові використовує інші джерела таксономії;

4. Як наслідок, розподіл окремих таксонів складно обґрунтувати і навіть просто зрозуміти з позиції класичної структурної ботаніки (що й викликає неприйняття системи та її нищівну критику від багатьох традиційних дослідників);

5. У системі APG вперше запропоновано розділяти дводольні на кілька великих монофілетичних клад (*ANITA, Magnoliids, Eudicots* тощо);

6. Перші дві версії містили так звані **«брекетовані родини»** – збірні групи, до яких відносили одночасно кілька родин (наприклад, клада *Papaveraceae [+ Fumariaceae & Pteridophyllaceae]* у APG I (APG 1998));

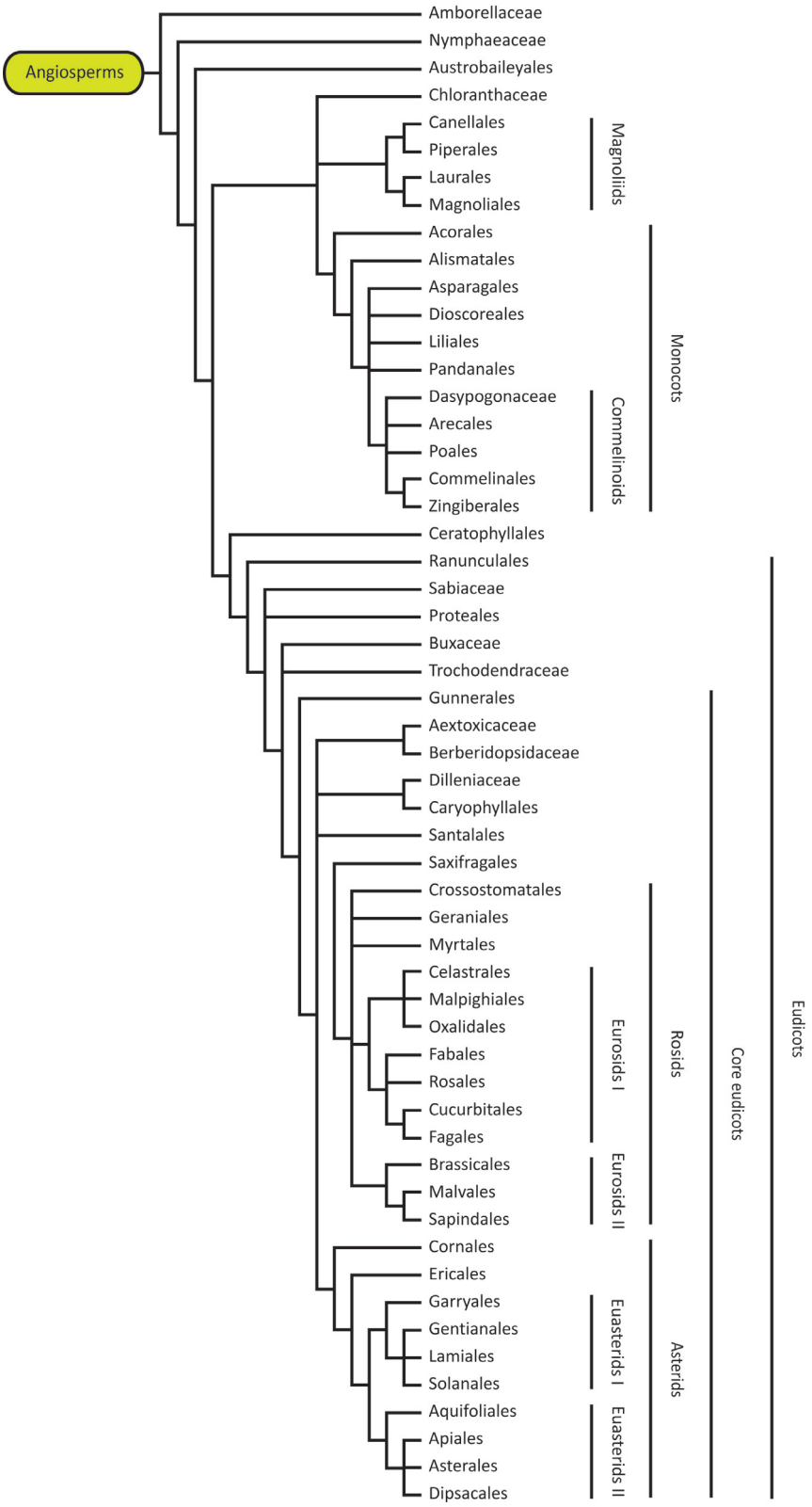
7. Кладистичний підхід зумовлює те, що таксони різних рангів можуть опинятися на одному рівні і визнаються сестринськими кладами (наприклад, порядок Arecales Bromhead і родина Dasypogonaceae Dumort.), що також частково пов'язано з колективною роботою групи вчених, кожен із яких по-різному трактує межі таксонів і визначає таксономічні ранги;

8. Система практично повністю базується на кладограмах і лише як допоміжний вимушений крок використовує адаптовані до практичного вжитку лінійні таксономічні системи (наприклад, LAPG (Haston *et al.* 2009));

9. У системі APG ранг покритонасінних суттєво знижено, їх включено до класу Equisetopsida C. Agardh (вищі рослини) як низку розокремлених надпорядків;

10. Взаємозв'язки родин у межах порядків залишаються невизначеними, а їх поділ на надродинні таксономічні групи не застосовується, що значно ускладнює розуміння структури, наприклад, таких великих порядків як Asparagales Link та Malpighiales Juss. ex Bercht. et J.Presl).

Рис. 33. Кладограма системи покритонасінних APG II (APG 2003). ▸


Angiosperms
Amborellaceae
Nymphaeaceae
Austrobaileyales
Chloranthaceae
Canellales
Piperales
Laurales
Magnoliales
Magnoliids
Acorales
Alismatales
Asparagales
Dioscoreales
Liliales
Pandanales
Dasypogonaceae
Arecales
Poales
Commelinales
Zingiberales
Commelinoids
Monocots
Ceratophyllales
Ranunculales
Sabiaceae
Proteales
Buxaceae
Trochodendraceae
Gunnerales
Aextoxicaceae
Berberidopsidaceae
Dilleniaceae
Caryophyllales
Santalales
Saxifragales
Crossostomatales
Geraniales
Myrtales
Celastrales
Malpighiales
Oxalidales
Fabales
Rosales
Cucurbitales
Fagales
Eurosids I
Brassicales
Malvales
Sapindales
Eurosids II
Rosids
Cornales
Ericales
Garryales
Gentianales
Lamiales
Solanales
Euasterids I
Aquifoliales
Apiales
Asterales
Dipsacales
Euasterids II
Asterids
Core eudicots
Eudicots

69. Традиційні й умовні групи вищих рослин

Вищі або **зародкові рослини** (**ембріофіти**), які ще інколи називають **наземними рослинами**, фактично об'єднані єдиною спільною ознакою – наявністю зародка (більшість цих рослин також має неталомну організацію тіла і є наземними). **Судинні рослини** (**трахеофіти**) – рослини зі справжніми судинами (всі вищі рослини за винятком мохоподібних). Слід зауважити, що в закордонних виданнях часто вищі рослини ототожнюють із судинними, мохоподібні ж зараховують до **нижчих рослин**.

Вищі спорові (криптогамні) рослини – вищі рослини, які не утворюють насінин (всі за винятком насіннєвих). **Насіннєві (фанерогамні) рослини** – рослини, що мають насінні зачатки й утворюють насінини (включають голонасінні й покритонасінні рослини, а також групу вимерлих насіннєвих папоротей). **Голонасінні рослини** – рослини, які мають незахищені унітигмальні насінні зачатки, що безпосередньо вловлюють пилок і не утворюють плодів (хоча можуть формувати різного типу фруктифікації, наприклад, тис ягідний). **Покритонасінні** або **квіткові рослини** (**магноліофіти**)– найбільш еволюційно просунуті рослини, які формують квітки і плоди, мають насінні зачатки, захищені плодолистками, а також відрізняються подвійним заплідненням, унікальним семиклітинним восьмиядерним зародковим мішком та наявністю вторинного ендосперму. **Архегоніальні рослини** (**архегоніати**) – застарілий термін, що об'єднує рослини з вираженим багатоклітинним жіночим статевим органом (архегонієм) – мохоподібні, папоротеподібні, плауноподібні та голонасінні рослини.

За найновішими даними, вищі рослини (**Embryophyta** або **Metaphyta**) прийнято вважати підцарством у межах царства зелені рослини (**Viridiplantae**), об'єднаних єдиною спільною ознакою – наявністю зародка (більшість цих рослин також має неталомну (кормусну) організацію тіла і є наземними).

Вищі рослини містять дві **умовні групи відділів**: а) несудинні вищі рослини або мохоподібні (**Bryomorpha**), у яких немає справжніх судин, а спорофіт не галузиться; б) поліспорангієві (**Polysporangiophyta** або **Polysporangiates**) – рослини з розгалуженими спорофітами і справжніми судинами в сучасних представників.

До групи Bryomorpha належать відділи **Marchantiophyta** (інші назви – Hepaticae, Marchantiomorpha), **Anthocerotophyta** та **Bryophyta**.

До Polysporangiophyta належить три групи рослин: а) **Protracheophytes** (включає комплекси Horneophytopsida та Aglaophyton)–безсудинні викопні рослини; б) **Paratracheophytes** (= **Rhyniophyta**) – викопні рослини з примітивними судинами; в) **Eutracheophytes** – справжні судинні рослини. До Eutracheophytes належать чотири основні таксономічні групи – **плауноподібні** (Lycopodiophyta або Lycophyta), **папоротеподібні** (Monilophyta), **переднасіннєві** (Progymnospermophyta) та **власне насіннєві** рослини (Spermatophyta).

Lycopodiophyta та Monilophyta у старих класифікаціях інколи об'єднують у збірну парафілетичну групу **судинних спорових рослин** (**Pteridophyta** або **Pteridophytes**). Тоді як усі рослини із квіткоподібними структурами часто називають **антофітами** (**Anthophyta**).

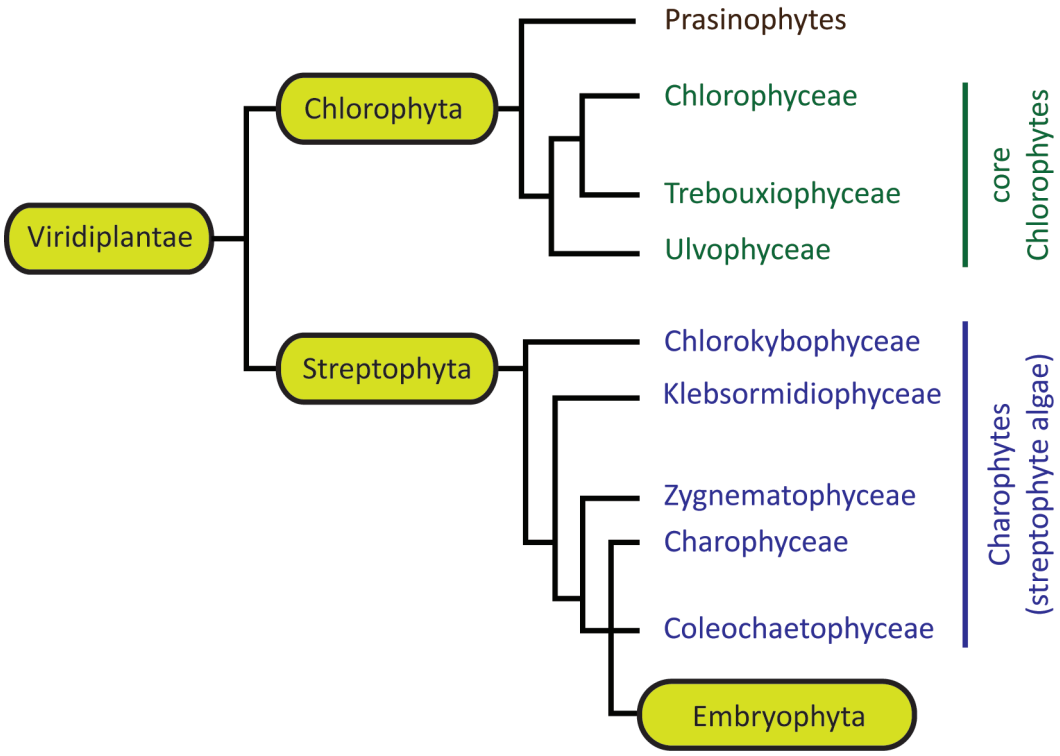


Рис. 34. Положення вищих рослин у філогенетичній системі згідно з Tolweb (2014) зі змінами.

70. Проблема вибору таксономічної системи

Існує чимало різних таксономічних систем і підходів щодо класифікації рослин, які не до кінця є усталеними і які постійно доповнюють. Іншою проблемою є те, що кладограми містять значно більше розгалужень, аніж існує таксономічних рангів. Тому часто вищим таксономічним групам не присвоюють жодного рангу, надаючи лише умовну назву. Водночас, як вже згадувалося, існує низка традиційних таксономічних груп, про які також слід пам'ятати.

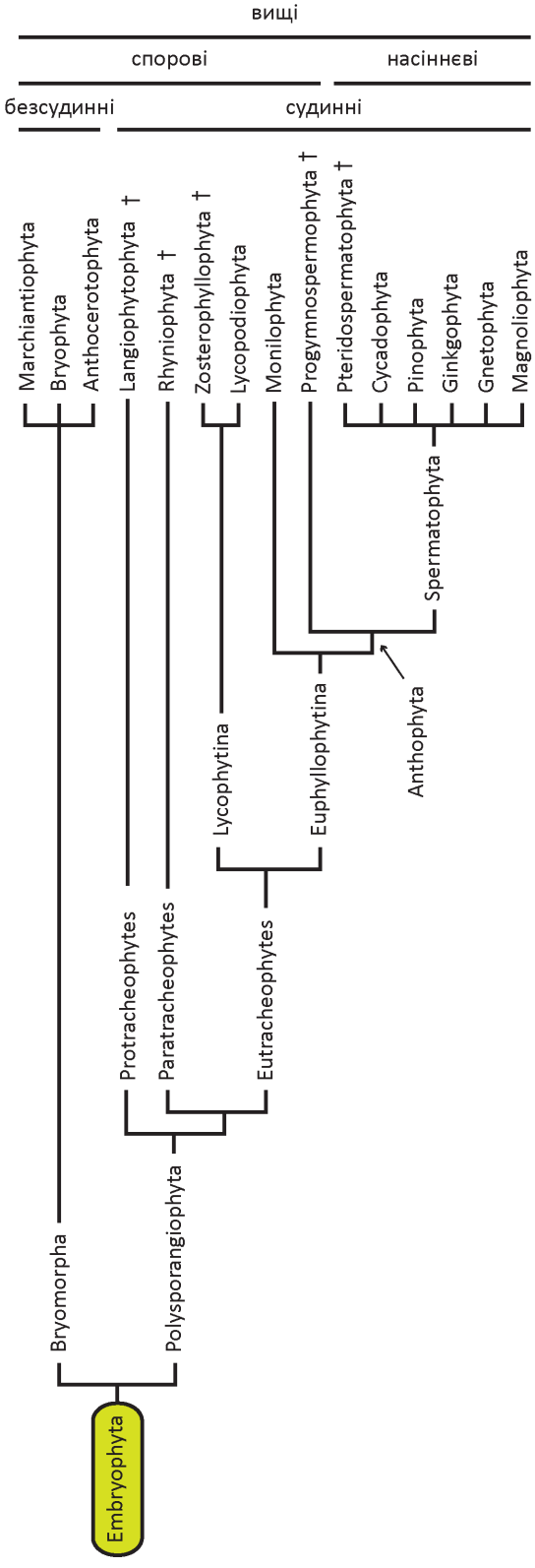
Проблеми таксономічних рангів вищих рослин на сьогодні не вирішено. Це пов'язано як з розбіжностями в трактуванні цілої групи вищих рослин різними систематиками, так і з браком всеохопних систем класифікації. Більшість класифікацій стосується окремої групи, скажімо, лише покритонасінних або лише мохоподібних. Насамкінець, наявні класифікації здебільшого не враховують викопних представників або ж не узгоджуються з їхніми таксономічними рангами й положеннями. Найбільш пропрацьованою в цьому сенсі залишається система О. Доуельда (Doweld 2001), проте вона не враховує результатів новітніх молекулярно-філогенетичних досліджень і також обмежена рівнем судинних рослин (включно з мохоподібними).

Групу покритонасінних рослин у сучасних філогенетичних системах розглядають переважно не як відділ (Magnoliophyta), а як клас (Magnoliopsida), рідше – як підвідділ (Magnoliophytina) або підклас (Magnoliidae). У цьому випадку усі інші гілки групи Spermatophyta відповідно також набувають нижчих таксономічних рангів. Тобто в разі прийняття покритонасінних як класу інші групи також набудуть рівня класу – Pteridospermatopsida, Cycadopsida, Pinopsida і т.д.

Щодо систематики виключно сучасних представників судинних рослин, то однією з найбільш пропрацьованих є система Рівіла (Reveal 2008). А найбільш перспективною й сучасною системою класифікації покритонасінних рослин – система APG (APG III). Детальну філогенетичну схему і найновіші зміни в таксономії вищих рослин можна також відслідковувати на веб-сайті **Tree of Life Web Project** (Tolweb 2014).

Яку систему приймати і якою користуватися у ваших дослідженнях, залежить лише від вас, любі читачі, від мети і обсягів ваших досліджень, від ваших наукових переконань і досвіду. Наше завдання – лише надати вам змогу обирати.

Рис. 35. Узагальнена філогенетична структура вищих рослин, прийнята в цій книзі. ▸


вищі
спорові
насіннєві
безсудинні
судинні
Marchiantiophyta
Bryophyta
Anthocerotophyta
Langiophytophyta †
Rhyniophyta †
Zosterophyllophyta †
Lycopodiophyta
Monilophyta
Progymnospermophyta †
Pteridospermatophyta †
Cycadophyta
Pinophyta
Ginkgophyta
Gnetophyta
Magnoliophyta
Spermatophyta
Anthophyta
Euphyllophytina
Lycophytina
Eutracheophytes
Protracheophytes
Paratracheophytes
Polysporangiophyta
Bryomorpha
Embryophyta

V

Особливості вищих рослин

71. Цикл відтворення вищих рослин

Рослини, як й інші живі організми, здатні **відтворюватися** (продукувати собі подібних нащадків), що забезпечує існування видів у просторі й часі. Відтворення може призводити до зростання кількості особин, тоді говорять про **розмноження**. Або під час відтворення може формуватися стільки ж дочірніх організмів, скільки було батьківських (інколи навіть менше, ніж було), і тоді говорять про **заміщення** (Васильев *и др.* 1978). При цьому нащадки не завжди подібні до батьківських організмів. У такому разі некоректно говорити про відтворення.

Отже, існує кілька **шляхів формування нащадків** у рослин: а) відтворення з розмноженням; б) відтворення із заміщенням; в) розмноження без відтворення; г) заміщення без розмноження (Васильев *и др.* 1978).

Цикл відтворення – це період між однаковими фазами розвитку, унаслідок чого формується новий дочірній організм. Цикл відтворення притаманний конкретним таксономічним групам. Його слід відрізняти від **онтогенезу** – індивідуального розвитку конкретного організму від моменту його появи до моменту смерті або поділу. Цикл відтворення також інколи ототожнюють із **життєвим циклом**, який коректніше розглядати як закономірну послідовність змін стадій розвитку рослини.

Цикл відтворення вищих рослин – це закономірна послідовність стадій розвитку зі зміною статевого й нестатевого поколінь у процесі їхнього онтогенезу. Цикл відтворення вищих рослин є **складним** або **гаплодиплофазним**, тобто передбачає чергування двох поколінь – **гаплофази** (**гаметофіта** або **статевого покоління**) і **диплофази** (**спорофіта** або **нестатевого покоління**), які відрізняються між собою. Під час гаплодиплофазного циклу відтворення гаплоїдні гаметофіти продукують шляхом мітозу гаплоїдні статеві клітини – **гамети**. Гамети зливаються в **зиготу**, що мітотично ділиться й розвивається в диплоїдний спорофіт. Спорофіт шляхом мейозу продукує гаплоїдні клітини нестатевого розмноження – **мейоспори**, з яких розвиваються гаметофіти.

У циклі відтворення більшості вищих рослин переважає диплофаза (спорофіт), що представлена довговічними і складно побудованими організмами. При цьому гаметофіт є незалежним (заросток) або ж сильно редукованим і розвивається на спорофіті. Лише в деяких вищих рослин (мохоподібні) у циклі відтворення переважає гаплофаза (гаметофіт), а спорофіт отримує поживні речовини від гаметофіта.

У більш просунутих вищих рослин чоловічий та жіночий гаметофіти сильно редуковані і представлені лише кількома клітинами. Зокрема, чоловічий гаметофіт насіннєвих рослин – це пилкове зерно, що містить лише одну генеративну й одну вегетативну клітину. Із генеративної клітини формуються два спермії, а з вегетативної – пилкова трубка, по якій спермії пересуваються до зародкового мішка. Жіночий гаметофіт у цих рослин представлений зародковим мішком, що містить лише сім клітин – одну яйцеклітину, дві синергіди, три антиподи й одну центральну клітину.

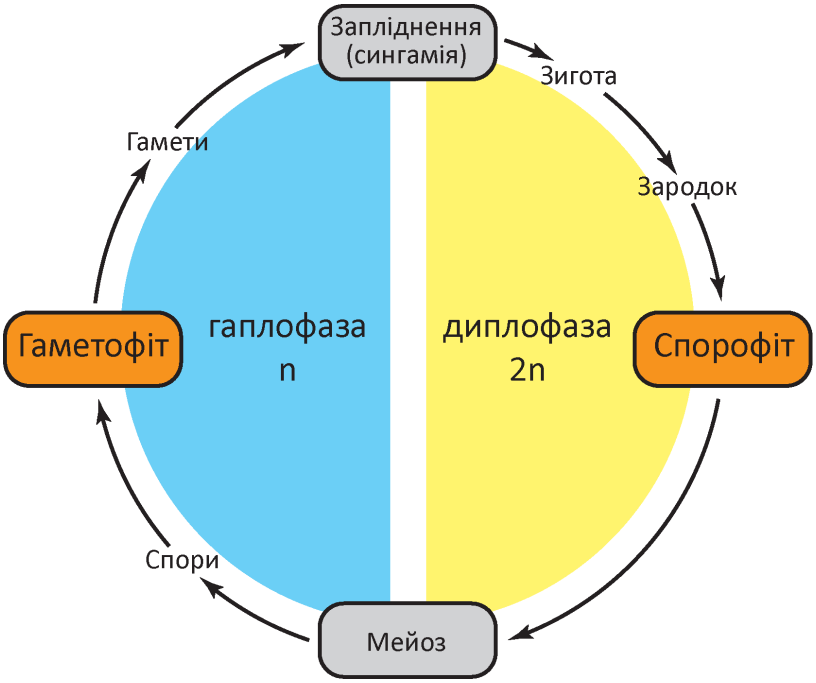


Рис. 36. Цикл відтворення вищих рослин.

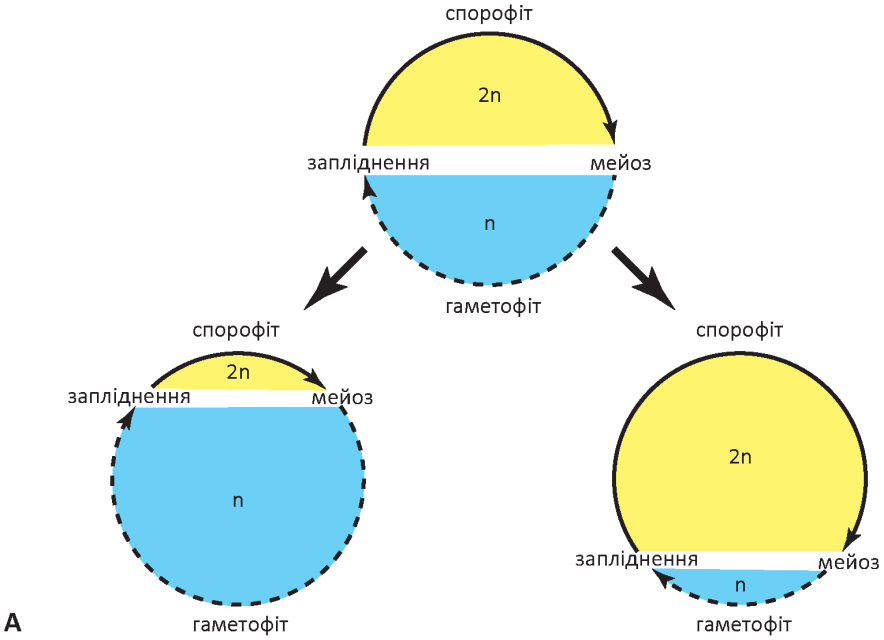
72. Еволюція циклу відтворення вищих рослин

Існує дві основні гіпотези еволюції життєвого циклу вищих рослин – модифікаційна й інтеркаляційна (Тимонин и Филин 2009).

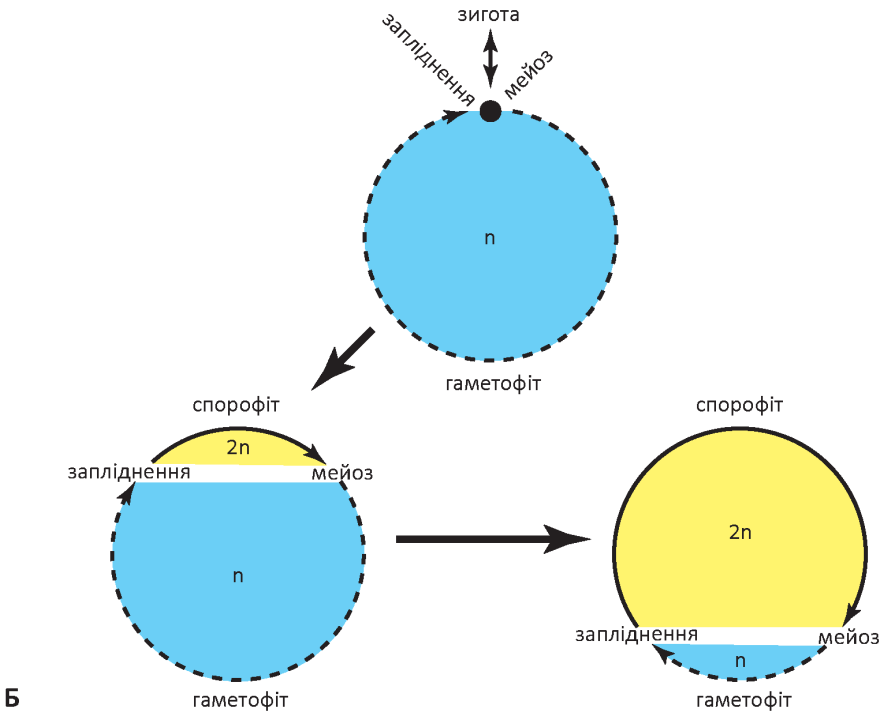
Модифікаційна гіпотеза припускає, що вищі рослини пішли від невизначеної групи водоростей з ізоморфним (спорофіт і гаметофіт однакові) життєвим циклом. Під час еволюції в одних вищих рослин ускладнився гаметофіт, а спорофіт редукувався. А в інших, навпаки, редукувався гаметофіт. Ця гіпотеза останнім часом зазнала нищівної критики.

Інтеркаляційна гіпотеза припускає, що вищі рослини походять від більш просунутих водоростей або подібних їм організмів з зиготичною редукцією. Ці організми існували в пересихаючих водоймах і не могли статево розмножуватися без води, тому розмножувалися здебільшого апланоспорами. Перевагу отримували ті організми, у яких зигота перед тим, як утворити спори, кілька разів ділилася на багато клітин, із яких згодом і сформувався спорофіт, повністю залежний від гаметофіта. Пізніше спорофіт еволюціонував і почав домінувати в життєвому циклі.

Рис. 37. Модифікаційна (**А**) та інтеркаляційна (**Б**) гіпотези еволюції циклу відтворення вищих рослин ▸ згідно з Тимонин и Филин (2009) зі змінами.


спорофіт
2n
запліднення
мейоз
n
гаметофіт
спорофіт
2n
запліднення
мейоз
n
гаметофіт
спорофіт
2n
запліднення
мейоз
n
гаметофіт

А


зигота
запліднення
мейоз
n
гаметофіт
спорофіт
2n
запліднення
мейоз
n
гаметофіт
спорофіт
2n
запліднення
мейоз
n
гаметофіт

Б

73. Статеве розмноження вищих рослин

Розмноження – це сукупність процесів, що приводять до відтворення і збільшення кількості особин певного виду, формування нових нащадків або клонів. У вищих рослин розрізняють генеративний (статеве і безстатеве розмноження) і вегетативний способи розмноження. Під час **генеративного** розмноження відбувається закономірна зміна **генерацій** (поколінь), а під час **вегетативного** розмноження такого чергування не відбувається, і ми маємо справу фактично з клонами (перевтіленнями) одного й того самого організму (рослини). Тому інколи говорять про формальне безсмертя організмів, які розмножуються вегетативно.

Статеве розмноження вищих рослин відбувається внаслідок злиття різностатевих гаплоїдних гамет, у результаті чого формується диплоїдна зигота і розвивається диплоїдний спорофіт.

Гамети більш примітивних вищих рослин формуються у спеціалізованих органах – **гаметангіях**. Чоловічі гаметангії (**антеридії**) містять сперматогенну тканину, з якої розвиваються рухомі чоловічі гамети – **сперматозоїди**. У просунутих вищих рослин чоловічі гамети представлені нерухомими, але складніше організованими **сперміями**.

Жіночі гаметангії (**архегонії**) спорових і голонасінних містять **яйцеклітину** і **канальцеві клітини**. Канальцеві клітини у зрілому архегонії піддаються автолізу і формують слиз, яким пересуваються сперматозоїди.

У насіннєвих рослин антеридії редуковані (у голонасінних присутні лише антеридіальні клітини). В голонасінних зазвичай присутні два архегонії, які розміщуються поруч. А в покритонасінних архегонії відсутні взагалі. Тут формується особливий жіночий гаметофіт (**зародковий мішок**), представлений в більшості випадків семиклітинною восьмиядерною структурою. Згідно із **гіпотезою Гофмейстера**, яйцеклітина і дві синергіди зародкового мішка покритонасінних гомологічні архегонію, а дві антиподи – вегетативним клітинам жіночого заростка, тоді як вторинне ядро (диплоїдна центральна клітина) виникло в процесі еволюції незалежно. Згідно з іншою **гіпотезою Порша**, зародковий мішок покритонасінних відповідає двом редукованим архегоніям, що розвернуті один від одного. Згідно з цією гіпотезою, один з архегоніїв представлений яйцеклітиною, двома синергідами (гомологічними шийковим канальцевим клітинам) і одним з ядер центральної клітини (гомологічним черевцевій канальцевій клітині). А другий архегоній представлений трьома антиподами (одна з яких гомологічна редукованій яйцеклітині, а дві інші – шийковим канальцевим клітинам) і одним з ядер центральної клітини (гомологічне черевцевій канальцевій клітині).

Для всіх вищих рослин характерна **оогамія** – статевий процес зі злиттям великої нерухомої яйцеклітини з дрібнішими чоловічими гаметами. При цьому запліднення сперматозоїдами називається **зоїдогамією**, а сперміями – **сифоногамією** (оскільки нерухомі спермії до яйцеклітини пересуваються по пилковій трубці).

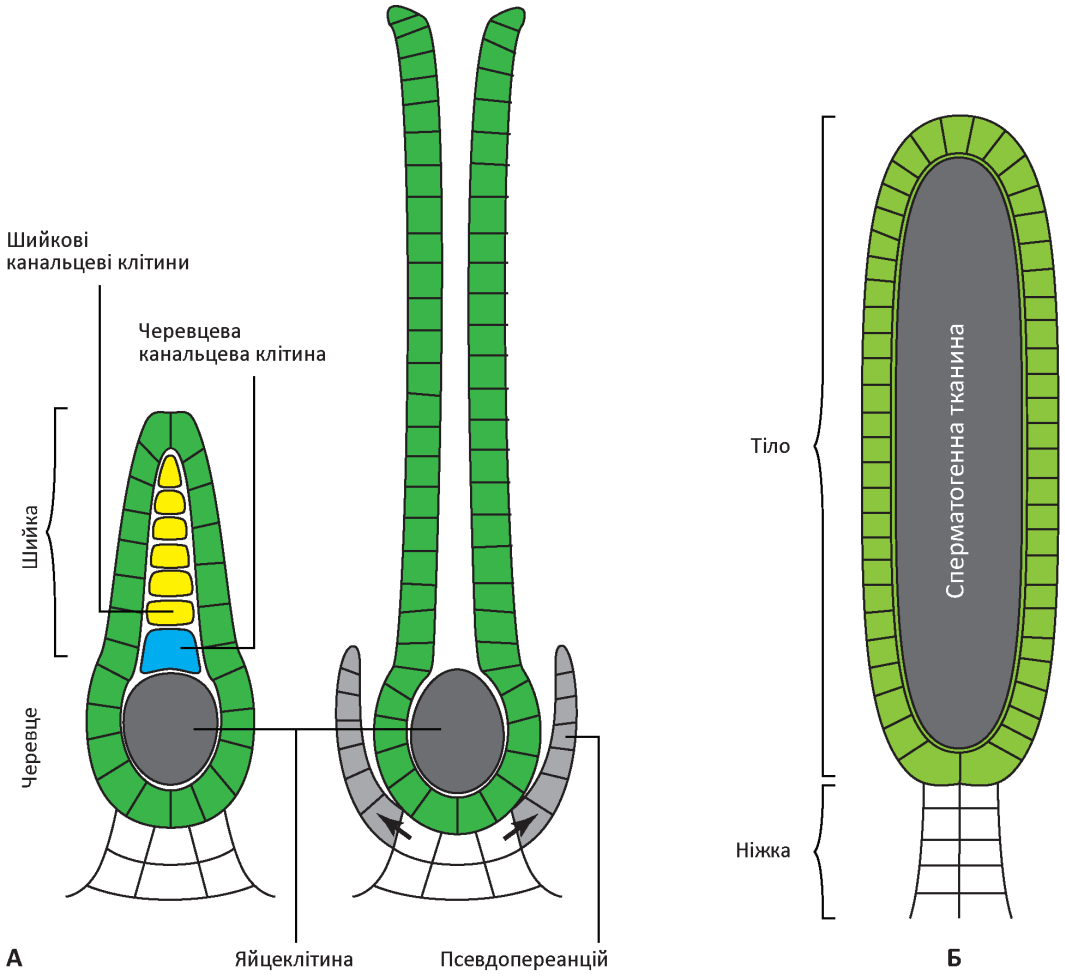


Рис. 38. Будова незрілого та зрілого архегонія (**А**) та антеридія (**Б**).

74. Безстатеве розмноження вищих рослин

Безстатеве розмноження відбувається за рахунок гаплоїдних мейоспор, із яких розвиваються гаплоїдні гаметофіти (**заростки**). Спори формуються у спеціалізованих органах – **спорангіях**.

Спорангії більшості вищих рослин розвиваються з кількох протодермальних клітин і називаються **еуспорангіями**, тоді як у папоротеподібних спорангії розвиваються з єдиної клітини й називаються **лептоспорангіями**. В обох випадках спорангії багатоклітинні і мають: а) багатошарову (еуспорангії) або одношарову на момент дозрівання спор (лептоспорангії) **стінку спорангія**, яка захищає спори від висихання; б) **тапетум** – стерильну тканину, що вистилає стінки спорангія зсередини і бере участь у живлені спор та формуванні їхніх оболонок; в) **археспоріальну тканину**, що заповнює спорангій і формує **спороцити**, із яких шляхом мейозу формуються тетради мейоспор.

Спорангії можуть формувати щільні скупчення – **соруси**, або ж навіть зростатися у **синангії**. Спорангії зазвичай розташовуються на певних визначених ділянках тіла рослини, які морфологічно відрізняються від інших її частин. Переважно спорангії розміщуються на спеціалізованих листках, що називаються **спорофілами**, або ж на різноманітних спеціалізованих утворах, які умовно називають **спорангіофорами**. Жіночі спорангії разом зі спорангіофілами або спорангіофорами інколи називають **фруктифікаціями** (Тимонин и Филин 2009).

Розрізняють рівноспорові й різноспорові рослини. У **рівноспорових** рослин усі спори формуються однакових розмірів (**ізоспорія**) і розвиваються у двостатеві гаметофіти. Інколи у рівноспорових рослин також розвиваються різностатеві гаметофіти, але їхня стать детермінується лише під час проростання спори. У **різноспорових** рослин формуються мікро- й макроспори (**гетероспорія**), які не лише відрізняються за розмірами, а й розвиваються у відмінні чоловічі і жіночі гаметофіти відповідно.

У найбільш еволюційно просунутих вищих рослин, насіннєвих рослин, гаметофіт існує все життя в тілі материнського спорофіта і не є окремим самостійним організмом. Водночас для цієї групи рослин характерний більш складний спосіб розмноження – **насіннєвий**. Хоча, слід мати на увазі, що ці рослини не розмножуються, а лише поширюються насінинами, тому використання цього терміну не завжди є коректним.

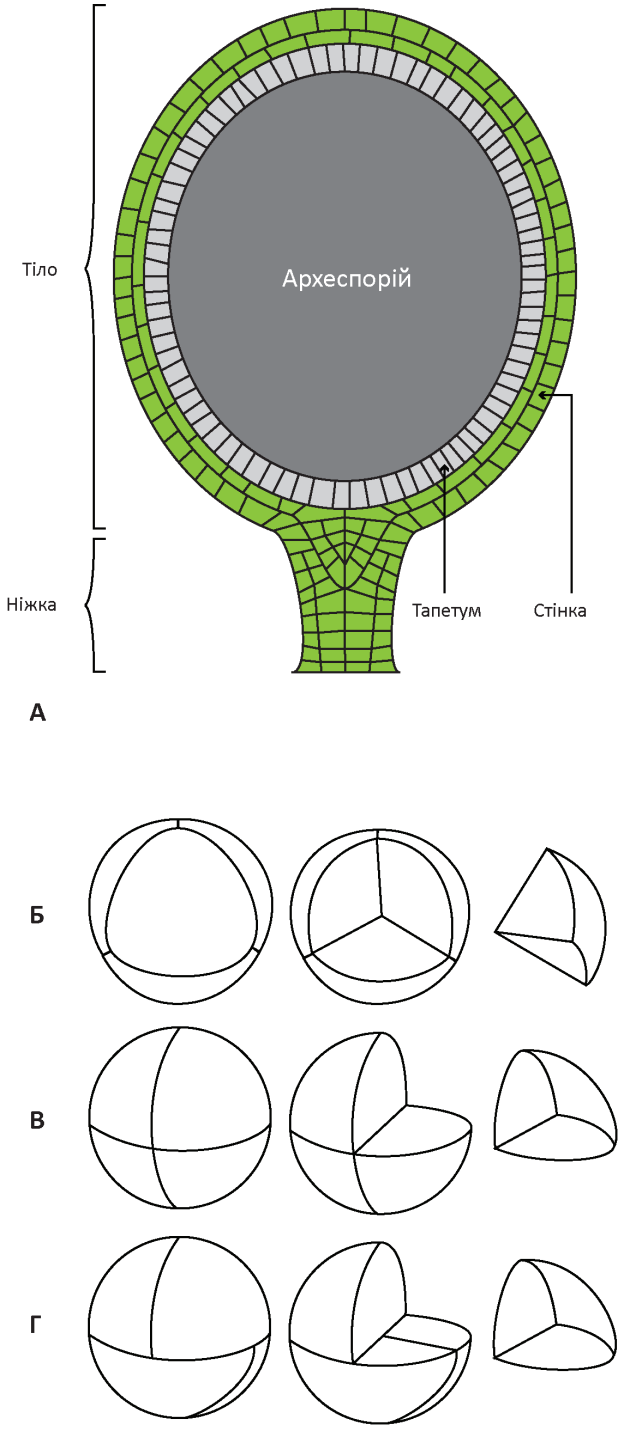


Рис. 39. Будова еуспорангія (**А**) та основні типи тетрад спор вищих рослин (**Б-Г**). **Б** – тетраедрична тетрада; **В** – ізобілатеральна (тетрагональна) тетрада; **Г** – хрестоподібна (декуссатна) тетрада.

75. Вегетативне розмноження вищих рослин

Вегетативне розмноження вищих рослин відбувається спеціалізованими або неспеціалізованими фрагментами вегетативного тіла, унаслідок чого формуються **клони** (генетично ідентичні організми) материнського організму. Вегетативне розмноження рослин передусім базується на високій здатності рослин до **регенерації** – відновлення втрачених частин тіла або навіть відтворення цілого організму з окремого фрагменту. Цікавим є те, що часто менше просунутий організм має більшу здатність до регенерації.

Вегетативне розмноження може бути **природним** і **штучним**.

Розрізняють чотири **основні типи природного вегетативного розмноження**: неспеціалізоване, партикуляцію, сарментацію та вегетативну діаспорію.

Неспеціалізоване вегетативне розмноження відбувається будь-якими неспеціалізованими частинами вегетативного тіла рослин, інколи як посттравматична реакція. Прикладом такого розмноження можна назвати ефективне вкорінення пагонів верби, природне перегнивання й розпадання протонеми або талому в мохоподібних, руйнування відмерлих ділянок повзучих і полеглих пагонів у плавунів та деяких голонасінних, розпадання неспеціалізованих епігеогенних кореневищ папоротеподібних та покритонасінних.

Партикуляція відбувається шляхом природного відмирання і руйнування кореня, каудекса або кореневища, унаслідок чого материнська рослина розпадається на кілька самостійних фрагментів – **партикул**.

Сарментація відбувається шляхом відокремлення нових особин від материнської після їх укорінення. Сарментація зазвичай відбувається за рахунок спеціалізованих органів, які виносять майбутні нові організми на відстань від материнського – відводків, столонів тощо.

Вегетативна діаспорія передбачає формування на материнській рослині будь-яких утворів вегетативного розмноження – **вегетативних діаспор**. До вегетативної діаспорії відносять, зокрема, розмноження виводковими бруньками, виводковими тільцями, цибулинками та ін. В окремих рослин на їхньому тілі формуються численні дрібні, але повноцінні рослинки з розвинутими всіма органами, які можуть відокремлюватися й самостійно вкорінюватися. Такий тип діаспорії називають **вівіпарією**, а рослини – **живородними**.

Штучне вегетативне розмноження передбачає використання як природних способів, так і способів, які у природі не трапляються або ж відбуваються вкрай рідко – які розробила людина. До особливих типів штучного вегетативного розмноження можна віднести розмноження діленням (куща, бульб, кореневищ, коренів), пагоновими відводками, живцями (пагоновими, листковими, кореневими тощо), щепленням (пагоновими живцями і бруньками) і культурами тканин.

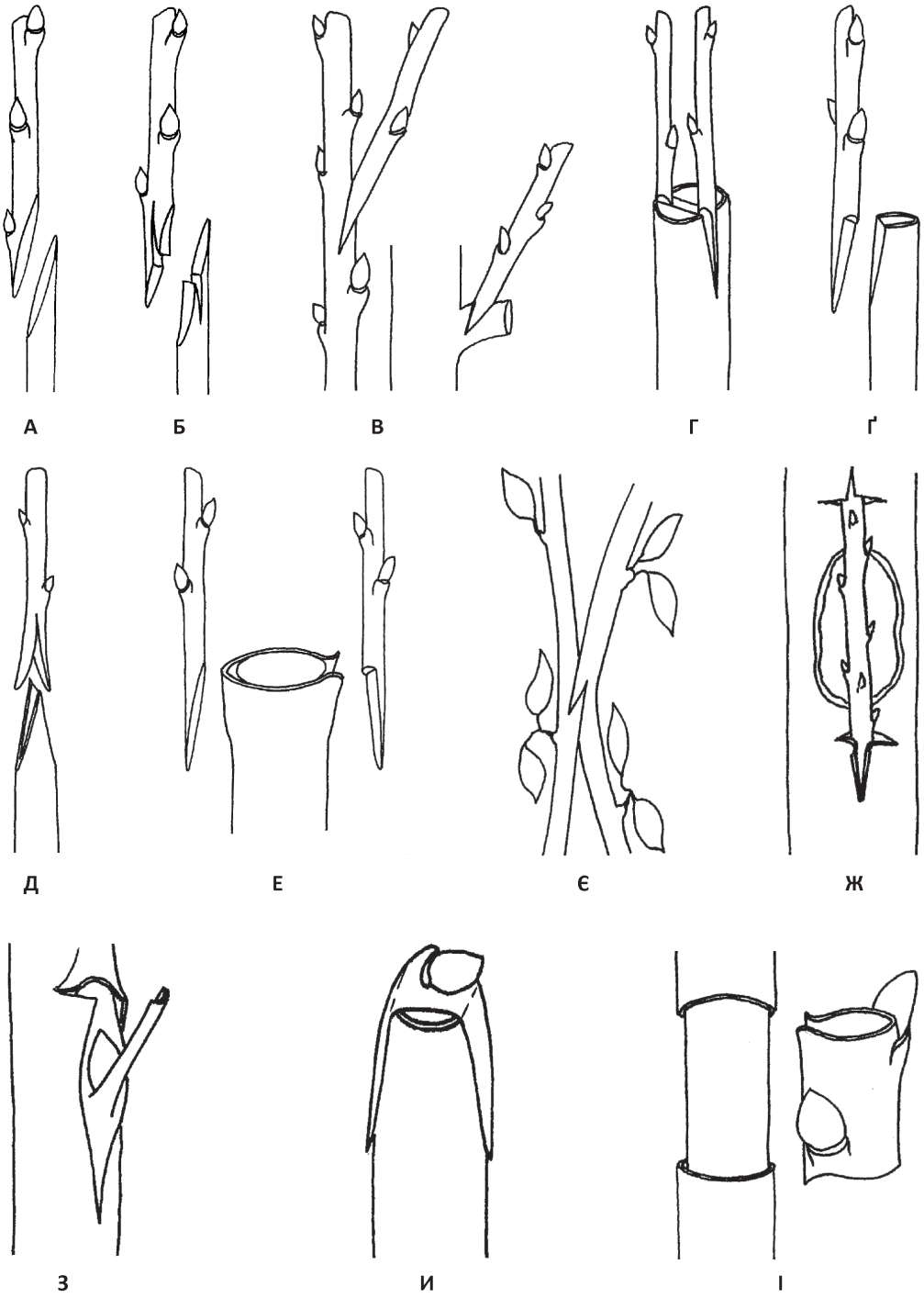


Рис. 40. Основні способи щеплення пагоновими живцями (**А-Ж**) та бруньками (**З-І**): **А** – метод простого копулірування; **Б** – метод покращеного копулірування; **В** – варіанти бокового щеплення; **Г** – щеплення в розщіп; **Ґ, Д** – щеплення накладанням; **Е** – варіанти щеплення під кору; **Є** – облактирування; **Ж** – варіант посттравматичного щеплення; **З** – окулірування; **И** – щеплення брунькою сідлом; **І** – найча.

76. Походження й еволюція вищих рослин

Згідно із сучасними уявленнями, клада Viridiplantae (зелені рослини) приблизно 1200-750 млн. років тому розділилася на дві незалежні клади – Chlorophyta і Streptophyta. Представники клади Chlorophyta – це здебільшого морські організми. Тоді як клада Streptophyta об'єднує більш різноманітні організми, у тому числі так звані стрептофітні водорості й ембріофіти (вищі або наземні рослини). **Стрептофітні водорості** (Streptophyte algae або Streptophyta sensu Becker et Marin) інколи об'єднують у парафілетичну групу Charophyta (Kenrick & Crane 1997a, 1997b; Magallón & Hilu 2009).

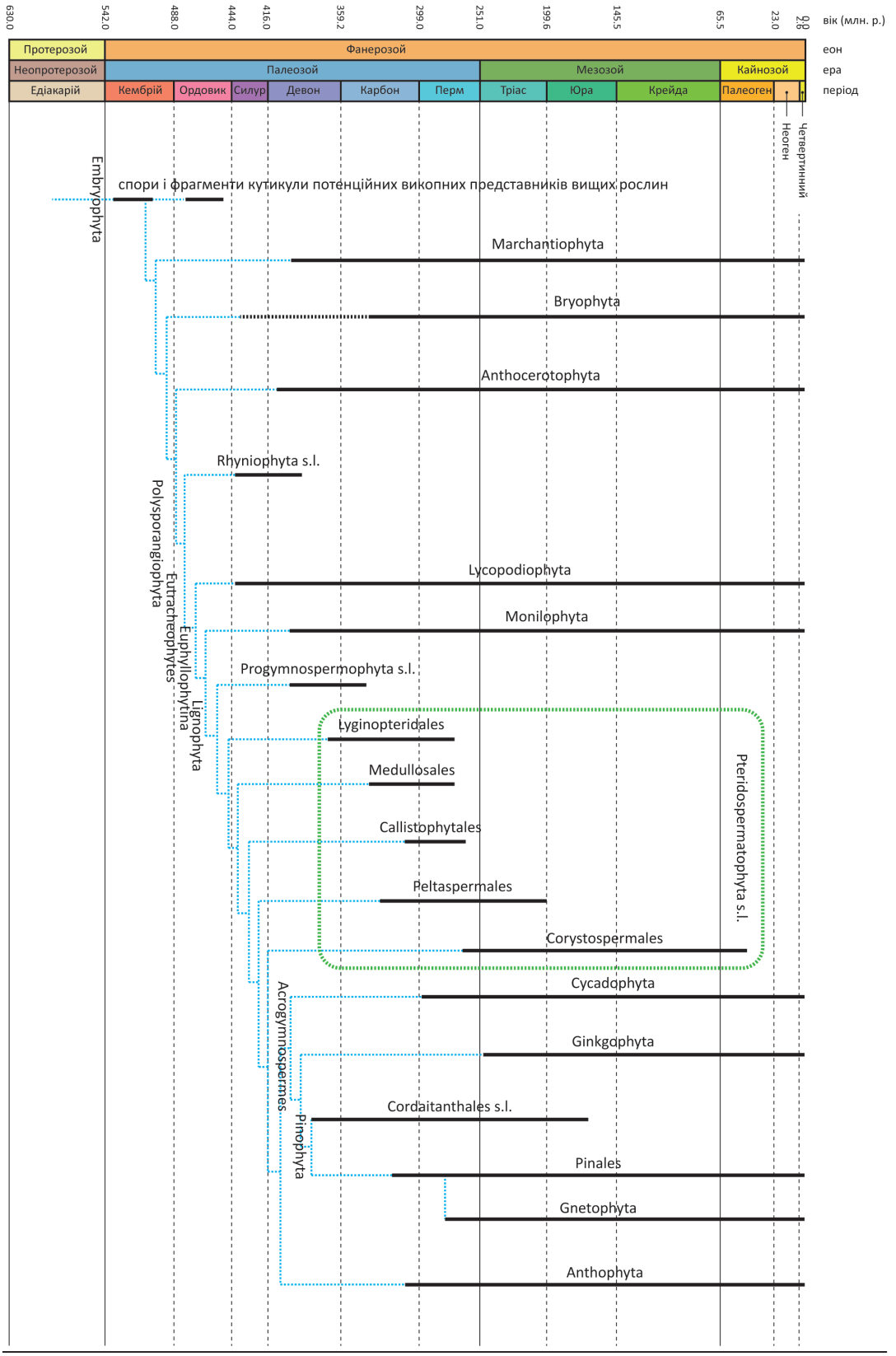
Існує кілька **гіпотез походження ембріофітів**. Зокрема, якийсь час припускали, що ембріофіти можуть походити **від бурих водоростей**, про що свідчила наявність у деяких бурих водоростей чіткого чергування поколінь і гетероморфного циклу розвитку, а також складне розчленування тіла та його часткова диференціація на «тканини», наявність багатоклітинних спорангіїв і гаметангіїв (Мейер 1922). Однак у бурих водоростей є *хлорофіл c* та додатковий пігмент фукоксантин, яких не виявлено в інших рослин. Окрім того, запасною речовиною в деяких бурих водоростей є багатоатомний спирт манніт, що не притаманний іншим рослинам.

Згідно з іншою версією, ембріофіти могли піти **від зелених водоростей**, про що свідчить наявність спільних для обох груп *хлорофілів a* і *b*, основної запасної речовини – крохмалю, а також розвинутої структури пластид. Окрім того, у багатьох вищих рослин гаметофіти на ранніх стадіях розвитку мають нитчасту будову, що давало підстави припускати про їхнє походження від нитчастих зелених водоростей. Останні дослідження засвідчили, що ембріофіти виникли з прісноводної групи зелених водоростей (ймовірно, родини Charophyceae) (Lewis & McCourt 2004; Becker & Marin 2009).

Існує дві **версії щодо часу виникнення вищих рослин**. Згідно з першою, ембріофіти виникли **в Докембрії** приблизно 546,8-716,8 млн. років тому (Soltis *et al.* 2002b), а згідно з іншою версією – **у Нижньому Ордовику** лише 483-490 млн. років тому.

Ранні ембріофіти мусили пристосовуватися до нових умов життя – на суші. Вони були дрібними й доволі просто зорганізованими. Подальша їхня еволюція супроводжувалася зміною метаболізму, появою лігнінів, флавоноїдів, кутину і вта інших складних речовин. Ембріофіти успадкували складні гаметофіти від своїх предків, тоді як еволюція спорофіта починається водночас з виходом на сушу. При цьому чітко видно, що еволюція гаметофіта у вищих рослин відбувалася шляхом його спрощення, а еволюція спорофіта, навпаки, шляхом його ускладнення. Подальша еволюція була пов'язана з диференціацією й ускладненням тканин, виникненням пагона з апікальним ростом і систем його галуження, диференціацією тіла на надземну частину (пагін) і підземну (корінь), розвитком продихів та ін.

Рис. 41. Еволюція вищих рослин згідно з Holtz (2014) зі змінами. **Суцільна чорна лінія** – відомі викопні рештки; **чорний курсив** – викопні рештки фрагментарні; **синій курсив** – потенційні філогенетичні взаємозв'язки між групами; **зелений курсив** – межі групи Pteridospermatophyta s.l. ▸


630.0
542.0
488.0
444.0
416.0
359.2
299.0
251.0
199.6
145.5
65.5
23.0
2.6
0.0
вік (млн. р.)
Протерозой
Фанерозой
еон
Неопротерозой
Палеозой
Мезозой
Кайнозой
ера
Едіакарій
Кембрій
Ордовик
Силур
Девон
Карбон
Перм
Тріас
Юра
Крейда
Палеоген
Неоген
Четвертинний
період
Embryophyta
спори і фрагменти кутикули потенційних викопних представників вищих рослин
Marchantiophyta
Bryophyta
Anthocerotophyta
Rhyniophyta s.l.
Polysporangiophyta
Eutracheophytes
Euphyllophytina
Lignophyta
Lycopodiophyta
Monilophyta
Progymnospermophyta s.l.
Lyginopteridales
Medullosales
Callistophytales
Peltaspermales
Corystospermales
Pteridospermatophyta s.l.
Cycadophyta
Ginkgophyta
Acrogymnospermes
Pinophyta
Cordaitanthales s.l.
Pinales
Gnetophyta
Anthophyta

77. Життєві стратегії рослин

Життєва стратегія рослин – узагальнене поняття, що характеризує особливості взаємодії рослин з усією сукупністю чинників навколишнього середовища, зокрема специфіку уникнення несприятливих умов.

За життєвою стратегією рослини можна поділити на однорічні, дворічні, малорічні й багаторічні, вічнозелені і літньозелені рослини, а також виокремити **ефемери** (рослини, які швидко проходять життєвий цикл за короткий період сприятливих умов і переживають несприятливий період у формі діаспор – зазвичай насінин) та **ефемероїди** (рослини, які переживають несприятливий період у формі підземних спочиваючих органів – цибулин, бульб, кореневищ і т.д.) та інші категорії.

За **системою Макартура**, виокремлюють дві основні життєві стратегії рослин: **К-стратегія** – розвиток рослин із високою індивідуальною стійкістю за рахунок морфо-функціональних адаптацій, але з порівняно низьким репродуктивним потенціалом; **r-стратегія** – інтенсифікація репродуктивних процесів, за рахунок чого розвивається багато нащадків, що й забезпечує стійке існування виду за порівняно низької стійкості окремих індивідів.

Життєві стратегії організмів також можна класифікувати за **системою Раменського**, яка практично тотожна **системі CSR-стратегій Грайма**. За цими системами виокремлюють три основні групи рослин:

а) **віоленти** або **C** (competitors) – висококонкурентні види, які приурочені до багатих біотопів і безпосередньо формують умови існування для інших видів. Ці рослини реалізують К-стратегію за Макартуром. Зазвичай це довговічні і швидкоростучі рослини, які, однак, погано переносять будь-які зміни в біотопі.

б) **патієнти** або **S** (stress-tolerant) – високостійкі рослини, пристосовані до росту в екстремальних умовах з обмеженими ресурсами. Ці рослини теж реалізують К-стратегію за Макартуром. Зазвичай це теж довговічні, але повільноростучі рослини, що також погано переносять порушення біотопів. Виокремлюють **екотопічні патієнти**, які населяють оліготрофні біотопи і **фітоценотичні патієнти**, які населяють біотопи з віолентами в умовах їх пресингу.

в) **експлеренти** або **R** (ruderals) – швидкоростучі рослини, які споживають значну кількість ресурсів, але не витримують конкуренції з іншими групами. Ці рослини пристосовані до існування або на порушених біотопах, на яких ще немає віолентів (короткотривалі, реалізують r-стратегію), або ж у біотопах з віолентами, але тоді період їх вегетації припадає на період спокою віолентів (довготривалі, реалізують К-стратегію, часто є ефемероїдами).

Окрім зазначених вище трьох груп CSR-стратегії, Грайм згодом виокремив чотири проміжні групи й об’єднав їх у **трикутник Грайма**.

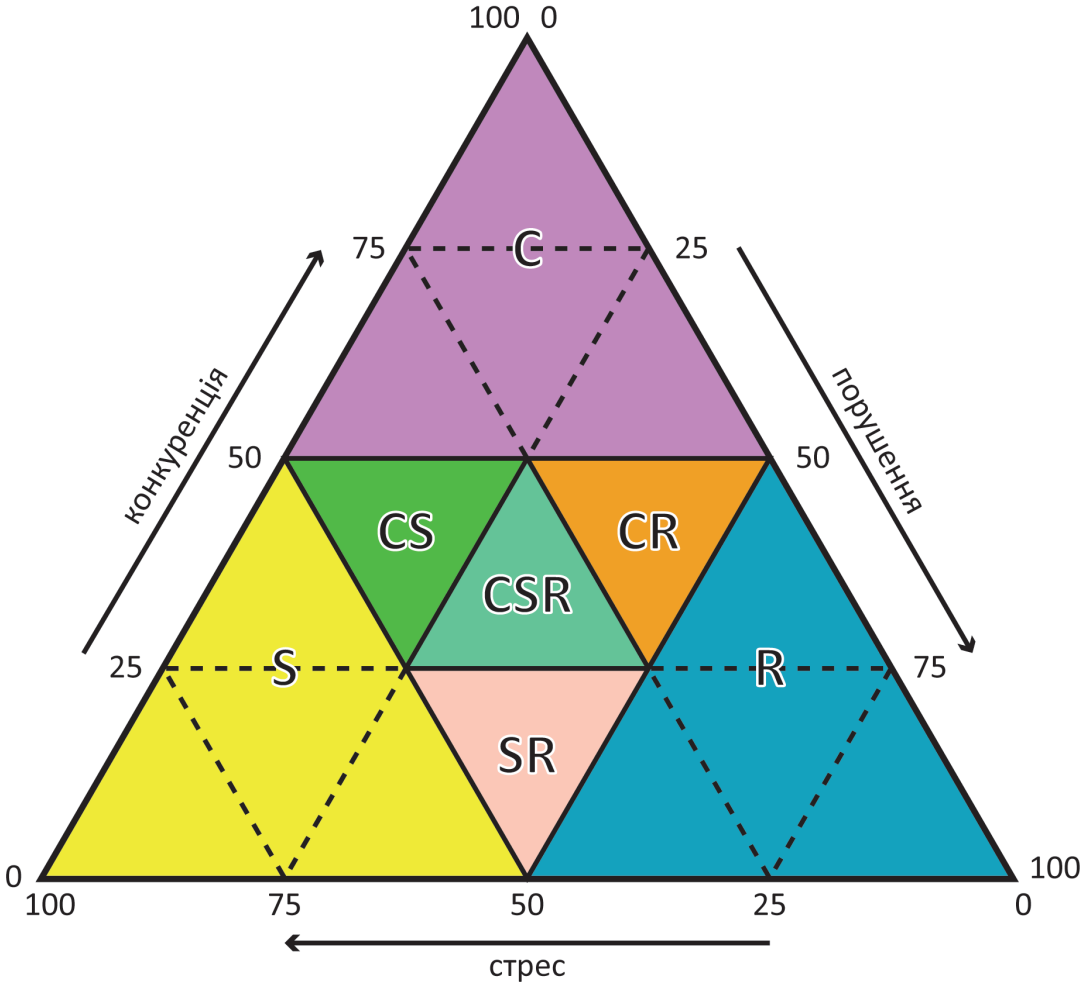


Рис. 42. Трикутник Грайма.

78. Основні екологічні групи автотрофних рослин

Екологічні групи рослин – це групи, що мають схожі риси пристосування до дії певного лімітуючого фактора середовища. Виокремлюють багато різних екологічних груп рослин, а їхні класифікації в окремих випадках є доволі детальними. Проте основні групи виділяють за відношенням до температури, вологи, світла, субстрату. Слід зауважити, що екологічні групи міксотрофних рослин розглядають окремо.

За відношенням до температури виділяють:

1. **Мегістотерми** (дуже жаростійкі) – ростуть при температурах, часто вищих від 30˚С, при середньорічній температурі >30˚С;
2. **Мегатерми** (жаростійкі) – ростуть при стабільній температурі від 20˚С до 30˚С і не витримують зниження температури нижче ніж 5˚С, при середньорічній температурі >18˚С;
3. **Мезотерми** (теплолюбні) – ростуть при температурі від 10˚С до 40˚С, витримують легкі заморозки до -5˚С, при середньорічній температурі ~10˚С;
4. **Мікротерми** (холодостійкі) – ростуть при температурі, близькій до 0˚С, і здатні витримувати заморозки до -20˚С, при середньорічній температурі <5˚С;
5. **Гекістотерми** (дуже холодостійкі) – ростуть при температурі, значно нижчій від 0˚С, при середньорічній температурі <0˚С.

За відношенням до вологи виділяють:

1. **Ксерофіти** – рослини посушливих оселищ із недостатнім зволоженням:

а) **сукуленти** – рослини, адаптовані до накопичення вологи;

б) **склерофіти** – рослини, адаптовані до якомога меншого випаровування вологи;

2. **Мезофіти** – рослини оселищ із помірним зволоженням і помірною температурою;
3. **Гігрофіти** – наземні рослини оселищ із підвищеною вологістю повітря;
4. **Гелофіти** – частково водні, прибережно-водні або ж заплавні вкорінені рослини, які є проміжною групою між власне водними і наземними рослинами;
5. **Гідрофіти** – власне водні рослини:

а) **гідатофіти** – повністю занурені рослини, інколи з плаваючими листками;

б) **аерогідатофіти** – напівзанурені рослини з листками, винесеними над рівнем води;

в) **реофіти** – рослини протічних водойм на кшталт струмків і гірських потоків.

За відношенням до освітлення виділяють:

1. **Геліофіти** – світлолюбні;
2. **Сціогеліофіти** – світлолюбні рослини, які витримують затінення;
3. **Геліосціофіти** – тінелюбні рослини, які добре переносять короткотривале освітлення;
4. **Сціофіти** – тінелюбні рослини.

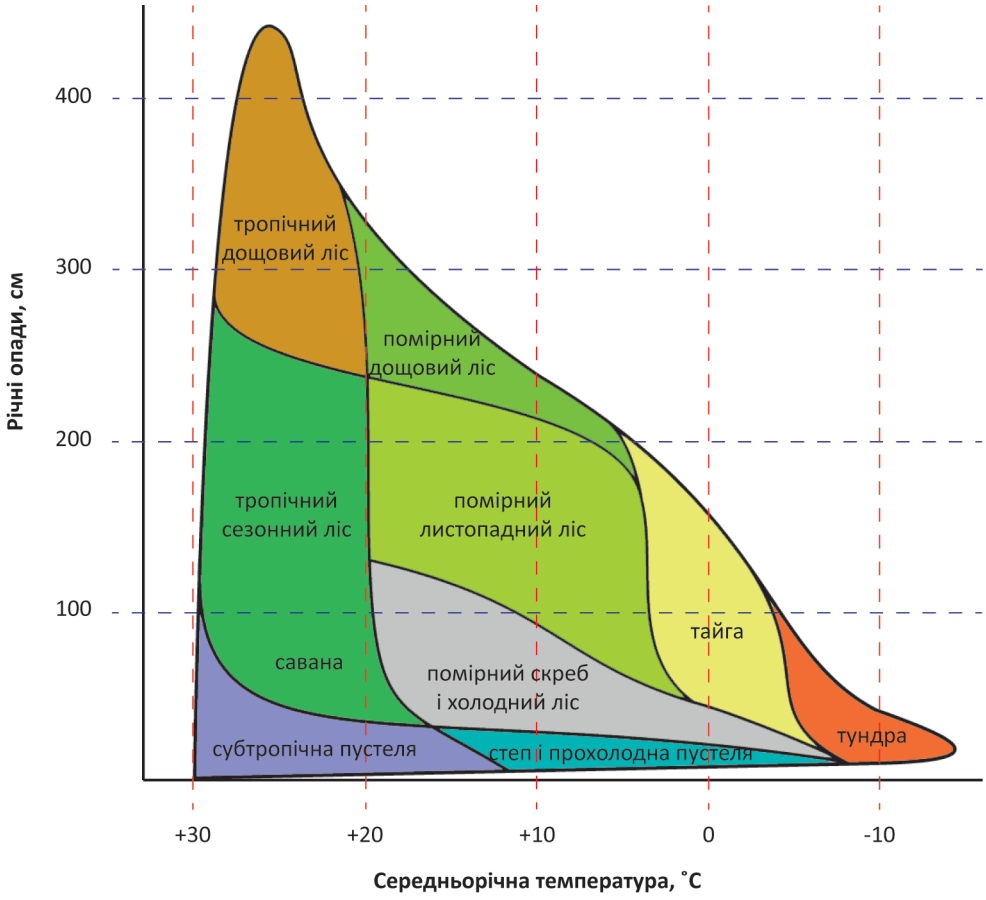


Рис. 43. Основні природні наземні біоми (**біом** – це неперервна сукупність територій із подібними природно-кліматичними умовами, що відрізняється сталим набором біоценозів) за Whittaker (1975) зі змінами згідно з Ricklefs (2000).

79. Основні екологічні групи автотрофних рослин (закінчення)

За відношенням до субстрату виділяють:

1. **Літофіти** (**петрофіти**) – рослини, адаптовані до життя в розщелинах скель і кам'янистих осипах:

а) **Епіліти** – рослини, які поселяються на поверхні каменів;

б) **Літофагофіти** – рослини, які активно занурюються в камінь, руйнуючи його;

в) **Хазмофіти** – рослини, які поселяються на детриті й первинних ґрунтах у зануреннях і тріщинах скель та каменів;

2. **Псамофіти** – рослини рухливих і піщаних субстратів;

3. **Епіфіти** – рослини, пристосовані до росту на інших рослинах, зазвичай на стовбурах і гілках дерев та кущів;

4. **Оксилофіти** – рослини ґрунтів, бідних на мінеральні солі;

5. **Галофіти** – рослини ґрунтів, багатих на мінеральні солі, зокрема хлориди і сульфати:

а) **криптогалофіти** (солевидільні галофіти) – рослини, які активно виводять надлишок солей;

б) **еугалофіти** (соленакопичувальні галофіти) – рослини, які накопичують надлишок солей у спеціалізованих тканинах, за рахунок чого інколи їх називають **галосукулентами**;

в) **глікогалофіти** (солевідштовхувальні галофіти) – завдяки особливостям ризодерми практично не поглинають солі;

6. **Олігофіти** – рослини субстратів, бідних на поживні речовини;

7. **Нітрофіли** – рослини ґрунтів, багатих на азот;

8. **Кальцефіли** – рослини ґрунтів, багатих на кальцій.

За відношенням до кислотності субстрату виділяють:

1. **Гіперацидофіли** – рослини, які ростуть на ґрунтах із pH <3,7;

2. **Перацидофіли** – рослини, які ростуть на ґрунтах із pH 3,7-4,5;

3. **Ацидофіли** – рослини, які ростуть на ґрунтах із pH 4,5-5,5;

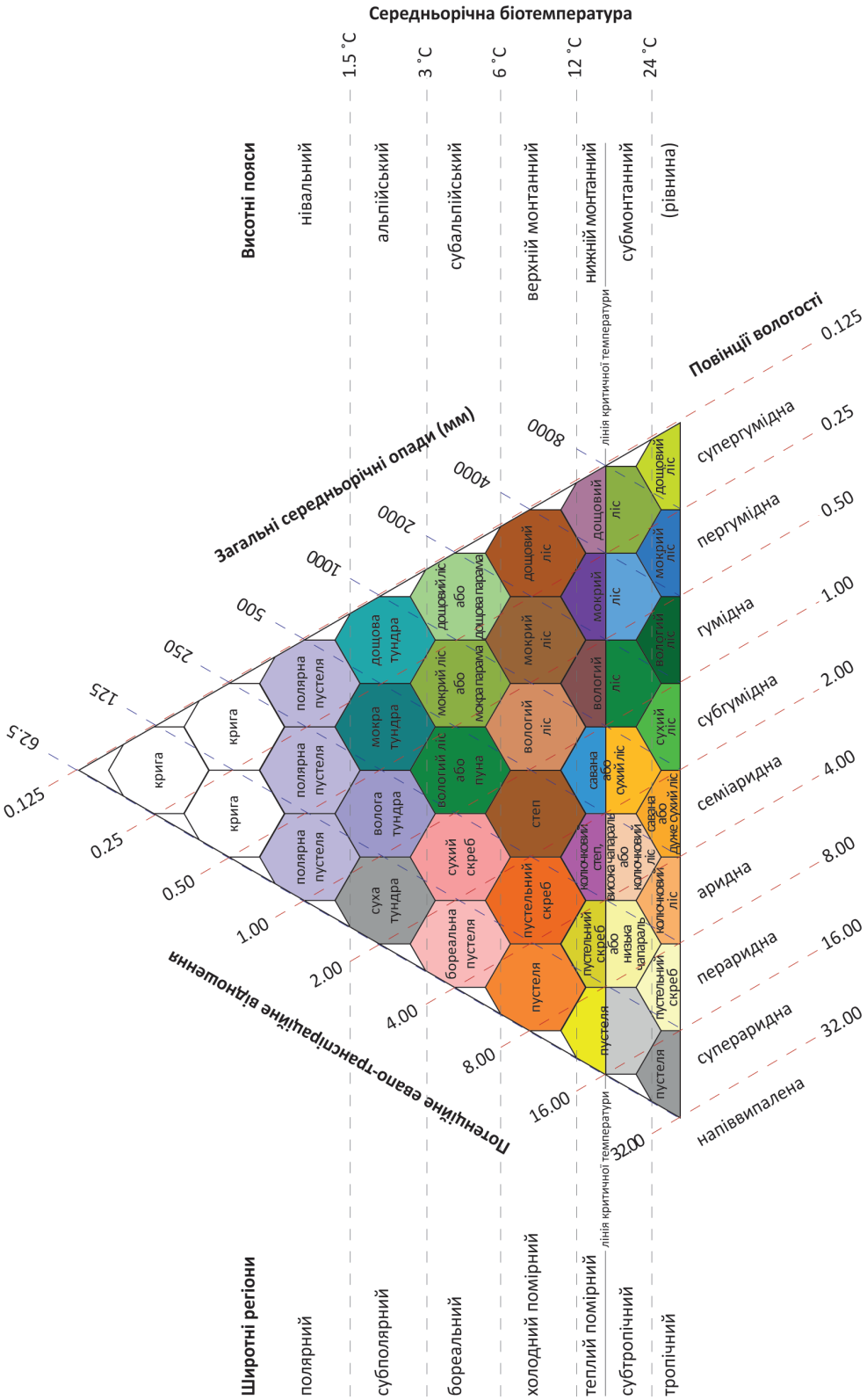
4. **Субацидофіли** – рослини, які ростуть на ґрунтах із pH 5,5-6,5;

5. **Нейтрофіли** – рослини, які ростуть на ґрунтах із pH 6,5-7,0;

6. **Базифіли** – рослини, які ростуть на ґрунтах із pH 7,0-8,0;

7. **Гіпербазифіли** – рослини, які ростуть на ґрунтах із pH >8,0.

Рис. 44. Система життєвих зон Холдриджа (Holdridge 1947, 1967; Holdridge *et al.* 1971) із доповненнями (Harris 1973; Halasz 2007) та змінами. Базується на гіпотезі, що тип рослинності і ґрунту безпосередньо залежать від кліматичних умов, а саме трьох основних параметрів: загальної середньорічної кількості опадів, **біотемператури** (середньорічна температура без урахування значень нижчих від нуля, при яких вегетація припиняється) і **потенційного евапо-транспіраційного відношення** (відношення максимальної кількості води, що може випаритися з поверхні ґрунту і унаслідок транспірації рослин за умови її надлишку, до загальної кількості реальних опадів). Містить 38 основних життєвих зон, що частково відповідають біомам. Широко застосовують у дослідженнях тропічних і субтропічних регіонів. ▸


Середньорічна біотемпература
1.5 °C
3 °C
6 °C
12 °C
24 °C
Висотні пояси
нівальний
альпійський
субальпійський
верхній монтанний
нижній монтанний
субмонтанний
(рівнина)
Загальні середньорічні опади (мм)
Повінції вологості
Потенційне евапо-транспіраційне відношення
Широтні регіони
полярний
субполярний
бореальний
холодний помірний
теплий помірний
субтропічний
тропічний
лінія критичної температури
крига
полярна пустеля
дощова тундра
мокра тундра
волога тундра
суха тундра
дощовий ліс або дощова парама
мокрий ліс або мокра парама
вологий ліс або пуна
сухий скреб
бореальна пустеля
дощовий ліс
мокрий ліс
вологий ліс
степ
пустельний скреб
пустеля
савана або сухий ліс
колючковий степ, висока чапараль або колючковий ліс
пустельний скреб або низька чапараль
сухий ліс
савана або дуже сухий ліс
колючковий ліс
супергумідна
пергумідна
гумідна
субгумідна
семіаридна
аридна
пераридна
супераридна
напіввипалена
0.125
0.25
0.50
1.00
2.00
4.00
8.00
16.00
32.00
62.5
125
250
500
1000
2000
4000
8000

80. Класифікація екологічних груп рослин за Я.П. Дідухом

Слід відзначити, що наведені вище основні екологічні групи рослин не є вичерпними. Окрім того, існують різні підходи до визначення їхніх меж. Однією з найбільш детально пропрацьованих є класифікація екологічних груп рослин флори України Я.П. Дідуха (Дідух 2000), яку частково наводимо далі:

Висотна поясність: а) **водна** (-10-0 м н.р.м.); б) **літоральна** (0-10 м н.р.м.); в) рівнинна (10-300 м н.р.м.); г) **субмонтанна** (300-700 м н.р.м.); д) **монтанна** (700-1200 м н.р.м.); е) **субальпійська** (1200-1800 м н.р.м.); є) **альпійська** (>1800 м н.р.м.).

Кислотний режим ґрунту (*Rc*): а) **гіперацидофіли** (pH<3,7); б) **перацидофіли** (pH 3,7-4,5); в) **ацидофіли** (pH 4,5-5,5); г) **субацидофіли** (pH 5,5-6,5); д) **нейтрофіли** (pH 6,5-7,1); е) **базифіли** (pH 7,2-8,0); є) **гіпербазифіли** (pH>8,0).

Сольовий режим ґрунту (*Tr*): а) **оліготрофи** (**вміст солей** у ґрунті (S) 30-80 мг/л, без вмісту у ґрунті йонів HCO_3^-, SO_4^{2-}, Cl^-); б) **семіоліготрофи** (S=75-100 мг/л, без HCO_3^-, SO_4^{2-}, Cl^-); в) **мезотрофи** (S=95-150 мг/л, є йони HCO_3^-, немає йонів SO_4^{2-} та Cl^-); г) **семіеутрофи** (S=150-200, є 0,04-0,16 мг/г ґрунту йонів HCO_3^-, є сліди йонів SO_4^{2-} та Cl^-); д) **еутрофи** (0,3-0,5 мг/г ґрунту йонів HCO_3^-, є сліди йонів SO_4^{2-} та Cl^-); е) **субглікотрофи** (надлишок йонів HCO_3^-, є 0,01-0,05% йонів SO_4^{2-} та Cl^-); є) **глікотрофи** (0,1-0,3% SO_4^{2-}, 0,05-0,1% Cl^-); ж) **мезогалотрофи** (~0,5% SO_4^{2-}, <0,3% Cl^-); з) **галотрофи** (<2% Cl^-); и) **супергалотрофи** (>2% Cl^-).

Освітлення (*Осв*): а) **ультрасціофіти** (ультратіньові, 1-3% освітленості); б) **сціофіти** (тіньові, 3-10% освітленості); в) **гемісціофіти** (напівтіньові, від 10% і до повного освітлення); г) **субгеліофіти** (від 40% і до повного освітлення); д) **геліофіти** (до 100% освітлення, витримують затінення до 40%).

Термоклімат (*Tm*): а) **мегатерми** (>80 ккал/см^2·рік$^{-1}$); б) **субмегатерми** (70-80 ккал/см^2·рік$^{-1}$); в) **макротерми** (60-70 ккал/см^2·рік$^{-1}$); г) **мезотерми** (50-60 ккал/см^2·рік$^{-1}$); д) **субмезотерми** (40-50 ккал/см^2·рік$^{-1}$); е) **субмікротерми** (30-40 ккал/см^2·рік$^{-1}$); є) **мікротерми** (20-30 ккал/см^2·рік$^{-1}$); ж) **субгекістотерми** (10-20 ккал/см^2·рік$^{-1}$); з) **гекістотерми** (<10 ккал/см^2·рік$^{-1}$ **сонячної радіації**).

Гідротоп (*Hd*): а) **гіперксерофіти** (рослини вкрай сухих пустельних екотопів із **промочуванням кореневмісного шару ґрунту** ($W_{пр}$) до 15-20 мм); б) **перксерофіти** (сухі напівпустельні екотопи, $W_{пр}$=25-35 мм); в) **ксерофіти** (сухі степові екотопи, $W_{пр}$=40-55 мм); г) **субксерофіти** (сухуваті лучно-степові екотопи, $W_{пр}$=60-70 мм); д) **субмезофіти** (сухуваті лісо-лучні екотопи, $W_{пр}$=75-90 мм); е) **мезофіти** (свіжі лісо-лучні екотопи, $W_{пр}$=100-145 мм); є) **гігромезофіти** (вологі лісо-лучні екотопи, $W_{пр}$=150-180 мм); ж) **гігрофіти** (сирі лісо-лучні екотопи, $W_{пр}$=185-235 мм); з) **пергідрофіти** (мокрі болотно-лісо-лучні екотопи, $W_{пр}$=270-310 мм); и) **субгідрофіти** (мокрі екотопи боліт і субальпійського поясу, $W_{пр}$=330-360 мм); і) **гідрофіти** (прибережно-водні екотопи з постійним обводненням, $W_{пр}$>360 мм); ї) **гіпергідрофіти** (водні екотопи з постійним затопленням).

Екологічний параметр	Екологічні групи
Сукцесійні ланки (*Сук*)	а) **піонерна**; б) **вторинна**; в) **умовно-корінна**; г) **клімакс-едафічна**; д) **клімаксова** рослинність.
Континентальність (*Кп*)	а) **екстраокеаністи**; б) **океаністи**; в) **субокеаністи**; г) **геміокеаністи**; д) **геміконтинентали**; е) **субконинтела**; є) **континентали**; ж) **еуконтинентали**; з) **ультраконтинентали**.
Вологість клімату (омброрежим) (*Ом*)	а) **гіпераридофіти**; б) **ортоаридофіти**; в) **еуаридофіти**; г) **семіаридофіти**; д) **мезоаридофіти**; е) **субаридофіти**; є) **субомброфіти**; ж) **мезоомброфіти**; ж) **семіомброфіти**; з) **еуомброфіти**; и) **ортомброфіти**; і) **гіперомброфіти**.
Кріорежим (*Cr*)	а) **гіперкріофіти**; б) **перкріофіти**; в) **кріофіти**; г) **субкріофіти**; д) **гемікріофіти**; е) **акріофіти**; є) **субтермофіти**; ж) **термофіти**.
Коливання режиму зволоження (*fH*)	а) **гіпергідроконтрастофоби** (рослини постійно затоплених або постійно сухих екотопів із **коефіцієнтом нерівномірності зволоження** (ω) 0,01-0,06; б) **гідроконтрастофоби** (сирі й вологі лісо-лучні екотопи зі стійким промочуванням або сухі екотопи зі спорадичним промочуванням кореневмісного шару ґрунту, ω=0,08-0,15); в) **гемігідроконтрастофоби** (свіжі лісо-лучні екотопи з нерівномірним зволоженням, проте повним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і/або талими водами, ω=0,17-0,23); г) **гемігідроконтрастофіли** (сухуваті лісо-лучні й лучно-степові екотопи з нерівномірним зволоженням і незначним промочуванням, ω=0,25-0,33); д) **гіпергідроконтрастофіли** (вкрай сухі екотопи з виражено нерівномірним промочуванням кореневмісного шару ґрунту або ж екотопи з тривалим затопленням, ω=0,41-0,47).
Широта ценотичної амплітуди (*Фтц*)	а) **стенотопи** (види, наявні в межах 1-2 союзів); б) **гемістенотопи** (у межах 1 класу); в) **геміевритопи** (у межах 2-3 класів); г) **евритопи** (у межах >3 класів).
Участь видів у ценозі	а) **асектатори** (незначна роль, проективне покриття <20%); б) **домінанти** (проективне покриття >20%); в) **едифікатори** (визначальна участь, формують фітосередовище).
Карбонатозалежність (*Са*)	а) **гіперкарбонатофоби** (рослини не ростуть на ґрунті, у якому є хоча б сліди Ca^{2+} або Mg^{2+}); б) **карбонатофоби** (<0,05% Ca^{2+} або Mg^{2+}); в) **гемікарбонатофоби** (0,05-0,5% Ca^{2+} або Mg^{2+}); г) **акарбонатофіли** (0,5-1,5% Ca^{2+} або Mg^{2+}); д) **гемікарбонатофіли** (1,5-5% Ca^{2+} або Mg^{2+}); е) **карбонатофіли** (5-10% Ca^{2+} або Mg^{2+}); є) **гіперкарбонатофіли** (>10% Ca^{2+} або Mg^{2+}).
Азотозалежність (*Nt*)	а) **анітрофіли** (рослини, які ростуть на безазотних ґрунтах); б) **субанітрофіли** (0,05-0,2% N^{3-}); в) **гемінітрофіли** (0,2-0,3% N^{3-}); г) **нітрофіли** (0,3-0,4% N^{3-}); д) **еунітрофіли** (0,4-0,5% N^{3-}); е) **гіпернітрофіли** (>0,5% N^{3-});
Гумусзалежність (*Gm*)	а) **агуміли** (рослини, які ростуть на безгумусових субстратах); б) **субагуміли** (**вміст гумусу** <150 т/га у метровому шарі); в) **мезогуміфіли** (150-400т/га у метровому шарі); г) **субгуміфіли** (500-600т/га у метровому шарі); д) **гуміфіли** (>600т/га у метровому шарі); е) **гіпергуміфіли** (ростуть на ґрунтах зі значним надлишком гумусу).
Аерація кореневої системи (*Ае*)	а) **гіпераерофоби** (коренева система розташовується у стоячій воді або мулистому дні, **порозність аерації** (Ае) <1%); б) **мегааерофоби** (прибережні і болотні субстрати, а також проточні водойми з мінімальною аерацією, Ае 1-2%); в) **аерофоби** (мокрі субстрати, Ае 3-15%); г) **субаерофоби** (вологі слабкоаеровані субстрати, Ае 20-30%); д) **геміаерофоби** (помірно аеровані сухі або вологі субстрати, Ае 35-50%); е) **субаерофіли** (добре аеровані або щебневі субстрати, Ае 55-80%); є) **аерофіли** (субстрати із розщелинами й порожнинами або які не промочуються, Ае 85-95%); ж) **гіпераерофіли** (коренева система розташована безпосередньо в повітрі, Ае 100%).

Табл. 44. Додаткові екологічні параметри та відповідні екологічні групи рослин за Дідухом (2000).

81. Екологічні групи міксотрофних рослин

Серед міксотрофних рослин розрізняють такі групи:

1. **Паразити** – поглинають поживні речовини з рослини-живителя:

а) **Ектопаразити** – основна частина тіла паразита розташовується ззовні рослини-живителя:

- **кореневі** – поглинають ресурси з коренів рослини-господаря, більшу частину життя проводять у вигляді протокорма – недиференційованого бульбоподібного тіла, закріпленого гаусторіями на коренях рослини-живителя;
- **стеблові** – поглинають ресурси із стебла рослини-живителя;

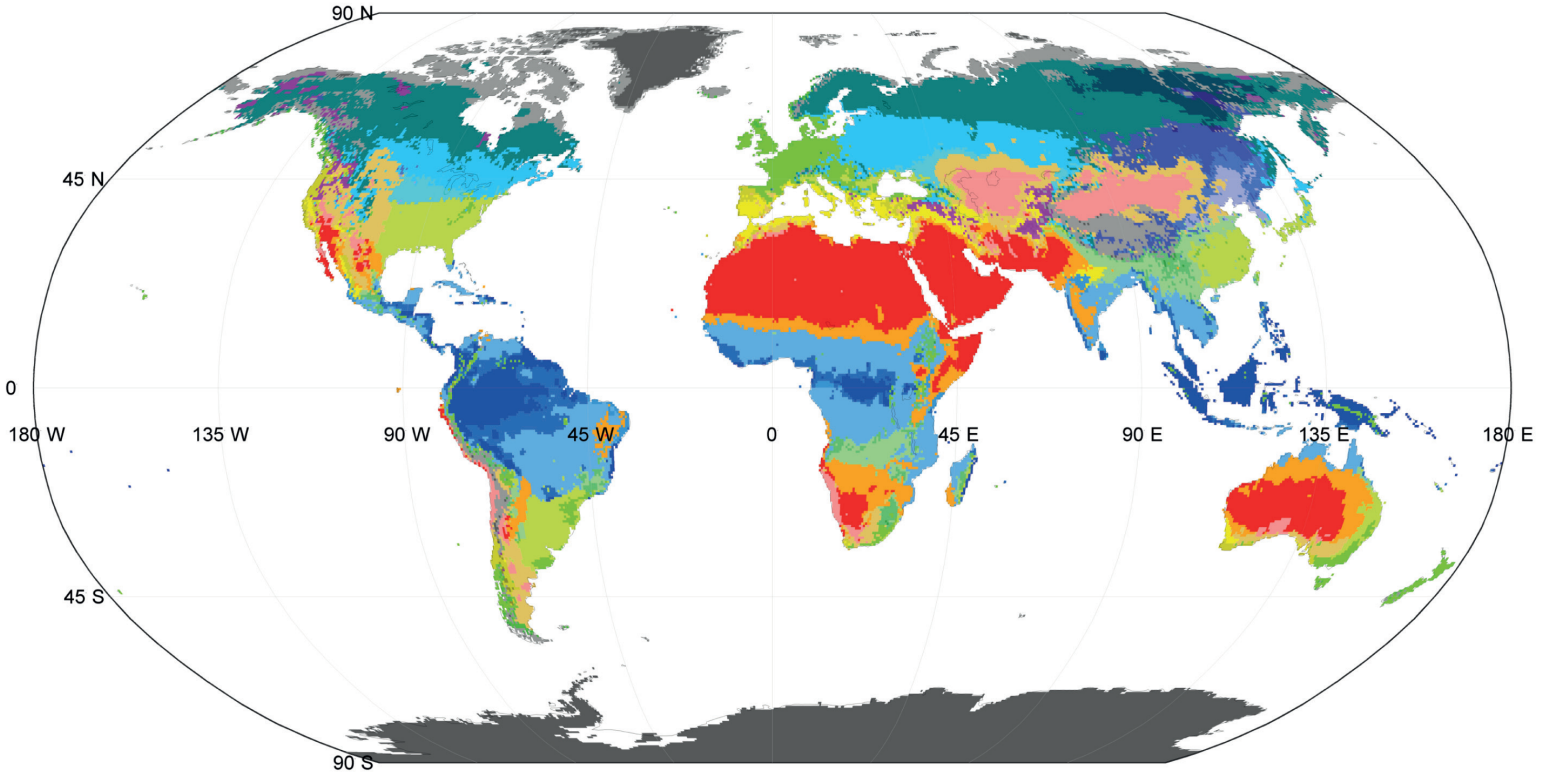
б) **Ендопаразити** – вегетативне тіло (кілька ланцюгів клітин) розташовується всередині тканин рослини-живителя, а назовні через розриви тканин виносяться лише суцвіття або квітки (наприклад, *Langsdorffia hypogaea* Mart. і *Rafflesia arnoldii* R.Br.);

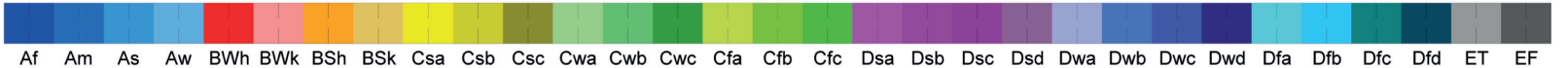
2. **Напівпаразити** – рослини, які самостійно фотосинтезують, але додатково поглинають із рослини-живителя мінеральні речовини й воду;

3. **Мікотрофні паразити** – рослини, які так чи інакше споживають гіфи грибів і синтезовані ними речовини (наприклад, орхідні та деякі вересові);

4. **Рослини-хижаки** – фотосинтезуючі рослини, які поглинають поживні речовини, передусім азот, із перетравлених за допомогою спеціального травного ферменту упійманих дрібних тварин.

Рис. 45. Класифікація клімату Кьоппена-Гейгера на основі щомісячного обрахунку температури повітря та опадів впродовж 1901-2010 років із ціною поділки у 0,5˚ (широта/довгота) за Chen & Chen (2013). Класифікація значною мірою ґрунтується на особливостях рослинного покриву і є найбільш поширеною у світі. Класифікацію розробив Кьоппен (Köppen 1884, 1918, 1919, 1931), згодом доопрацював разом із Гейгером (Köppen & Geiger 1954), і тепер її використовують у більшості сучасних праць (McKnight & Hess 2000; Kottek *et al.* 2006; Peel *et al.* 2007; Rubel & Kottek 2010). ▸





	Перша літера		Друга літера		Третя літера	
Клімат	A: тропічний	E: полярний	f: повноцінно гумідний	W: пустельний	h: жаркий аридний	c: з прохолодним літом
	B: посушливий		m: мусонний	S: степовий	k: холодний аридний	d: з холодним літом
	C: помірний		s: з посушливим літом	T: тундровий	a: з жарким літом	
	D: континентальний		w: з посушливою зимою	F: вічної мерзлоти	b: з теплим літом	

82. Флористичне районування Землі

Поверхню земної кулі можна розмежувати на окремі райони (**фітохоріони**), що мають порівняно однорідну внутрішню флористичну структуру і відрізняються за флористичним складом від інших таких районів. При цьому сусідні фітохоріони рідко мають чіткі межі, значно частіше межа є доволі умовною, перехідною ділянкою. Таке розмежування прийнято називати **флористичним районуванням Землі**.

Перші спроби виокремити райони Землі на підставі відмінностей видового складу рослин належать іще А. Декандолю (DE CANDÓLLE 1820), який, зокрема, розрізняв 20 основних територій ендемізму рослин. На підставі цих даних А. Енглер (ENGLER 1879, 1882) виокремив 4 флористичні області і 32 флористичні регіони Землі. Потім були й інші спроби флористичного районування земної кулі, проте найбільш важливі зміни запропонував Р. Гуд (GOOD 1947, 1974), який, окрім іншого, вперше вжив поняття флористичних царств і підцарств.

Флористичне районування Р. Гуда згодом доповнив А.Л. Тахтаджян (ТАХТАДЖЯН 1978а; TAKHTAJAN 1986), який виокремив 6 флористичних царств (Голарктичне, Палеотропічне, Неотропічне, Капське, Австралійське і Голарктичне) із 8 флористичними підцарствами і 35 флористичними областями, а також низкою підобластей, провінцій та округів.

У межах **Голарктичного царства** А.Л. Тахтаджян виокремив: а) **Бореальне підцарство** (Циркумбореальна, Східноазійська й Атлантично-Північноамериканська області, а також область скалистих гір); б) **Древньосередземноморське підцарство** (Макаронезійська, Середземноморська, Сахаро-Аравійська та Ірано-Туранська області); в) **Мадреанське підцарство** (Мадреанська область). У межах **Палеотропічного царства** він виокремив: а) **Африканське підцарство** (Гвінео-Конголезька, Судано-Замбезійська та Карро-Намібська області, а також область островів Святої Єлени та Вознесіння); б) **Мадагаскарське підцарство** (Мадагаскарська область); в) **Індо-Малезійське підцарство** (Індійська, Індокитайська, Малезійська і Фіджійська області); г) **Полінезійське підцарство** (Полінезійська та Гавайська області); д) **Новокаледонське підцарство** (Новокаледонська область). У межах **Неотропічного царства** він виокремив Карибську область, область Гвіанського нагір'я, а також Амазонську, Бразильську й Андійську області. У межах **Капського царства** він виокремив лише одну Капську область. У межах **Австралійського царства** він виокремив Північно-Східноавстралійську, Південно-Західноавстралійську та Центральноавстралійську області. У межах **Голарктичного царства** він виокремив Хуан-Фернандесську й Чілійсько-Патагонійську області, а також область субантарктичних островів і Новозеландську область.

Окрім флористичного, було також розроблено **зоогеографічне (фауністичне) районування Землі** (PRICHARD 1826; SWAINSON 1835; SCLATER 1858; WALLACE 1876; SIMPSON 1953, 1977; DARLINGTON 1957; PROCHEŞ & RAMDHANI 2012; HOLT *et al.* 2012). Згодом на підставі флористичного й зоогеографічного районування було розроблено зведене **біогеографічне районуваня Землі**, згідно з яким виділяють 9 основних **екозон** (відповідають зоогеографічним царствам), розмежованих на 238 **екорегіонів** (SCHULTZ 1995; COX 2001; WWF 2015).

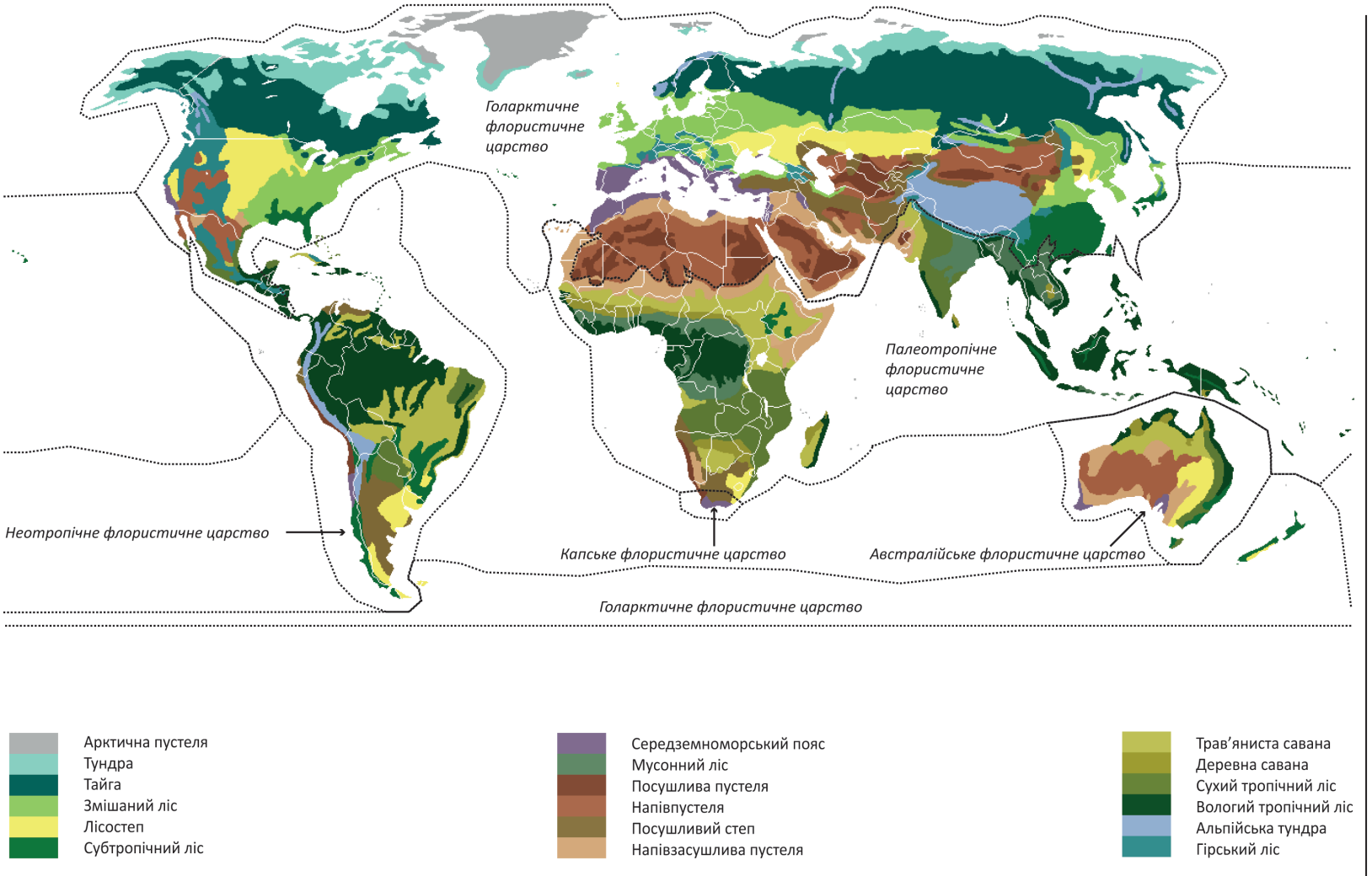


Рис. 46. Основні природні наземні біоми світу за Koistinen (2007) на основі WSOY (1995) з межами флористичних царств (пунктир) за Good (1974) зі змінами згідно з Тахтаджян (1978) та Cox (2001).

VI

Група Bryomorpha (мохоподібні)

83. Будова гаметофіта мохоподібних

До збірної умовної групи мохоподібних (Bryomorpha) належать вищі безсудинні рослини, у яких у життєвому циклі домінує гаметофіт (гаплоїдна фаза), тоді як спорофіт (диплоїдна фаза) розвивається та існує безпосередньо на гаметофіті, отримуючи від нього поживні речовини й воду. Сюди відносять три відділи: Marchantiophyta, Anthocerotophyta та Bryophyta.

Дослідженням мохоподібних займається окремий розділ ботаніки, що вирізняється розвинутою власною термінологією – **бріологія**.

Мохоподібні поширені на всіх континентах, включаючи Антарктиду. Це рослини, які часто виступають у піонерних угрупованнях, а також інколи трапляються в екстремальних умовах. Зазвичай мохоподібні формують щільні скупчення у вигляді подушок або килимів. Ростуть здебільшого поблизу води або ж у вологих оселищах, хоча також трапляються і в посушливих місцинах. Інколи можуть рости у прісних водоймах. Існують також окремі види, що розвиваються на скелях у зоні літоралі, хоча безпосередньо водних морських мохоподібних немає.

У статевому процесі мохоподібних важливе значення має вода. При попаданні води на зрілий антеридій його стінка набрякає і розтріскується, вивільняючи сперматозоїди, що активно рухаються у водному середовищі. Окрім того, з архегоніїв унаслідок ослизнення канальцевих клітин у воду також вивільняються атрактанти, що приваблюють сперматозоїди. Після запліднення з яйцеклітини формується зигота, із якої розвивається диплоїдний спорофіт.

Вегетативне розмноження мохоподібних може відбуватися фрагментами тіла гаметофіта або спорофіта, виводковими тільцями і бруньками (**гемами**), столонами, листками або **флагелами** (короткими дрібнолистковими крихкими пагінцями, що розташовуються в апікальній ділянці основного пагона листостеблових мохів).

Гаметофіт буває одно- і двостатевим, його розміри варіюють від одного міліметра до десятків сантиметрів і більше у водяних мохів. Гаметофіт складається з порівняно слабко диференційованих клітин, що формують верхню і нижню епідерму, між якими розміщена паренхіма (гомогенна або диференційована на хлоренхіму та запасну паренхіму). На епідермі можуть розташовуватися **продихові отвори** (у маршанцієвих та антоцеротових). Окрім того, на спорофорі мохоподібних, за винятком Marchantiophyta, можуть бути справжні **продихи** (мають замикаючі клітини).

У частини мохоподібних є спеціалізовані водопровідні елементи – **гідроїди**, що в сукупності формують **гідром**, а також елементи для проведення органічних речовин – **лептоїди**, які формують **лептом**. Епідермальні клітини можуть формувати потовщення (**папіли**) або вип'ячування (**маміли**) зовнішніх стінок, що також беруть участь у зволоженні тіла.

Табл. 45. Порівняльна характеристика представників групи Bryomorpha за Glime (2013b). ▸

Ознака	Marchantiophyta	Bryophyta	Anthocerotophyta
Протонема	округла або таломна, формує лише одну бруньку, виводкових тілець не має	нитчаста, формує багато бруньок, може мати виводкові тільця	округла, формує лише одну бруньку, не має виводкових тілець
Гаметофор	листкостебловий пагін або дорзивентральний талом, талом простий або з камерами, часто з виводковими тільцями	листкостебловий пагін, інколи з виводковими тільцями	простий дорзивентральний талом, без виводкових тілець
Бічні гілки	формуються з тих самих ініціальних клітин, що й листки, або ж із внутрішніх тканин стебла, зрідка – з епідермальних клітин стебла	з епідермальних клітин стебла	немає
Листки	одношарові, без центральної жилки, дво- або більше лопатеві, у 2 або 3 рядах, формуються з 2 ініціалей, вентральні листки завжди відрізняються за формою	листки одно- або багатошарові, здебільшого із центральною жилкою, переважно нероздільні, спірально розташовані на стеблі, формуються з 1 ініціалі	немає
Епідерма	із численними хлоропластами і великими олійними тільцями, а також продиховими щілинами в окремих представників	із численними хлоропластами, більшість без олійних тілець, продихи на спорогоніях	1-4 хлоропласти з піреноїдами, олійних тілець немає, продихи наявні також і на гаметофорі
Провідні елементи	наявні лише в кількох представників	є як у гаметофіті, так і у спорофіті	немає
Ризоїди	одноклітинні або зрідка багатоклітинні, інколи їх немає	багатоклітинні або їх немає	одноклітинні
Гаметангії	апікальні або на поверхні талому, парафіз зазвичай немає або замість них розвиваються слизисті волоски	на верхівці головного або бічних пагонів, є парафізи	занурені в талом, парафіз немає
Спорофори	безбарвні, видовжуються швидше від формування спор	фотосинтезуючі, видовжуються після дозрівання спор, інколи їх немає взагалі або вони заміщені псевдоспорофорами	немає
Епігоній	розривається і залишається при основі спорофора, не впливає на форму коробочки	розривається і залишається на коробочці у вигляді каліптри, яка обумовлює форму урночки	не формується
Коробочки	прості, їхні стінки одно- або багатошарові, містять спірально потовщені елатери, розкриваються чотирма щілинами	складні – мають кришечку, урночку й інколи гіпофізу, їхні стінки багатошарові, без елатер, але із центральною стерильною колонкою, розкриваються відділенням кришечки або ж розтріскуванням, розкриваються двома стулками	прості, рогоподібні, постійно наростають за рахунок базальної меристеми, стінки багатошарові, зі стерильними псевдоелатерами та центральною колонкою
Біохімія	монотерпени, сесквітерпени, дитерпени, лунарієва кислота	тритерпени, абсцизинова кислота	невідома

84. Будова гаметофіта мохоподібних (закінчення)

Тіло гаметофіта може бути представлене **таломом** (багатоклітинною сланню, недиференційованою на листки і стебло) або **пагоном** (диференційованим на стебло (**каулоїд**) і листки (**філоїди**)).

Латеральні органи мохоподібних формуються як **енації** (вирости зовнішніх тканин) і можуть бути представлені: 1) фотосинтезуючими листками; 2) **амфігастріями** (одношарові безбарвні черевні луски); 3) **парафілами** (фотосинтезуючі розгалужені одношарові вирости); 4) слизистими волосками.

Гаметофіт кріпиться до субстрату завдяки одноклітинним або багатоклітинним нитчастим виростам, що також виконують функцію поглинання води і розчинених речовин, **ризоїдам**. Ризоїди бувають **гладкостінні** (представлені однією, переважно живою, видовженою клітиною) або **сосочкоподібні** (представлені мертвою клітиною, на внутрішній поверхні якої є сосочкоподібні вирости або спіральні потовщення).

Гаметофіт мохоподібних представлений двома стадіями розвитку – протонемою і гаметофором.

Протонема – це короткотривала (рідко довготривала) стадія розвитку гаметофіта, яка здебільшого представлена простою або розгалуженою ниткою, проте також може мати вигляд талому. Протонема розвивається безпосередньо зі спори унаслідок її проростання і є ранньою стадією розвитку гаметофіта. Протонема зазвичай має розвинуті ризоїди, а інколи також несе зародкові бруньки або навіть може розвивати гаметангії. Слід також зауважити, що інколи в мохоподібних із фрагментів спорофіта або гаметофіту може розвиватися **вторинна протонема**, яка є диплоїдною і яку не слід плутати зі справжньою **(первинною) протонемою**.

Гаметофор – це пізня стадія розвитку гаметофіта, що представлена таломом або пагоном, на якому розвиваються гаметангії.

Гаметангії мохоподібних винесені над поверхнею тіла або ж занурені в його тканини. У першому випадку гаметангії зазвичай оточені різноманітними захисними структурами: **перихецієм** (сукупність листків, що оточує групу архегоніїв або ж архегоніїв та антеридіїв); **перигонієм** (листки, які оточують антеридії); **періантієм** (захисний покрив, що оточує кожен окремий архегоній); **парафізами** (багатоклітинними захисними волосками); **псевдоперіантієм** (захисний валик) та іншими утворами.

Антеридії кулястої або овальної форми, сидять на короткій ніжці. Вони мають одношарову стінку, усередині якої розміщуються численні сперматозоїди.

Архегонії мохоподібних, за винятком антоцеротових, мають вигляд колбочки з видовженою шийкою і розширеним черевцем, що розташована на ніжці. Усередині архегонія розташовується яйцеклітина й канальцеві (шийкові та черевцева) клітини. Архегонії можуть розвиватися з апікальної клітини талому або пагона (**акрогінні**), після чого останні перестають рости, або ж з інших клітин тіла (**анакрогінні**), унаслідок чого пагін або талом продовжують наростати.

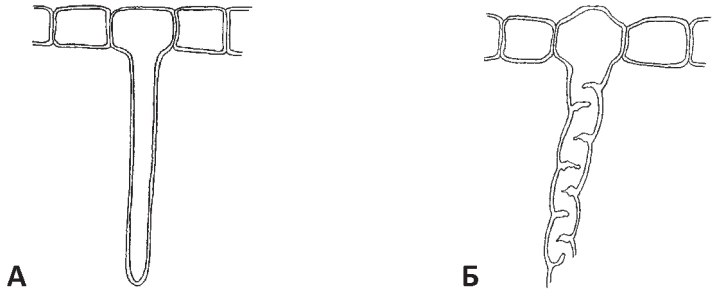


Рис. 47. Типи ризоїдів мохоподібних: **А** – простий гладкостінний; **Б** – сосочкоподібний.

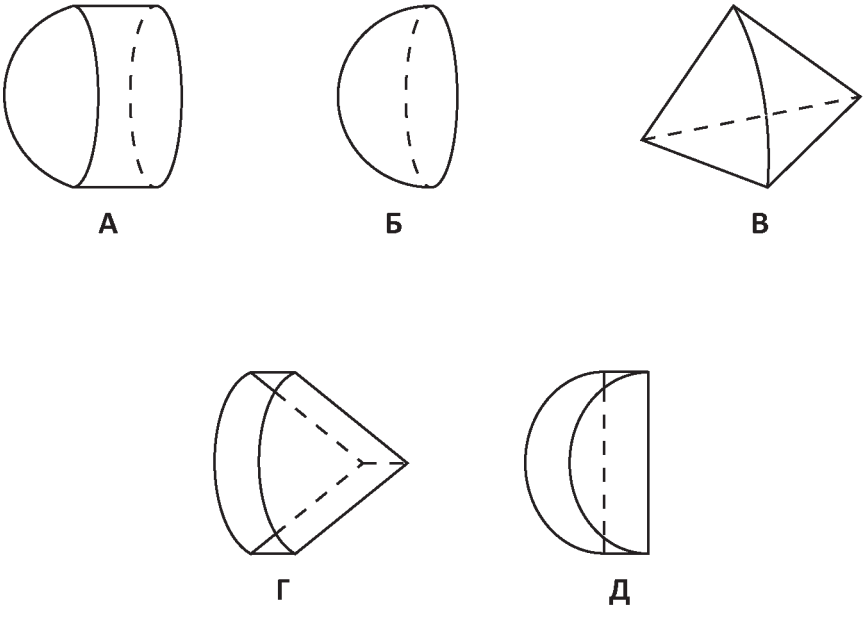


Рис. 48. Типи апікальних клітин гаметофітів мохоподібних: **А** – циліндрична; **Б** – лінзоподібна; **В** – тетраедрична; **Г** – клиноподібна; **Д** – призматична.

85. Будова спорофіта мохоподібних

Спорофіт мохоподібних називається **спорогонієм**. Здебільшого він диференційований на **гаусторію** (стопу), **спорофор** (ніжку) і **спорангій** (коробочку). Гаусторія служить для прикріплення й абсорбції речовин із материнського гаметофіта, хоча спорогоній частково здатен фотосинтезувати.

Молодий спорангій складається з клітин **ендотеція**, що оточені зовнішнім шаром клітин **амфітеція**. Із цих тканин згодом розвивається **археспорій** (формує мейоспори) або **спорогенна тканина** (формує мейоспори й **елатери** – стерильні клітини, що сприяють живленню спор і їх розсіюванню шляхом активного скорочення, або ж **псевдоелатери** – аналогічні багатоклітинні утвори), а також стерильні тканини коробочки.

Спори можуть бути **полярні** (містять апертуру на проксимальній поверхні) або **аполярні** (не містять апертур, спородерма однорідна).

Спорогоній зазвичай захищений **епігонієм** – розрослою обгорткою, що сформована тканинами архегонія. Епігоній може залишатися цілим аж до моменту дозрівання коробочки або ж розтріскується поперек, формуючи при основі спорогонія піхву, а на його верхівці – ковпачок (**каліптру**). Окрім епігонія, можуть формуватись інші захисні утвори, зокрема **перигіній** (не плутати з перигонієм) – увігнутий або чашеподібно розрослий стебловий апекс, що оточує спорогоній або їх групу.

Перигіній буває трьох типів: стебловий, марсупій та целокаул. **Стебловий (пагоновий) перигіній** має вигляд продовгастої трубки з облямівкою з периантія по верхньому краю. **Марсупій** – це захисний мішечок, який оточує спорогоній і має зверху облямівку з периантія або покривних листків. При розростанні марсупій занурюється нижньою ділянкою у ґрунт. **Целокаул** – це різновид розростання апікальної ділянки гаметофора, при якому формується порожнисте стебло, що оточує спорогоній.

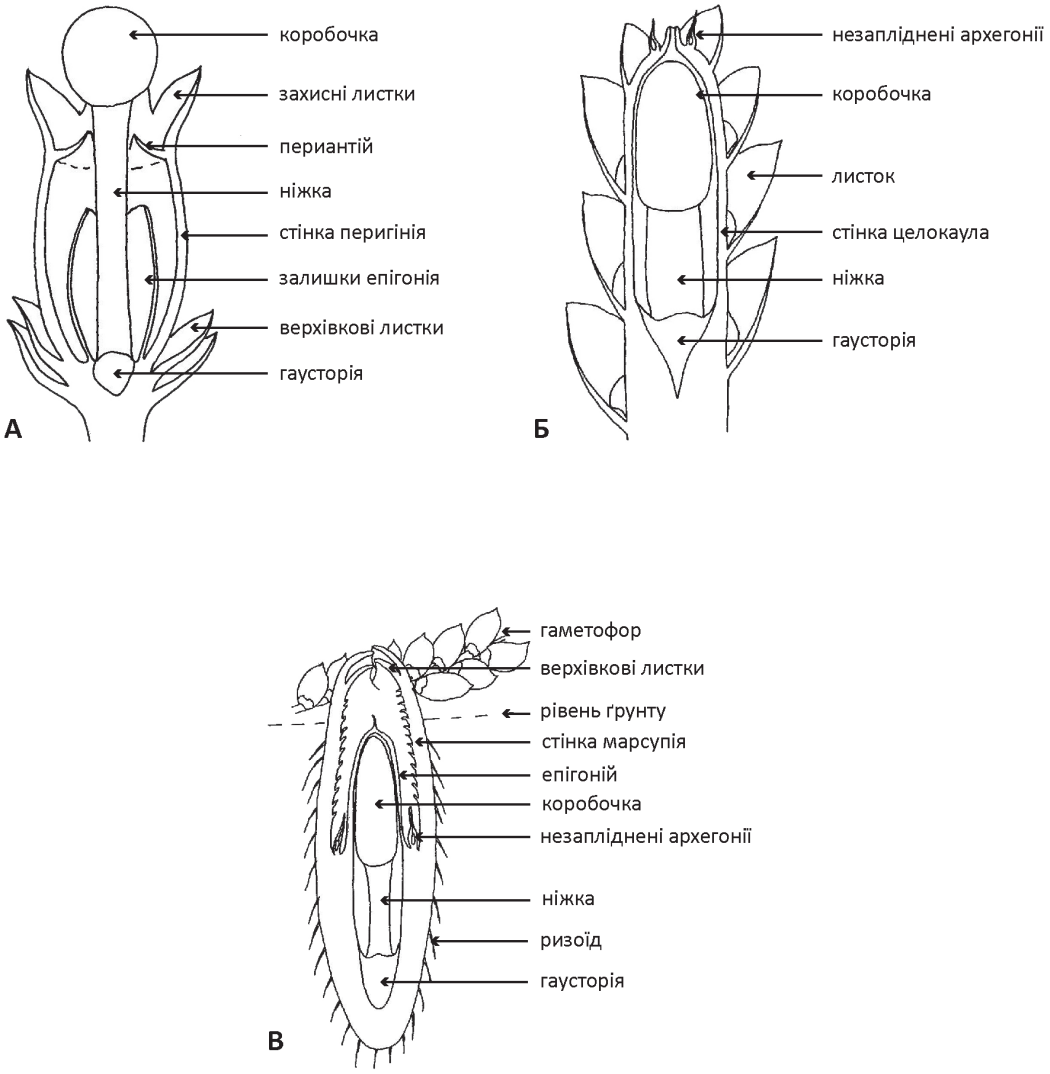


Рис. 49. Типи перигініїв мохоподібних: **А** – стебловий перигіній *Marsupella emarginata* (Ehrh.) Dumort.; **Б** – целокаул *Gottschea borbonica* (Stephani) Bonner; **В** – марсупій *Calypogeia fissa* (L.) Raddi.

86. Marchantiophyta (печіночники)

Таксономічний склад: ≤9000 видів, ~350 родів, ~70 родин, 15 порядків, 3 класи.

Поширення та екологія: Космополіти, особливо широко представлені у тропіках. Багато представників – епіфіти.

Загальна характеристика: *Протонема* дрібна, нитчаста або брунькоподібна. *Гаметофор* представлений дрібними (до 10 см завдовжки і до 2 см завширшки) рослинами таломної або листкостеблової (більшість) організації. *Талом* простий або дихотомічно розгалужений, багатошаровий. *Пагін* листкостеблових представників сплющений. *Стебло* до 1 мм діаметром, інколи містить гідроїди.

Листки сидячі, часто дволопатеві, без центральної жилки. Листки розміщені у три або (рідше) два ряди, черепитчасто накладаються. Зазвичай два латеральні ряди представлені фотосинтезуючими листками, а центральний – амфігастріями. На вентральній поверхні пагона розміщуються одно- або багатоклітинні (в окремих юнгерманієвих) ризоїди.

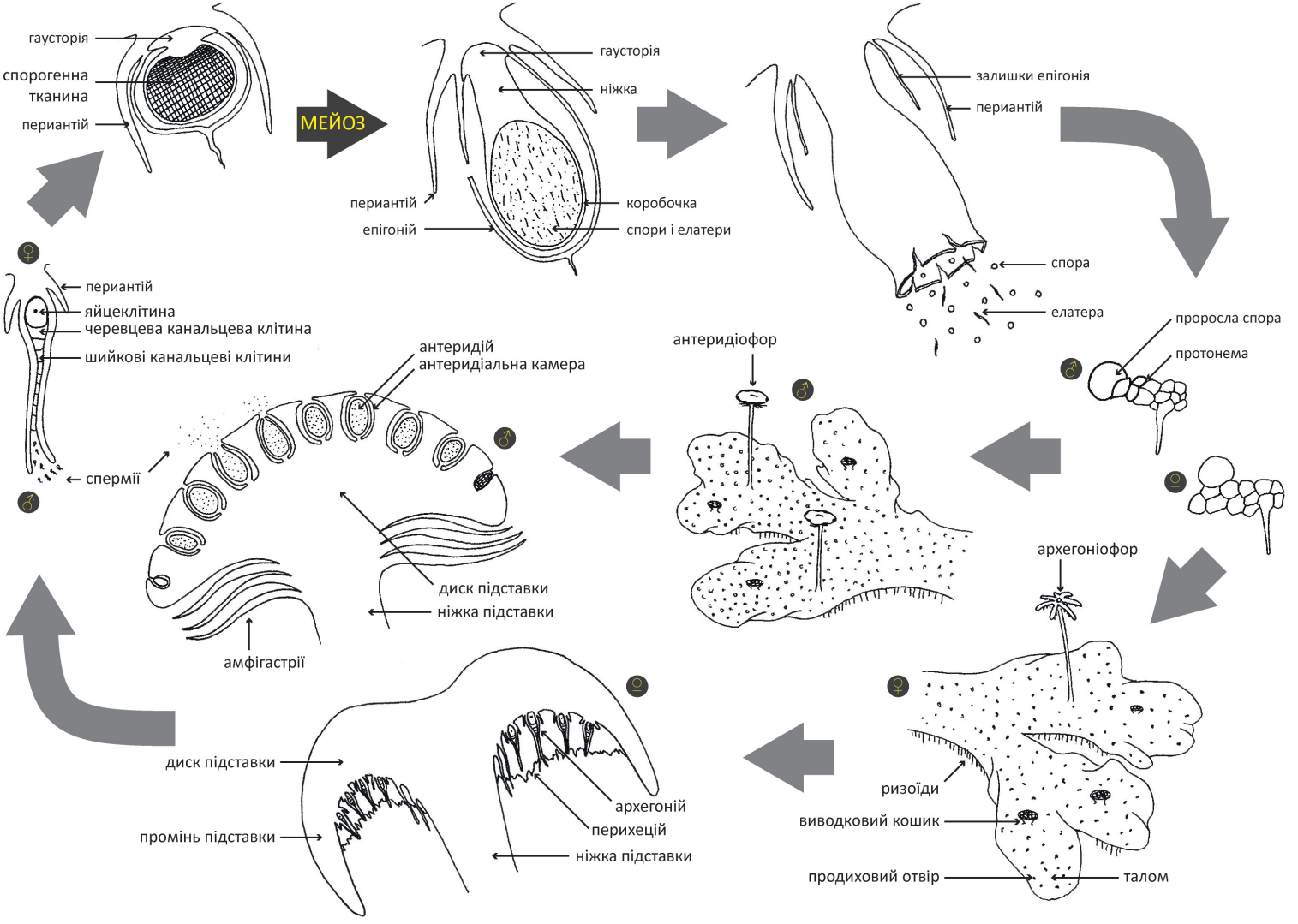
Більшості печіночників властиві унікальні одномембранні органели – **олійні тільця**, які містять терпеноїди.

Гаметангії екзогенні (формуються з одної поверхневої клітини). У таломних печіночників гаметангії розташовуються на поверхні і прикриті захисними структурами або ж занурені у спеціальні камери. Гаметангії інколи винесені над поверхнею талому на спеціалізованих одностатевих підставках (**рецептакулах**) – **архегоніофорах** (містять виключно архегонії) і **антеридіофорах** (містять антеридії). У листкостеблових представників антеридії розташовуються в пазухах листків, а архегонії на верхівці пагона або ж уздовж стебла незалежно від листків.

Спорогоній розвивається із зиготи за **целулярним** (при клітинних поділах від початку формуються клітинні перегородки) або **нуклеарним** (спочатку формується багатоядерна клітина, а клітинні перегородки – пізніше) типом. Окрім мейоспор формують елатери (одноклітинні). Спорогонії не фотосинтезують і не містять продихів.

Вегетативне розмноження відбувається за рахунок фрагментації талому, виводкових тілець (розміщених у виводкових кошиках) і бруньок, столонів, листків та **флагел** (ниткоподібних ламких пагінців із лускатими листками в листкостеблових представників).

Рис. 50. Цикл відтворення печіночників на прикладі *Marchantia* sp. ▸


гаусторія
спорогенна тканина
періантій
МЕЙОЗ
гаусторія
ніжка
періантій
коробочка
епігоній
спори і елатери
залишки епігонія
періантій
спора
елатера
проросла спора
протонема
антеридіофор
архегоніофор
ризоїди
виводковий кошик
продиховий отвір
талом
архегоній
перихецій
ніжка підставки
диск підставки
промінь підставки
антеридій
антеридіальна камера
диск підставки
ніжка підставки
амфігастрії
періантій
яйцеклітина
черевцева канальцева клітина
шийкові канальцеві клітини
спермії

87. Таксономія Marchantiophyta: Haplomitriopsida

Ця система базується на новітніх дослідженнях (Stotler & Crandall-Stotler 2005, 2014; Forrest *et al.* 2006; Renzaglia *et al.* 2007; Crandall-Stotler *et al.* 2009a, 2009b; Glime 2013a).

Відділ Marchantiophyta Stotler et Crand.-Stotl. in A.J. Shaw et B. Goffinet поділяється на три класи: Haplomitriopsida (новий клас примітивних листкостеблових печіночників), Marchantiopsida (включає таломних) та Jungermanniopsida (включає в основному листкостеблових і частково таломних представників).

Клас Haplomitriopsida Stotler et Crand.-Stotl. – монофілетична базальна сестринська група, виокремлена на підставі молекулярно-генетичних досліджень, до якої належать листкостеблові представники з низкою унікальних плезіоморфних ознак: тетраедричною апікальною клітиною пагона; папілярними виростами епідерми, що продукують слиз; розвитком листків із єдиної ініціальної клітини; гаметангіями, розташованими в листкових пазухах; ідентичним раннім розвитком архегоніїв та антеридіїв, що формуються з єдиної ініціальної клітини; багаторядними ніжками антеридіїв; сперматозоїдами з масивними **блефаропластами** (**кінетосомами** – органелами, утвореними мікротрубочками при основі джгутиків); анакрогінними архегоніями; видовженими спорогоніями, що оточені масивним стебловим перегінієм (целокаулем). Вступають у симбіоз із гломероміцієвими грибами. Поділяється на два підкласи – Haplomitriidae і Treubiidae.

Підклас Haplomitriidae Stotler et Crand.-Stotl. – представники мають тіло, диференційоване на базальну кореневищеподібну безлисту частину, від якої відходять прямостоячі облиснені, дорзивентрально сплющені гілки; ризоїдів немає, натомість продукується велика кількість слизу, у якому поселяються гриби. У стеблі Haplomitriidae, окрім гідроїдів, є лептоїди, що є унікальною ознакою серед печіночників. Архегоніальна шийка має 4 ряди клітин. На одному пагоні формується 2-3 спорогонії.

Підклас Treubiidae Stotler et Crand.-Stotl. – рослини мають сплющений пагін із двома рядами м'ясистих дволопатевих листків і одним рядом амфігастріїв. Олійні тільця скупчені в окремих ідіобластах. Архегоніальна шийка має 5 рядів клітин. На пагоні формується лише один спорогоній у пазусі масивного чохлика.

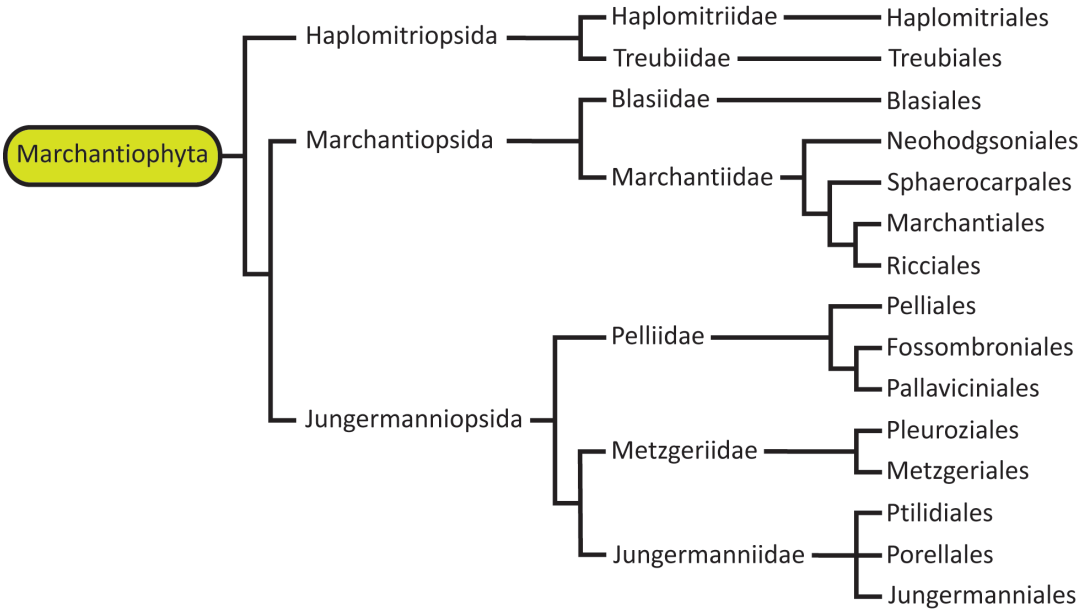


Рис. 51. Філогенетична структура Marchantiophyta.

88. Таксономія Marchantiophyta: Marchantiopsida і Jungermanniopsida

Клас Marchantiopsida Cronquist, Takht. et W. Zimm. Таломні, рідко листкостеблові рослини. Апікальні клітини клиноподібні із чотирма гранями. Талом зазвичай містить паренхіму, диференційовану на хлоренхіму й асиміляційну паренхіму. Зазвичай є амфігастрії. Ризоїди здебільшого двох типів – гладкостінні й сосочкові, інколи тільки гладкостінні. Олійні тільця великі, поодинокі, інколи їх немає. Гаметангії розміщені безпосередньо на таломі або ж винесені на спеціальних рецептакулах чи відгалуженнях. Антеридії розвиваються із чотирьох ініціальних клітин, занурені в окремі перигональні камери. Зародки зазвичай октамерні. Спорогонії здебільшого оточені періантієм, псевдоперіантієм, або ж занурені в талом. Ніжка спорогонія майже не видовжується, або ж її взагалі немає. Стінка коробочки одношарова. Спороцити безлопатеві, спори полярні і з вираженою орнаментацією. Виводкові тільця, якщо є, переважно розміщуються у виводкових кошиках. Містить два підкласи – Blasiidae та Marchantiidae.

Підклас Blasiidae He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo проявляють низку спільних із юнгерманієвими ознак, зокрема просту таломну організацію тіла, наявність виключно гладкостінних ризоїдів і багатошарову стінку спорогонія, а також чотиристулкове вскривання коробочки. Амфігастрії розміщені у два ряди. Олійних тілець немає, або ж вони спорадично розміщені в епідермальних клітинах. Ідіобластів немає. Наявні виводкові тільця, що можуть розміщуватися у кошиках або вільно.

Підклас Marchantiidae Engl. in Engl. et Prantl. відрізняються наявністю продихових щілин і вираженою дорзивентральною диференціацією талому, а також формуванням у багатьох представників характерних гаметангіофорів. Амфігастрії розміщені в один ряд, часто з придатками.

Клас Jungermanniopsida Stotler et Crand.-Stotl. Здебільшого листкостеблові, але також є таломні представники. Олійні тільця переважно представлені в епідермальних клітинах. Ризоїди виключно гладкостінні. Антеридії розвиваються з двох ініціальних клітин. Ніжка спорогонія сильно видовжена, а стінка коробочки складена щонайменше двома шарами клітин. Спороцити лопатеві, а спори зазвичай аполярні. Архегоніальна шийка має 5 рядів клітин. Апікальна клітина пагона клиноподібна, лінзоподібна або призматична. Містить три підкласи: Pelliidae, Metzgeriidae та Jungermanniidae.

Підклас Pelliidae He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny et Piippo – це здебільшого таломні рослини без повітряних камер; листки розвиваються з єдиної ініціалі, не бувають лопатеві; антеридії з перигонієм або без; архегонії анакрогінні.

Підклас Metzgeriidae Barthol.-Began – це переважно таломні рослини без повітряних камер; листки розвиваються з трьох ініціалей; апікальні клітини лінзоподібні; антеридії на вкорочених відгалуженнях талому; архегонії акрогінні, також винесені на відгалуженнях.

Підклас Jungermanniidae Engl. in Engl. et Prantl – це листкостеблові рослини з трьома рядами лопатевих листків, один із яких може бути представлений амфігастріями; листки розвиваються з двох ініціалей; апікальні клітини тетраедричні; антеридії пазушні; архегонії акрогінні, зазвичай оточені розеткою захисних листків.

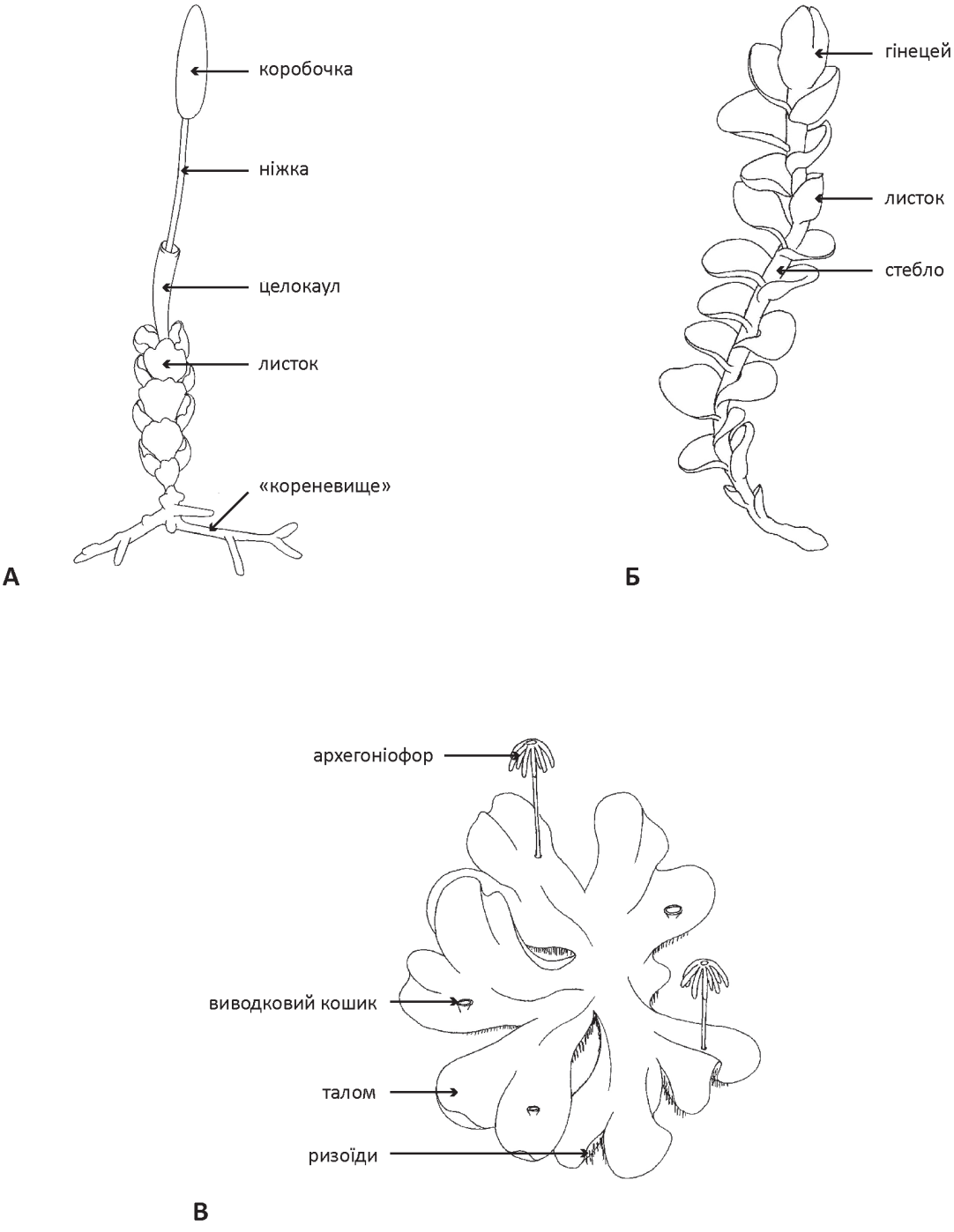


Рис. 52. Представники відділу Marchantiophyta: **А** – *Haplomitrium hookeri* (Sm.) Nees (клас Haplomitriopsida); **Б** – *Jungermannia atrovirens* Dum. (клас Jungermanniopsida); **В** – *Marchantia polymorpha* L. (клас Marchantiopsida).

89. Bryophyta (справжні мохи)

Таксономічний склад: 10000-12000 видів, ~800 родів, ~100 родин, 31 порядок, 8 класів.

Поширення та екологія: Космополіти, центр різноманіття яких розташований у вологих тропіках. Для поселення використовують найрізноманітніші субстрати, зокрема й інші рослини. Також існують прісноводні представники.

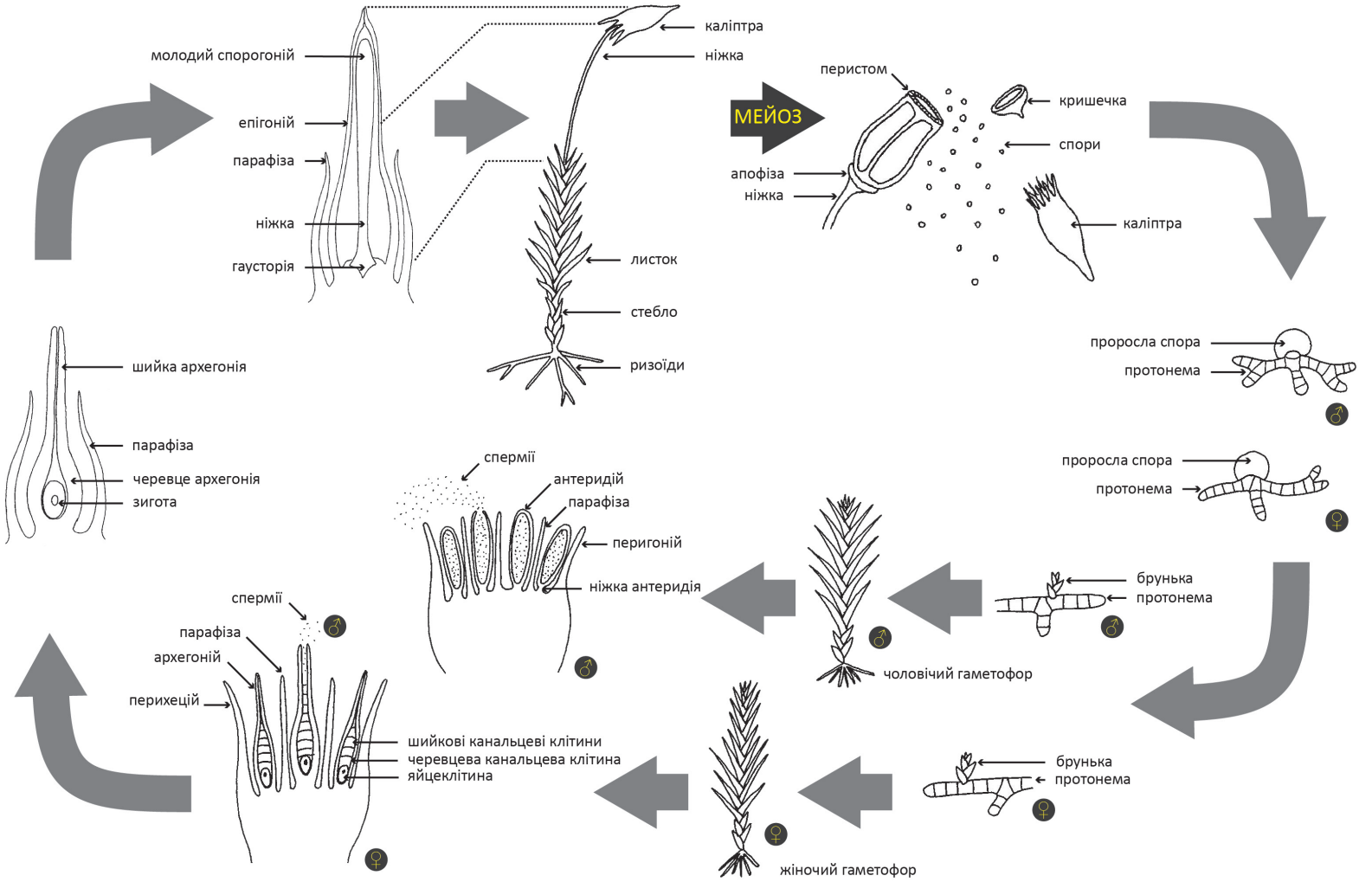
Загальна характеристика: Розрізняють до 15 різних типів *протонеми*, серед яких найчастіше трапляється **гетеротрихальна протонема** – галузиста нитчаста протонема, диференційована на **каулонему** (безбарвні скелетні нитки) та **хлоронему** (хлорофілоносні нитки). Каулонема може давати початок **вторинній хлоронемі**, водночас хлоронема при занурені в субстрат може перетворюватися на **вторинну каулонему**. На каулонемі розташовуються ризоїди, що зберігаються і в гаметофора. При відмиранні гаметофора ризоїди можуть дати початок **вторинній протонемі**, яка при більш сприятливих умовах сформує новий гаметофор. Апікальна клітина тетраедрична, інколи лінзоподібна. Гаметофор листкостебловий, від 1 мм до 70 см. Пагони бувають радіально- і білатеральносеметричними, зазвичай скупчені в подушки, килими тощо.

Стебло до 1 мм в діаметрі, зазвичай добре диференційоване на тканини або анатомо-топографічні зони (**кору** та **центральний тяж**), хоча може бути однорідним. Інколи розрізняють покривну тканину – **гіалодерму**. Кора може бути однорідною або ж диференційованою на зовнішній шар товстостінних живих клітин-**стереїд** (**стереом**) та внутрішню тонкостінну паренхіму. Центральний тяж може складатися лише з гідрома або містити також лептом, що оточує гідроїди. *Листки* дуже різноманітної форми й будови, інколи формують піхву навколо стебла. Листкова пластинка може бути однорідною або ж розмежованою на облямівку, жилку та вушка. У пазухах листків зазвичай розміщуються слизисті волоски. Окрім листків, на стеблі часто розміщуються парафіли і **псевдопарафіли** – вирости, що огортають молоді органи.

Більшість мохів дводомні. *Гаметангії* скупчені на верхівках пагонів в **андроцей** (чоловічі) або **гінецей** (жіночі). При цьому листки, які оточують антеридії, називаються **перигонієм**, а архегонії або ж обидва типи гаметангіїв – **перихецієм**. Окрім того, гаметангії часто захищають парафізи. Андроцей може містити кілька десятків антеридіїв. Антеридії еліпсоїдальні або кулясті, на коротких ніжках. Гінецей містить від 1 до 60 архегоніїв. Архегонії масивні, на виражених ніжках, довга шийка складена з 8-9 рядів клітин. Мохи здебільшого акрогінні.

На верхівці пагона розвивається зазвичай лише один спорогоній, а решта архегоніїв припиняє функціонувати. Мохи, у яких спорогоній розвивається на верхівці головного пагона називають **акрокарпними** (**верхоплідними**), а у яких на верхівках бічних пагонів – **плеврокарпними** (**бокоплідними**).

Рис. 53. Цикл відтворення справжніх мохів на прикладі *Polytrichum* sp. ▸


молодий спорогоній
епігоній
парафіза
ніжка
гаусторія
каліптра
ніжка
листок
стебло
ризоїди
МЕЙОЗ
перистом
кришечка
спори
каліптра
апофіза
ніжка
проросла спора
протонема
проросла спора
протонема
брунька
протонема
чоловічий гаметофор
брунька
протонема
жіночий гаметофор
спермії
антеридій
парафіза
перигоній
ніжка антеридія
спермії
парафіза
архегоній
перихецій
шийкові канальцеві клітини
черевцева канальцева клітина
яйцеклітина
шийка архегонія
парафіза
черевце архегонія
зигота

90. Bryophyta (закінчення)

Спорогонії зазвичай фотосинтезують і несуть продихи. Під час розвитку спорофора епігоній розривається навпіл, формуючи піхву при основі ніжки і характерний ковпачок на коробочці (каліптру). У більшості мохів центральна колонка коробочки й археспоріальна тканина формуються з ендотеція, тоді як стінка коробочки – з амфітеція. Однак у *Sphagnum* sp. археспорій і стінка коробочки формуються з амфітеція, тоді як ендотецій формує лише неповну центральну колонку. Колонка в мохів може сполучатися з кришечкою коробочки або ж бути неповною, тоді археспорій огортає її зверху. При дозріванні коробочки колонка може частково руйнуватися, залишаючи цілою верхню розширену дископодібну частину – **епіфрагму**. Епіфрагма прикриває зверху археспорій. Спори формуються з археспорія і заключені в **зовнішній** (сформований амфітецієм) і **внутрішній** (сформований ендотецієм) **спорові мішки**.

Спори з коробочки можуть висипатися кількома способами: а) через вертикальні щілини у стінці коробочки (**схізокарпія**); б) через кільцеву щілину навколо епіфрагми (**стегокарпія**); в) внаслідок руйнування коробочки (**клейстокарпнія**). У стегокарпних мохів у коробочці розрізняють верхню ділянку – **кришечку** (**оперкулюм**), власне ємність зі спорами – **урночку** та, інколи, стерильну здуту нижню ділянку – **гіпофізу**. Часом цю здуту ділянку також називають **апофізою**, приймаючи за верхівку спорофора. Між кришечкою й урночкою розміщується **кільце** з гігроскопічних клітин, що сприяє відокремленню кришечки.

Край урночки після відокремлення кришечки може залишатися гладким (**гімностомні мохи**), або ж на його місці залишаються радіально розташовані гігроскопічні вирости (зубці, війки чи мембрани) – **перистом** (**перистомні мохи**). Якщо вирости розміщені одним кільцем, говорять про **простий** (**гаплолепідний**) **перистом**, а якщо двома – про **складний** (**диплолепідний**) **перистом**. Складний перистом складається із зовнішнього кільця крупніших зубців (**екзостома**) та внутрішнього кільця дрібніших виростів (**ендостома**). Окрім того, розрізняють перистом **нематодонтного типу** (складається із мертвих клітин з більш-менш рівномірно потовщеними стінками) та **артродонтного типу** (живі клітини з непотовщеними стінками чергуються з товстостінними мертвими зруйнованими клітинами). Будова перистома є важливою таксономічною ознакою. Навколо перистому може розміщуватися кільце з дрібних відростків – **проперистом** (**простом**), що швидко руйнуються.

Для мохів характерна ізоспорія, хоча трапляється й анізоспорія та псевдоанізоспорія. Спори зазвичай полярні, із трипроменевою апертурою, хоча трапляються представники з однопроменевою апертурою або навіть аполярними безапертурними спорами.

Вегетативне розмноження різноманітне. Більшість мохів здатні відтворюватися навіть із невеликих фрагментів гаметофора. Багато мохів формує флагели, виводкові листочки, а також виводкові бруньки й тільця.

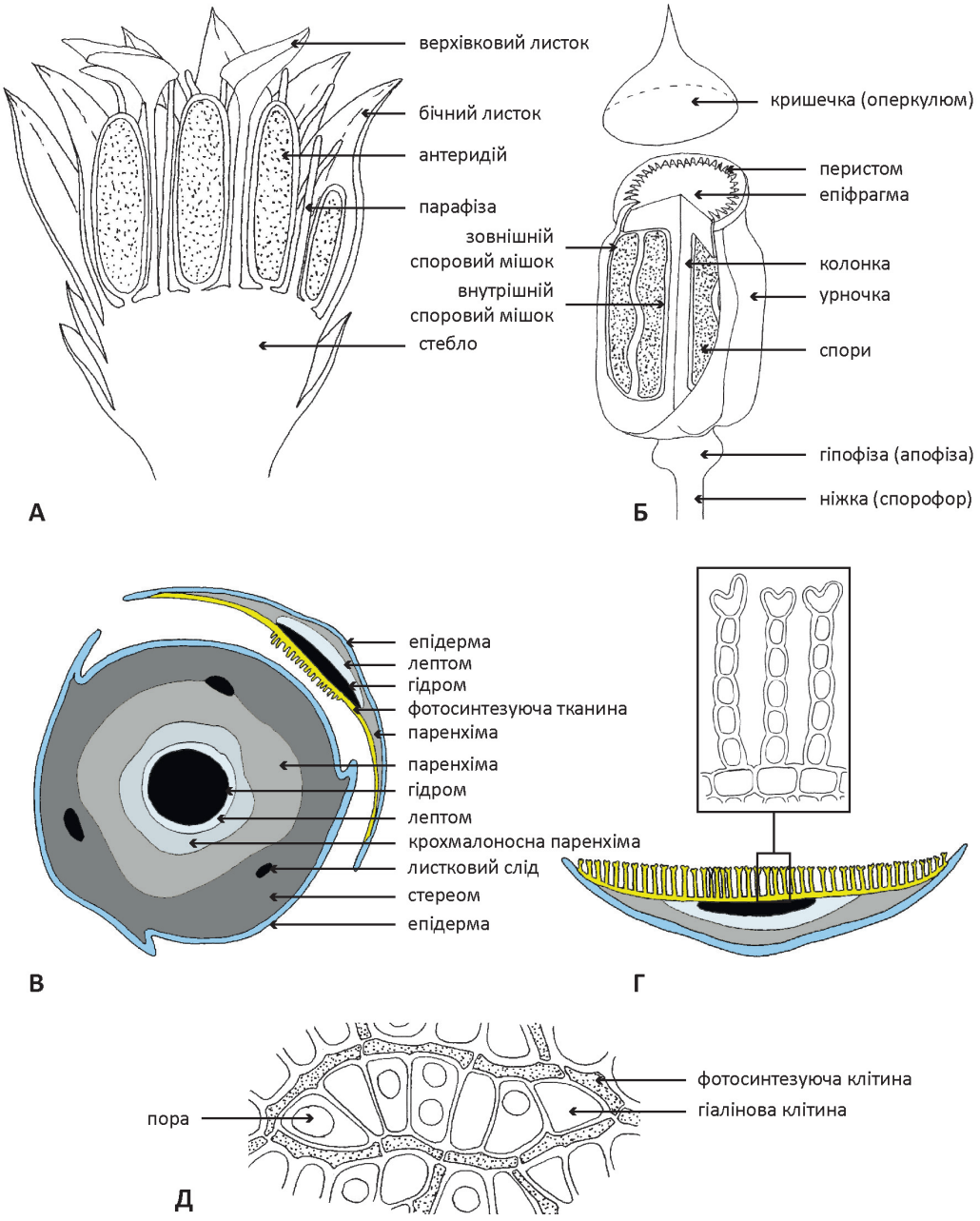


Рис. 54. Елементи будови справжніх мохів. А – андроцей; Б – будова коробочки; В – схема поперечного перерізу стебла; Г – схема поперечного перерізу листка зі збільшеним фрагментом фотосинтезуючих ламел; Д – епідерма листка. А-Г – *Polytrichum commune* Hedw.; Д – *Sphagnum* sp.

91. Таксономія Bryophyta

Відділ Bryophyta Schimp., за останніми даними (Stech & Frey 2008; Goffinet *et al.* 2009; Frey *et al.* 2009; Vanderpoorten & Goffinet 2009; Goffinet *et al.* 2013), поділяється на п'ять підвідділів: Takakiophytina, Sphagnophytina, Andreaeophytina, Andreaeobryophytina та Bryophytina.

Підвідділ Takakiophytina Stech et W. Frey містить єдиний **клас Takakiopsida** Stech et W. Frey, що має єдиний рід *Takakia* S. Hatt. et Inoue. Представлений лише двома акрокарпними видами, що відрізняються відсутністю протонеми й ризоїдів (їх функцію виконують ризоїдальні фрагменти гаметофора), сильно розсіченими листками, а також розкриванням коробочки вздовж єдиної спіральної щілини.

Підвідділ Sphagnophytina Doweld містить лише один **клас Sphagnopsida** Ochyra із чотирма родами (*Sphagnum* L., *Flatbergium* A.J. Shaw, *Ambuchanania* Seppelt et H.A. Crum та *Eosphagnum* A.J. Shaw). Кладокарпні рослини, у дорослих гаметофорів ризоїдів немає. Листки мають два типи клітин – мертві безколірні з однією або кількома порами, які абсорбують воду (**гіалінові клітини**), і живі зелені, об'єднані в сітку (**фотосинтезуючі клітини**). У стеблі є виражена гіалодерма, бічні гілки розміщуються в мутовках. Спорогоній не має спорофора, замість нього розвивається **псевдоспорофор** – видовжений ніжкоподібний виріст верхівки стебла. Коробочка має неповну колонку й відкривається відділенням кришечки, перистому немає.

Підвідділ Andreaeophytina Goffinet, W.R. Buck et A.J. Shaw містить єдиний **клас Andreaeopsida** J.H. Schaffn. із двома родами (*Acroschisma* (Hook.f. et Wilson) Lindl. та *Andreaea* Hedw.). Акрокарпні, здебільшого однодомні, наскельні рослини, які відрізняються особливою яйцеподібною коробочкою, що розкривається чотирма щілинами, а також відсутністю спорофора, замість якого масивний псевдоспорофор.

Підвідділ Andreaeobryophytina Goffinet, W.R. Buck et A.J. Shaw містить один **клас Andreaeobryopsida** Goffinet et W.R. Buck із єдиним видом *Andreaeobryum macrosporum* Steere et B.M. Murray, ендеміком Аляски та Західної Канади. Подібні до Andreaeophytina акрокарпні рослини, які відрізняються наявністю спорофора, а також виключною дводомністю.

Підвідділ Bryophytina Goffinet, W.R. Buck et A.J. Shaw. відрізняється найбільшим таксономічним багатством і містить 4 класи та значну кількість таксонів нижчого рангу. Рослини відрізняються наявністю перистома,а також розвинутих провідних тканин – гідрома й лептома.

Клас Tetraphidopsida Goffinet et W.R. Buck містить лише два роди *Tetraphis* Hedw. та *Tetrodontium* Schwägr. Дрібні акрокарпні рослини. Протонема сильно розгалужена, формує характерні відстовбурчені овальні лопаті. Спорофор закручений навколо осі, що дозволяє йому рухатися при зміні вологості. Перистом нематодонтний, має лише чотири зубчики.

Клас Oedipodiopsida Goffinet et W.R. Buck містить єдиний рід *Oedipodium* Schwägr. Є виводкові тільця на протонемі та в пазухах листків гаметофора. Листки з вираженою центральною жилкою, зібрані в розетку при основі стебла. Клітини в листку з кутовим потовщенням стінок. Перистом нематодонтний. Рослини акрокарпні, каліптра гачкоподібно загнута.

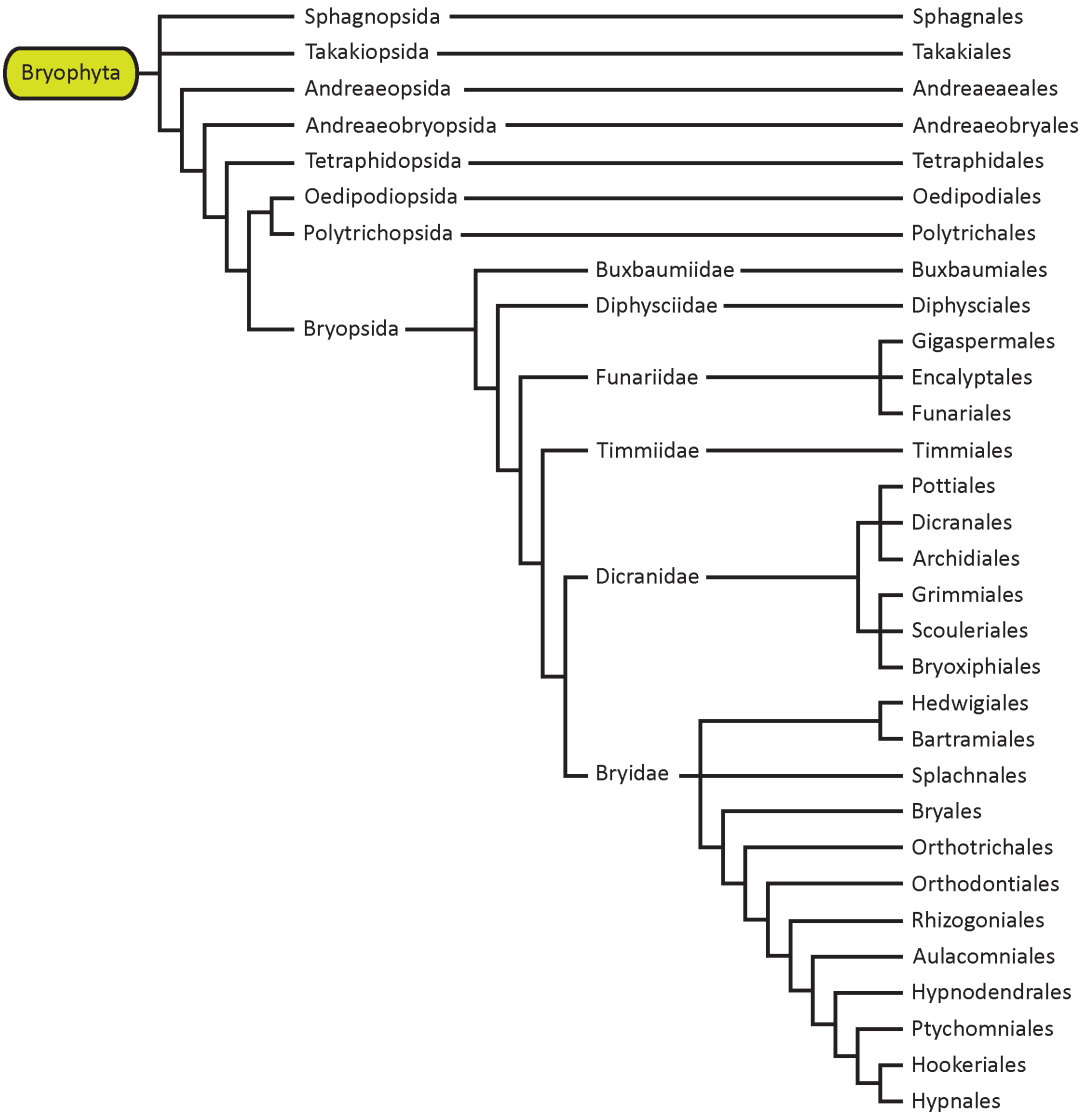


Рис. 55. Філогенетична структура Bryophyta.

92. Таксономія Bryophyta (закінчення)

Клас Polytrichopsida Doweld містить один порядок Polytrichales M. Fleisch. та 20 родів. Піонерні, акрокарпні, здебільшого дводомні, рослини з високодиференційованими тканинами й розвинутою провідною системою. Окрім вертикальних пагонів, формується горизонтальне або косонаправлене нефотосинтезуюче кореневище з ризоїдами – **ризом**. Листки часто з піхвою, мають виражену центральну жилку, а також особливі продольні вирости, що містять значну кількість хлоропластів – **ламели**. Антеридії зібрані в андроцей і оточені, окрім перигоніальних листків, також парафізами. Коробочка зазвичай має виражену гіпофізу. Перистом нематодонтний.

Клас Bryopsida Rothm. містить шість підкласів: Buxbaumiidae, Diphysciidae, Timmiidae, Funariidae, Dicranidae, Bryidae. Одно- або дводомні, акрокарпні або плеврокарпні рослини. Стебло здебільшого без лептома. Листки спірально розташовані, переважно без ламел, багатошарові, зазвичай із добре вираженою жилкою. Гаметангії оточені парафізами. Більшість представників має артродонтний перистом, але також є гімностомні таксони. Інколи розвиваються виводкові тільця.

Підклас Buxbaumiidae Doweld (із єдиним родом *Buxbaumia* Hedw.) включає надзвичайно дрібні рослини (~1 мм) з багаторічною протонемою. Антеридій лише один, 1-5 архегоніїв оточено кількома стерильними листочками. Коробочка має унікальну асиметричну форму, перистом подвійний.

Підклас Diphysciidae Ochyra (з єдиним родом *Diphyscium* D. Mohr) подібний до Buxbaumiidae, проте відрізняється формуванням лопатей на протонемі на зразок представників Tetraphidopsida. Окрім того, спорофор дуже короткий, а екзостом редукований, або ж його взагалі немає (відповідно, перистом простий).

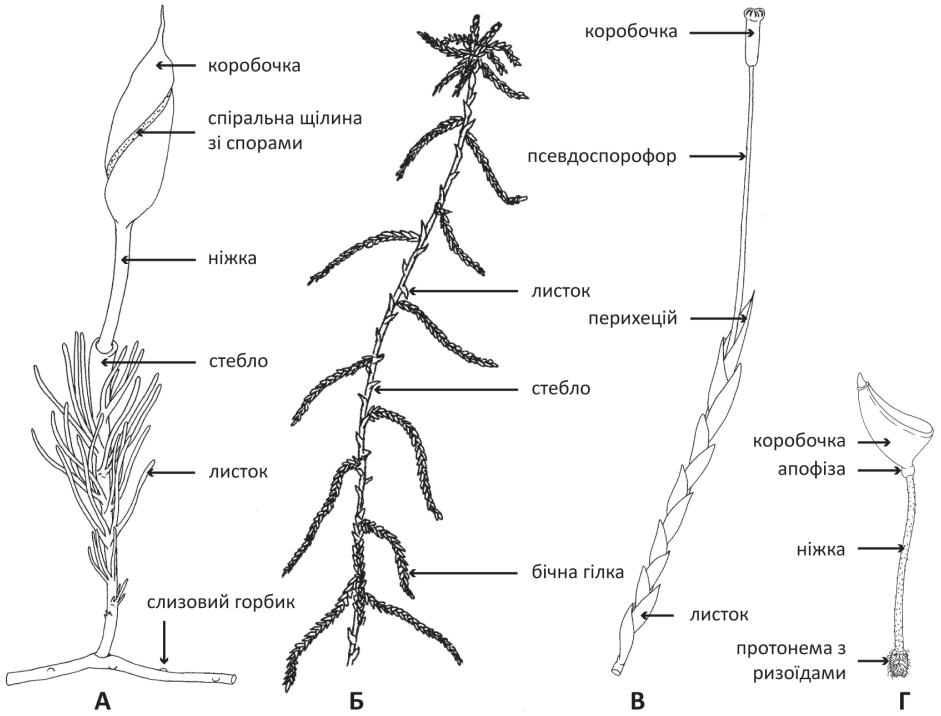
Підклас Funariidae Ochyra (3 порядки, 5 родин, багато родів) включає переважно наземних представників з акрокарпними пагонами, добре розвинутою провідною системою стебла та подвійним перистомом.

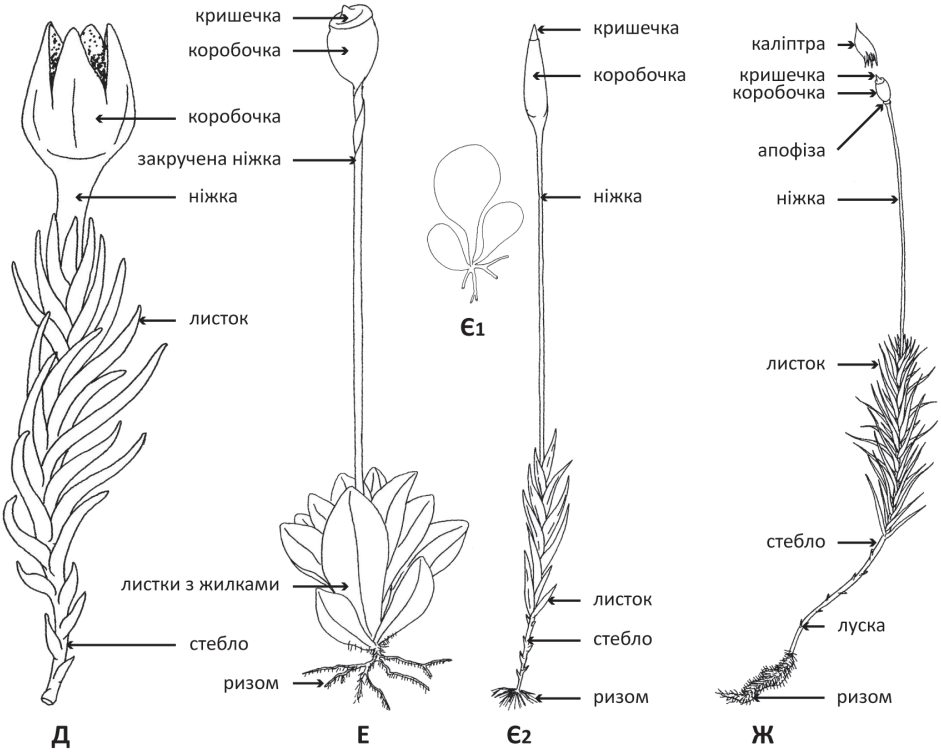
Підклас Timmiidae Ochyra (з єдиним родом *Timmia* Hedw.) включає чотири види крупних (~10 см) акрокарпних мохів із подвійним перистомом, а також ланцетоподібними листками з виразною жилкою.

Підклас Dicranidae Doweld (із 6 порядками, 25 родинами і багатьма родами) другий за об'ємом, відрізняється гаплолепідним перистомом ***Dicranum*-типу**, похідним від диплолепідного.

Підклас Bryidae Engl. (з 12 порядками і найбільш складною таксономічною структурою) відрізняється подвійним перистомом, елементи якого чергуються, а ендостом представлений війками. Це акрокарпні або плеврокарпні рослини з прямостоячими або полеглими пагонами, листками з однією або двома жилками.

Рис. 56. Представники відділу Bryophyta: **А** – *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle (Takakiopsida); **Б** – *Sphagnum* sp. (Sphagnopsida); **В** – *Acroschisma wilsonii* (Hook. f.) A. Jaeger (Andreaeopsida); **Г** – *Buxbaumia aphylla* Hedw. (Bryopsida); **Д** – *Andreaeobryum macrosporum* Steere et B.M. Murray (Andreaeobryopsida); **Е** – *Oedipodium griffithianum* (Dicks.) Schwägr. (Oedipodiopsida); **Є** – *Tetraphis pellucida* Hedw. (Tetraphidopsida; $\mathbf{Є}_1$ – протонема з лопатями; $\mathbf{Є}_2$ – дорослий гаметофор); **Ж** – *Polytrichum commune* Hedw. (Polytrichopsida). ▸


коробочка
спіральна щілина зі спорами
ніжка
стебло
листок
слизовий горбик
А
листок
стебло
бічна гілка
Б
коробочка
псевдоспорофор
перихецій
листок
В
коробочка
апофіза
ніжка
протонема з ризоїдами
Г


кришечка
коробочка
коробочка
закручена ніжка
ніжка
листок
листки з жилками
стебло
ризом
Д
Е
Є1
кришечка
коробочка
ніжка
листок
стебло
ризом
Є2
каліптра
кришечка
коробочка
апофіза
ніжка
листок
стебло
луска
ризом
Ж

93. Anthocerotophyta (антоцеротові)

Таксономічний склад: ≥300 видів, 14 родів, 5 родин, 5 порядків, 2 класи.

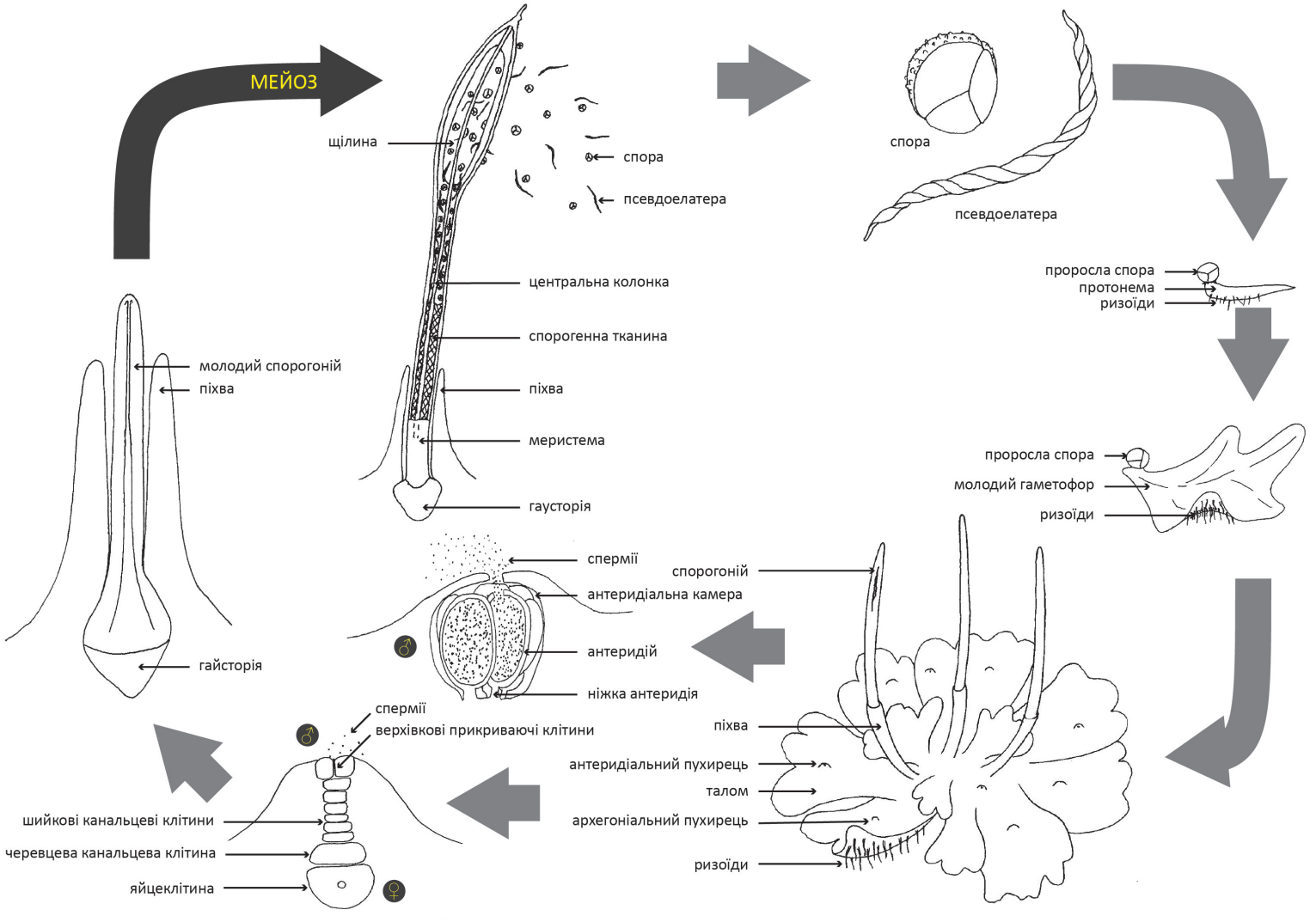
Поширення та екологія: Поширені здебільшого у тропіках, проте частина представлена й у помірних широтах, а декілька видів – космополіти. Можуть входити до складу піонерних угруповань. Існують епіфітні представники, а також рослини, які ростуть у струмках.

Загальна характеристика: Це таломні рослини, до 5 см у діаметрі. Пластинчастий *талом* переважно має розеткоподібну структуру з крайовими лопатями, що налягають одна на одну. *Протонема* дрібна, пластинчаста. Диференціація паренхіми слабко виражена, олійних тілець немає. У кожній клітині верхньої епідерми є лише один хлоропласт, який може формувати **піреноїд** (містить оксигеназу, що дозволяє накопичувати й розщеплювати вуглекислий газ). На нижній епідермі можуть бути продихові щілини. Апікальна клітина клиноподібна. Ризоїди гладкостінні.

Більшість антоцеротових однодомні. *Антеридії* поодиноко або групами розміщуються у спеціальних камерах, тоді як архегонії – поодиноко занурені в талом. *Спорофор* фотосинтезує і здебільшого має справжні продихи. Він сформований гаусторією та сильно видовженою коробочкою яка формою нагадує ріг, тоді як ніжки немає. При основі коробочки є меристематична тканина, завдяки чому коробочка постійно росте і формує спорогенну тканину. Коробочка має багатошарову стінку і центральну колонку, а розкривається на верхівці двома лопатями. У коробочці формуються спори і псевдоелатери (багатоклітинні, на відміну від справжніх елатер печіночників). *Спори* порівняно крупні, полярні, з Y-подібною апертурою й вираженою орнаментацією спородерми.

Вегетативне розмноження в деяких представників відбувається завдяки виводковим брунькам або виводковим тільцям, що розташовуються по краях талому. Проте зазвичай відбувається проста фрагментація талому у наслідок відмирання старих ділянок.

Рис. 57. Цикл відтворення антоцеротових на прикладі *Anthoceros* sp. ▸


МЕЙОЗ
щілина
спора
псевдоелатера
центральна колонка
спорогенна тканина
піхва
меристема
гаусторія
спора
псевдоелатера
проросла спора
протонема
ризоїди
проросла спора
молодий гаметофор
ризоїди
спорогоній
піхва
антеридіальний пухирець
талом
архегоніальний пухирець
ризоїди
спермії
антеридіальна камера
антеридій
ніжка антеридія
спермії
верхівкові прикриваючі клітини
шийкові канальцеві клітини
черевцева канальцева клітина
яйцеклітина
молодий спорогоній
піхва
гайсторія

94. Таксономія Anthocerotophyta

Представлена система побудована на підставі досліджень Duff *et al.* (2007), Renzaglia *et al.* (2009), Villarreal *et al.* (2010), а також Goffinet *et al.* (2013).

Відділ Anthocerotophyta Stotl. et Crand.-Stotl. містить два класи – Leiosporocerotopsida (примітивна група, що відрізняється особливим типом симбіозу з *Nostoc*, а також будовою спор) та Anthocerotopsida.

Клас Leiosporocerotopsida Stotl. et Crand.-Stotl. emend. Duff et al. Новий клас, виокремлений 2005 року. Включає лише один вид *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel (**порядок Leiosporocerotales** Hässel, родина Leiosporocerotaceae Hässel ex Ochyra), відокремленість якого підтверджують як морфологічні, так і молекулярно-генетичні дослідження. Талом масивний, із численними порожнинами, проте без слизовмісних щілин у тканинах, уражених *Nostoc*. Нитки *Nostoc* формують тяжі вздовж талому. Хлоропласти без піреноїдів. В одній камері може бути скупчено до 70 антеридів. Коробочки спорогоніїв із продихами, розкриваються лише однією щілиною. Спори дрібні, порівняно з представниками Anthocerotopsida, неорнаментовані, їхні апертури однопроменеві. Псевдоелатери довгі, часто бувають одноклітинні.

Клас Anthocerotopsida de Bary ex Jancz. corr. Prosk. emend Duff et al. Талом містить слизевмісні порожнини, а *Nostoc* локалізований в окремих капсулах. Піреноїди є, або їх немає. В одній камері зазвичай до 10 (інколи до 60) антеридіїв. Коробочки спорогоніїв із продихами або без, розкриваються двома лопатями. Спори крупніші, орнаментовані, апертури трипроменеві. Псевдоелатери багатоклітинні.

Клас Anthocerotopsida містить три підкласи: Anthocerotidae (антеридіїв до 60 в одній камері), Notothylatidae (антеридіїв від 1 до 8 в камері, спори з екваторіальною облямівкою) та Dendrocerotidae (лише 1 антеридій у камері).

Підклас Anthocerotidae Rosenv. corr. Prosk. emend Duff et al. містить єдиний **порядок Anthocerotales** Limpr. in Cohn. (1 родина Anthocerotaceae Dumort. corr. Trevis. emend Hässel).

Підклас Notothylatidae Duff et al. містить єдиний **порядок Notothyladales** Hyvönen et Piippo (1 родина Notothyladaceae (Milde) Müll. Frib. ex Prosk. emend. Hässel).

Підклас Dendrocerotidae Duff et al. містить 2 порядки: **порядок Dendrocerotales** Hässel emend. Duff et al. (1 родина Dendrocerotaceae (Milde) Hässel emend Duff et al.) та **порядок Phymatocerotales** Duff, J.C. Villarreal, Cargill et Renzaglia (1 родина Phymatocerotaceae Duff, J.C. Villarreal, Cargill et Renzaglia).

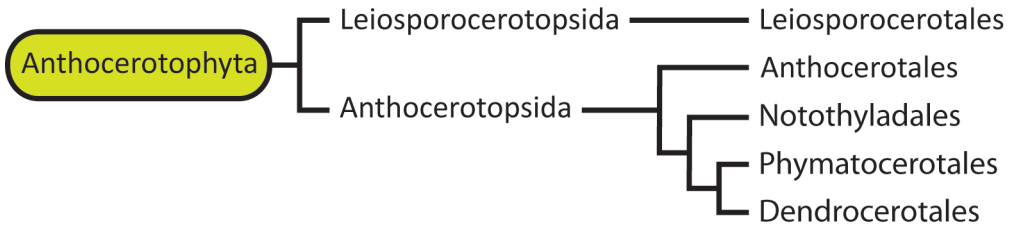


Рис. 58. Філогенетична структура Anthocerotophyta.

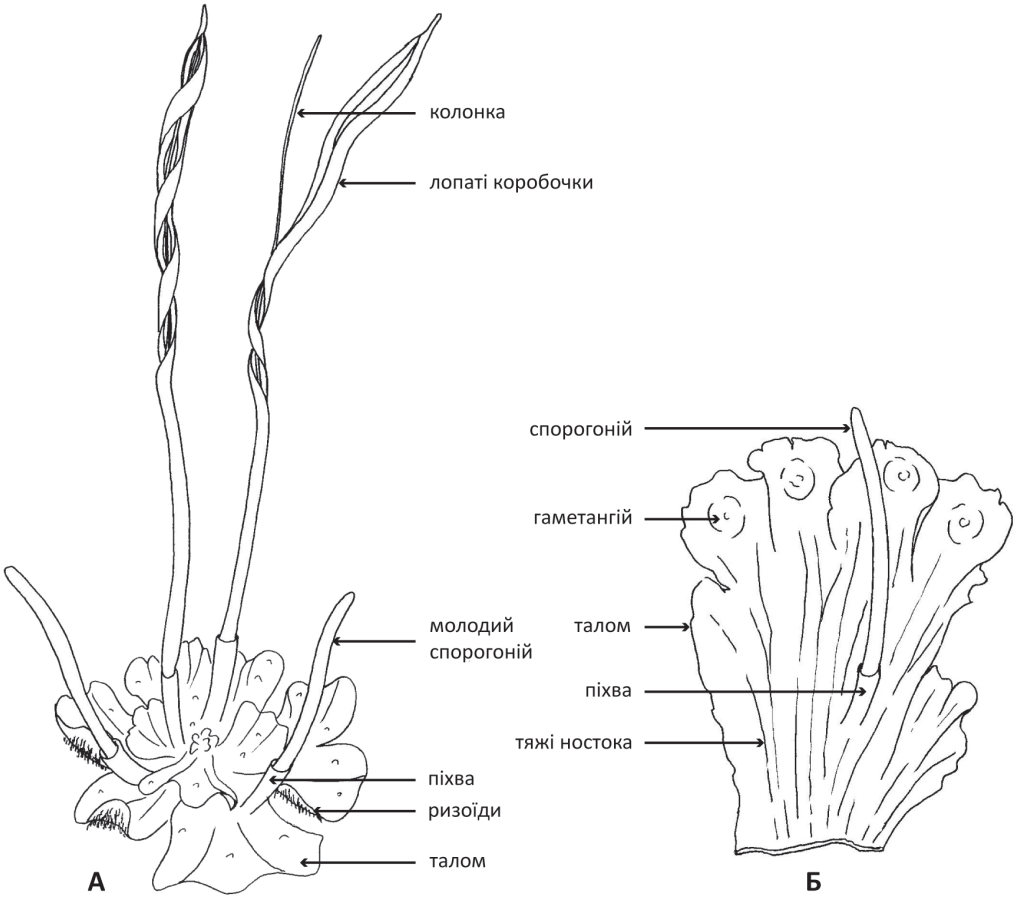


Рис. 59. Представники відділу Anthocerotophyta: **А** – *Phaeoceros* sp. (Anthocerotopsida); **Б** – *Leiosporoceros dussii* (Stephani) Hässel de Menéndez (Leiosporocerotopsida).

VII

Група Pteridophyta
(судинні спорові рослини)

95. Будова провідної системи судинних рослин

Провідна система судинних рослин часто відрізняється винятковою складністю організації. Зокрема, в осьових органах вона представлена у вигляді так званого центрального циліндра або стели.

Стела (**центральний циліндр**) – система первинних провідних тканин (флоеми і ксилеми) у сукупності з прилеглими паренхімними тканинами в осьових органах судинних рослин. Стела може бути представлена масивним центральним тяжем, окремими провідними пучками або ж мати вигляд порожнистого циліндра тощо.

Вчення про типи організації та закономірності еволюції стели називають **стелярною теорією**. Засади стелярної теорії були закладені **Філіпом ван Тігемом** (*Philippe Édouard Léon Van Tieghem*, 1839-1914) та **А. Дуліо** (*H. Doultion*, ?) ще 1886 року (Van Tieghem & Doultion 1886), а пізніше вона набула широкого визнання й ефективно застосовується у систематиці рослин й на сьогодні.

Стела розвивається з прокамбіальної тканини, що може заповнювати центральну частину осьового органу або ж формувати кільце навколо паренхіми серцевини. Із прокамбію формуються флоема й ксилема. Розрізняють кілька типів закладання й розвитку ксилеми. Якщо ксилема закладається на периферії і розвивається доцентрово, говорять про **екзархний** тип. Якщо ксилема розвивається відцентрово, безпосередньо із самого центру осьового органу, говорять про **центрархний** тип розвитку ксилеми. Якщо ж прокамбій має вигляд кільця навколо серцевини, із якого відцентрово розвивається ксилема, тоді говорять про **ендархний** тип. Бувають випадки, коли ксилема закладається в середній частині прокамбіального тяжа й розвивається як доцентрово, так і відцентрово, тоді говорять про **мезархний** тип її розвитку. Подібну типіфікацію також застосовують щодо розвитку флоеми.

Найбільш примітивним типом стели є **протостела**, яка розвивається із суцільного тяжа прокамбію і в якій центральний масивний тяж або кілька тяжів ксилеми оточено флоемою. Серед протостели розрізняють три основні підтипи: гаплостелу, актиностелу і плектостелу.

Гаплостела – найбільш примітивна серед протостел, характеризується порівняно тонким центральним тяжем протоксилеми, оточеним (інколи слабко диференційованою) флоемою. Ксилема розвивається центрархно, натомість флоема розвивається екзархно, огортаючи ксилему.

Актиностела відрізняється тим, що в прокамбії виникає кілька центрів закладання ксилеми, із яких доцентрово розвиваються тяжі ксилеми, що сполучаються в центрі осьового органа. При цьому у примітивній актиностелі ксилема закладається мезархно, а в просунутій її центри закладання зміщуються до периферії і розвиваються екзархно.

Плектостела також характеризується кількома екзархними центрами закладання, із яких доцентрово розвиваються тяжі ксилеми, що, однак, не сполучаються в центрі в «зірку», а формують кілька незалежних ребер, ізольованих флоемою.

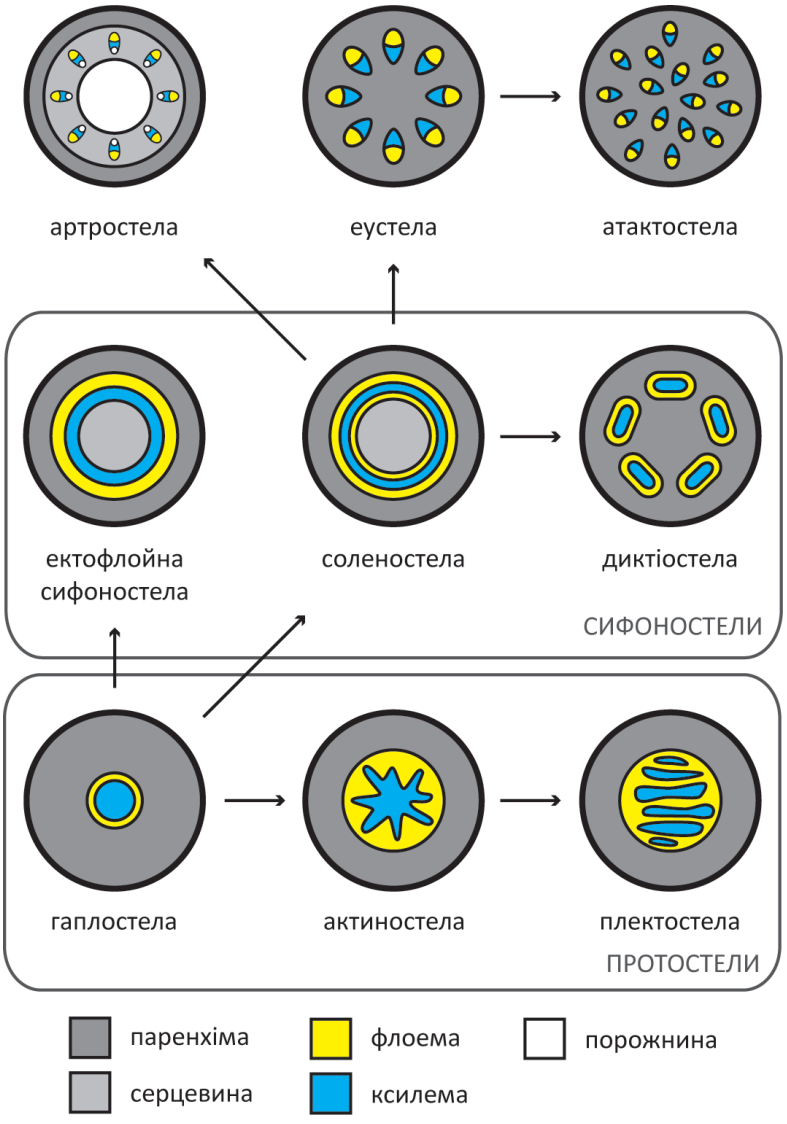


Рис. 60. Типи стели та напрямки її еволюції (**стелярна теорія**) за А.Л. Тахтаджяном (1978b) зі змінами.

96. Будова провідної системи судинних рослин (продовження)

Сифоностела є більш досконалим типом стели, який, очевидно, еволюціонував із протостели. Сифоностела розвивається з кільця прокамбіальної тканини, що оточує серцевину. У результаті формує циліндр із провідних тканин. Найбільш примітивним і рідкісним підтипом сифоностели є **ектофлойна сифоностела**, яка має вигляд трубки ксилеми, оточеної трубкою флоеми. Більш просунутим підтипом є **амфіфлойна сифоностела** (**соленостела**), що відрізняється від попереднього підтипу наявністю додаткової внутрішньої трубки флоеми.

Найбільш досконалим підтипом сифоностели є **диктіостела**, яка виникла із соленостели і має вигляд сітчастого порожнистого циліндра із численними листковими проривами. На поперечному перерізі диктіостела має вигляд розташованих одним кільцем окремих тяжів (**меристел**), між якими є проміжки (**листкові прориви** або просто перфорації). Окрім того, в окремих рослин може спостерігатися поліциклічна сифоностела, що представлена кількома стелами, вкладеними одна в одну й відмежованими прошарками паренхіми.

Наступною ланкою еволюції є **артростела**, яка виникла з ектофлойної сифоностели. Цей тип стели є унікальним для хвощів і відрізняється наявністю одного кільця провідних тяжів, що зі сторони ксилеми супроводжуються водопровідними каринальними каналами. Артростелу інколи розглядають як підтип еустели, проте вона має виражену членистість відповідно до вузлів стебла.

З ектофлойної сифоностели також виникла **еустела**, яка здебільшого представлена одним кільцем стеблових провідних пучків, а також листковими слідами, розмежованими паренхімою. Така еустела має **пучкову будову**. Інколи еустела, унаслідок вторинного потовщення, може набувати вигляд суцільної трубки, тобто мати **непучкову будову**. У такому випадку міжпучкова паренхіма набуває вигляду тонких радіальних променів. Еустела є найбільш широко представленим типом стели, характерним голонасінним і дводольним рослинам.

Тоді як в однодольних рослин формується **атактостела**, яка представлена значною кількістю провідних пучків (**листковими слідами**), що довільно розміщені в тканинах стебла. Вважають, що атактостела еволюціонувала з еустели.

Провідна система може бути **відкритого** (містити камбій) або ж **закритого** (не містить камбію) типу. Подібно, розрізняють відкриті і закриті провідні пучки.

Провідні пучки можуть бути кількох основних типів: **колатеральні** (флоема розташовується зовні від ксилеми, бувають закриті і відкриті), **біколатеральні** (флоема розташовується як зовні ксилеми, так і з внутрішньої сторони пучка, водночас між ксилемою і зовнішньою флоемою розташовується камбій), **амфікрибральні** (флоема повністю оточує ксилему, закриті), **амфівазальні** (ксилема повністю оточує флоему, закриті), **радіальні** (ксилема формує радіальні промені, які розділяють флоему і залежно від кількості яких розрізняють **диархні**, **поліархні** і т.д. провідні пучки).

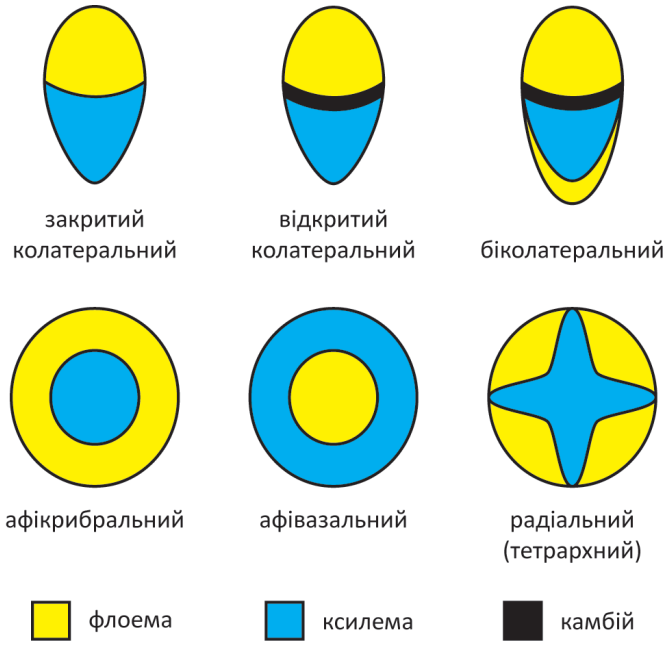


Рис. 61. Типи провідних пучків за положенням провідних елементів.

Тип	Особливості
Основні	беруть безпосередню участь в іннервації листка
Кортикальні	зазвичай порівняно дрібні провідні пучки, що розташовуються в периферійних тканинах стебла й можуть мати різне відношення щодо живлення вузлів, зокрема
	можуть незалежно продовжуватися у стеблі і не брати участі в живленні листків
	можуть розміщуватися в стеблі, частково живлячи листок і частково продовжуючись далі, до наступного вузла
	можуть формуватися одразу над вузлом і входити в наступний листок
Медулярні	зазвичай порівняно дрібні та часто неповні (без ксилеми) провідні пучки, що розташовуються в серцевині або присерцевинних ділянках стебла і можуть входити в листок або ж не входити, можуть продовжуватися незалежно або ж зливатися з основними провідними пучками

Табл. 46. Типи провідних пучків за положенням у стеблі й участю в іннервації листка.

97. Будова провідної системи судинних рослин (закінчення)

Структура провідної системи містить неабиякий потенціал для досліджень, адже не лише дозволяє здійснювати порівняльний аналіз, а й розробляти класифікації й типології, перевіряти таксономічні гіпотези. Дослідженнями організації провідної системи рослин займається **васкулярна анатомія**. Основні засади і принципи васкулярно-анатомічних досліджень розробив VAN TIEGHEM (1891), а сам метод набув надзвичайної популярності на початку XX століття, сформувалися цілі школи дослідників, які, однак, не завжди могли порозумітися.

Розрізняють три основні **типи галуження провідних пучків** у пагоні (HEJNOWICZ 2012): а) **дихотомічне**; б) **моноподіальне**; в) **симподіальне** (**монохазіальне** та **дихазіальне**). Стосовно цих провідних пучків застосовують особливу термінологію.

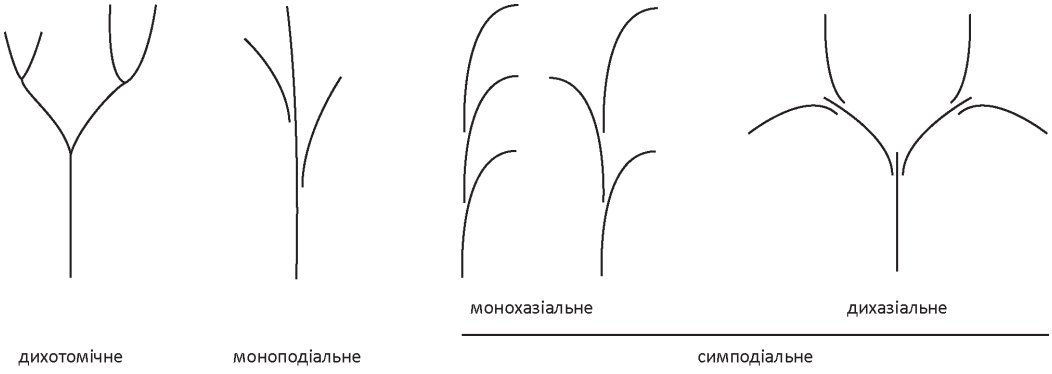
Під **слідом** розуміють кожне окреме відгалуження, яке входить у той чи інший орган. Варто зауважити, що окремі автори слідом називають сукупність усіх провідних пучків, які іннервують орган, що створює деяку плутанину. Під **проривом** (**лакуною**) розуміють проміжок у провідному циліндрі, який формується над відгалуженням провідного пучка. Під **провідним тяжем** розуміють комплексний провідний пучок, утворений унаслідок злиття кількох провідних пучків. Зокрема, тяж, сформований унаслідок злиття листкових слідів, у проміжку між вузлами називають **стебловим тяжем**. А сукупність стеблових тяжів і листкових слідів називають **слідовим симподіумом**. Сукупність слідів, які продовжуються у стеблі поруч незалежно, називають **слідовим комплексом**, а кожен з окремих пучків у такому комплексі – **слідовою ниткою**.

Під **сліпими провідними пучками** розуміють провідні пучки, що відгалужуються від загальної провідної системи і закінчуються сліпо, не входячи в жоден з органів. Під **висячими провідними пучками** розуміють провідні пучки, які не вливаються в загальну провідну систему. **Рекурентними провідними пучками** називають провідні пучки, що змінюють свій напрямок на протилежний, формуючи петлю. **Інвертованими провідними пучками** називають провідні пучки зі зміненим положенням провідних елементів (тобто якщо у звичного пучка ксилема займає дистальне положення, то в інвертованого, навпаки, проксимальне). Зокрема, інвертованою зазвичай є одна з ділянок рекурентного пучка.

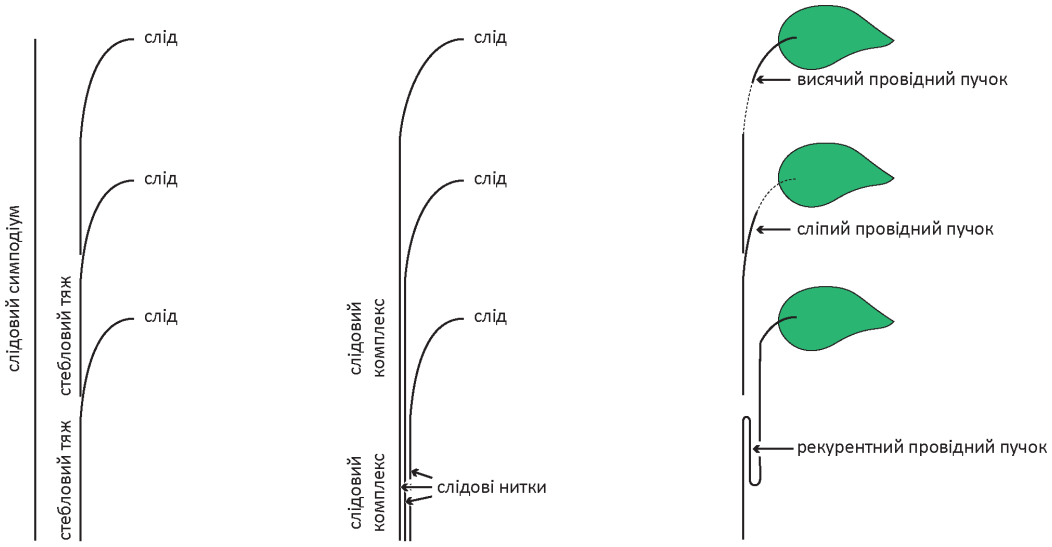
Провідні симподії у стеблі можуть продовжуватися незалежно, тоді говорять про **відкриту структуру провідної системи**, або ж симподії можуть зливатися між собою, формуючи **закриту структуру провідної системи** стебла. При цьому, у закритій провідній системі стебла пучки можуть зливатися різними шляхами, серед яких розрізняють два основні – **монохазіальне** і **дихазіальне злиття**.

Інколи проявляється **консерватизм провідної системи**, що полягає у збереженні архаїчних рис її організації (MOSELEY 1967). Таким прикладом може бути наявність сліпих провідних пучків на місці редукованих органів, наявність так званих рекурентних провідних пучків, які свідчать про вигинання й розростання ділянок квітколожа, наявність вільних пучків на місці зрослих органів тощо.

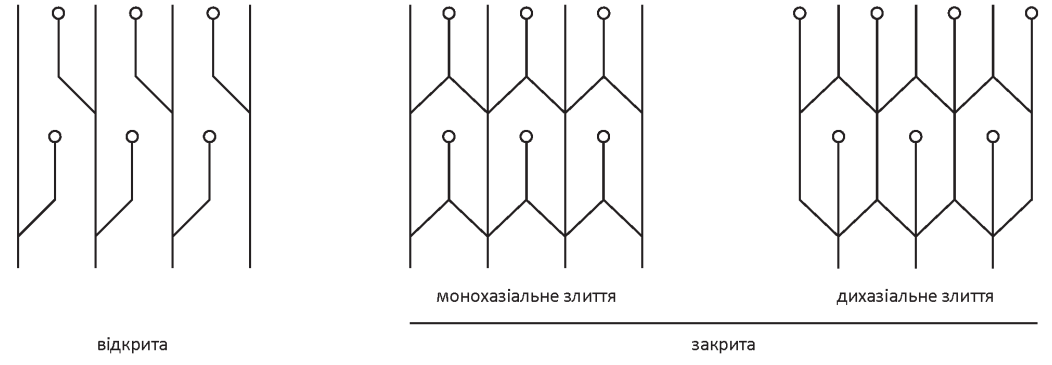
Рис. 62. Структура провідної системи за HEJNOWICZ (2012) зі змінами: **А** – типи галуження провідних пучків; **Б** – основні елементи й базові поняття; **В** – основні типи провідної системи стебла. ▸


монохазіальне
дихазіальне
дихотомічне
моноподіальне
симподіальне

А


слідовий симподіум
слід
слід
слід
стебловий тяж
стебловий тяж
слідовий комплекс
слідовий комплекс
слід
слід
слід
слідові нитки
висячий провідний пучок
сліпий провідний пучок
рекурентний провідний пучок

Б


монохазіальне злиття
дихазіальне злиття
відкрита
закрита

В

98. Таксономічне положення судинних спорових рослин

Раніше рослини поділяли на **криптогамні** (таємношлюбні або спорові рослини, що не формують видимих статевих органів і не продукують насінин) та **фанерогамні** (явношлюбні або власне насіннєві рослини). Ці терміни можна зустріти і сьогодні. Криптогамні рослини, відповідно, можна поділити на групу **безсудинних** (у випадку вищих рослин, це лише група Bryomorpha) та **судинних** (групи Protracheophytes, Paratracheophytes (Rhyniophyta), Zosterophyllophyta, Lycopodiophyta, Monilophyta та Progymnospermophyta). **Судинні спорові** (криптогамні) рослини є збірною парафілетичною групою, яку інколи також називають групою **Pteridophytes** або **Pteridophyta** (не плутати з папоротеподібними, для позначення яких коректно використовувати термін Monilophyta). Судинні спорові рослини разом із мохоподібними (Bryomorpha) формують умовну групу **вищих спорових рослин**.

Судинні спорові рослини займають проміжне положення між мохоподібними й насіннєвими рослинами, а їхня таксономічна структура, особливо викопних таксонів, є неусталеною (Мосякін і Тищенко 2010).

Існує дві **теорії походження судинних спорових рослин**: **від водоростей** і **від мохоподібних**. Ці рослини сформувалися в ранньому силурі і домінували в кам'яновугільний період, формуючи щільні ліси й зарості. У сучасній флорі представлені порівняно слабко, здебільшого трав'яними рослинами.

	Еуспорангій	Лептоспорангій
1	Спорангій формується з групи спеціалізованих ініціальних клітин.	Спорангій формується з єдиної ініціалі.
2	Ініціалі діляться периклінально на зовнішні і внутрішні дочірні клітини. Зовнішні дочірні клітини формують оболонку спорангія.	Ініціаль також ділиться периклінально на зовнішню і внутрішню дочірні клітини. Але зовнішня дочірня клітина формує повністю спорангій.
3	Внутрішні дочірні клітини формують спорогенну тканину.	Внутрішня дочірня клітина не бере участі в розвитку спорангія.
4	Під час розвитку спорангія прилеглі клітини також беруть участь у формування ніжки спорангія.	Прилеглі клітини не беруть участі у формуванні спорангія.
5	Стінка спорангія багатошарова.	Стінка одношарова.
6	Ніжка спорангія масивна.	Ніжка спорангія тонка або вкорочена.
7	Спорангій крупний.	Спорангій дрібний.
8	Вміст спор великий.	Вміст спор малий.
9	Примітивний.	Просунутий.

Табл. 47. Порівняльна характеристика типів спорангіїв.

99. Будова судинних спорових рослин

Для цих рослин також характерне чергування поколінь. Спорофіт зазвичай диференційований на листки, стебло та корені і є домінуючою ланкою життєвого циклу. Листки можуть бути представлені **мікрофілами** (емергенційного походження, з єдиною центральною жилкою або навіть без неї, не формують листкових проривів, переважно дрібні лускоподібні) або **мегафілами** (теломного походження, формують листкові прориви, зазвичай мають розгалужену провідну систему листкової пластинки, здебільшого великих розмірів).

Спори формуються у спорангіях, що можуть бути двох типів – **еуспорангії** або **лептоспорангії** (див. табл. для порівняння). Більшість лептоспорангіїв мають **кільце** з товстостінних клітин (**анулюс**), яке також може перериватися групою тонкостінних клітин (**стоміумом**).

Розрізняють три **основні типи лептоспорангіїв** – із поперечним, косим і повздовжнім кільцем.

Проте не завжди формується суцільне кільце, інколи анулюс представлений окремою групою клітин або є переривчастим. Розкриття лептоспорангіїв відбувається за рахунок скорочення анулюса й розриву стінок спорангія в місці стоміума або ж у проміжках між клітинами анулюса.

У примітивних представників спорангії розташовані на кінчиках стебел, у плаунових – на адаксіальній поверхні спорофілів або ж у їхніх пазухах, у хвощів – на спорангіофорах, у Marsileaceae Mirb. спорангії зібрані у спеціалізовані органи – **спорокарпи**, у типових папоротеподібних спорангії зібрані у скупчення – **соруси** (захищені **справжнім індузієм**, тобто лускоподібним або плівчастим, часто грибоподібним виростом епідерми; або ж захищені **псевдоіндузієм** – загнутим краєм спорофіла) або ж вільно розміщені вздовж країв спорофілів. Є як рівноспорові, так і різноспорові представники. Термін спорокарп інколи також використовують для позначення видозмінених сорусів Salviniaceae T. Lestib.

Основною особливістю групи є те, що гаметофіт є незалежним від спорофіту і представлений заростком, що існує недовго. Гаметофіт (**заросток**) може бути як двостатевим (**протандричним** – антеридії дозрівають швидше, ніж архегонії, або ж **протогінічним** – архегонії дозрівають швидше від антеридіїв), так і одностатевим (у різноспорових представників). Гаметофіт рівноспорових представників є **екзоспоричним**, тобто під час розвитку вивільняється з оболонки спори. Гаметофіт різноспорових представників є **ендоспоричним**, оскільки не вивільняється з оболонки спори. Екзоспоричний гаметофіт може бути наземним фотосинтезуючим (автотрофним) або ж підземним нефотосинтезуючим (гетеротрофним), що вступає в симбіоз із грибами. Ендоспоричний гаметофіт сильно редукований і живиться за рахунок поживних речовин спори.

Архегонії та антеридії формують на дорзальній (примітивні представники) або вентральній (просунуті представники) поверхні гаметофіта.

Для запліднення необхідна вода, що забезпечує рух сперматозоїдів.

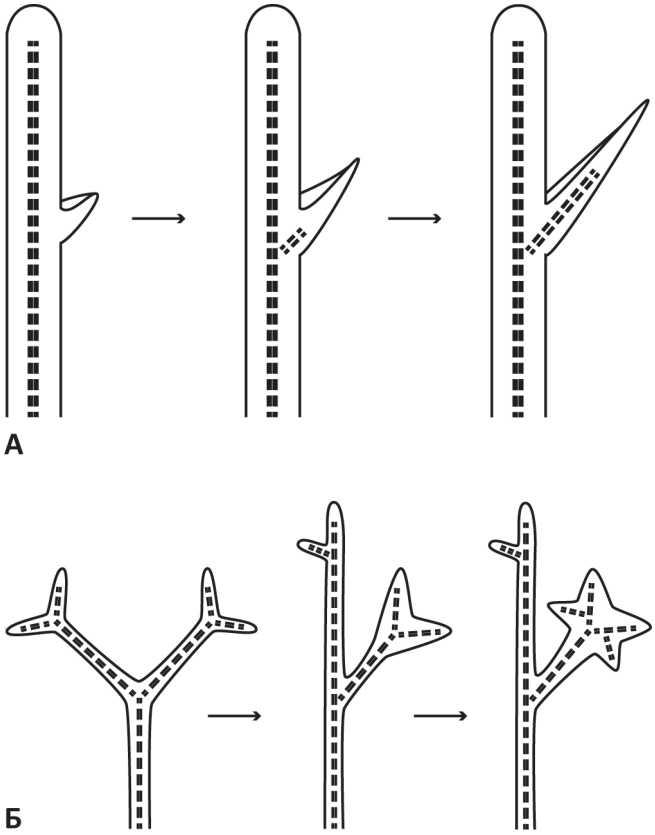


Рис. 63. Походження і порядок формування провідної системи (**пунктир**) у мікрофілів (**А**) та мегафілів (**Б**).

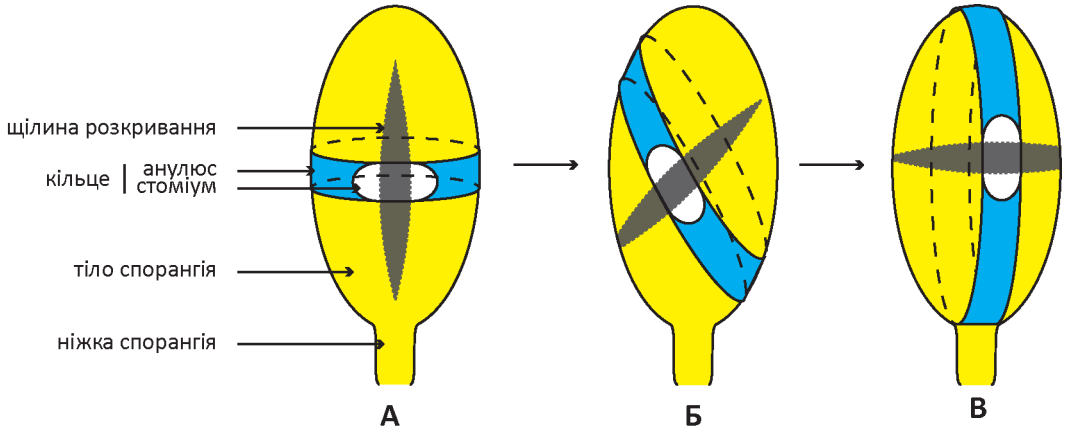


Рис. 64. Еволюція основних типів лептоспорангіїв: **А** – із поперечним (горизонтальним) кільцем; **Б** – із косим кільцем; **В** – із поздовжнім (вертикальним) кільцем.

100. Protracheophytes (= Langiophytophyta)

Таксономічний склад: 3 роди.

Поширення та екологія: Вимерлі рослини, які заселяли вологі оселища.

Загальна характеристика: Група Protracheophytes представлена вимерлими споровими безсудинними поліспорангієвими рослинами. Ці рослини відрізняються *водпровідними елементами* без потовщення стінок, на зразок мохоподібних, що відрізняє їх від групи Paratracheophytes, у якій водопровідні клітини мають S-подібне потовщення стінок. Провідні елементи в цих рослин були організовані у примітивний провідний циліндр – **гаплостелу**.

Найстарші віднайдені рештки Protracheophytes відносять до раннього девону, тоді як під кінець девону ці рослини вже зникають. *Спорофіти* – це невисокі (до 50 см) рослини, тіло яких було представлене системою **теломів** – дихотомічно розгалужених циліндричних або сплющених осей. Верхні теломи несли групи спорангіїв, а нижні – ризоїди. Теломи мали в перерізі циліндричні обриси, були 6-10 мм у діаметрі і дихотомічно галузились. У *Horneophyton* вертикальні спороносні теломи відходили від бульбоподібних розрослих ділянок плагіотропних теломів. Окрім ого, у *Horneophyton*, як і в *Aglaophyton*, було виявлено продихи на вертикальних теломах. Листків і, тим паче, коренів у цих рослин не було. Однак цікаво, що *Aglaophyton* відомий як перший представник рослин, що формував симбіоз із грибами.

Спорангії розміщувалися попарно на відстовбурчених догори теломах. Усі *спори* були однакові (ізоспорія або рівноспоровість), мали трипроменеву апертуру, були гладкі або ж орнаментовані. В *Aglaophyton* спорангії продовгасто-овальні, розкривалися шляхом розтріскування спіральною щілиною. У *Caia* і *Tortilicaulis* спорангії видовжені, подібні до Takakiopsida. У *Horneophyton* спорангії унікальні – вони розгалужені на 2-4 лопаті, кожна з яких має власну колонку. Спори *Horneophyton* вивільнялися через тріщини на верхівках лопатей спорангіїв.

Гаметофіти у Protracheophytes розвивалися незалежно від спорофітів, і тому часто їх описували як окремі таксони або ж вони і далі не відомі. Гаметофіт зазвичай мав аналогічну теломну будову, але відрізнявся значно меншими розмірами. Гаметофіти могли бути як одностатевими, так і двостатевими.

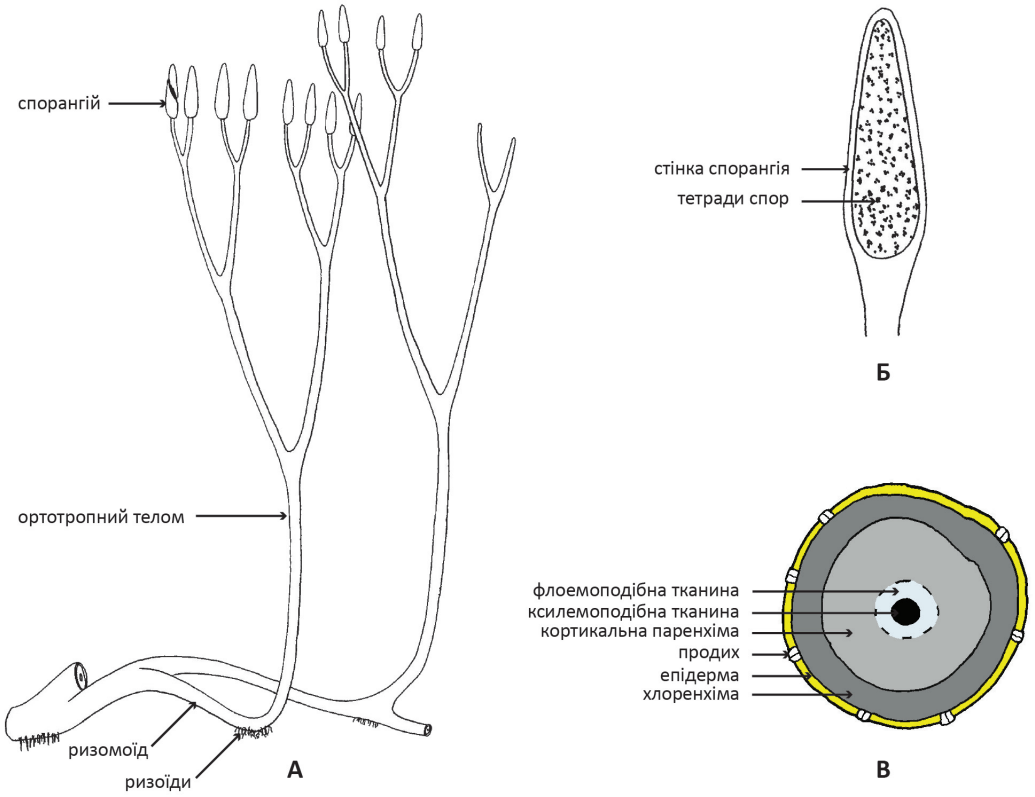


Рис. 65. *Aglaophyton major* (Kidston et Lang) D.S. Edwards: **А** – загальний вигляд; **Б** – повздовжній переріз через спорангій; **В** – поперечний переріз через телом.

101. Таксономія Protracheophytes (= Langiophytophyta)

Таксономія цих викопних рослин і надалі викликає низку запитань, тому що: по-перше, часто можливо віднайти лише фрагменти рослин, а цілісний екземпляр – велика рідкість; по-друге, гаметофіти і спорофіти цих рослин були незалежними, і встановити їх взаємну приналежність надзвичайно складно; по-третє, ці рослини часто поєднують ознаки, на підставі яких розмежовують сучасні таксони значно вищого рангу.

У межах Protracheophytes розрізняють кілька основних груп нижчого порядку. Зокрема, окремо відмежовують рід *Aglaophyton* D.S. Edwards, а також клас Horneophytopsida (містить роди *Caia* Fanning et al., *Horneophyton* Bargh. et Darrah, *Langiophyton* Remy et Hass. і *Tortilicaulis* D.S. Edwards).

Інколи до Protracheophytes відносять також роди *Nothia* Lyon ex El-Saadawy et Lacy, *Taeniocrada* D. White, *Salopella* Edwards et Richardson, і *Tarrantia* Fanning et al. Проте останнім часом рід *Nothia* прийнято розглядати у складі базальної групи класу Zosterophyllopsida Foster et Gifford або Lycopodiopsida Bartl., а інші чотири роди наразі не мають визначеного положення і, можливо, є поліфілетичними групами.

Докладніше з Protracheophytes можна ознайомитися у працях Kerp *et al.* (2001), Doweld (2001), Crane *et al.* (2004), Taylor *et al.* (2009) та Gonez & Gerrienne (2010).

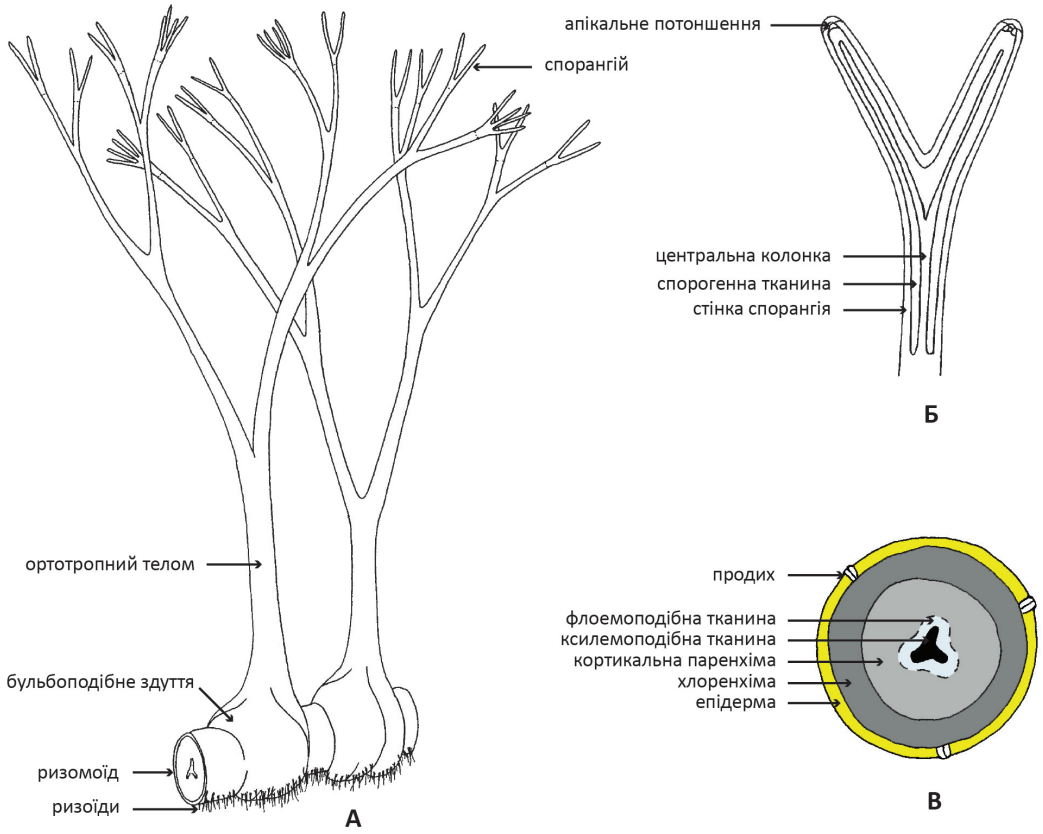


Рис. 66. *Horneophyton lignieri* (Kidston et Lang) E.S. Barghoorn et W.C. Darrah: **А** – загальний вигляд; **Б** – повздовжній переріз через спорангій; **В** – поперечний переріз через телом.

102. Paratracheophytes

Таксономічний склад: 6+1 родів, 2 родини, 2 порядки, 2 класи, 1 відділ.

Поширення та екологія: Вимерлі рослини, які заселяли вологі оселища.

Загальна характеристика: Клас Rhyniopsida представлений девонськими викопними поліспорангієвими рослинами з примітивними трахеїдами. Це невеликі рослини (до 50 см), позбавлені коренів і листків. Їхнє тіло має теломну будову, диференційоване на горизонтальну галузисту ділянку з ризоїдами (**ризомоїд**) і вертикальну галузисту спорангіоносну ділянку. *Теломи* округлі, діаметром до 5 мм. Особливістю цих рослин є: а) особливий ***Rhynia*-тип галуження**, за якого телом галузиться несистематично; б) розвиток **абсцизійної тканини** (відповідала за відділення спорангіїв на кшталт опадання листків восени (Kerp *et al.* 2003)) при основі спорангіїв; в) спорангії частково занурені в розросле ложе; г) трахеїди, що мають S-подібне потовщення стінок; д) наявність тяжа провідної тканини в центрі телома у вигляді протостели; е) епідерма, яка містить продихи та численні епідермальні випинання та луски – **емергенції**.

Спорангії Rhyniopsida великі (до 12 мм завдовжки і 5 мм у діаметрі), веретеноподібні, їхні стінки багатошарові, центральної колонки немає, розкриваються повздовжньою щілиною. *Спори* дрібні, однакові, із трипроменевою апертурою. Гаметофіти представлені подібними до спорофіта рослинами дещо менших розмірів, вертикальні відгалуження теломів яких несуть гаметангії замість спорангіїв.

Клас Trimerophytopsida представлений також девонськими викопними рослинами, що відрізнялися особливим типом **нерівно-дихотомічного (псевдомоноподіального) галуженням** теломів, за якого один із теломів швидко припиняв розвиток, залишаючись у вигляді короткого «пенька», а інший перевершинював і сильно розвивався. Із теломів формувалася більш-менш диференційована система вертикальної осі і групи бічних осей. Теломи могли бути вкриті емергенціями. *Стела* була представлена сплощеною гаплостелою або актиностелою. В окремих представників диференціювалися додаткові корені. Термінальні гомоспоричні *спорангії* розміщувалися на спеціалізованих розгалужених генеративних теломах. Гаметофіти невідомі. Це були трав'яні прибережні рослини заввишки від кількох сантиметрів до 1 м, які проявляли низку перехідних ознак між ринієвими й папоротевими.

Cooksonia тривалий час залишався слабко дослідженим родом, а ризомоїдних фрагментів і гаметофітів не віднайдено й досі. Особливістю цього роду була наявність термінальних спорангіїв доволі різноманітної форми – від кулястих до лійкоподібних або бобоподібних, що розтріскувалися навпіл двома лопатями. Розвиток провідних тканин у центрі телому є спірним, оскільки лише окремі рештки мають у центрі темні клітини, які могли б бути водопровідними. Попри це, у *Cooksonia* віднайдено продихи.

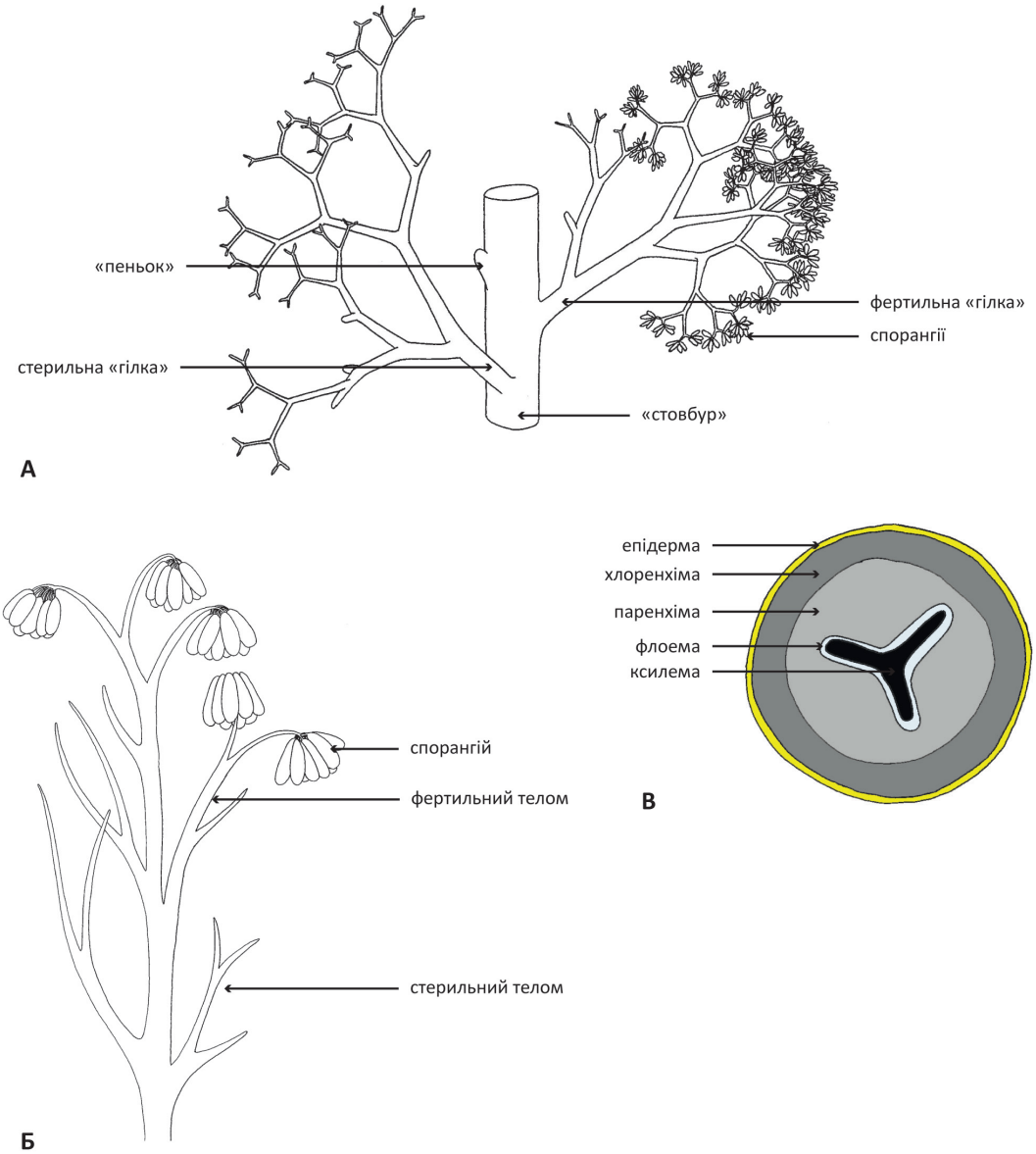


Рис. 67. Фрагмент телому *Pertica* sp. (**А**) *Trimerophyton* sp. (**Б**) та поперечний переріз телому *Psilophyton* sp. (**В**) за NORTHINGTON & GOODIN (1984).

103. Таксономія Paratracheophytes

До складу групи Paratracheophytes належить **відділ Rhyniophyta** Cronq., Takht. et Zimmerm. із двома класами, які інколи виділяють в окремі відділи, а також кілька таксонів невизначеного положення (*Remyophyton* Kerp et al. – гаметофіт *Rhynia* Kidst. et W.H. Lang, *Sciadophyton* Steinmann та ін.).

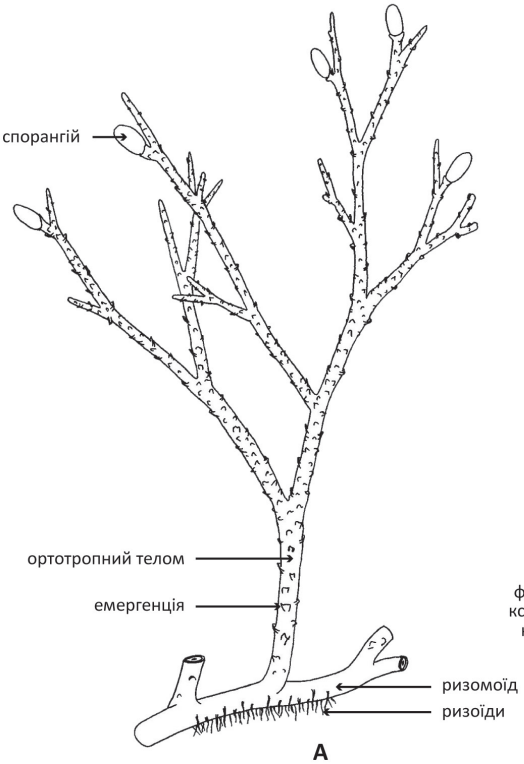
Клас Rhyniopsida Kryshtofovich із порядком **Rhyniales** Nemejc та однією родиною Rhyniaceae Kidston et Lang., що містить лише три роди (*Rhynia*, *Stockmansella* Fairon-Dem. і *Huvenia* Hass et W. Remy).

Клас Trimerophytopsida A.S. Foster et Gifford (= Psilophytopsida Kryshtofovich), найімовірніше, є парафілетичною групою. Цей клас містить три основні роди (*Euphyllophyton* Hao et Beck, *Trimerophyton* C.A. Hopping та *Psilophyton* Dawson emend. Hueber et H.P. Banks). Але сюди також інколи відносять кілька родів невизначеного положення: *Pertica* Kasper et H.N. Andrews; *Yunia* S.G. Hao et C.B. Beck; *Oocampsa* H.N. Andrews, P.G. Gensel et A.E. Kasper; *Pauthecophyton* J.Z. Xue, S.G.Hao, X. Zhu et D.M. Wang. Клас Trimerophytopsida інколи розглядають як самостійний відділ, положення в системі якого сильно варіює залежно від автора ревізії (зокрема, згідно з Tudge (2000) відділ Trimerophyta є сестринською кладою до клади Monilophyta).

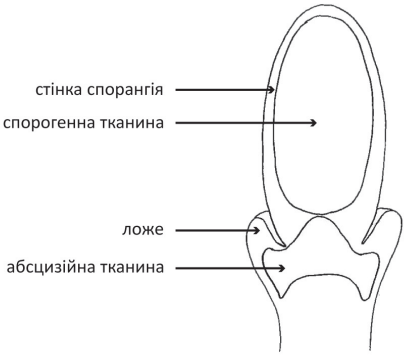
Близьким до класу Rhyniopsida є рід *Cooksonia* W.H. Lang emend. Gonez et Gerrienne, який, як виявилось (Gonez & Gerrienne 2010), є парафілетичною групою.

До Paratracheophytes часом також відносять споріднені роди *Barinophyton* White emend. Brauer, *Protobarinophyton* Brauer та *Krithodeophyton* D. Edwards. Проте віднедавна (Crane *et al.* 2004) ці малодосліджені роди прийнято відносити до відділу Zosterophyllophyta.

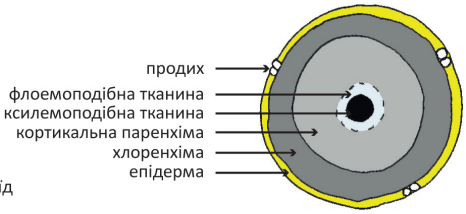
Рис. 68. Paratracheophytes: **А** – загальний вигляд *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidst. et W.H. Lang; **Б** – повздовжній переріз через спорангій *Rh. gwynne-vaughanii*; **В** – поперечний переріз через телом *Rh. gwynne-vaughanii*; **Г** – фрагмент з ортотропними теломами *Cooksonia pertoni* W.H. Lang; **Д** – спорангій *C. pertoni*; **Е** – спорангій *C. paranensis* Gerrienne et al.; **Є** – спорангій *C. caledonica* Edwards; **Ж** – спорангій *C. hemisphaerica* W.H. Lang. ▸


спорангій
ортотропний телом
емергенція
ризомоїд
ризоїди

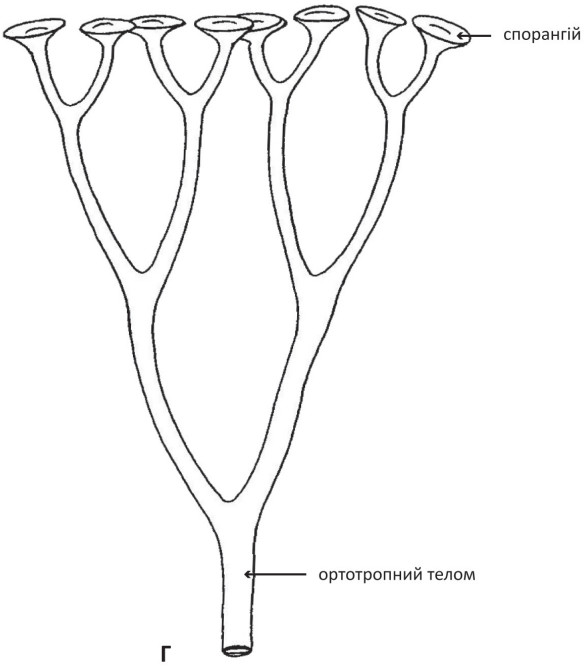
А


стінка спорангія
спорогенна тканина
ложе
абсцизійна тканина

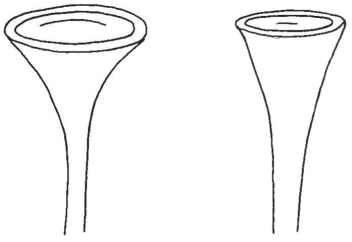
Б


продих
флоемоподібна тканина
ксилемоподібна тканина
кортикальна паренхіма
хлоренхіма
епідерма

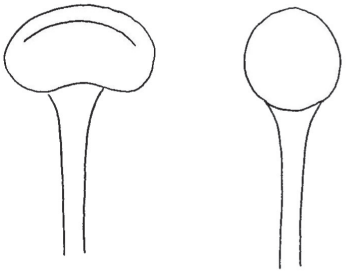
В


спорангій
ортотропний телом

Г



Д Е



Є Ж

104. Zosterophyllophyta

Таксономічний склад: ≤29+1 родів, ~5 родин, 2 порядки, 1 клас.

Поширення та екологія: Вимерлі гідатофіти, що, очевидно, населяли болота.

Загальна характеристика: Включає девонські рівноспорові викопні рослини теломної організації, які, за сучасними даними (Taylor *et al.* 2009), відносять до групи плаунових (Lycophytina). Ці рослини мали сланкі галузисті ризомоїди й ортотропні слабко дихотомічно розгалужені спороносні теломи заввишки до 30 см. Ортотропні теломи часто мали закручені апекси на кшталт вай папоротей, а також могли бути сплющені. Окрім того, ортотропні теломи могли бути вкриті емергенціями, які вважають попередниками мікрофілів. **Мікрофіли** – листки, що розвиваються із зовнішніх тканин стебла за типом емергенціїв і не формують листкових проривів, на відміну від **мегафілів**, які еволюційно представляють видозмінені гілки, що шляхом планації і зростання набули листкоподібної форми.

Теломи цих рослин були вкриті епідермою, під якою розміщувалася хлоренхіма, кортикальна паренхіма і провідний циліндр, представлений гаплостелою. На епідермі інколи були продихи. Примітивні трахеїди мали спіральне або кільцеве потовщення стінок.

Брунькоподібні *спорангії* розміщувалися латерально вздовж ортотропних теломів в окремих групах або ж формували скупчення – колосоподібні стробіли. Спорангії розкривалися вздовж двома лопатями. *Спори* мали трипроменеву апертуру.

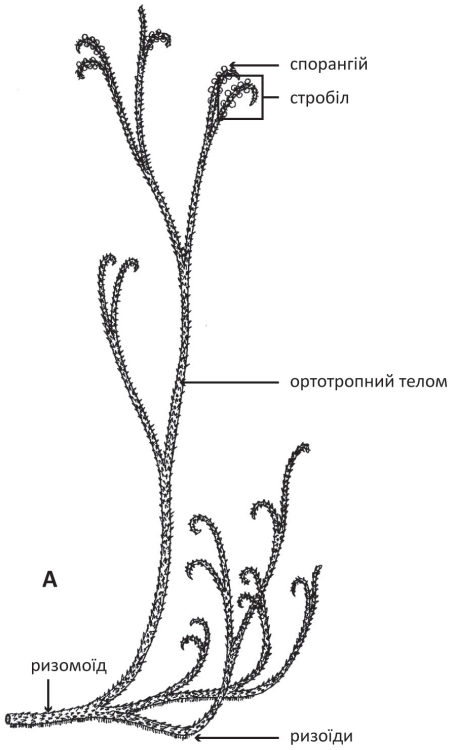
Гаметофіти цих рослин достеменно не відомі.

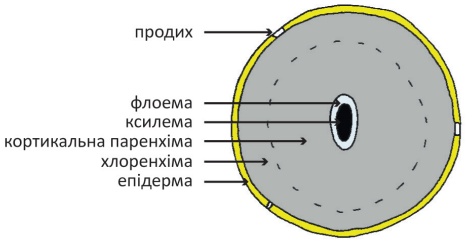
Спорофіти Nothia мали незвичний вигляд – їхні ортотропні теломи мали торочкувату хвилясту поверхню та дихотомічно галузилися. Ризомоїди були більш-менш округлі й несли численні ризоїди. Брунькоподібні *спорангії* розміщувалися на кінчиках коротких теломів, що загалом формували китицеподібні стробіли. *Спори* з трипроменевою апертурою, однакові. Унікальною рисою є чергування продовгастих та округлих клітин в епідермі. Кора слабко диференційована на хлоренхіму і кортикальну паренхіму. У центрі є провідні елементи – подвійна ксилемоподібна тканина, оточена флоемоподібними елементами. Ксилемоподібна тканина за структурою клітин близька до водопровідних елементів *Aglaophyton*.

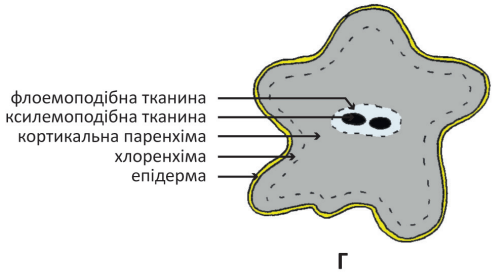
Таксономія: **Відділ Zosterophyllophyta** H. Bold містить єдиний **клас Zosterophyllopsida** Foster et Gifford із двома порядками (**Zosterophyllales** Bierhorst та **Sawdoniales** Kenrick et Crane), а також рід *Nothia* Lyon ex El-Saadawy et Lacy з невизначеним положенням. Таксономію відділу продовжують доопрацьовувати.

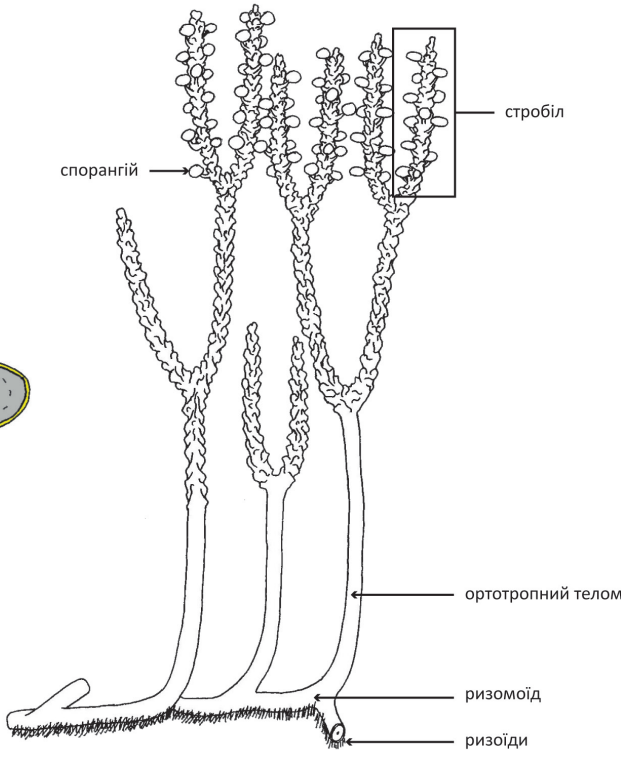
Є чудова змога докладно ознайомитися з таксономією викопних рослин на сайті **fossilworks.org**.

Рис. 69. Zosterophyllophyta: **А** – загальний вигляд *Sawdonia ornata* Hueber.; **Б** – поперечний переріз телому *S. ornata*; **В** – зовнішній вигляд *Nothia aphylla* Lyon ex El-Saadawy et Lacey; **Г** – поперечний переріз телому *N. aphylla*. ▸


спорангій
стробіл
ортотропний телом
А
ризомоїд
ризоїди


продих
флоема
ксилема
кортикальна паренхіма
хлоренхіма
епідерма
Б


флоемоподібна тканина
ксилемоподібна тканина
кортикальна паренхіма
хлоренхіма
епідерма
Г


стробіл
спорангій
ортотропний телом
ризомоїд
ризоїди
В

105. Lycopodiophyta (плауноподібні)

Таксономічний склад: ~1300+~120 видів, 6+~70 родів, 3+25 родин, 3+4 порядки, 2 класи.

Поширення та екологія: Сучасні представники – наземні, водні та епіфітні рослини широкого ареалу, найбільш різноманітні у тропіках. Вимерлі представники в кам'яновугільний період формували просторі ліси.

Загальна характеристика: Наявні дихотомічно розгалужені додаткові *корені*, що зазвичай формують первинно гоморизну кореневу систему. Інколи наявні ризофори. *Пагони* 10-50 см (інколи до 1 м) заввишки, прямостоячі або сланкі, рівно- або нерівно-дихотомічно галузяться. *Провідна система* стебла представлена типовою протостелою (актиностелою – ксилема має виражені радіальні промені, об'єднані в центрі стели; або плектостелою – ксилема представлена окремими сегментами, зануреними у флоему) зі справжніми ксилемою і флоемою.

Листки (мікрофіли за природою) зазвичай розташовані спірально, із більш-менш вираженою центральною жилкою або без неї, можуть мати додаткову пазушну луску (**лігулу** або **язичок**).

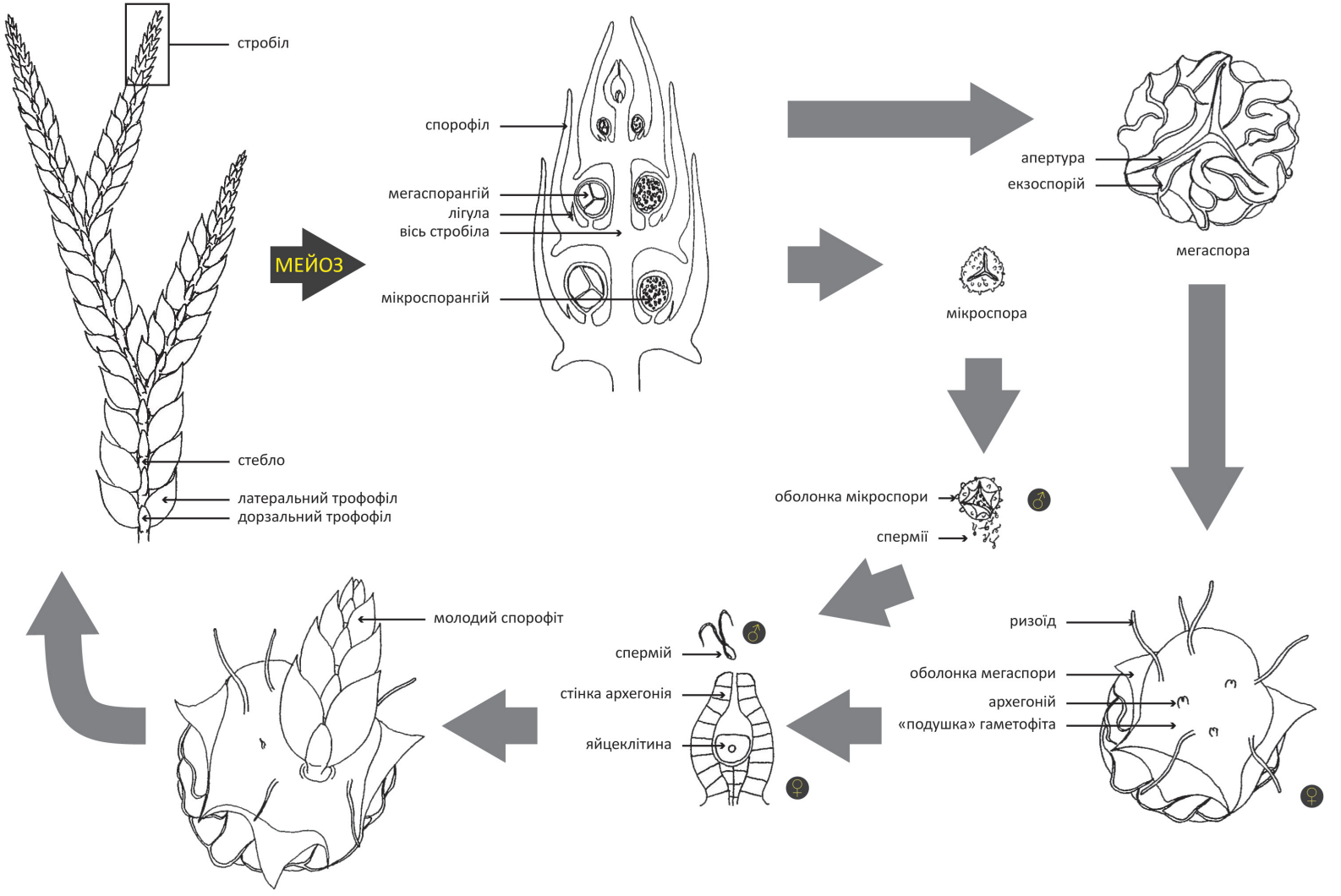
Мікрофіли плауноподібних прийнято називати **лікофілами**, оскільки вони відрізняються наявністю інтеркалярної меристеми при основі.

Поодинокі *спорангії* розвиваються на адаксіальній поверхні спорофілів або ж у їхніх пазухах. *Спорофіли* можуть бути зібрані в щільні стробіли або ж розміщуватися в особливих спорогенних ділянках пагона. *Еуспорангії* розкриваються двома стулками.

Спори з трипроменевою або однопроменевою апертурою, здебільшого зі скульптурованою поверхнею екзоспорія. Серед плауноподібних є як рівноспорові, так і різноспорові представники.

Зі спор розвиваються двостатеві або різностатеві *заростки* (гаметофіти), які інколи дуже редуковані й можуть починати проростати безпосередньо в оболонці спори. Заростки зазвичай підземні, але бувають і наземні або напівзанурені фотосинтезуючі, інколи формують симбіоз із грибами.

Рис. 70. Цикл відтворення плауноподібних на прикладі *Selaginella* sp. ▸


стробіл
стебло
латеральний трофофіл
дорзальний трофофіл
МЕЙОЗ
спорофіл
мегаспорангій
лігула
вісь стробіла
мікроспорангій
апертура
екзоспорій
мегаспора
мікроспора
оболонка мікроспори
спермії
ризоїд
оболонка мегаспори
архегоній
«подушка» гаметофіта
спермій
стінка архегонія
яйцеклітина
молодий спорофіт

106. Таксономія Lycopodiophyta: Lycopodiopsida

Відділ Lycopodiophyta Cronquist, Takht. et W. Zimm. (**група Lycophyta**) містить два класи – Lycopodiopsida та Isoëtopsida (Smith *et al.* 2006; Cantino *et al.* 2007; Singh 2010; Christenhusz *et al.* 2011a, 2011b; Cole & Hilger 2014).

Клас Lycopodiopsida Bartl. представлений рівноспоровими безлігульними рослинами, у спорангіях яких часто спостерігається редукована центральна колонка. Цей клас містить три порядки.

Порядок Lycopodiales DC. ex Bercht. et J. Presl включає сучасні рослини, містить сучасну родину Lycopodiaceae P. Beauv. ex Mirb. in Lam. et Mirb., що налічує 4 сучасні роди (включно з родом *Huperzia* Bernh.) і близько 380 видів. До цієї родини відносять також кілька родів викопних рослин. Окрім того, інколи виділяють іще одну викопну родину Lycopodiopsidacea Chaloner in Boureau з єдиним родом. Сучасні плауноподібні – багаторічні вічнозелені трав'яні рослини, спорофіли яких зібрані у стробіли, а пагони часто диференційовані на ортотропні (вертикальні) і плагіотропні (сланкі горизонтальні).

Порядок Drepanophycales Pichi-Sermolli включає викопні рослини, містить дві родини: родину Drepanophycaceae Kräusel et Weyland із двома родами, представники яких мали мікрофіли із центральною жилкою, а також родину Asteroxylaceae Kidtson et Lang з єдиним родом, що відрізнявся мікрофілами без жилки. Порядок характеризується примітивною будовою, зокрема сланкими ризомоїдами, від яких відходили вертикальні облиснені пагони, відсутністю стробілів (спорофіли містилися на особливих фертильних ділянках).

Порядок Protolepidodendrales Koidzumi представлений 10 родинами викопних трав'яних девонських рослин здебільшого невеликих розмірів. Їхні листки вильчасто розгалужені на кінчику, чим відрізняються від листків інших представників класу Lycopodiopsida.

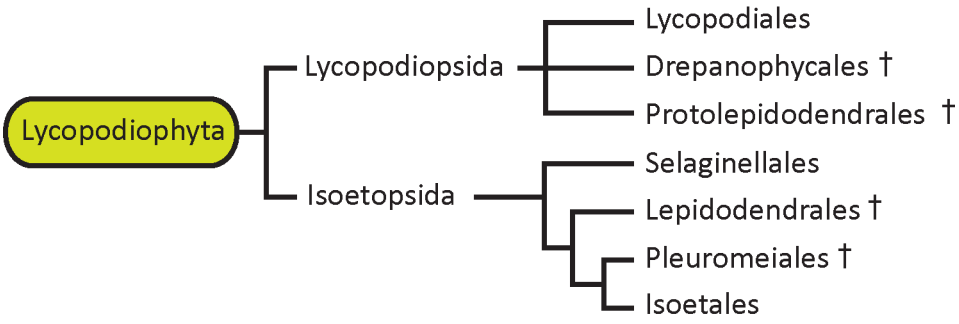


Рис. 71. Філогенетична структура Lycopodiophyta.

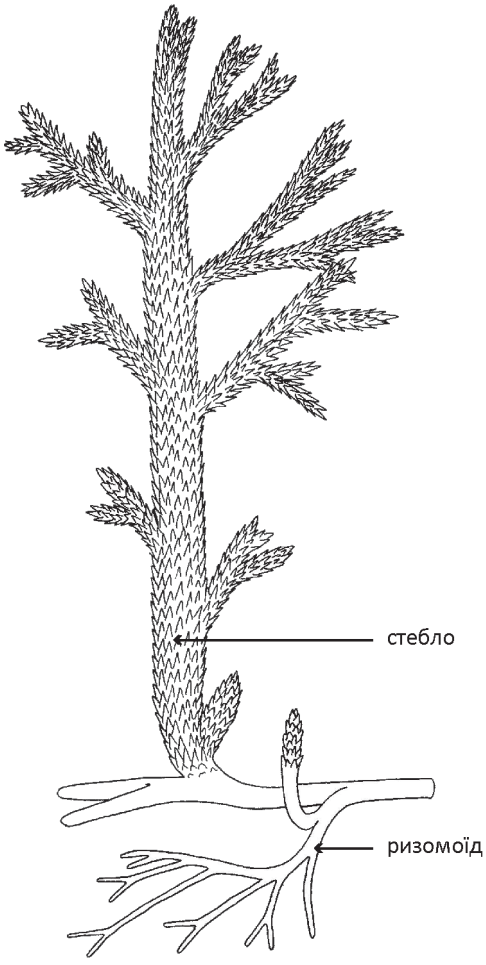


Рис. 72. Реконструкція *Asteroxylon mackiei* Kidston et Lang (Drepanophycales).

107. Таксономія Lycopodiophyta: Isoëtopsida

Клас Isoëtopsida Rolle представлений різноспоровими лігульними рослинами, для більшості з яких характерна наявність ризофорів, а також ендоспоричне проростання редукованого гаметофіта. Клас містить чотири порядки, два з яких представлені виключно викопними рослинами.

Порядок Selaginellales Bartl. представлений сучасною родиною Selaginellaceae Willk. з єдиним родом *Selaginella* P. Beauv., що включає близько 750 сучасних видів. До порядку також відносять дві родини викопних рослин – Kossoviellaceae Petrosjan та Miadesmiaceae G.M. Smith, лише з одним родом кожна. Сучасні представники відрізняються чотиригранними стробілами й чотирирядним розміщенням мікрофілів. Мікроспори з трипроменевою апертурою, мегаспори 4 в одному мегаспорангії. Сюди також інколи відносять родину Kossoviellaceae Petrosjan з єдиним викопним родом *Kossoviella* Petrosjan in Petrosjan et Kossovoj.

Порядок Lepidodendrales Stewart містить 6 родин, найбільша за обсягом із яких Lepidodendraceae Endl. (>10 родів) викопних рослин. Примітивні деревоподібні рослини заввишки до 30 м і розвинутою «кроною» з дихотомічно розгалужених пагонів. Спорофіли різко відрізнялися й формували щільні стробіли, подібні до шишок голонасінних.

Порядок Pleuromeiales Zimmerm. монотипний, містить лише одну родину Pleuromeiaceae Potonié і єдиний рід викопних рослин. Деревоподібні викопні рослини заввишки до 3-5 метрів, із вираженим ризофором і слабко розгалуженим вертикальним стовбуром.

Порядок Isoëtales Bartl. представлений 4 родинами. Родини Chaloneriaceae Pigg et G.W. Rothwell (4 роди), Suavitasaceae J. Rice., G.W. Rothwell, G. Mapes et R.H. Mapes (1 рід) та Nathorstianaceae Němejc (1 рід) включають виключно викопних представників, а родина Isoëtaceae Rchb. – сучасних представників (єдиний рід *Isoëtes* L.). Порядок відрізняється розміщенням листків у базальних розетках, а також мікроспорами з однопроменевою апертурою. У кожному мегаспорангії формується 50-300 мегаспор.

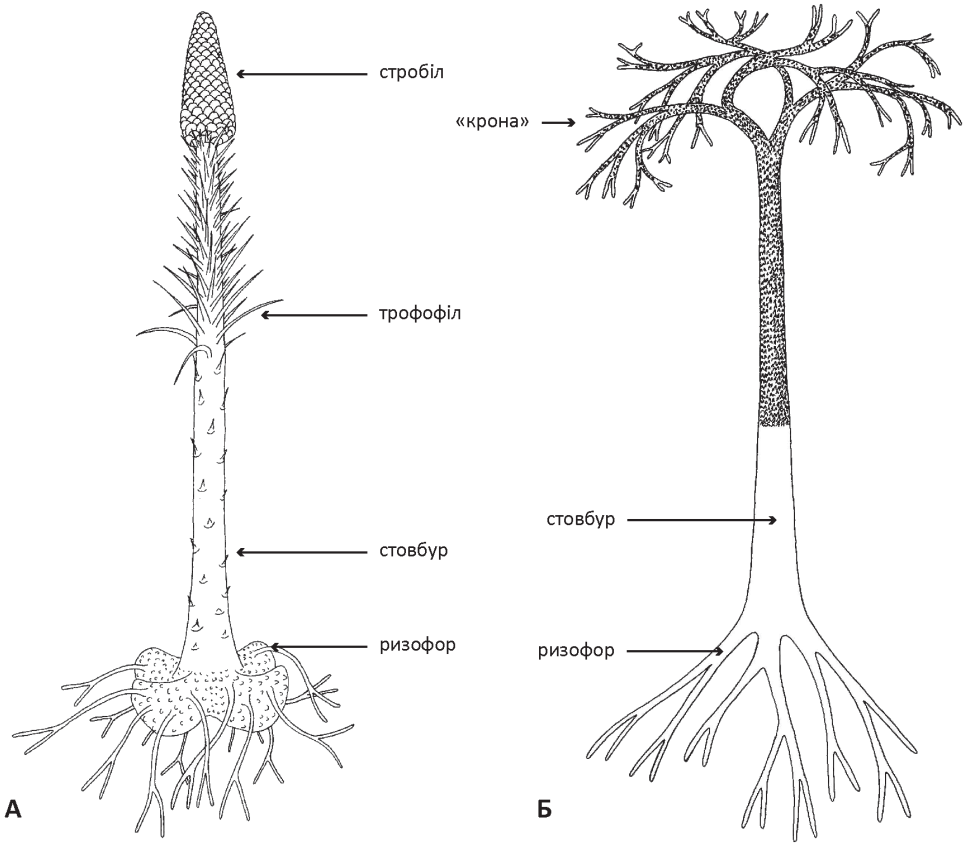


Рис. 73. Викопні представники Isoëtopsida: **А** – *Pleuromeia* sp. (Pleuromeiales); **Б** – *Lepidodendron* sp. (Lepidodendrales).

108. Lycopodiaceae

Таксономічний склад: ~380+5 видів, 4+2 роди.

Основні роди: *Huperzia* Bernh., *Lycopodiella* Holub, *Lycopodium* L., *Phylloglossum* Kunze .

Поширення та екологія: Наземні або епіфітні космополіти із центром поширення в гірських регіонах тропіків.

Загальна характеристика: Трав'яні багаторічні рослини зі сланкими або повислими пагонами, що можуть досягати 2 м завдовжки і короткими ортотропними пагонами, рідко пагони вкорочені, до 10 см.

Корені додаткові, дихотомічно розгалужені, із попарно розміщеними кореневими волосками.

Стебло рівно- або нерівно-дихотомічно розгалужене, прямостояче, сланке або повисле, тонке, із протостелою. Нерівно-дихотомічне галуження інколи зумовлює формування вкорочених пагонів – виводкових тілець.

Листки – безлігульні лікофіли з тонкою центральною жилкою, до 2 см завдовжки, лінійні або лускоподібні, зазвичай цільнокраї, рідше пильчастокраї. Розташовані спірально або інколи супротивно, щільно вкривають усе стебло.

Спорангії гомоспоричні (рівноспорові), великі, ниркоподібні, сидячі або з короткими ніжками, поодиноко розташовані на адаксіальній поверхні спорофілів.

Спорофіли подібні до трофофілів і формують фертильні зони або ж різко відрізняються формою й розмірами від трофофілів і зібрані у стробіли.

Стробіли округлої або продовгастої форми, на короткій ніжці, інколи відхиляються для вивільнення спор.

Спори округлі або тетраедричні, з трипроменевою апертурою.

Гаметофіт двостатевий, екзоспоричний, наземний фотосинтезуючий або ж занурений нефотосинтезуючий, нерівномірно лопатевий.

Антеридії занурені, продукують дводжгутикові сперматозоїди у великій кількості.

Архегонії напівзанурені, зазвичай дозрівають після антеридіїв.

x = 34 (23, 35, 55, 67, 68, 78).

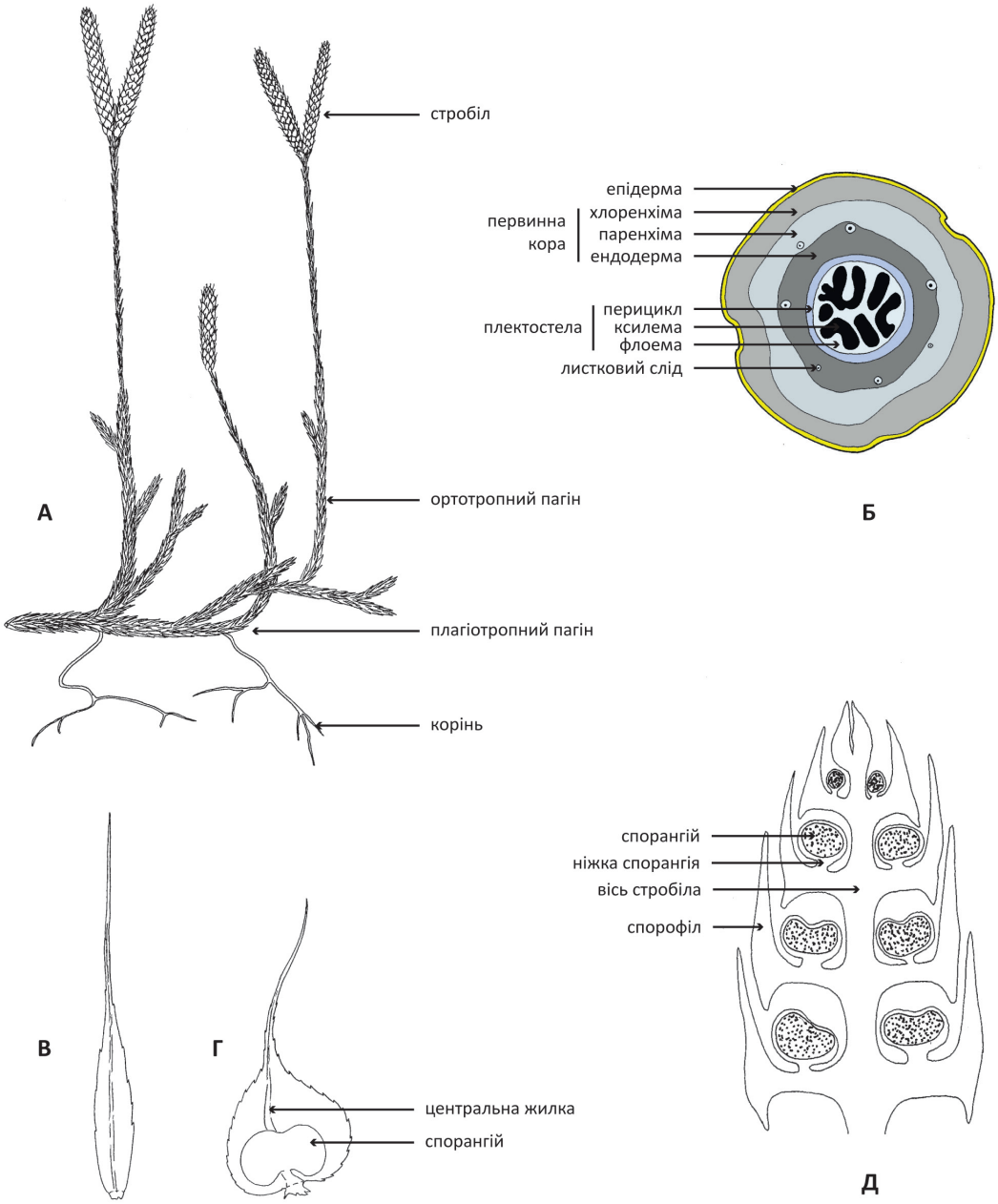


Рис. 74. *Lycopodium clavatum* L.: **А** – зовнішній вигляд; **Б** – поперечний переріз через стебло; **В** – трофофіл; **Г** – спорофіл; **Д** – повздовжній переріз через стробіл.

109. Selaginellaceae

Таксономічний склад: ~750 видів, 1 рід.

Основні роди: *Selaginella* P. Beauv.

Поширення та екологія: Переважно наземні, інколи епіфітні космополіти, найбільш різноманітні у тропіках.

Загальна характеристика: Трав'яні багаторічні низькорослі рослини зі сланкими або прямостоячими пагонами.

Корені додаткові, дихотомічно розгалужені, скупчені на ризофорі стеблового походження.

Стебло рівно- або нерівно-дихотомічно розгалужене, зі сланкими і прямостоячими або тільки прямостоячими відгалуженнями, із протостелою (гаплостелою або плектостелою), здебільшого підвішеною в повітроносній центральній порожнині на паренхімних тяжах – **трабекулах**.

Листки – лігульні сидячі лікофіли, із тонкою центральною жилкою, дрібні, до 1 см завдовжки. Листки щільно вкривають стебло, ізоморфні (всі однакові) і спірально розташовані або ж диморфні та розташовані в чотири ряди (дорзальний і вентральний ряди з дрібних листків та два латеральні ряди – із великих).

Спорангії гетероспоричні (різноспорові) розвиваються в пазухах виражених спорофілів, зібраних зазвичай у чотирикутні термінальні *стробіли*.

Спорангії розташовуються в одному стробілі (мегаспорангії – у верхній, а мікроспорангії – у нижній ділянці стробіла або ж на протилежних сторонах стробіла) або ж на різних стробілах. Мікроспорангії містять понад 100 мікроспор, а мегаспорангії – по 4 мегаспори.

Спори тетраедричні, із трипроменевою апертурою та вираженою скульптурою екзоспорія.

Гаметофіти одностатеві, сильно редуковані, ендоспоричні. Чоловічий гаметофіт складається з єдиної проталіальної клітини й антеридія, оточених оболонкою мікроспори.

Антеридій продукує дводжгутикові сперматозоїди, після чого проталіальна клітина та клітини антеридія автолізуються, а сперматозоїди вивільняються з оболонки мікроспори через апертуру.

Жіночий гаметофіт розвивається у багатоклітинне тіло, частина якого виходить назовні через розрив оболонки спори і формує «подушку». На подушці розвивається кілька *архегоніїв* і ризоїди для закріплення у субстраті.

x = 7, 8, 9, 10 (12).

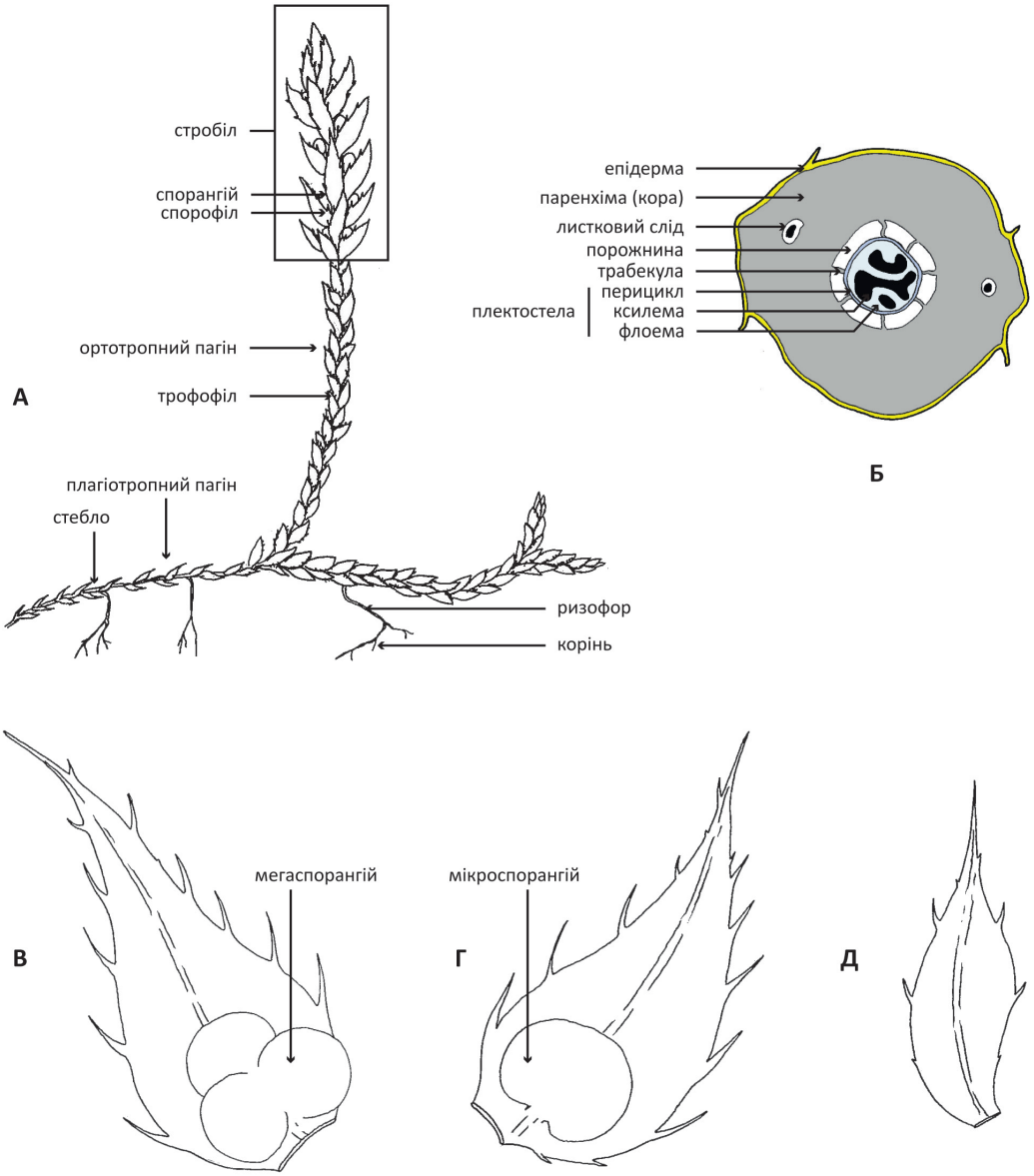


Рис. 75. *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Mart. et Schrank: **А** – зовнішній вигляд; **Б** – поперечний переріз через стебло; **В** – мегаспорофіл; **Г** – мікроспорофіл; **Д** – трофофіл.

110. Isoëtaceae

Таксономічний склад: ~150 видів, 1 рід.

Основні роди: *Isoëtes* L.

Поширення та екологія: Водні або прибережно-водні рослини тропіків і помірних широт.

Загальна характеристика: Розеткові багаторічні рослини.

Корені додаткові, товсті, дихотомічно розгалужені або нерозгалужені, містять розвинуту повітроносну порожнину в центрі, а провідний тяж зміщений на периферію.

Стебло вкорочене, бульбоподібне, рідше кореневищеподібне, напівзанурене у ґрунт, формує ризофор. Протостела стебла на поперечному перерізі якореподібна або лопатева.

Листки – лігульні лікофіли із центральною жилкою, голкоподібні, при основі розширені й огортають ризофор, від 5-7 см до 1 м завдовжки, містять чотири повітроносні канали. Листки розташовані спірально в розетках. Усі трофофіли потенційно можуть стати спорофілами, містять **крипту** – занурення при основі листка, у якому розміщуються спорангій, прикритий напівпрозорим плівчастим покривалом – **велумом**, що має верхню і нижню лопаті. Лігула крупна, розміщується безпосередньо над криптою. У дорослих рослин трофофілів практично немає, а всі листки представлені спорофілами.

Мегаспорофіли й *мікроспорофіли* розташовані в почергових колах.

Спорангії гетероспоричні, поодиноко розміщені у криптах спорофілів, дуже великі (до 3 см), із розвинутою системою випинань тапетума, які називаються трабекулами і беруть участь у живлені багаточисленних спор. *Мікроспорангій* містить до 1 млн продовгастих мікроспор, а *мегаспорангій* від 50 до 300 округлих мегаспор.

Гаметофіти одностатеві, ендоспоричні, редуковані. Чоловічий гаметофіт представлений 9 клітинами: 4 багатоджгутиковими сперматозоїдами, 4 клітинами стінки *антеридія* та однією проталіальною клітиною.

Жіночий гаметофіт, подібно як у селагінели, розвивається в багатоклітинне тіло, частина якого виходить назовні через розрив оболонки спори і формує «подушку» з одним або кількома *архегоніями* й ризоїдами для закріплення в субстраті. Інколи спостерігається апоспорія, коли замість спорангія формується нова рослина.

$x = 11$ (10).

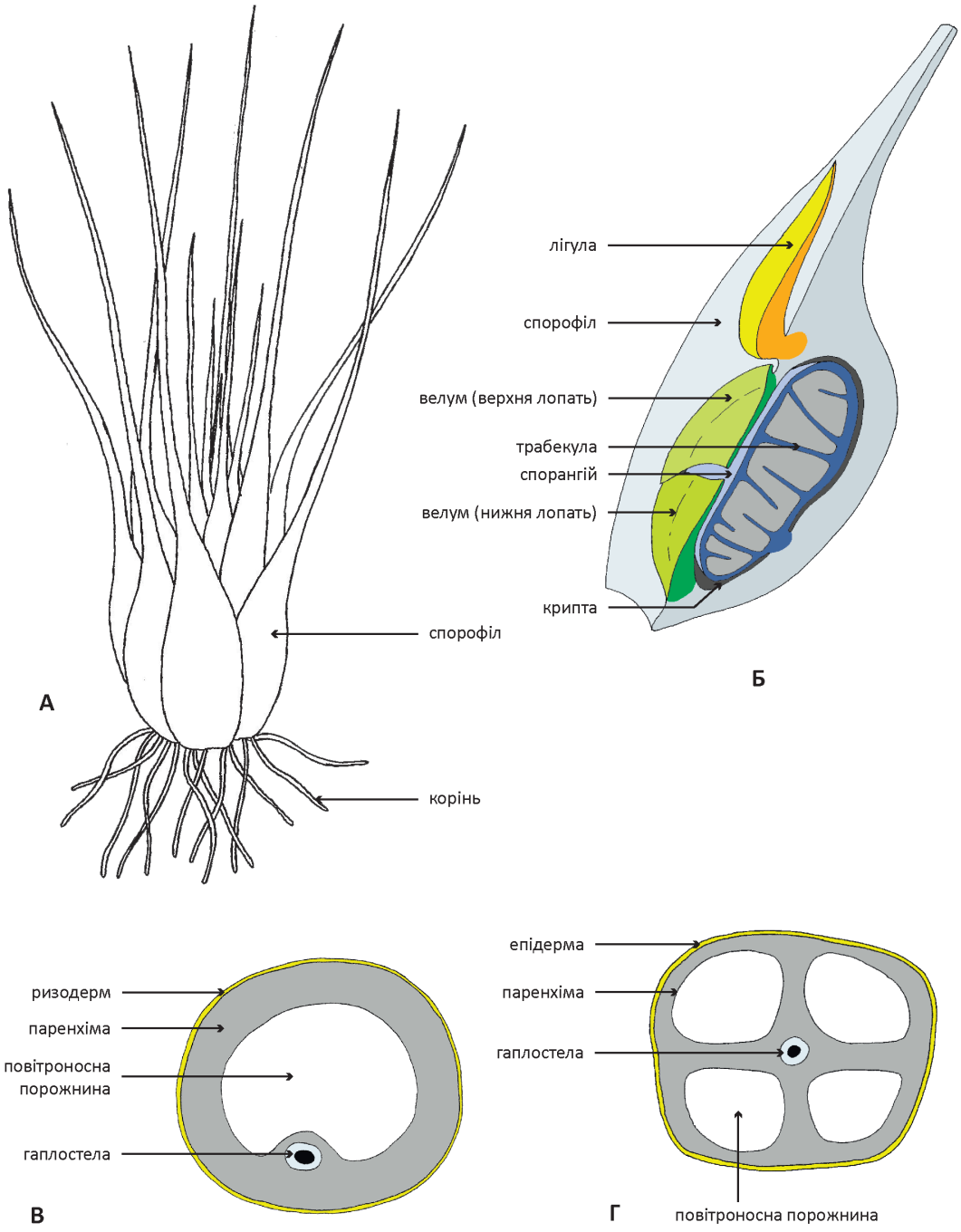


Рис. 76. *Isoëtes lacustris* L.: **А** – загальний вигляд; **Б** – повздовжній переріз через спорофіл; **В** – поперечний переріз через корінь; **Г** – поперечний переріз через спорофіл на верхньому рівні.

111. Monilophyta (папоротеподібні)

Таксономічний склад: >9000 видів, >360 родів, 72 родини, 16 порядків, 5 класів.

Поширення та екологія: Сучасні та викопні рослини. Трав'яні, деревні й ліаноподібні космополіти, які здебільшого заселяють затінені вологі місця, проте також трапляються в наскельних та водних оселищах, і навіть у пустелях. Наявні також епіфітні представники. Можуть зростати в широкому діапазоні висот.

Загальна характеристика: Представники відділу з'явилися на межі силуру і девону, коли й мали найбільше різноманіття. Відділ включає як деревні, так і трав'яні рослини.

Відділ Monilophyta (= Ferns = Pteridophyta s.str. + Equisetopsida + Psilotopsida) – це монофілетична група, що відрізняється низкою ознак:

а) закладанням бічних коренів в ендодермі;

б) зазвичай мезархним закладанням протоксилеми і здебільшого, сифоностелою у стеблі;

в) наявністю в більшості представників мегафілів – **вай**;

г) спорангіями, зібраними зазвичай у **соруси** (скупчення, захищені індузієм або псевдоіндузієм) або **синангії** (кілька зрослих спорангіїв), або ж винесеними на **спорофорах** (спороносних осях, що формуються на адаксіальній поверхні листкової пластинки) чи **спорангіофорах** (грибоподібні вирости на центральній осі стробіла);

д) **тапетумом** (внутрішній шар мікроспорангія) **плазмодіального типу** (на ранніх стадіях розвитку стінки клітин тапетума руйнуються, і їхній вміст зливається у спільний багатоядерний періплазмодій, що заповнює проміжки між спорогенними клітинами);

е) багатоджгутиковими сперматозоїдами (з 30-1000 джгутиками).

Подібно до Lycopodiophyta, Monilophyta – це спорові судинні рослини, які не утворюють насінин. Папоротеподібним також властиве чергування поколінь із переважанням фази спорофіту. Більшість сучасних папоротеподібних – рівноспорові рослини, але викопні та деякі примітивні представники – різноспорові. Спори містяться в еуспорангіях (примітивні) або лептоспорангіях (просунуті). Гаметофіти двостатеві або різностатеві, підземні (нефотосинтезуючі, вступають у симбіоз із грибами) або надземні (фотосинтезуючі, здебільшого серцеподібної форми).

Рис. 77. Цикл відтворення папоротеподібних на прикладі рівноспорової папороті *Polypodium* sp. ▸

анулюс
стоміум
спори
ніжка спорангія
МЕЙОЗ
листкова пластинка
спорангій
сорус
зріла вайя
молода вайя
кореневище
корені
молодий спорофіт
заросток (гаметофіт)
ризоїди
корінь
стінка архегонія
каналъцеві клітини
яйцеклітина
стінка антеридія
спермії
заросток
ризоїди
антеридії
архегонії
заросток
ризоїд
спора

112. Будова вай папоротеподібних

Вайї – мегафіли, здатні до необмеженого наростання завдяки меристематичній активності їхніх апексів. Молоді вайї здебільшого мають закручені в завиток апекси. Вайю можна розділити на основу, черешок і пластинку.

Основа може бути ледь вираженою або розширеною в помітну піхву.

Черешок може бути голий або ж нести волоски та/або луски.

Пластинка вайї може бути суцільною або ж представленою системою листочків I-го і II-го порядку. Листочки I-го порядку називають **перами**, а II-го порядку – **пір'їнками**. Листочки I-го порядку розташовуються на центральній осі, що продовжує черешок і називається **рахіс**. При цьому листочки I-го порядку можуть мати короткі **черешечки**. Центральні жилки листочків I-го порядку називають **костами**, а II-го порядку – **костулами**. Листочки як I-го, так і II-го порядку можуть бути цільнокраї або ж зубчасті, пильчасті, лопатеві тощо.

У деяких випадках при основі вай можуть формуватися парні структури – **афлебії**, що виконують функцію прилистків і можуть бути як лускоподібними, так і представленими розгалуженими гілочками.

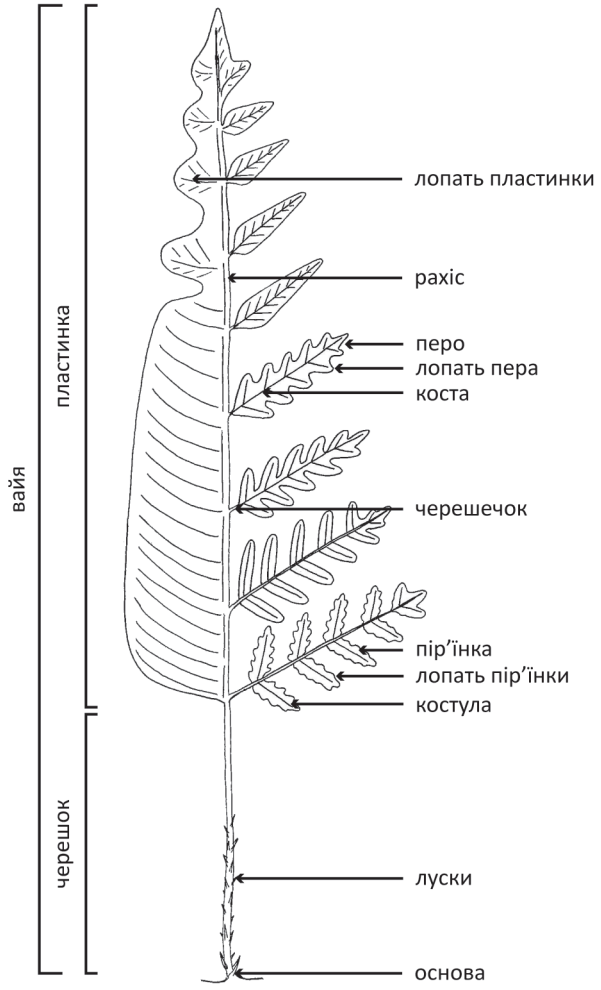


Рис. 78. Будова вайї папоротеподібних.

113. Таксономія Monilophyta: Psilotopsida

Відділ Monilophyta Cantino et Donoghue вирізняється особливою таксономічною складністю завдяки значній кількості як викопних, так і сучасних представників, яким властиво чимало як примітивних, так і просунутих ознак, що формують перехідні ряди. Це обумовлює жваві і часом доволі значні зміни у таксономії відділу.

Назва Monilophyta запропоновано 2007 року (Cantino *et al.* 2007) для опису монофілетичної клади, що включає власне папоротеподібні, хвощі і псилотові. Водночас деякі сучасні дослідники продовжують паралельно вживати назву Pteridophyta у широкому розумінні для опису цієї ж групи рослин. Слід зауважити, що назву Pteridophyta тривалий час вживали у більш вузькому розумінні, для окреслення тільки однієї групи папоротеподібних, тому її подальше використання може зумовити низку непорозумінь. З огляду на це, рекомендують використовувати саме назву Monilophyta.

За сучасними даними (Wagstaff *et al.* 2004; Smith *et al.* 2006; Cantino *et al.* 2007; Schuettpelz & Pryer 2007; Christenhusz *et al.* 2011a, 2011b; Lehtonen 2011; Grewe *et al.* 2013), відділ містить 5 класів: Equisetopsida, Psilotopsida, Coenopteridopsida, Marattiopsida та Polypodiopsida.

У межах філогенетичної системи Monilophyta виокремлюють кілька клад, зокрема кладу еуспорангієвих і лептоспорангієвих папоротеподібних (Smith *et al.* 2006; Rai & Graham 2010). Клада **еуспорангієвих папоротеподібних** об'єднує класи Psilotopsida, Equisetopsida та Marattiopsida. Тоді як найбільш об'ємна клада **лептоспорангієвих папоротеподібних** містить лише клас Polypodiopsida, і в її межах виокремлюють кілька субклад, зокрема групу ядрових лептоспорангіат, *Eupolypods I* та *Eupolypods II.*

Клас Psilotopsida D.H. Scott представлений сучасними рівноспоровими, еуспорангієвими рослинами листкостеблової організації. Представники класу відрізняються нерозгалуженими коренями без кореневих волосків (сучасні) або ж ризомоїдами (гіпотетичні викопні) і нефотосинтезуючим (зазвичай підземним мікоризоутворюючим) гаметофітом. Клас містить два сучасні порядки. За деякими даними, клас також містить окремих викопних представників (зокрема *Sphenopteris elegans* Sternberg), проте їхньої таксономічної приналежності до цього класу не підтверджено.

Порядок Ophioglossales Link також представлений єдиною родиною Ophioglossaceae Martinov із 5 родами і близько 90 сучасними видами. Це дрібні рослини, які відрізняються м'ясистими, здебільшого нерозгалуженими коренями без кореневих волосків, а також кондуплікатно складеними листками, що не утворюють завитків, як решта папоротеподібних. Окрім того листки диференційовані на дві частини – фотосинтезуючу (**трофофор**) і спроносну (**спорофор** – слабко розгалужена вісь зі скупченими на ній спорангіями). Інколи формується лише спорофор.

Порядок Psilotales Prantl містить єдину родину Psilotaceae J.W. Griff. et Henfr. із двома родами і 12 сучасними видами. Відрізняється відсутністю коренів (є лише плагіотропний ризомоїд із ризоїдами), формуванням мікоризи на стадії не лише гаметофіта, а й спорофіта, редукованими листками й **синангіями** (зрослими по 3 спорангіями, ймовірно, унаслідок сильного вкорочення трьох спороносних осей).

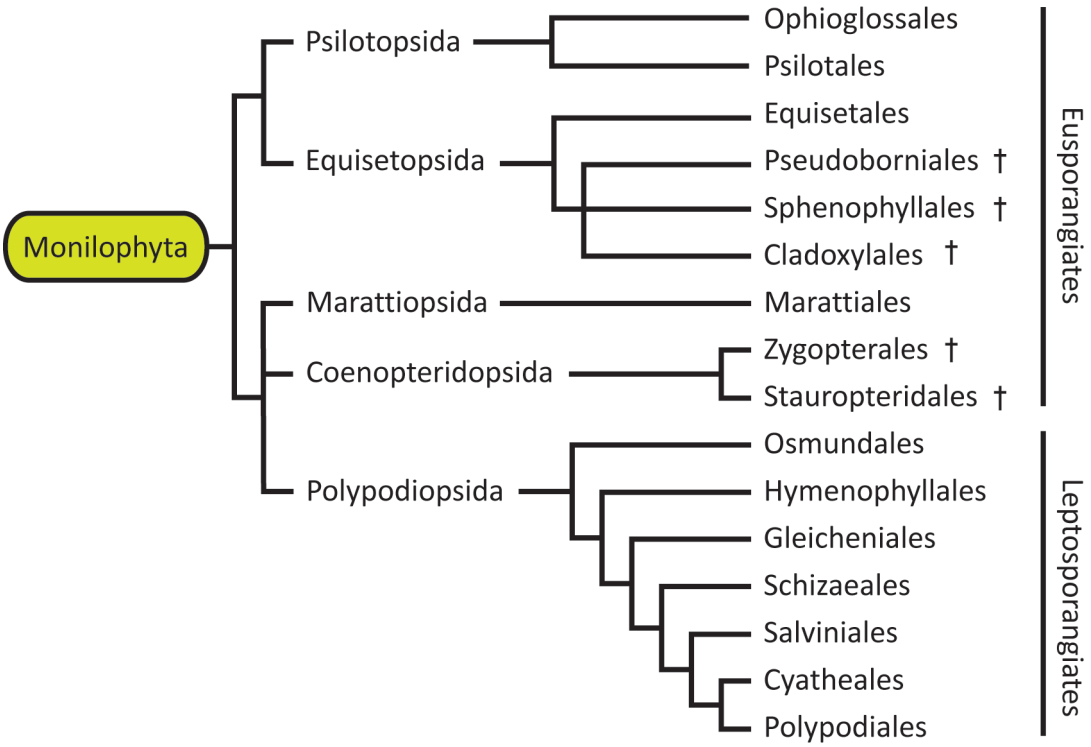


Рис. 79. Філогенетична структура Monilophyta.

114. Таксономія Monilophyta: Equisetopsida

Клас Equisetopsida C. Agardh об'єднує сучасні й викопні рослини. Клас містить лише один порядок Equisetales із сучасними представниками. Однак до цього класу також належать три порядки вимерлих девонських рослин – Pseudoborniales, Sphenophyllales та Cladoxylales.

Клас вирізняється: а) кільчастим розташуванням бічних пагонів; б) розвинутими валекулярними (борозенкові канали в первинній корі) та карінальними (виникають унаслідок руйнування клітин протоксилеми) повітроносними каналами та вираженою центральною порожниною у стеблі; в) вираженою сегментованістю стебла із чергуванням міжвузль; г) особливим типом стели – артростелою; д) кільчастим розташуванням простих листків, що ніколи не мають апікального завитка, а натомість зростаються і формують спільну листкову піхву навколо вузла; е) розміщенням спорангіїв на спорангіофорах, зібраних у стробіли; є) зеленими спорами з елатерами; фотосинтезуючим надземним гаметофітом.

Порядок Equisetales DC. ex Bercht. et J. Presl. містить єдину сучасну родину Equisetaceae Michx. ex DC. (1 рід). Проте сюди також відносять цілу низку викопних таксонів неусталеного положення, зокрема родини Autophyllitaceae Nakai, Asterocalamitaceae Hirmer, Calamostachyaceae S.V. Meyen, Gondwanostachyaceae S.V. Meyen, Tchernoviaceae S.V. Meyen, Manchurostachyaceae Grauvogel-Stamm, Konnostachyaceae Doweld, Notocalamitaceae Rigby та Echinostachyaceae Grauvogel-Stamm із близько 20 родами. Для сучасних представників характерні перелічені вище ознаки класу.

Порядок Pseudoborniales Nathorst. монотипний, містить єдину викопну родину Pseudoborniaceae Nathorst. із єдиним видом *Pseudobornia ursina* Nathorst. Рослини досягали 20 м заввишки і водночас відрізнялися: а) екзархним закладанням протоксилеми, яка не руйнується і, відповідно, не формуються водопровідні канали; б) актиностелою; в) теломною організацією тіла з кільчастим розташування бічних теломів 2-го порядку; г) розміщенням спорангіїв на спорангіофорах, зібраних у стробіли.

Порядок Sphenophyllales Seward. представлений викопними рослинами з єдиної родини Sphenophyllaceae Brong. і 4 родів. Представники порядку – рослини заввишки до 1 (2) м, ймовірно, ліаноподібні, листкостеблової організації, із додатковими коренями, кільчастим розташуванням простих цільнокраїх або ж вильчасто розсічених листків, із міжвузлями, що не чергуються.

Порядок Cladoxylales Zimmerm. представлений викопними деревоподібними рослинами з трьох родин: Cladoxylaceae Unger, Iridopteridaceae Arnold та Hyeniaceae Hirmer in Wettst. Порядок має невизначене таксономічне положення і склад, оскільки більшість віднайдених решток – це дрібні фрагменти. Очевидно, рослини мали теломну будову тіла, але із чіткою диференціацією теломів на «стовбур» і бічні «гілки», що розташовувалися спірально вздовж «стовбура» або формували крону. Характерною особливістю рослин був особливий **кладоксієвий тип актиностели** (із значною кількістю променів). Хоча в тонких теломах могла формуватися гаплостела. Еуспорангії розміщувалися на кінчиках окремих термінальних теломів або ж на розгалужених спорангіофорах.

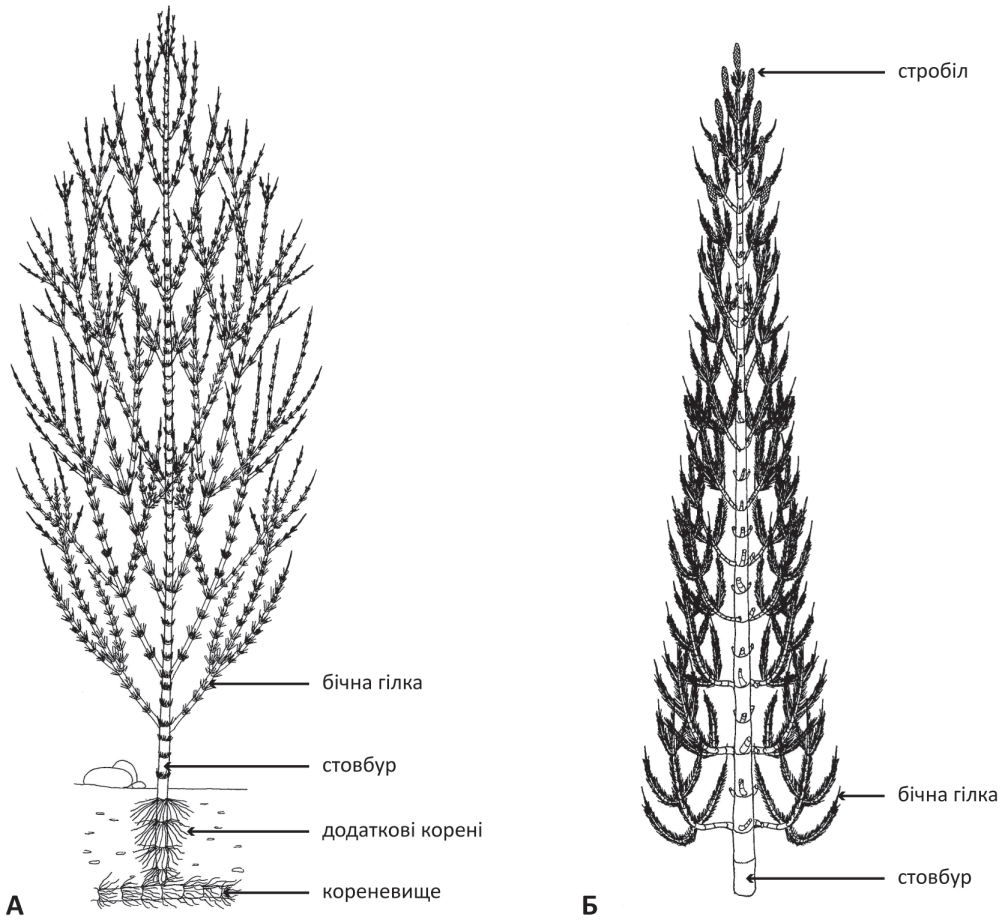


Рис. 80. Викопні представники Monilophyta: **А** – *Calamites carinatus* Sternb. (Calamitaceae); **Б** – *Pseudobornia ursina* Nath. (Pseudoborniaceae).

115. Таксономія Monilophyta: Marattiopsida і Coenopteridopsida

Клас Marattiopsida Doweld представлений сучасними і викопними тропічними рослинами, об'єднаними в єдиний **порядок Marattiales** Link. Єдина сучасна родина Marattiaceae Kaulf. містить 6 родів і близько 200 видів. Ці рослини вирізняються: а) наявністю полістели; б) простими або складними вайями до 6 м завдовжки з пірчасто-дихотомічним або примітивним сітчастим жилкуванням; в) лізигенними вмістилищами у вегетативних органах; г) додатковими коренями з багатоклітинними кореневими волосками; д) спорангіями, зібраними в соруси або синангії.

Сучасні представники рівноспорові, їхні гаметофіти нефотосинтезуючі. Також до класу Marattiopsida відносять три родини мало досліджених викопних рослин – Ptychocarpaceae Doweld (1 рід), Asterothecaceae Sze Xingjian et LI Xing-xue (~10 родів), Weichseliaceae Zimmerm. (1 рід).

Клас Coenopteridopsida T.N. Taylor містить **порядок Zygopteridales** Emberger (із родинами Zygopteridaceae P. Bertrand ex B. Sahni (>12 родів), Rhacophytaceae Krausel et Weyland (1 рід), Tedeleaceae Eggert et T.N. Taylor (2 роди), Psalixochlaenaceae Holmes (>11 родів), Sermayaceae Eggert et Delevoryas (3роди)) і **порядок Stauropteridales** Emberger (із родинами Stauropteridaceae Posthumus (6 родів) та Botryopteridiaceae Doweld (3 роди)). Клас представлений виключно викопними папоротеподібними рослинами. Очевидно, це парафілетична група вимерлих рослин, таксономічна структура і положення якої потребують уточнення.

Рослини класу Coenopteridopsida були представлені як таломними так і листкостебловими формами. Теломні рослини були заввишки до 2 м, мали центральну вісь і серію спірально розташованих бічних розгалужених теломів, що формували **плоскогілки** (попередники мегафілів). Головна вісь мала виражену актиностелу, а бічні – протостелу. У рослин були ризоїди, але інколи формувалися й додаткові корені. Термінальні еуспорангії (гомо- або гетероспоричні) розміщувалися на верхівках розгалужених теломів. У трав'яних листкостеблових представників стела була представлена гаплостелою, рідше – актиностелою. Стебло було вкрите численними лусками з власною провідною системою, а в нижній частині та у вузлах розташовувалися додаткові корені, що звисали вниз, формуючи обгортку навколо головної осі – **кореневу мантію**. У багатьох представників листки розташовувалися на спеціальних, сильно сплющених, білатеральносиметричних гілках – **філофорах** (наступниках плоскогілок і, ймовірно, попередниках вай). Еуспорангії розміщувалися термінально чи субтермінально на окремих гілочках або ж були зібрані в межах окремих спорофілів.

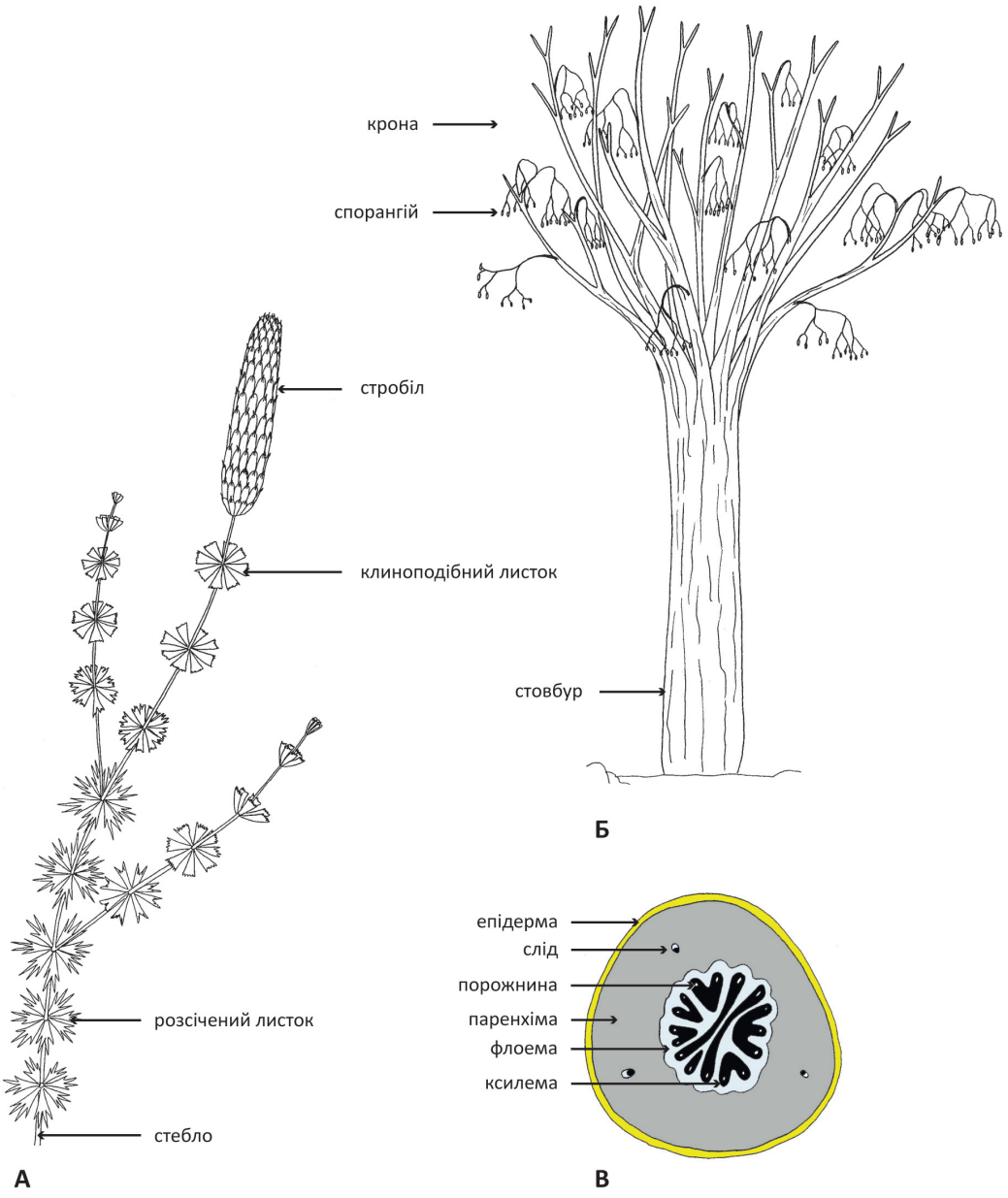


Рис. 81. Викопні представники Monilophyta: **А** – *Sphenophyllum cuneifolium* Sternb. (Sphenophyllaceae); **Б** – *Pseudosporochnus krejcii* (Stur) Potonié et Bernard. (Cladoxylaceae); **Г** – поперечний переріз гілки *P. krejcii.*

116. Таксономія Monilophyta: Polypodiopsida

Клас Polypodiopsida Cronquist, Takht. et Zimmerm містить сім порядків папоротеподібних, що відрізняються формуванням лептоспорангіїв з **анулюсом** – групою спеціалізованих клітин у зовнішній стінці спорангія, які беруть участь у його розкриванні і,відповідно, поширенні спор. Спорангії зазвичай зібрані в соруси на спорофілах або споротрофофілах. Інколи індузій може бути редукований. У багатьох представників додаткові корені обплітаються навколо основи стебла, формуючи кореневу мантію.

Порядок Osmundales Link містить одну родину Osmundaceae Martinov із 4 сучасними і ~14 вимерлими родами. Це гомоспоричні трав'яні або деревоподібні рослини, що не формують сорусів. Спорангії проміжного типу, зібрані малими групами або поодиноко на спорофілах. У деяких представників вайї (споротрофофіли) диференційовані на вегетативну і спороносну частину, що нагадує суцвіття. Анулюс представлений групою товстостінних клітин на бічній поверхні спорангія.

Порядок Hymenophyllales A.B. Frank in J. Leunis містить одну родину Hymenophyllaceae Mart. і, за останніми даними (Ebihara *et al.* 2006), містить 9 сучасних і 1 викопний рід. Більшість представників – дрібні (до 3-5 см заввишки) тропічні трави, які відрізняються дуже тонкими напівпрозорими листками (інколи завтовшки лише в один шар клітин) з єдиною центральною жилкою і без продихів. Мають гаплостелу, що обумовлено дуже тонким стеблом. Соруси зібрані вздовж країв листків.

Порядок Gleicheniales Schimp. містить три родини сучасних тропічних і викопних рослин: Gleicheniaceae C. Presl (6+1 родів), Dipteridaceae Seward et E. Dale (2 сучасні і 7 викопних родів (Ôishi & Yamasita (1936)), Matoniaceae C. Presl (2 роди). Це великі (заввишки 30-300 см) трав'яні рослини, часто зі сланкими пагонами та/або кореневищами, що відрізняються полістелою з 3-5 кругів протоксилеми у коренях та кореневищах, а також наявністю лусок, які вкривають кореневище. Стебла часто вкриті лусками і/або волосками. Вайї більшості представників мають видовжений рахіс із віялоподібною термінальною ділянкою, від чого подібні на листки пальм. Лептоспорангії з анулюсом та інколи стоміумом.

Порядок Salviniales Bartl. in Mart. містить дві родини сучасних (Marsileaceae Mirb. in Lam. et Mirb. (3 сучасні і 2 викопні роди) і Salviniaceae Martinov (2 роди)) і викопних (Hydropteridiaceae Doweld (2 роди) і Heroleandraceae Krassilov et L.B. Golovneva (1 рід)) водних папоротей. Це єдиний порядок у класі Polypodiopsida, що представлений гетероспоричними рослинами з ендоспоричним редукованим гаметофітом. Спорангії без анулюса. Мікроспорангії й мегаспорангії зібрані у спорокарпії (здебільшого занурені у воду). У мікроспорангіях розвивається 16-64 мікроспори, тоді як у мегаспорангіях – лише по одній мегаспорі. Оскільки це водні рослини (вкорінені або вільно плаваючі), у їхніх тканинах добре розвинута аеренхіма (повітроносна тканина з вираженими міжклітинниками та повітроносними каналами). Стебло дихотомічно галузиться. Листки візуально дуже відрізняються від типових вай і скоріше подібні на листки покритонасінних. Часто наявний листковий диморфізм, коли занурені листки сильно відрізняються від плаваючих.

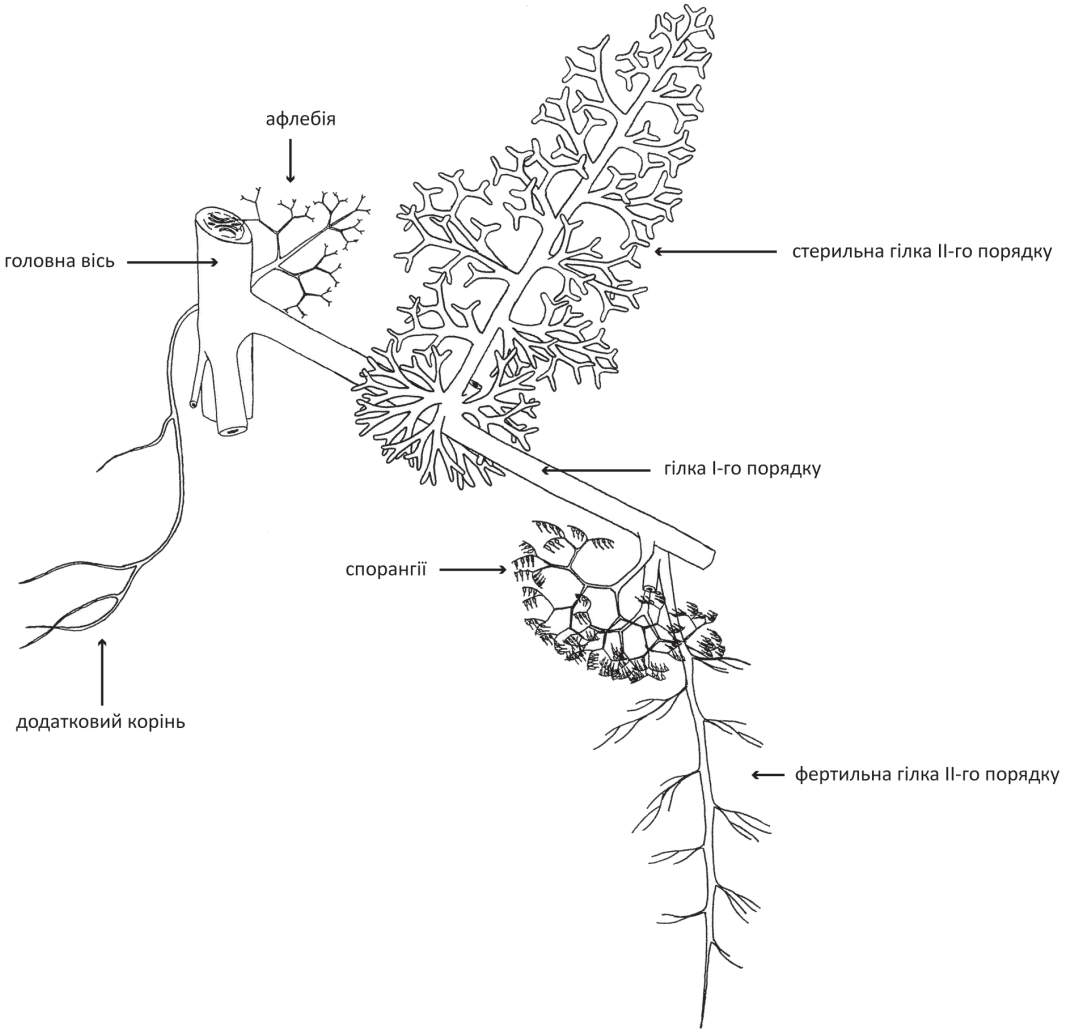


Рис. 82. Фрагмент пагона *Rhacophyton ceratangium* Andrews et Phillips (Rhacophytaceae).

117. Таксономія Monilophyta: Polypodiopsida (закінчення)

Порядок Schizaeales Schimp. містить 3 сучасні (Lygodiaceae M. Roem. (1 рід), Schizaeaceae Kaulf. (2 роди), Anemiaceae Link (1 сучасний і 1 викопний рід)) та кілька викопних (Acrostichopteridaceae Reed (3 роди), Tempskyaceae Reed, Klukiaceae Reed (4 роди), Cynepteridaceae S.R. Ash (1 рід)) родин (Davies 1985). Сучасні представники – трави й ліани, опушені волосками, які відрізняються відсутністю сорусів та особливим типом анулюса, що має вигляд поперечного суцільного кільця навколо спорангія.

Порядок Cyatheales A.B. Frank in J. Leunis містить 9 родин: Thyrsopteridaceae C. Presl (1 рід), Tanydoraceae J. Skog (1 рід) Loxsomataceae C. Presl (2 роди), Culcitaceae Pic. Serm. (1 рід), Plagiogyriaceae Bower (1 рід), Cibotiaceae Korall in A.R. Sm. et al. (1 рід), Cyatheaceae Kaulf. (5+3 родів), Dicksoniaceae M.R. Schomb. (3 роди), Metaxyaceae Pic. Serm. (1 рід). Порядок містить близько 1000 видів сучасних і викопних рослин здебільшого тропічних і субтропічних регіонів. Більшість цих рослин – дерева до 25 м заввишки, хоча також існують розеткові і безрозеткові (сланкі) трави. Стебла зазвичай вкриті волосками, а інколи також/або лусками. Соруси здебільшого маргінальні – розташовані на краях листкових пластинок на кінчиках жилок, але також трапляються соруси на абаксіальній поверхні вай. Соруси з індузієм або без. Спорангії з анулюсом у вигляді поздовжньої, косої або поперечної смуги товстостінних клітин, що не переривається ніжкою спорангія. Заростки переважно серцеподібної форми.

Порядок Polypodiales Link містить 24 родини: Saccolomataceae Doweld et Reveal (2 роди); Lonchitidaceae C. Presl ex M.R. Schomb. (1 рід); Cystodiaceae J.R. Croft (1 рід); Lindsaeaceae C. Presl ex M.R. Schomb. (7 родів); Pteridaceae E.D.M. Kirchn. (53 роди); Dennstaedtiaceae Lotsy (10 родів); Cystopteridaceae (Payer) Schmakov (4 роди); Rhachidosoraceae X.C. Zhang (1 рід); Diplaziopsidaceae X.C. Zhang et Christenh. (2 роди); Aspleniaceae Newman (2 роди); Hemidictyaceae Christenh. (1 рід); Thelypteridaceae Ching ex Pic. Serm. (5 родів); Woodsiaceae Herter (4 роди); Onocleaceae Pic. Serm. (4 роди); Blechnaceae Newman (8 родів); Athyriaceae Alston (5 родів); Hypodematiaceae Ching (3 роди); Dryopteridaceae Herter (32 роди згідно з McKeown *et al.* (2012), Christenhusz (2013) та McHenry *et al.* (2013)); Lomariopsidaceae Alston (4 роди); Nephrolepidaceae Pic. Serm. (1 рід); Tectariaceae Panigrahi (10 родів); Oleandraceae Ching ex Pic. Serm. (1 рід); Davalliaceae M.R. Schomb. (4 роди згідно з Tsutsumi *et al.* (2008) та Xing *et al.* (2013)); Polypodiaceae J. Presl et C. Presl. (63 роди). Порядок вирізняється найбільшим різноманіттям і містить до 9000 видів, а його таксономія викликає найбільше дискусій. Зокрема, багато нових таксонів було виокремлено за останні кілька років (Saccolomataceae – 2008 року; Rhachidosoraceae, Diplaziopsidaceae та Hemidictyaceae – лише 2011 року). Порядок представлений сучасними і викопними трав'яними папоротями, які відрізняються лептоспорангіями з поздовжнім (вертикальним) анулюсом, що переривається стоміумом і ніжкою спорангія. Соруси здебільшого з індузієм, але інколи індузій редукований. Заростки переважно серцеподібної форми, фотосинтезуючі.

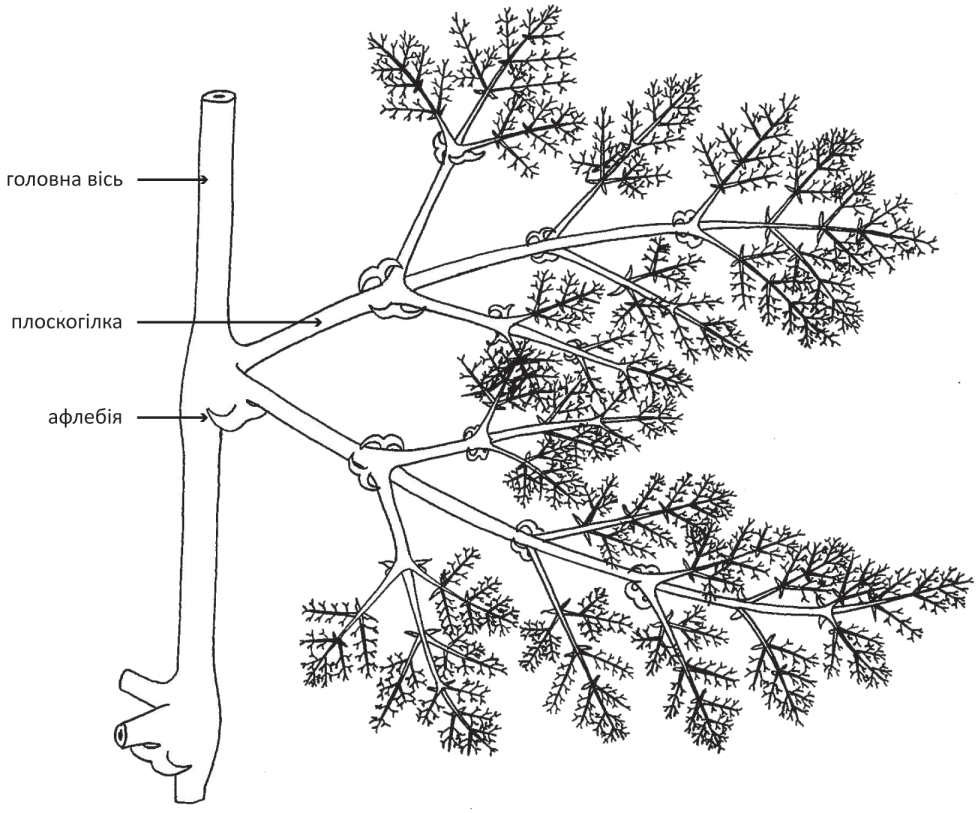


Рис. 83. Фрагмент пагона *Stauropteris burntislandica* P. Bertrand (Stauropteridaceae).

118. Ophioglossaceae

Таксономічний склад: ~90 видів, 5 родів.

Основні роди: *Botrychium* Sw., *Ophioglossum* L., *Cheiroglossa* C. Presl, *Mankyua* B.Y. Sun, M.H. Kim et C.H.Kim, *Helminthostachys* Kaulf.

Поширення та екологія: Здебільшого наземні, рідко епіфітні рослини, приурочені в основному до помірного клімату (деякі представники трапляються в субарктичних і субтропічних районах).

Загальна характеристика: Багаторічні дрібні трав'яні рослини.

Корені додаткові, м'ясисті, нерозгалужені, без кореневих волосків.

Стебло вкорочене бульбоподібне або кореневищеподібне, м'ясисте з відмираючою надземною частиною, рідше вічнозелене.

Листки зазвичай дрібні (до 10 см) й прості, рідше великі (до 50 см) й складні (від пальчасто- до багатопірчасто складних). Листки кондуплікатно складені, не формують завитка. Жилкування листків сітчасте або відкрите дихотомічне. Листки розділені на вегетативний (**трофофор**) і відгалужений від нього спороносний (**спорофор**) сегменти. Черешки листків м'ясисті з розширеною основою.

Еуспорангії крупні, товстостінні, гомоспоричні, не формують сорусів, вільно розміщені на спорофорах або інколи формують синангії (*Ophioglossum*). Анулюсу немає.

Спори сферичні, >1000 на спорангій, інколи містять хлоропласти.

Гаметофіт підземний, не-фотосинтезуючий, мікоризоутворюючий.

Антеридії й *архегонії* малоклітинні, розкидані по поверхні гаметофіта.

$x = 45(46)$.

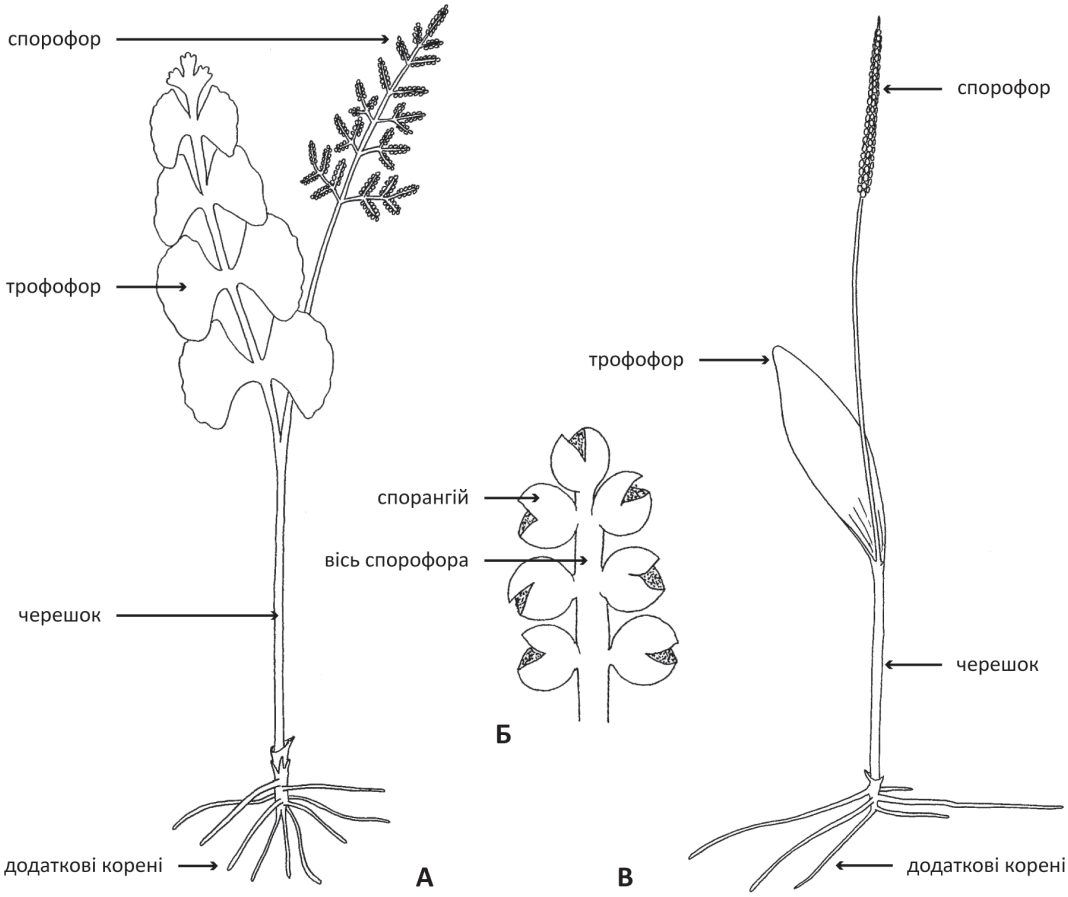


Рис. 84. Ophioglossaceae: **А** – загальний вигляд *Botrychium lunaria* (L.) Sw.; **Б** – фрагмент спорофора зі спорангіями *B. lunaria*; **В** – загальний вигляд *Ophioglossum vulgatum* L.

119. Psilotaceae

Таксономічний склад: 12 видів, 2 роди.

Основні роди: *Psilotum* Sw., *Tmesipteris* Bernh.

Поширення та екологія: Субтропічні і тропічні, здебільшого епіфітні рослини, які до того ж формують мікоризу.

Загальна характеристика: Багаторічні трави, часто з повислими стеблами.

Коренів немає, натомість є ризомоїд із ризоїдами, що формує мікоризу.

Стебло прямостояче, повисле або сланке, дихотомічно розгалужене, із протостелою.

Листки (**еуфіли**) редуковані, лускоподібні, спірально розміщені по всьому стеблі, із єдиною центральною жилкою або навіть без неї.

Еуспорангії крупні, гомоспоричні, товстостінні, зібрані по 2-3 в синангії в пазухах редукованих вильчастих спорофілів.

Спори численні, бобоподібні або ниркоподібні.

Гаметофіт підземний нефотосинтезуючий або надземний фотосинтезуючий, вступає в симбіоз із грибами.

Антеридії й *архегонії* численні, розкидані по всій поверхні гаметофіта.

$x = 52$.

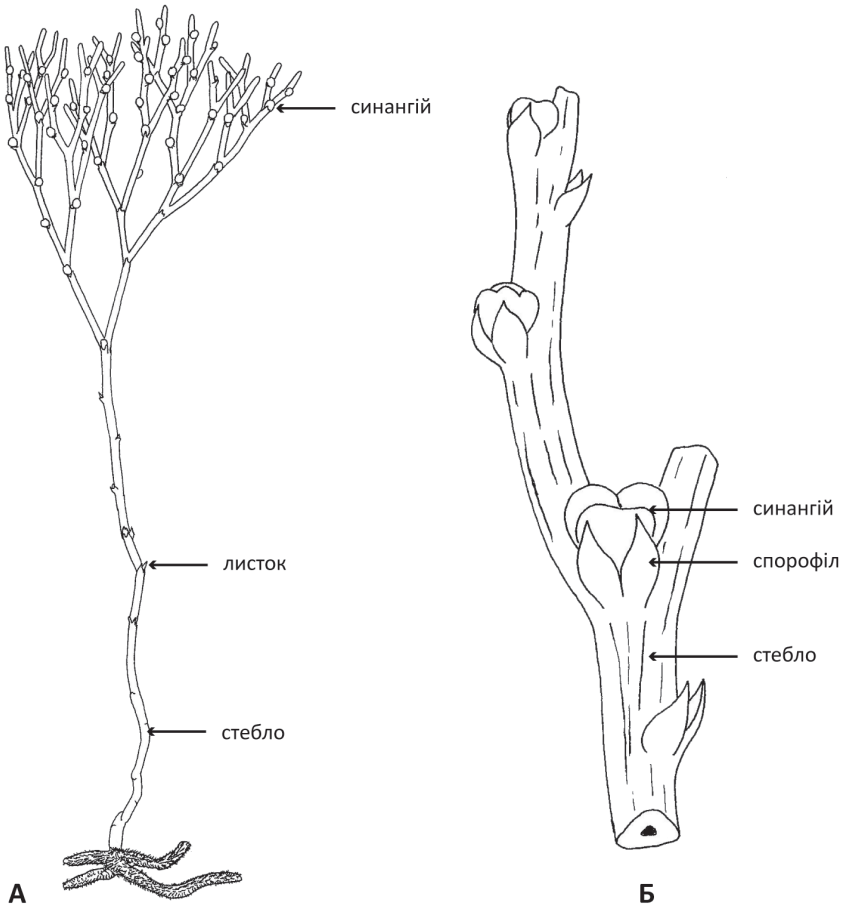


Рис. 85. Psilotaceae. *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv.: **А** – загальний вигляд; **Б** – фрагмент фертильного пагона.

120. Equisetaceae

Таксономічний склад: 15 видів, 1 рід.

Основні роди: *Equisetum* L.

Поширення та екологія: Наземні рослини, поширені практично по всьому світі, за винятком Нової Зеландії та Австралії, а також арктичних регіонів. Часто є піонерами при колонізації берегів водойм і заплав.

Загальна характеристика: Багаторічні (інколи однорічні) трави із сильно розгалуженим кореневищем, інколи вічнозелені.

Корені додаткові, тонкі, розміщені у вузлах кореневища. Надземні пагони вертикальні, до 1 м заввишки.

Стебло з вираженою метамерною будовою, сегментоване, з вираженими поздовжніми борозенками й ребрами, нерозгалужене або з кільчасто розміщеними у вузлах бічними пагонами, наростає інтеркалярно. У центрі стебла розміщена велика порожнина, яку доповнюють **валекулярні канали** на радіусах борозенок (формуються в первинній корі і спочатку заповнені водою, а згодом виконують повітропровідну функцію) та **карінальні канали** на радіусах ребер (розміщені у ксилемі провідних пучків, виникають унаслідок руйнування клітин протоксилеми). Наявність системи каналів зумовлює формування особливого типу стели – артростели, складеної з кільця закритих колатеральних провідних пучків. Епідермальні клітини у своїх оболонках містять значну кількість **кремнезему** (діоксиду кремнію, SiO_2). Продихи розміщені лише вздовж борозенок.

Листки дрібні, лускоподібні, лише з однією центральною жилкою, кільчасто розміщені на радіусах ребер нижнього міжвузля у вузлах, формують спільну листкову піхву навколо вузла. Розміщення листків у вузлах чергується.

Еуспорангії крупні, без анулюса, із спіральним потовщенням клітинних оболонок, гомоспоричні, розміщені по 5-10 на внутрішній поверхні пельтатних (грибоподібних) спорангіофорів.

Спорангіофори мають тонку ніжку та шестигранний диск, зібрані у стробіли, які при основі мають обгортку зі стерильних лускоподібних придатків.

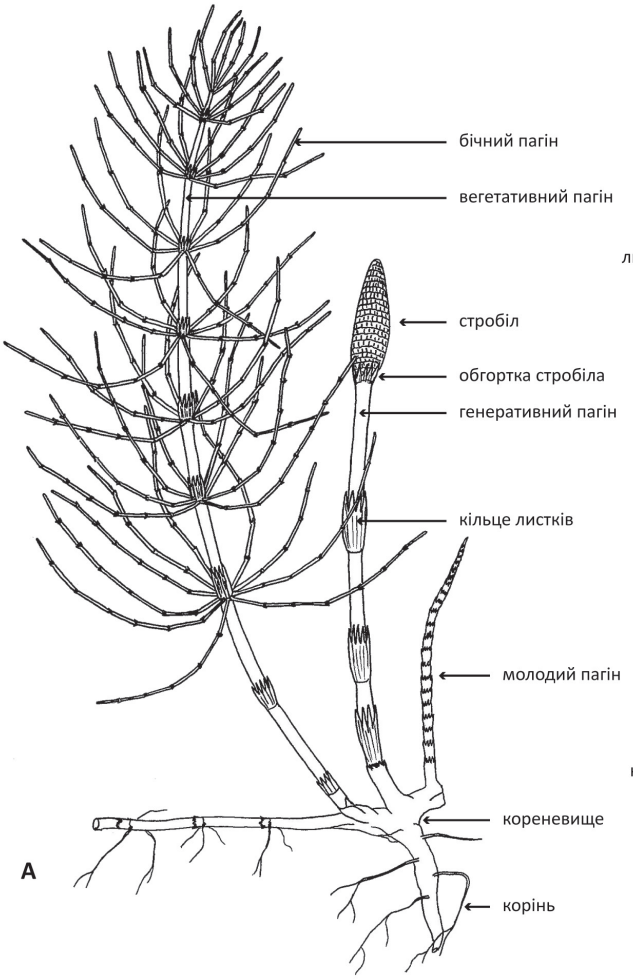
Стробіли інколи можуть розвиватися на окремих безхлорофільних пагонах, що швидко відмирають.

Спори сферичні, фотосинтезуючі, численні, огорнуті 4-6 стрічкоподібними елатерами (формуються з перисporія), які допомогають у розповсюджені спор.

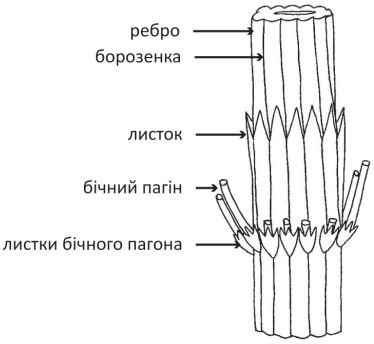
Гаметофіти дуже дрібні, таломні, фотосинтезуючі, надземні, з *антеридіями* й *архегоніями*, що дозрівають одночасно.

x = 108.

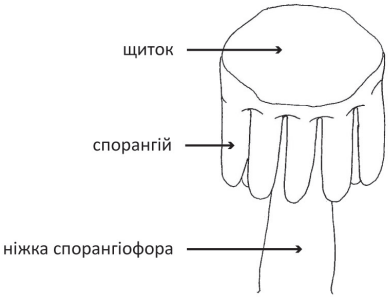
Рис. 86. Equisetaceae. *Equisetum arvense* L.: **А** – зовнішній вигляд; **Б** – поперечний переріз стебла; **В** – фрагмент пагона; **Г** – спорангіофор; **Д** – спора з елатерами. ▸


бічний пагін
вегетативний пагін
стробіл
обгортка стробіла
генеративний пагін
кільце листків
молодий пагін
кореневище
корінь

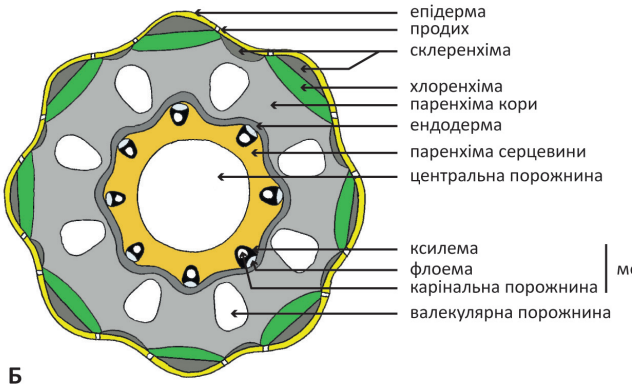
А


ребро
борозенка
листок
бічний пагін
листки бічного пагона

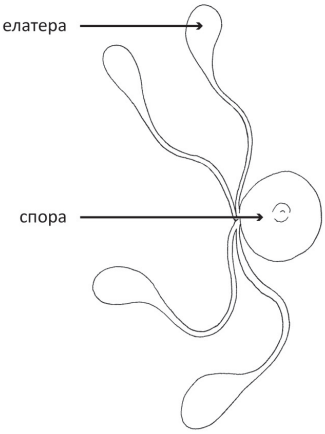
В


щиток
спорангій
ніжка спорангіофора

Г


епідерма
продих
склеренхіма
хлоренхіма
паренхіма кори
ендодерма
паренхіма серцевини
центральна порожнина
ксилема
флоема
карінальна порожнина
валекулярна порожнина
меристела

Б


елатера
спора

Д

121. Marattiaceae

Таксономічний склад: ~200 видів, 6 родів.

Основні роди: *Angiopteris* Hoffm., *Christensenia* Maxon, *Danaea* Smith, *Eupodium* J. Sm., *Marattia* Sw., *Ptisana* Murdock.

Поширення та екологія: Наземні, рідше наскельні, рослини, які населяють підлісок тропічних дощових лісів.

Загальна характеристика: Великі багаторічні трав'яні рослини (викопні представники були деревоподібними).

Корені додаткові, розміщуються на зануреному у ґрунт кореневищі, м'ясисті, із поліархною ксилемою та багатоклітинними кореневими волосками.

Стебло вкорочене бульбоподібне або ж представлене м'ясистим коротким ортотропним чи плагіотропним кореневищем, із поліциклічною диктіостелою. У коренях, стеблі й листках є численні слизисті вмістилища. Стебло і листки вкриті лусками. Окрім того, стебло рахіси вай і черешки несуть численні сочевички (пневматоди).

Листки – зазвичай типові 3-4-пірчастоскладні вайї до 6 м завдовжки (рідше прості), зі звичним завитком на апексі, з вираженими м'ясистими черешками, у яких накопичується крохмаль. Жилкування пірчасто-дихотомічне або примітивне сітчасте, із значною кількістю сліпих і рекурентних (обернутих назад, проти ходу решти) жилок.

Еуспорангії гомоспоричні, вільно розміщені, зібрані у продовгасті соруси без індузію або ж у синангії, без анулюса, містять до 7000 спор.

Спори тетраедричні або білатеральні.

Гаметофіти надземні, фотосинтезуючі, несуть численні *антеридії* й невелику кількість *архегоніїв*, що дозрівають згодом. Після запліднення формується молодий спорофіт, який пророслює гаметофіт наскрізь.

$x = 40(39)$.

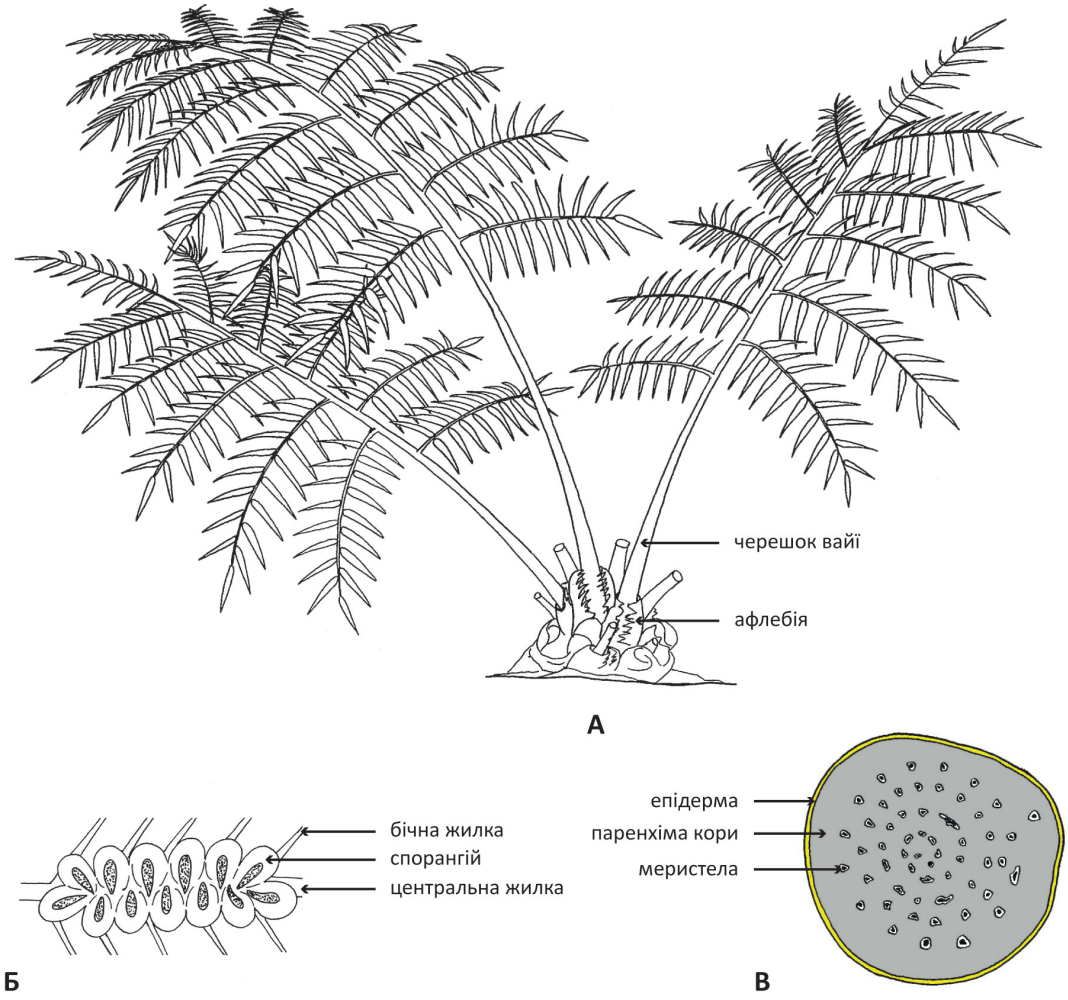


Рис. 87. Marattiaceae. *Angiopteris erecta* Desv.: **А** – загальний вигляд; **Б** – сорус; **В** – поперечний переріз черешка з полістелою, складеною з окремих дрібних меристел (фрагментів стели).

122. Osmundaceae

Таксономічний склад: >20 видів, 4+14 родів.

Основні роди: *Leptopteris* C. Presl, *Osmunda* L., *Osmundastrum* C. Presl, *Todea* Willd. ex Bernh.

Поширення та екологія: Наземні рослини космополіти, які заселяють усі широти за винятком арктичних регіонів.

Загальна характеристика: Трав'янисті або деревоподібні багаторічні рослини. Корені додаткові, жорсткі.

Стебло пряме або сланке, розгалужене, масивне, вкрите залишками основ відмерлих листків, містить ектофлойну сифоностелу.

Листки здебільшого пірчасто-складні, до 2 м завдовжки, диморфні (розділені на спорофіли і трофофіли або ж з окремими стерильними та фертильними сегментами), із розширеними листковими основами і прилистками, зі спірально скрученими верхівками, вкриті волосками. Листкорозміщення – спіральне.

Спорангії крупні, гомоспоричні, на коротких ніжках, проміжного типу (можуть формуватися як з однієї так і декількох ініціалей, археспоріальна клітина тетраедрична або ж кубічна), із ледь вираженим латеральним анулюсом. Спорангії формують 128-512 спор, не зібрані в соруси.

Спори зелені, трилетні, напівокруглі.

Гаметофіти крупні, серцеподібні, надземні, фотосинтезуючі.

$x = 22$.

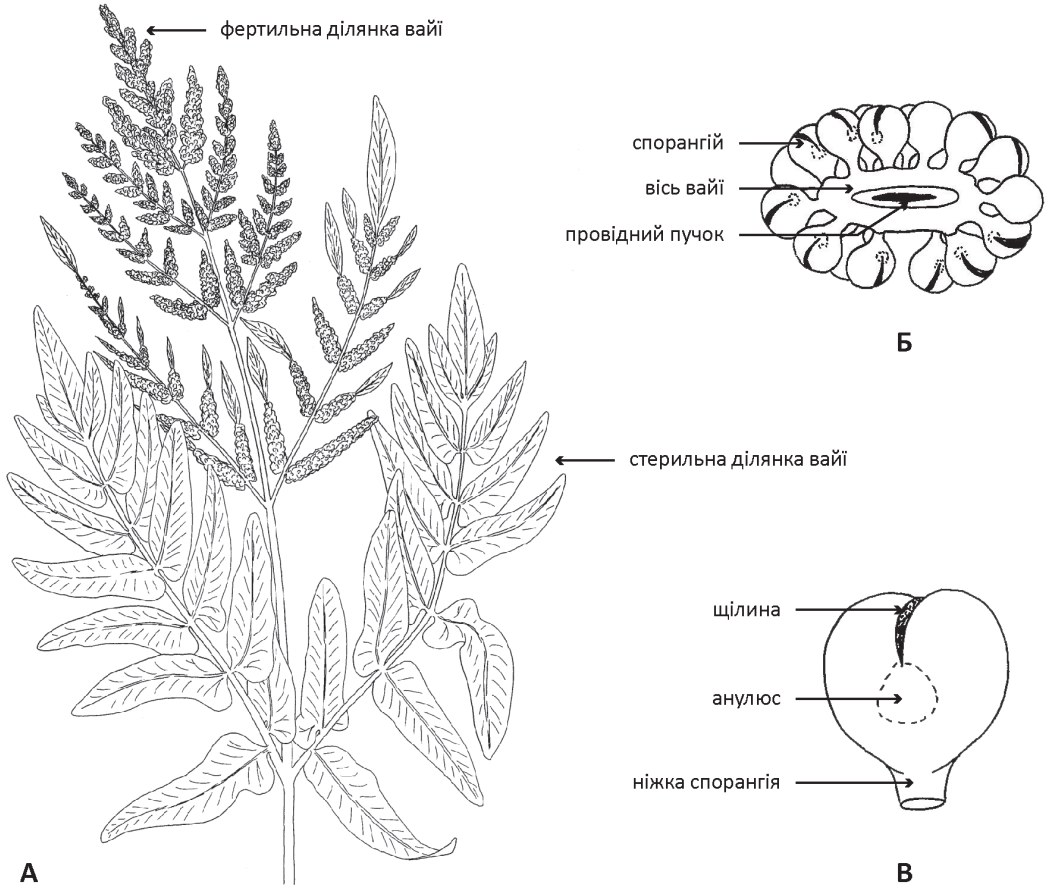


Рис. 88. Osmundaceae. *Osmunda regalis* L.: **А** – загальний вигляд вайї; **Б** – поперечний переріз спороносної ділянки вайї; **В** – спорангій.

123. Hymenophyllaceae

Таксономічний склад: ~600 видів, 9+1 родів.

Основні роди: *Hymenophyllum* Sm., *Trichomanes* L.

Поширення та екологія: Наземні й епіфітні рослини тропічних і помірних широт.

Загальна характеристика: Дрібні (зазвичай до 3-5 см, рідко – до 60 см заввишки) трави, розеткові або з плагіотропними кореневищами. Корені додаткові, розміщуються на кореневищі або ж стеблі. В окремих представників коренів немає.

Стебло дуже вкорочене або ж представлене коротким плагіотропним кореневищем, містить гаплостелу, зазвичай опушене волосками.

Листки – від простих цільнокраїх до тричі-пірчастоскладних, зазвичай дуже тонкі, напівпрозорі, з дихотомічним або пірчастим жилкуванням, із завитком на верхівці. Інколи листкова пластинка завтовшки в один шар клітин і містить лише одну жилку. Спорофіли і трофофіли подібні або ж дуже відрізняються.

Лептоспорангії гомоспоричні, дрібні, маргінальні, із косим анулюсом, дозрівають базипетально. Спорангії зібрані в соруси з вираженою ніжкою і частково приростою до листкової пластинки плівкою індузію. У спорангіях формується (32)128-512 спор.

Спори округлі, трилетні, зелені. Гаметофіти дрібні, короткоживучі, нитчасті або пластинчасті, інколи формують виводкові бруньки.

Антеридії розташовані по краю гаметофіта або ж на коротких антеридіофорах, *архегонії* – на нижній поверхні гаметофіта або ж архегоніофорах.

x = 11, 12, 18, 28, 32, 33, 34, 36.

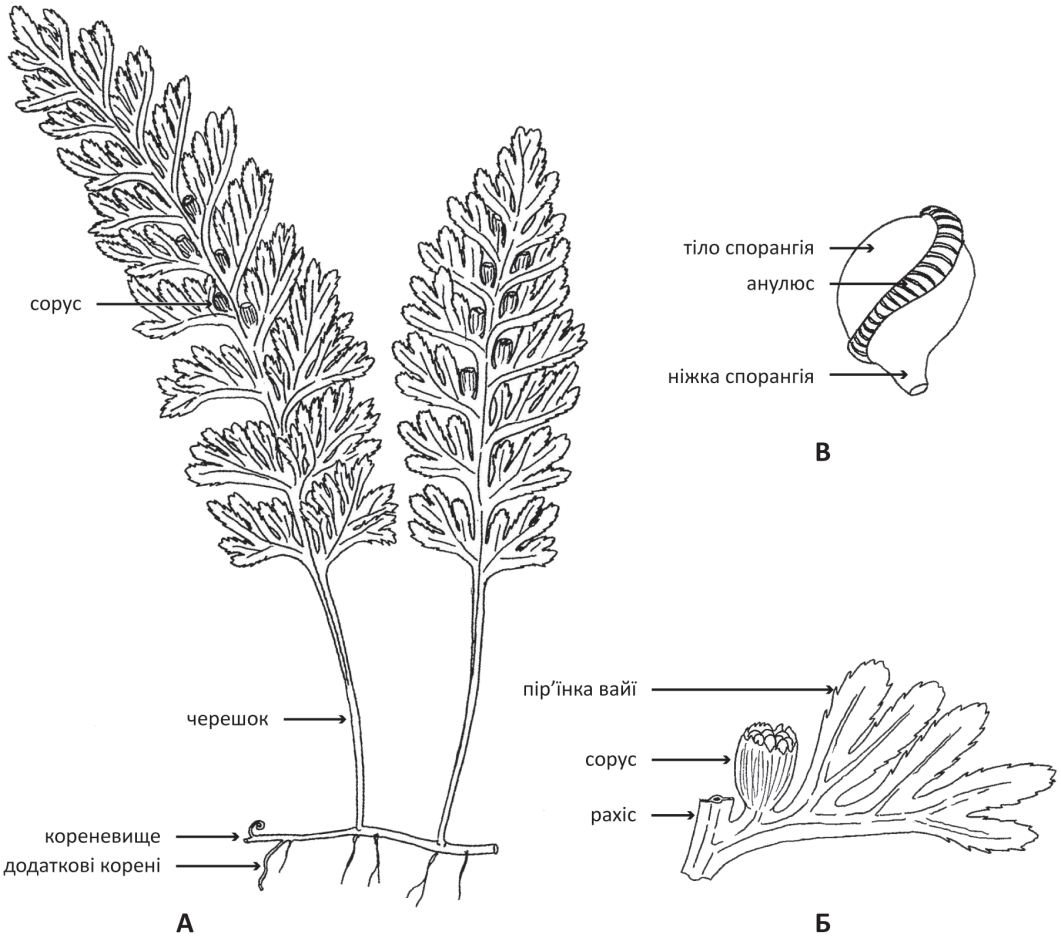


Рис. 89. Hymenophyllaceae. *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Sm.: **А** – загальний вигляд; **Б** – фрагмент вайї із сорусом; **В** – спорангій.

124. Gleicheniaceae

Таксономічний склад: ~125 видів, 6+1 родів.

Основні роди: *Dicranopteris* Bernh., *Diplopterygium* (Diels) Nakai, *Gleichenella* Ching, *Gleichenia* Sm., *Sticherus* C. Presl, *Stromatopteris* Mettenius.

Поширення та екологія: Тропічні і субтропічні наземні папороті.

Загальна характеристика: Доволі великі (до 3 м) трав'яні рослини, зазвичай із довгим кореневищем.

Корені додаткові, із протостелою або соленостелою, розміщуються на кореневищі.

Стебло вкрите лусками і/або волосками, зі стелою від гаплостели до трициклічної сифоностели.

Листки – великі вайї з багаторазово псевдодихотомічно розгалуженим рахісом (розрізняють кілька типів галуження), унаслідок чого листки часто набувають форму віяла. Жилкування дихотомічне, пірчасте або сітчасте. Спорофіли та трофофіли подібні.

Лептоспорангії гомоспоричні, з вертикальним або косим анулюсом і стоміумом, зібрані в соруси по 5-15, містять 128-800 спор.

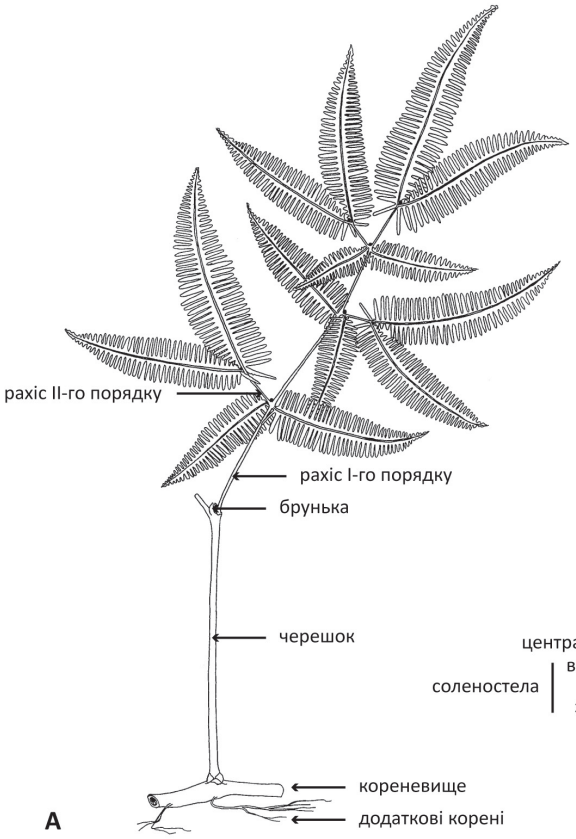
Соруси з індузієм (рідше без нього), розташовані вздовж жилок на адаксіальній поверхні спорофілів.

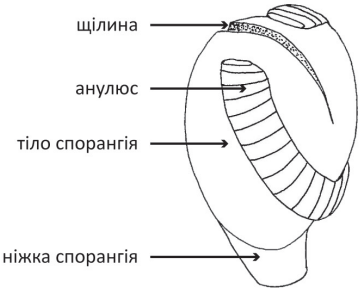
Спори монолетні або трилетні, округло-тетраедричні або білатеральні.

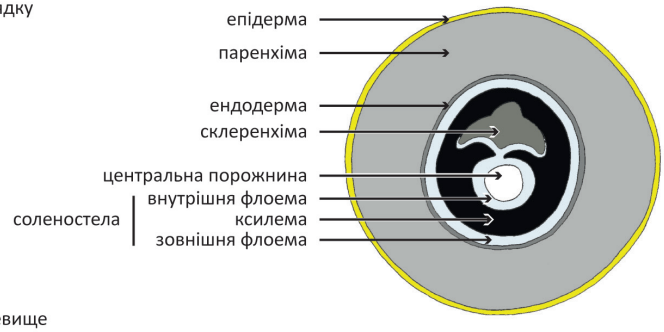
Гаметофіти надземні, фотосинтезуючі, пластинчасті, серцеподібні або стрічкоподібні, з головчастими волосками, на вентральній стороні несуть *антеридії*, а вздовж краю – *архегонії*.

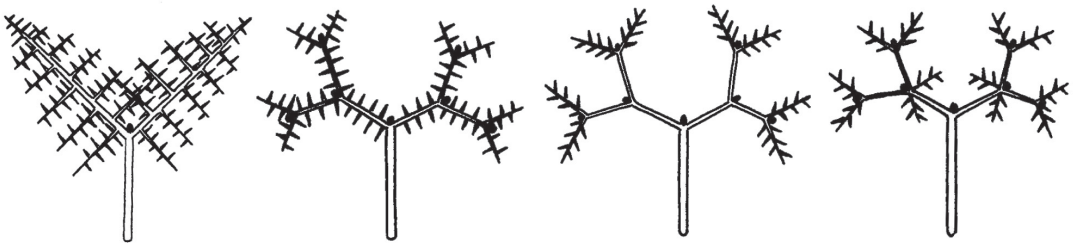
x = 22, 34, 39, 43, 56.

Рис. 90. Gleicheniaceae: **А** – зовнішній вигляд *Dicranopteris linearis* (Burm. f.) Underw.; **Б** – спорангій *D. linearis*; **В** – поперечний переріз кореневища *D. linearis*; **Г** – типи галуження вай Gleicheniaceae. ▸





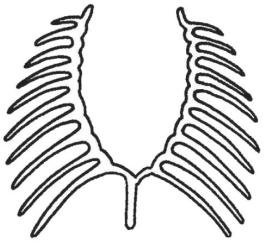




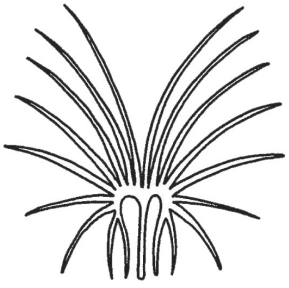
Gleichenia-тип(и)

Г

Phlebopteris-тип



Dictyophyllum-тип



Omnia-тип

125. Schizaeaceae

Таксономічний склад: ~30 видів, 2 роди.

Основні роди: *Actinostachys* Wall., *Schizaea* Sm.

Поширення та екологія: Субтропічні і тропічні наземні рослини.

Загальна характеристика: Багаторічні, трав'яні або ліаноподібні папороті, що проявляють низку примітивних ознак організації тіла.

Корені додаткові.

Стебла короткі вертикальні, довгі надземні сланкі або плагіотропні підземні (кореневища), з різним типом організації стели від гаплостели до диктіостели. Стебла опушені волосками.

Листки з необмеженим ростом, прості стічкоподібні або типові пірчастоскладні чи дихотомічно розгалужені вайї. У деяких представників рахіси вай в'юнкі, унаслідок чого розвиваються характерні ліаноподібні листки завдовжки до 30 м. Жилкування листків від дихотомічного до пірчастого, відкрите. Листки зазвичай диференційовані на спорофіли і трофофіли, що візуально подібні.

Лептоспорангії гомоспоричні, з анулюсом особливого типу – він представлений поперечним кільцем товстостінних клітин, розміщеним в апікальній частині спорангія. Спорангії розміщуються поодиноко вздовж країв спорофілів, не формують сорусів, інколи прикриті псевдоіндузієм. Зазвичай формується 128-256 спор.

Спори монолетні, білатеральні. Гаметофіти *Schizaea* надземні, фотосинтезуючі і нитчасті. Гаметофіти *Actinostachys* підземні, нефотосинтезуючі, мікоризоутворюючі і бульбоподібні.

Антеридії й *архегонії* розкидані по поверхні гаметофіта (*Actinostachys*) або ж винесені на антеридіофорах та архегоніофорах (*Schizaea*).

x = 77, 94,103.

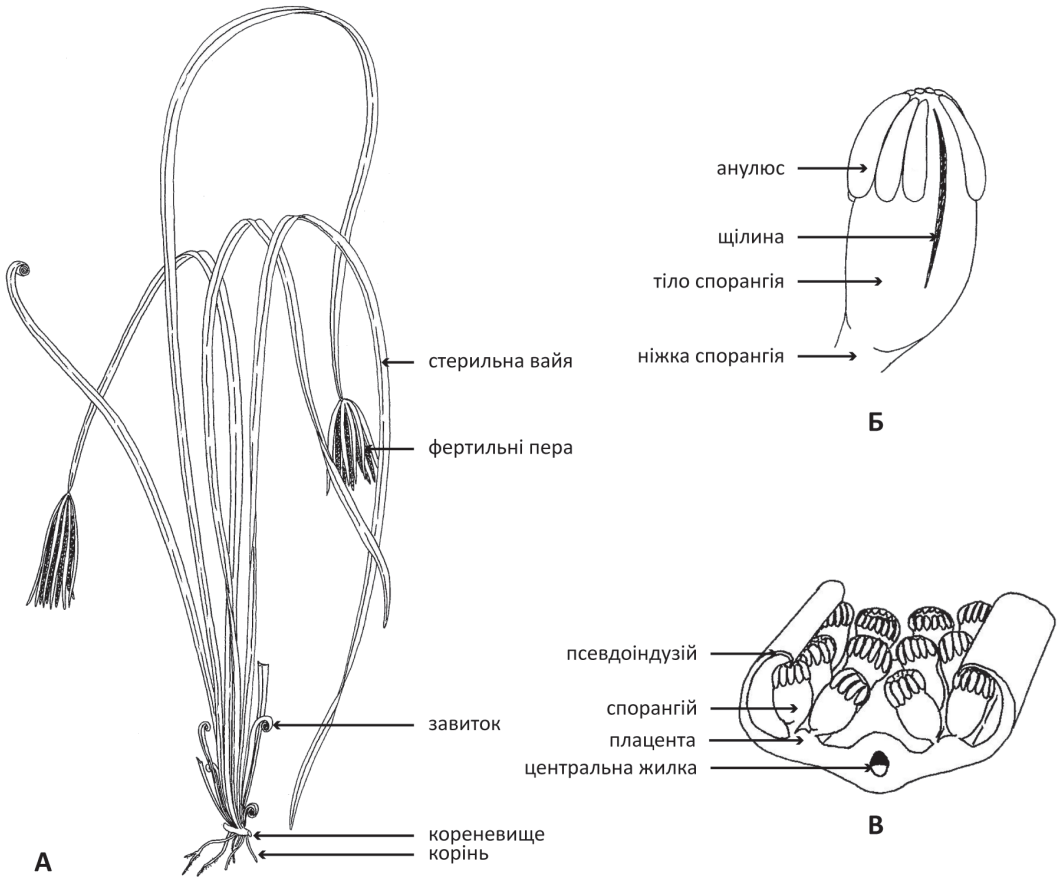


Рис. 91. Schizaeaceae. *Schizaea digitata* (L.) Sw.: **А** – загальний вигляд; **Б** – спорангій; **В** – фрагмент фертильного пера споротрофофіла.

126. Marsileaceae

Таксономічний склад: ~75 видів, 3+2 роди.

Основні роди: *Marsilea* L., *Pilularia* L., *Regnellidium* Lindm.

Поширення та екологія: Водні вкорінені або рідше прибережно-водні рослини, які широко представлені у тропіках, субтропіках і лише частково в помірних широтах.

Загальна характеристика: Багаторічні трав'яні водні або прибережно-водні рослини.

Корені додаткові, по 2-3 у вузлах кореневища, нерозгалужені, з повітроносними порожнинами та інколи спіральними ідіобластами.

Стебло – довге, дихотомічно розгалужене, підземне або сланке кореневище, завжди вкрите волосками, з розвинутою аеренхімою, із сифоностелою.

Листки плаваючі або занурені, з довгими черешками, із цільною нитчастою (*Pilularia*), дволопатевою (*Regnellidium*) або чотирилопатевою (*Marsilea*) пластинкою, без апікального завитка (хоча молоді листки скручені в завиток). Листкорозміщення дворядне, жилкування листків дихотомічне.

Лептоспорангії гетероспоричні, без анулюса, зібрані в соруси з індузієм (рідше без індузію), що містяться у середині особливих бобоподібних камер при основі черешків листків – **спорокарпіїв**.

Спорокарпії розвиваються на адаксіальній поверхні черешків або на кореневищі з окремих ініціалей і розділені на довгу ніжку та власне камеру. Спорокарпії не гомологічні листкам. Інколи ніжка може галузитися, тоді кожне з відгалужень закінчується спорокарпієм. Спорокарпії тверді, на внутрішній стороні містять кільце із дрібноклітинної пружної тканини (**сорофор**), на якому розташовані гребінчасті вирости зі спорангіями (**плаценти**), кожен із яких зазвичай оточений індузієм. Сорофор набрякає при потраплянні води у спорокарпій і розкручується, повертаючи спорангії назовні. На верхівці плацент розміщуються мегаспорангії, а по боках – *мікроспорангії*. У *мегаспорангіях* закладається чотири мегаспори, з яких розвивається лише одна.

Мегаспори округлі, з ребром на дистальному полюсі. У мікроспорангіях розвивається 16-64 мікроспори. *Мікроспори* трилетні, округлі.

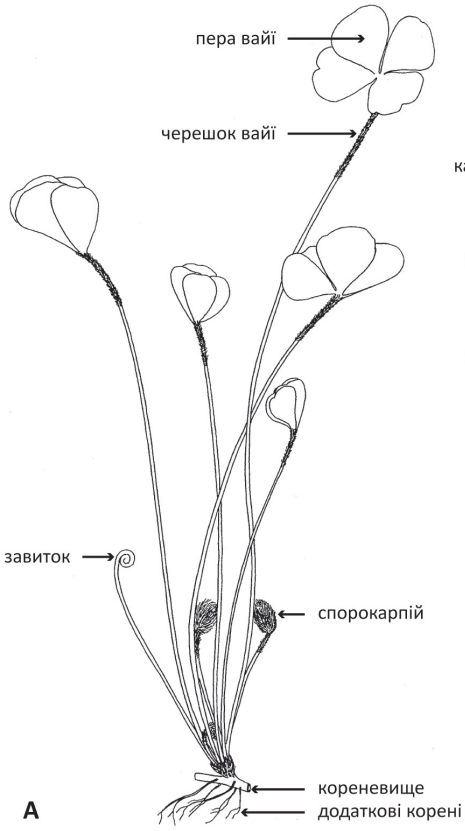
Гаметофіти ендоспоричні, редуковані, різностатеві.

Антеридії складені лише 3 клітинами стінки й однією сперматогенною клітиною, що дає початок 16 багатоджгутиковим сперматозоїдам.

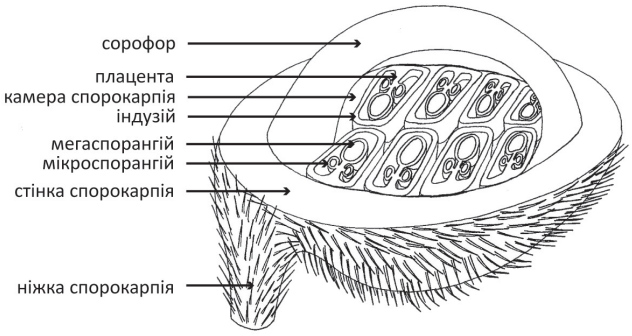
Архегонії складені з однієї шийкової та однієї канальцевої клітини, а також однієї яйцеклітини.

x = 10 (*Pilularia*), 19 (*Regnellidium*), 20 (*Marsilea*).

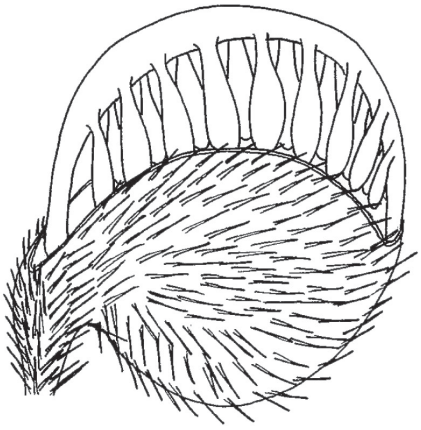
Рис. 92. Marsileaceae. *Marsilea macropus* Hook.: **А** – загальний вигляд; **Б** – поперечний переріз кореневища; **$В_1$-$В_3$** – будова та етапи розкривання спорокарпія. ▸


пера вайї
черешок вайї
завиток
спорокарпій
кореневище
додаткові корені

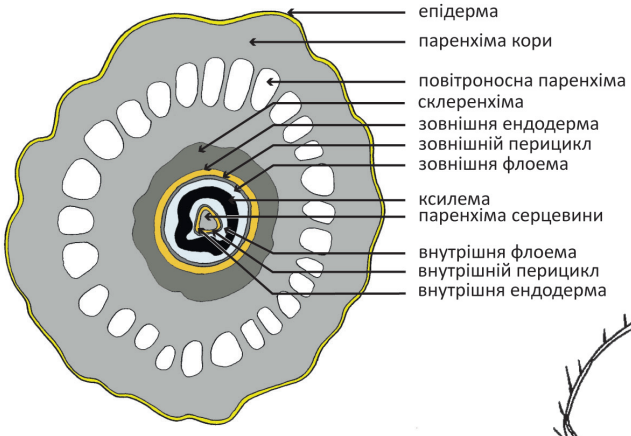
А


сорофор
плацента
камера спорокарпія
індузій
мегаспорангій
мікроспорангій
стінка спорокарпія
ніжка спорокарпія

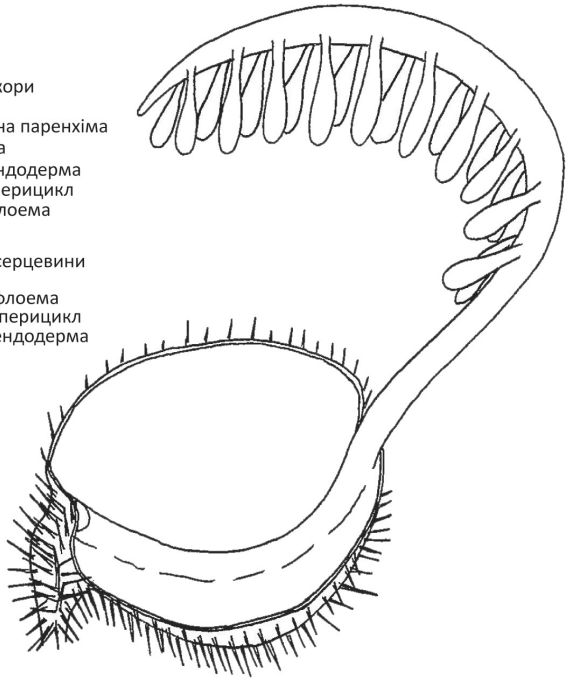
В1



В2


епідерма
паренхіма кори
повітроносна паренхіма
склеренхіма
зовнішня ендодерма
зовнішній перицикл
зовнішня флоема
ксилема
паренхіма серцевини
внутрішня флоема
внутрішній перицикл
внутрішня ендодерма

Б



В3

127. Salviniaceae

Таксономічний склад: 16+ видів, 2 роди.

Основні роди: *Azolla* Lam., *Salvinia* Seg.

Поширення та екологія: Вільно плаваючі водні (здебільшого прісноводні) рослини широкого ареалу із центром поширення у тропіках і субтропіках.

Загальна характеристика: Трав'яні водні рослини, які часто формують щільні килими на поверхні води.

Корені додаткові, вільно плаваючі, або ж їх немає.

Пагін представлений зигзагоподібним, горизонтальним, дихотомічно розгалуженим, вільно плаваючим кореневищем, із розвинутою аеренхімою, із протостелою. Кореневище зазвичай дуже крихке, що сприяє вегетативному розмноженню рослин.

Листки прості, сидячі, зазвичай до 25 мм завдовжки, однакові або диференційовані на плаваючі (цільнокраї) і занурені (нитчасто розсічені, виконують функцію коренів, укриті волосками). На листках можуть поселятися азотфіксуючі бактерії. Листкорозміщення кільчасте, дворядне або почергове, жилкування пірчасте відкрите або анастомозуюче.

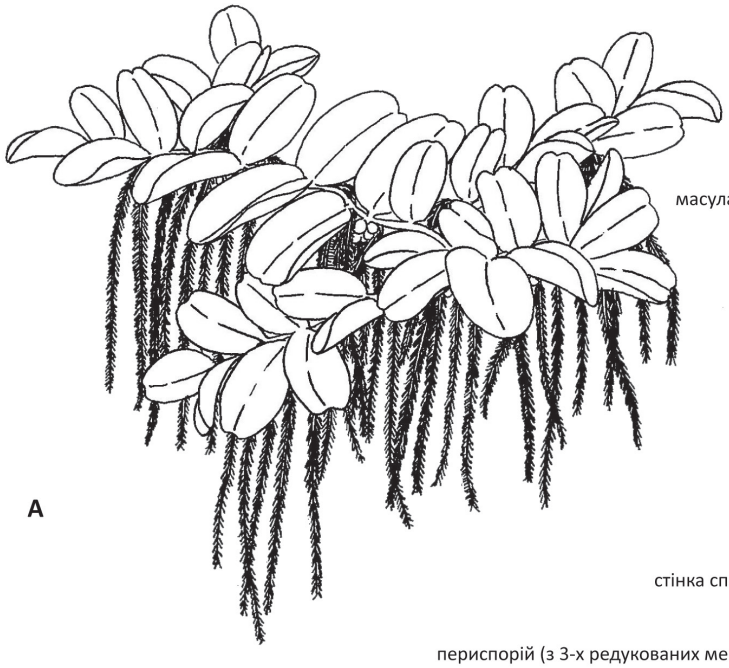
Лептоспорангії гетероспоричні, без анулюса, зібрані в соруси, які оточені двошаровим індузієм і заховані в мегаспорокарпіях та мікроспорокарпіях відповідно.

Спорокарпії з м'якими стінками. У мегаспорангіях із 32 розвивається лише по одній округлій трилетній мегаспорі. У *мікроспорангіях* розвивається 32 або 64 округлі трилетні мікроспори. Із тапетуму розвивається піниста маса, що твердне разом із мікроспорами, утворюючи кулясту **массулу** (інколи має голкоподібні вирости – **глохидії**). Інколи *мегаспора* також оточена масулою.

Гаметофіти ендоспоричні, редуковані. Мегагаметофіти плавають на поверхні води обернуті архегоніями донизу. До них за допомогою глохидій можуть прикріплятися масули з антеридіями, або ж запліднення відбувається без закріплення – безпосередньо водним шляхом.

x = 9 (*Salvinia*), 22 (*Azolla*).

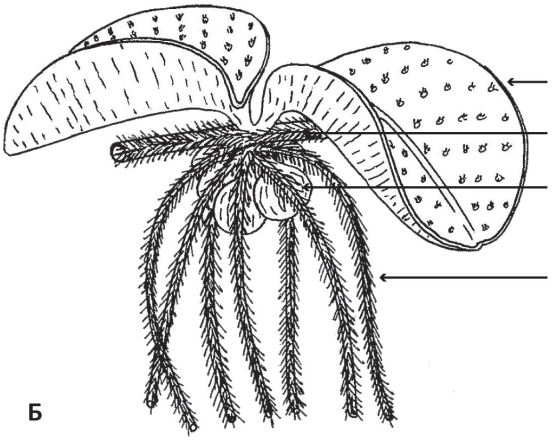
Рис. 93. Salviniaceae. *Salvinia natans* (L.) All.: **А** – загальний вигляд; **Б** – фрагмент пагона; **В** – поперечний переріз стебла; **Г** – мікроспорангій; **Д** – мегаспорангій; **Е** – поздовжній переріз спорокарпіїв. ▸



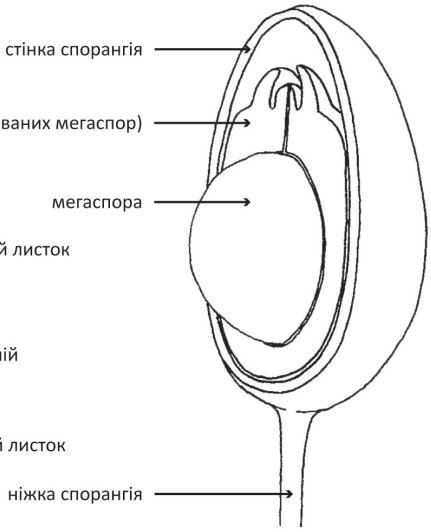
А

стінка спорангія
масула з мікроспорами
ніжка спорангія

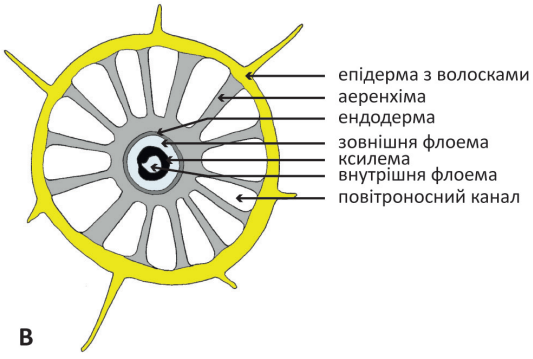
Г


плаваючий листок
стебло
спорокарпій
занурений листок

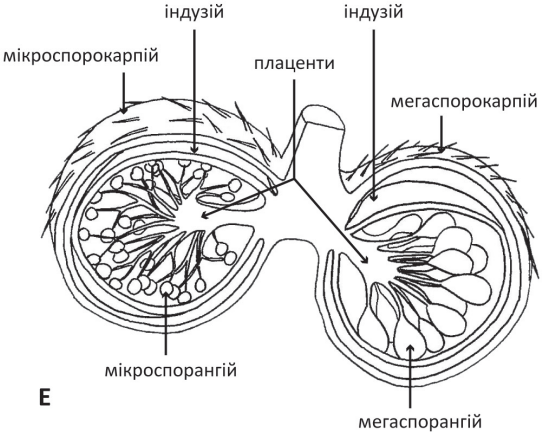
Б


стінка спорангія
периспорій (з 3-х редукованих мегаспор)
мегаспора
ніжка спорангія

Д


епідерма з волосками
аеренхіма
ендодерма
зовнішня флоема
ксилема
внутрішня флоема
повітроносний канал

В


індузій
індузій
мікроспорокарпій
плаценти
мегаспорокарпій
мікроспорангій
мегаспорангій

Е

128. Cyatheaceae

Таксономічний склад: 600+ видів, 5+3 родів.

Основні роди: *Alsophilla* R.Br., *Cyathea* Sm., *Gymnosphaera* Blume, *Hymenophyllopsis* K.I. Goebel, *Sphaeropteris* Bernh.

Поширення та екологія: Деревоподібні тропічні й субтропічні папороті, поширені здебільшого в гірських лісах.

Загальна характеристика: Високі деревоподібні (пальмоподібні) папороті, рідше розеткові або безрозеткові з плагіотропними пагонами трав'яні рослини.

Корені додаткові, розташовані кільчасто у вузлах кореневища або ж формують **кореневу мантію** (обгортка з дуже щільно розташованих коренів при основі стовбура, частина з яких навіть не досягає ґрунту).

Стебло – зазвичай прямостоячий, нерозгалужений стовбур заввишки до 25 м, рідше сланке кореневище (безрозеткові трав'яні рослини) або вкорочене ортотропне (розеткові трав'яні рослини). Стебло з диктіостелою (рідше із соленостелою), вкрите численними лусками (рідше також/або волосками).

Листки зазвичай великі (до 5 м завдовжки), вкриті лусками, пірчастоскладні або двічі-пірчастоскладні вайї, рідше прості. Молоді листки скручені в завиток. Черешки листків з двома рядами пневматод (повітряних сочевичок) та складною організацією провідної системи. Жилкування пірчасте, відкрите або анастомозуюче. Листки диференційовані на спорофіли і трофофіли, або ж лише окремі сегменти листків є фертильними (споротрофофіли).

Лептоспорангії гомоспоричні, із косим або поздовжнім суцільним анулюсом, зібрані в соруси.

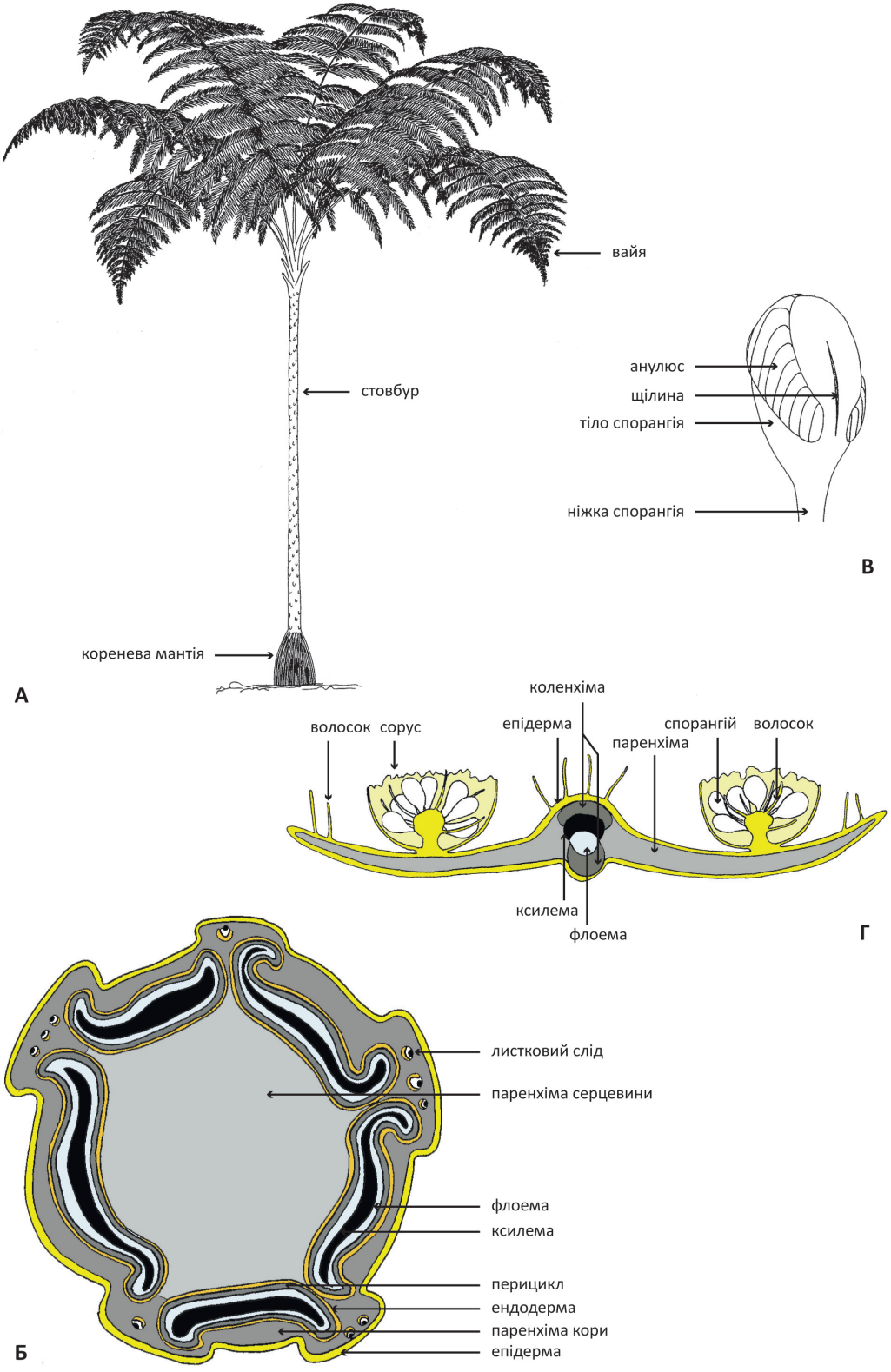
Соруси з індузієм у вигляді луски або ж приростлі до листкової пластинки у вигляді лійки, рідше без індузію. Соруси зазвичай розташовані вздовж країв листкової пластинки, рідше – на розвилках жилок.

Спори тетраедричні або округлі, трилетні, по 64 на спорангій.

Гаметофіти зелені, серцеподібні, надземні.

$x = 69$.

Рис. 94. Cyatheaceae. *Cyathea squamipes* H. Karst.: **А** – загальний вигляд; **Б** – поперечний переріз стовбура; **В** – спорангій; **Г** – поперечний переріз фертильного пера вайї. ▸


вайя
стовбур
коренева мантія
А
анулюс
щілина
тіло спорангія
ніжка спорангія
В
коленхіма
волосок
сорус
епідерма
спорангій
волосок
паренхіма
ксилема
флоема
Г
листковий слід
паренхіма серцевини
флоема
ксилема
перицикл
ендодерма
паренхіма кори
епідерма
Б

129. Pteridaceae

Таксономічний склад: ~950 видів, 53 роди.

Основні роди: *Pteris* L., *Adiantum* L., *Cheilanthes* Sw.

Поширення та екологія: Наземні, наскельні або епіфітні (рідше водні й прибережно-водні) папороті із широким ареалом і центром різноманіття у тропічних та субтропічних регіонах. Ростуть у найрізноманітніших оселищах, зокрема в пустелях і серед мангрових заростей.

Загальна характеристика: Трав'яні багаторічні, розеткові або безрозеткові (рідше ліаноподібні) рослини. Корені додаткові, зібрані на вкорочених або доволі довгих плагіотропних кореневищах.

Стебло здебільшого представлене вкороченим (рідше видовженим) кореневищем, плагіотропним або ортотропним, дихотомічно розгалуженим, вкритим в основному лусками (рідше волосками), з диктіостелою.

Листки від 3 см до 4 м, переважно мономорфні, рідше диморфні або поліморфні, вкриті лусками при основі черешків. Переважно представлені 2-пірчасті вайї, рідше – 1- або 3-пірчасті, інколи прості цільнокраї листки. Трапляються й інші типи складних вай. Жилкування від дихотомічного до сітчастого.

Лептоспорангії гомоспоричні, із поздовжнім анулюсом, який переривається стоміумом і ніжкою спорангія, містять по 64 спори. Спорангії зібрані в соруси на абаксіальній поверхні або вздовж країв листкових пластинок, здебільшого прикриті псевдоіндузієм, рідше – індузієм, або ж голі. Ніжка спорангія переважно дуже коротка, а інколи її немає взагалі.

Соруси від округлих до стрічкоподібних.

Спори округлі або тетраедричні, трилетні.

Гаметофіти серцеподібні.

$x = 29, 30$.

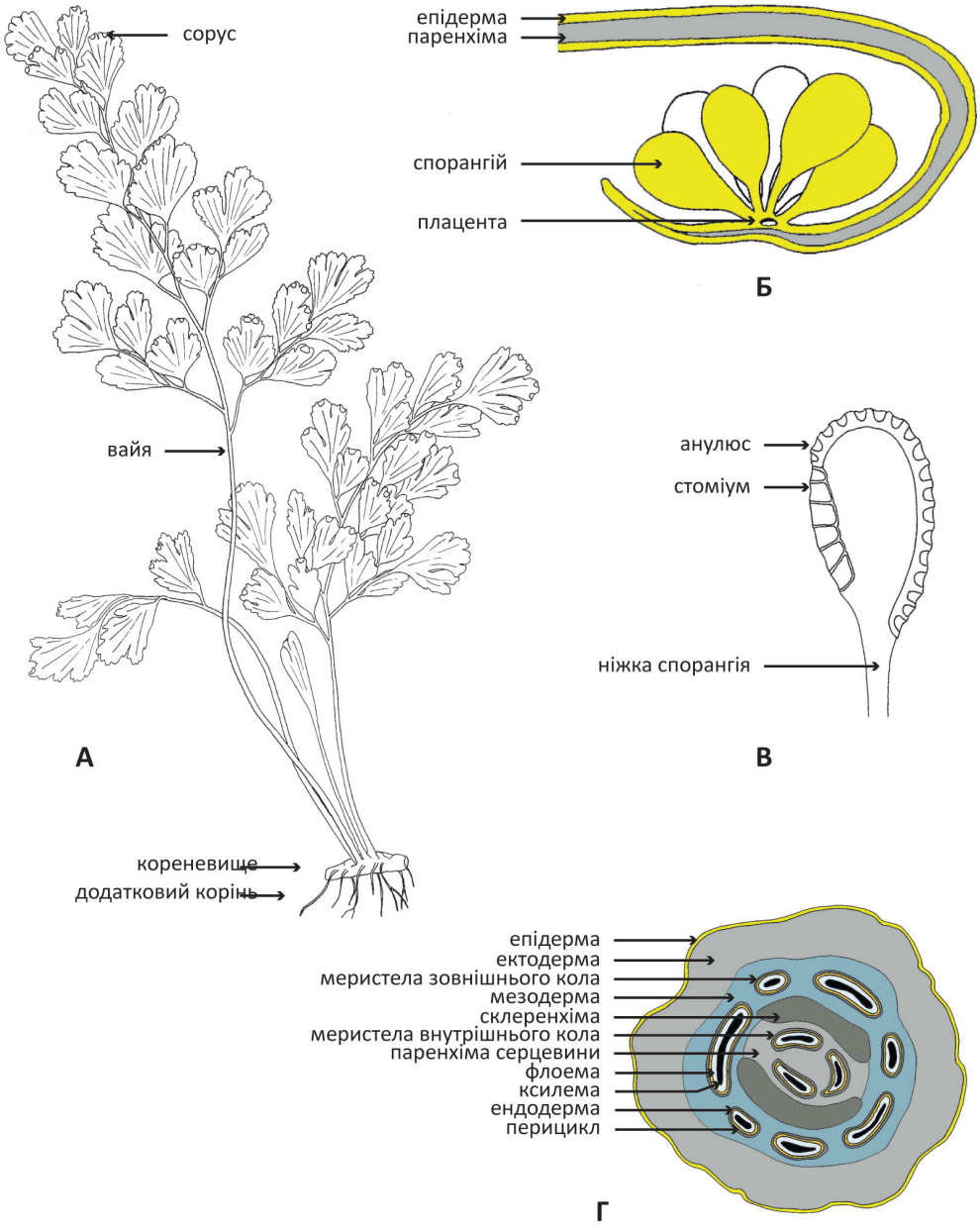


Рис. 95. Зовнішній вигляд (**А**), сорус (**Б**) та спорангій (**В**) *Adiantum capillus-veneris* L. (Pteridaceae); а також поперечний переріз кореневища (**Г**) *Pteridium aquilinum* (**L.**) Kuhn (Dennstaedtiaceae).

130. Aspleniaceae

Таксономічний склад: 700 видів, 2 роди.

Основні роди: *Asplenium* L., *Hymenasplenium* Hayata

Поширення та екологія: Наземні, наскельні або епіфітні трав'яні папороті широкого ареалу із центром поширення у тропіках.

Загальна характеристика: Трав'яні багаторічні рослини. Корені додаткові, на кореневищі.

Стебло – вкорочене або довге плагіотропне кореневище з диктіостелою, вкрите лусками при основі листків.

Листки від простих до 5-пірчастих вай, мономорфні, їхні черешки вкриті лусками, а листкові пластинки – дрібними волосками. Черешки мають два характерні С-подібні провідні пучки, злиті разом в Х-подібний провідний тяж. Жилкування пірчасте, вильчасте або сітчасте, зазвичай відкрите.

Лептоспорангії гомоспоричні, із вертикальним анулюсом, який переривається ніжкою спорангія, зібрані в соруси на абаксіальній поверхні листкових пластинок уздовж жилок. Ніжка спорангія тонка (1 ряд клітин) і довга.

Соруси лінійчаті або вигнуті, С-подібні, з лінійчатим, латерально прикріпленим індузієм.

Спори білатеральні, ниркоподібні, монолетні, з крилатим периспорієм.

Гаметофіти двостатеві, серцеподібні.

$x = 36$ (38, 39).

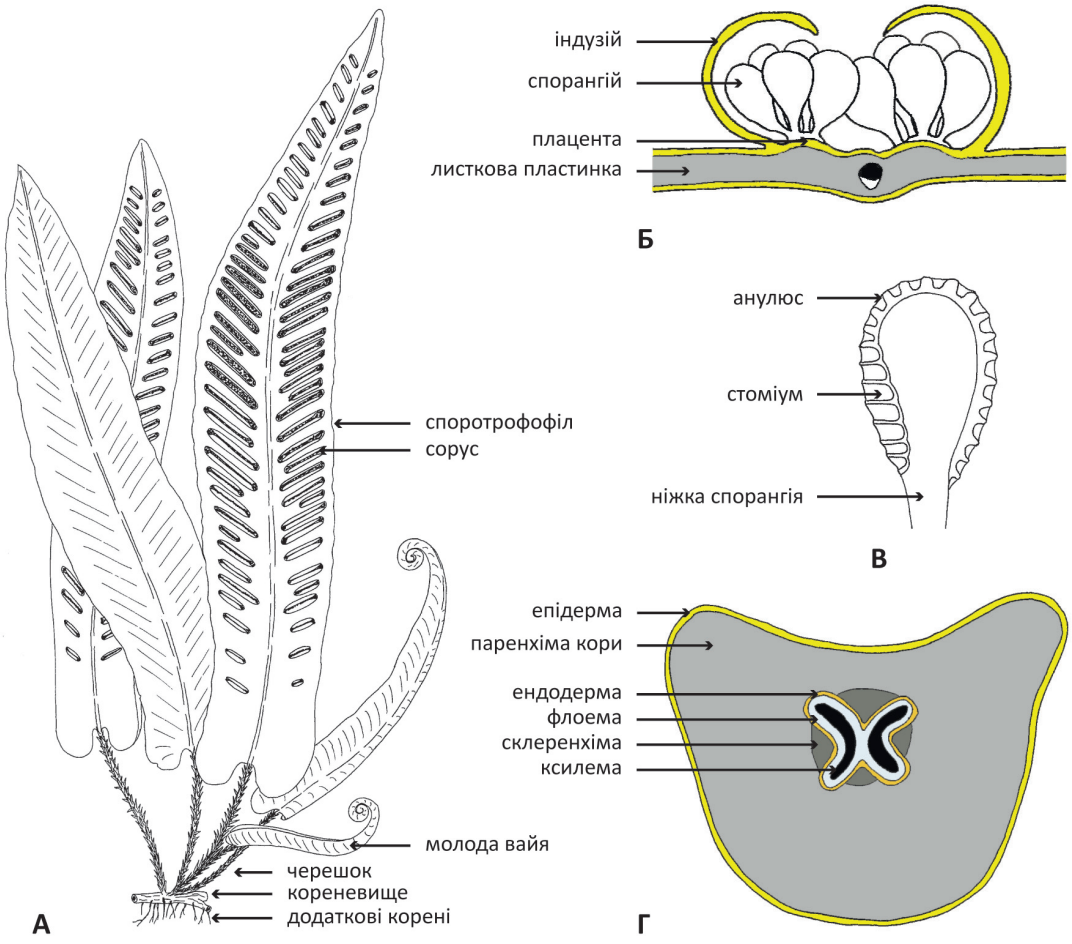


Рис. 96. Aspleniaceae. *Asplenium scolopendrium* L.: **А** – зовнішній вигляд; **Б** – поперечний переріз через сорус; **В** – спорангій; **Г** – поперечний переріз черешка.

131. Dryopteridaceae

Таксономічний склад: ~1700 видів, 32 роди.

Основні роди: *Elaphoglossum* Schott ex J. Sm., *Polystichum* Roth, *Dryopteris* Adans., *Ctenitis* (C. Chr.) C. Chr.

Поширення та екологія: Наземні, наскельні й епіфітні папороті із центром поширення в субтропіках, проте також широко представлені в помірних широтах.

Загальна характеристика: Багаторічні трав'яні рослини.

Корені додаткові.

Пагін – вкорочене або видовжене пряме, плагіотропне або в'юнке кореневище. Кореневище з лусками, особливо щільно розташованими поблизу листків. Диктіостела.

Листки мономорфні, рідше диморфні, з лусками і/або волосками, із численними округлими провідними пучками, розташованими в одне коло. Листкові пластинки від простих до 5-пірчастоскладних. Жилкування пірчасте або вильчасте, відкрите або анастомозуюче.

Лептоспорангії гомоспоричні, із поздовжнім анулюсом, що переривається, а також із вираженою або вкороченою товстою ніжкою, складеною із 3 рядів клітин.

Спорангії зібрані в щільно розташовані на адаксіальній поверхні листкових пластинок округлі соруси.

Соруси з округлим або ниркоподібним індузієм (рідше без нього).

Спори ниркоподібні, монолетні, із крилатим перисporієм.

Гаметофіти двостатеві, серцеподібні. $x = 41$ (40).

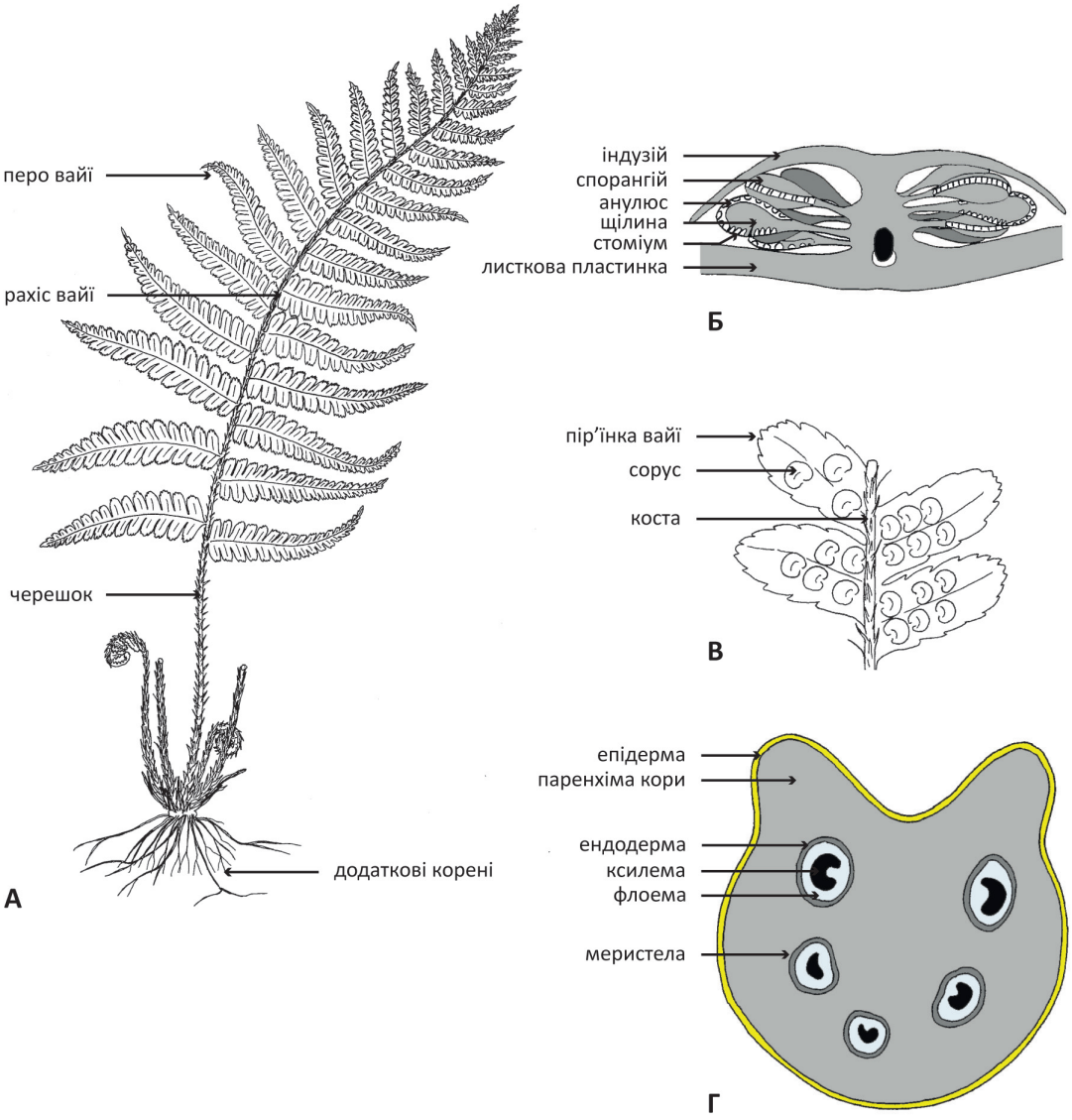


Рис. 97. Dryopteridaceae. *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott: **А** – загальний вигляд; **Б** – поперечний переріз через сорус; **В** – фертильний фрагмент вайї; **Г** – поперечний переріз черешка.

132. Polypodiaceae

Таксономічний склад: ~1200 видів, 63 роди.

Основні роди: *Grammitis* Sw., *Polypodium* L., *Pleopeltis* Humb. et Bonpl. ex Willd., *Campyloneurum* C. Presl

Поширення та екологія: В основному епіфітні й наскельні, за винятком окремих наземних представників, трав'яні папороті із центром поширення в субтропіках і тропіках. Частково також представлені в помірних широтах.

Загальна характеристика: Трав'яні багаторічні рослини.

Корені додаткові, товсті та жорсткі.

Стебло – вкорочене або видовжене кореневище, вкрите лусками (часто пельтатними) і волосками, з вираженою диктіостелою.

Листки зазвичай мономорфні, товсті й шкірясті (рідше диморфні), здебільшого прості (рідше пірчастоскладні). Черешки з абсцизійним прошарком (тканина, що бере участь в опаданні листків) ледь вище основи, унаслідок чого після опадання листків лишаються короткі фрагменти черешків – **філоподії**. Жилкування анастомозуюче або сітчасте, зазвичай відкрите.

Лептоспорангії гомоспоричні, із поздовжнім анулюсом, який переривається. Спорангії зібрані в соруси на абаксіальній поверхні або вздовж країв листкових пластинок. Спорангії з довгими ніжками (завтовшки 1 або 3 ряди клітин).

Соруси округлі або еліптичні, без індузію (замість нього інколи є луски або волоски).

Спори або напівпрозорі або жовтуваті, ниркоподібні, монолетні, або ж зеленуваті округло-тетраедричні, трилетні. Периспорій зазвичай не крилатий.

Гаметофіти двостатеві, фотосинтезуючі, серцеподібні.

x = 35, 36, 37 (25).

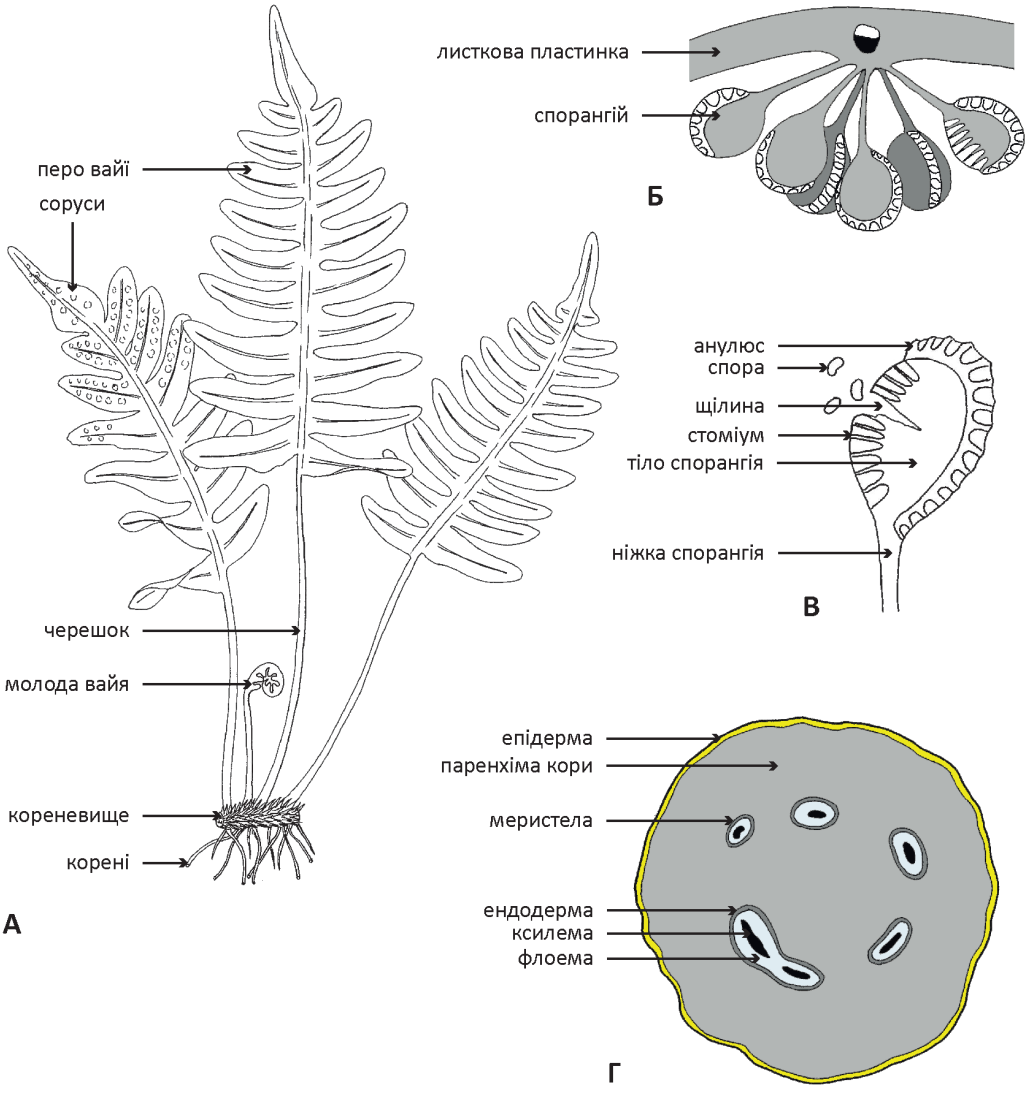


Рис. 98. Polypodiaceae. *Polypodium vulgare* L.: **А** – загальний вигляд; **Б** – поперечний переріз через сорус; **В** – спорангій; **Г** – поперечний переріз через кореневище.

133. Progymnospermophyta

Таксономічний склад: ~30 видів, ~20 родів, 7 родин, 7 порядків, 2 класи.

Поширення та екологія: Вимерлі деревні та деревоподібні рослини, що існували від нижнього девона до пермі.

Загальна характеристика: Це група типово деревних рослин, які виникли від тримерофітів і, ймовірно, дали початок представникам Pteridospermatophyta та сучасним голонасінним. Коренева система була представлена виключно додатковими коренями (**первинно гоморизна коренева система**) або ж головним і додатковими коренями (**алоризна коренева система**).

Рослини відрізнялися типовим моноподіальним наростанням, унаслідок чого формувалися характерні стовбур і крона, за обрисами подібна до хвойних рослин. Рослини також відрізнялися значним вторинним потовщенням завдяки тривалій діяльності камбію.

Для представників відділу була характерна протостела, актиностела, полістела і навіть еустела. Тоді як центральна вісь (стовбур) та осі I і II порядків відрізнялися бічним галуженням, кінцеві гілочки галузилися дихотомічно й несли мегафіли. Мегафіли мали вайєподібну структуру, тому окремих представників часом відносили до папоротевих, але характерні вайї папоротевих в еволюції виникли значно пізніше (у нижньому карбоні).

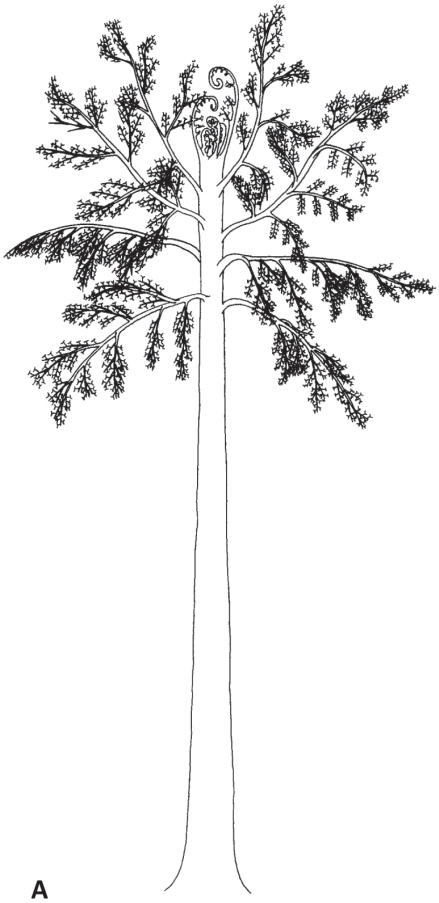
Незважаючи на назву відділу, ці рослини ще *не формували насінин*, а розмножувалися спорами (існують як рівно-, так і різноспорові представники), що формувалися в еуспорангіях.

Спорангії розміщувалися термінально на кінцівках фертильних гілочок або ж на поверхні мегафілів. Спори трилетні, часто з **кавальною порожниною (кавою)**, утвореною внаслідок розшарування екзоспорію. Кавальна порожнина, ймовірно, є попередником повітряних мішків голонасінних.

Гаметофіти цих рослин невідомі.

x = ?.

Рис. 99. Деякі представники Progymnospermophyta: загальний вигляд (**А**) та фрагмент закрученої фертильної гілочки зі спорангіями (**Б**) *Aneurophyton germanicum* Krausel et Weyland (Aneurophytales); загальний вигляд (**В**), фрагмент трофофіла (**Г**) та споротрофофіла (**Д**) *Archaeopteris minor* Lx. (Archaeopteridales). ▸

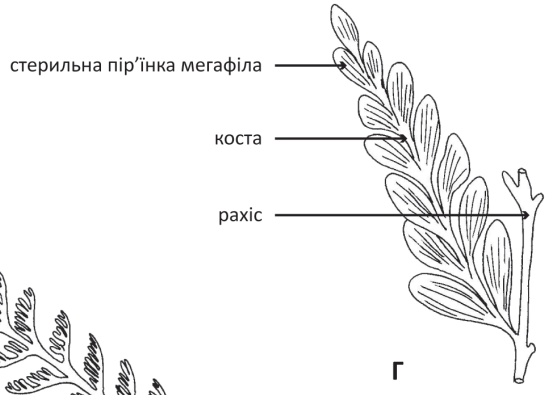


А

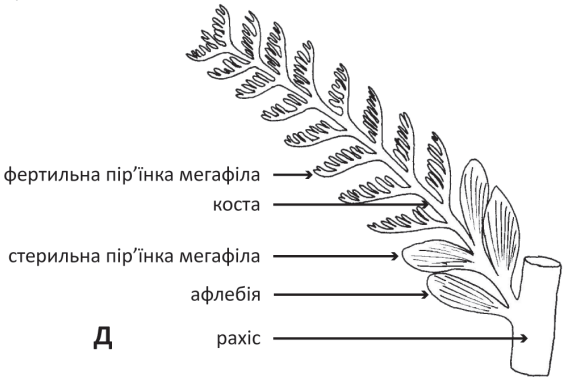
В

пара спорангіїв
термінальна гілочка

Б


стерильна пір'їнка мегафіла
коста
рахіс

Г


фертильна пір'їнка мегафіла
коста
стерильна пір'їнка мегафіла
афлебія
рахіс

Д

134. Таксономія Progymnospermophyta: Progymnospermopsida

Відділ Progymnospermophyta Bold et al. містить 3 класи викопних рослин (Noeggerathiopsida, Progymnospermopsida, Moresnetiopsida). Таксономічна структура і склад відділу є дискусійними (Doweld 2001; Palmer *et al.* 2009; Тимонин *и др.* 2009).

Клас Progymnospermopsida Beck містить 4 порядки: Aneurophytales, Cecropsidales, Protopityales та Archaeopteridales (Beck 1976; Kenrick & Crane 1997a; Tomescu 2008; Rothwell *et al.* 2009; Holt 2013).

Порядок Aneurophytales Kräusel et Weyland включає єдину родину Aneurophytaceae Ananiev і 5 родів деревоподібних рослин, які відрізнялися тривимірним (як у тримерофітів) або ж одноплощинним (**плоскогілки**) галуженням бічних гілок. Термінальні рівноспорові спорангії були зібрані на особливих розгалужених фертильних гілочках, що часто були закручені. У спорангіях формувалися трилетні спори з кавальною порожниною.

Суперечливий вид *Cecropsis luculentum* Stubblefield et Rothwell інколи виділяють в окрему родину Cecropsidaceae Stubblefield et Rothwell **порядку Cecropsidales** Stubblefield et Rothwell (Stubblefield & Rothwell 1989) або ж розглядають як таксон невизначеного положення в межах Aneurophytales (Taylor *et al.* 2009).

Порядок Protopityales Walton представлений єдиною родиною Protopityaceae Smith і єдиним родом *Protopitys* Göppert, що також характеризується термінальними спорангіями, розташованими на дихотомічно розгалужених фертильних гілочках, і спорами з кавальною порожниною. Однак рослини були різноспоровими. Інколи представників порядку розглядають у межах Aneurophytales.

Порядок Archaeopteridales Arnold включає єдину родину Archaeopteridaceae Nicholson et Lydekker і близько 10 родів. Порядок був представлений високими деревами з розвинутою алоризною кореневою системою та бічними дихотомічно розгалуженими об'ємними гілочками або плоскогілками. У більш пізніх представників замість плоскогілок формувалися вайєподібні мегафіли із закрученими верхівками. Плоскогілки й мегафіли зазвичай мали при основі пару **афлебій** (прилисткоподібні структури). Це були гетероспорові рослини з термінальними або розташованими на окремих фертильних пір'їнках мегафілів еуспорангіями. Спори не формували кавальних порожнин.

Клас Noeggerathiopsida Krysht. містить 3 порядки: **Noeggerathiales** Darrah (Noeggerathiaceae Göpp ex C.E. von Eichwald; 3 роди), **Discinitales** Doweld (Discinitaceae Gao Zhifeng et B.A. Thomas; 4 роди) та **Tingiales** Zimmerm (Tingiaceae G. Koidzumi; 2 роди). Таксономічне положення і склад цієї групи досі потребують уточнення, оскільки ці рослини проявляють низку спільних рис із Sphenophyllales, зокрема кільцеве розміщення спорофілів (Arnold 1947). Представники класу Noeggerathiopsida відомі на підставі викопних решток листків і спор, тоді як відомостей про інші частини немає. Рослини, очевидно, мали мегафіли, диференційовані на споро- і трофофіли. Але існували також представники зі споротрофофілами, які несли фертильні пір'їнки. Еуспорангії були гетероспоричні.

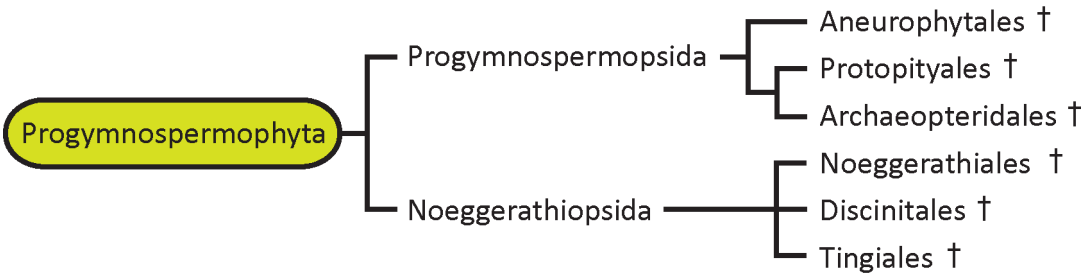


Рис. 100. Філогенетична структура Progymnospermophyta.

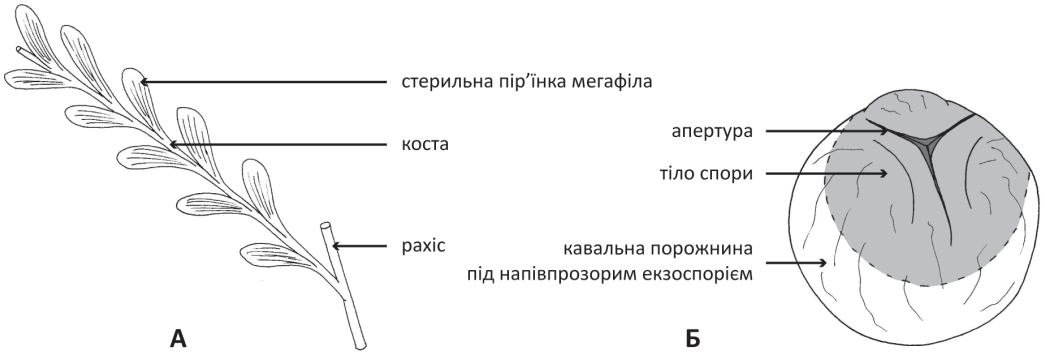


Рис. 101. Progymnospermophyta: **А** – фрагмент трофофіла *Noeggerathia minor* Lesq.; **Б** – мегаспора *Noeggerathia* sp.

VIII

Група Spermatophyta (насіннєві рослини)

135. Будова насінного зачатка

Насіннєві рослини – це гетероспоричні рослини пагонової організації з ендоспоричним розвитком гаметофітів, які формують насінні зачатки та продукують насінини. У цих рослин гаметофіти повністю втратили самостійність і сильно редукувалися.

Насінний зачаток – це видозмінений мегаспорангій, оточений інтегументом. У голонасінних насінні зачатки розташовані на поверхні насіннєвих лусок жіночих шишок і беруть безпосередню участь у вловлюванні пилку. А в покритонасінних насінні зачатки розміщуються всередині маточки й самостійно не вловлюють пилку. З насінного зачатку формується **насінина** – складна структура, що слугує для розмноження й розселення насіннєвих росли.

Насінний зачаток складається з **інтегументу** (захисного шару або двох шарів), **нуцелуса** (диплоїдна внутрішня тканина, що оточує мегаспороцит), **мегаспороцита** (продукує мегаспори, із яких згодом розвиваються мегагаметофіти), **мікропіле** (приймаючого отвора в інтегументі, через який проникає пилкова трубка) та інколи **фунікулюсу** (**насіннєвої ніжки**, якою насінні зачатки кріпляться до стінок плодолистка у випадку покритонасінних).

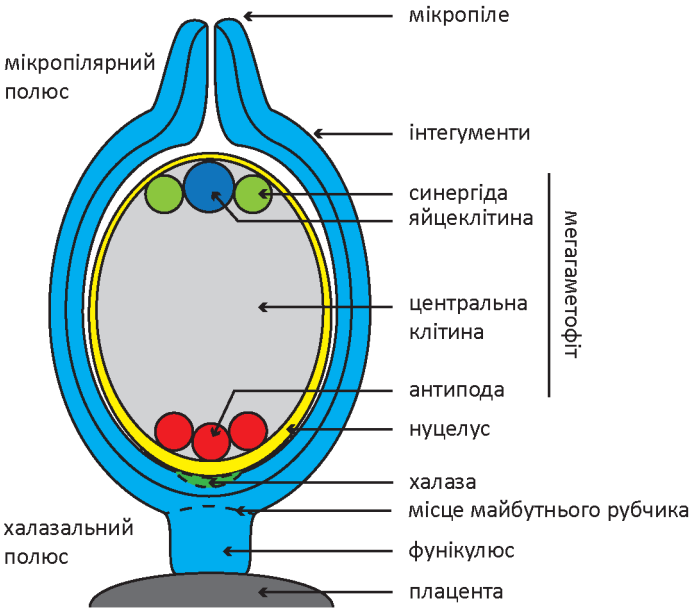
Місце прикріплення нуцелуса до інтегументу називається **халазою**, місце прикріплення насінного зачатка до фунікулюсу – **рубчиком**, місця прикріплення насінних зачатків до насіннєвих лусок або плодолистка – **плацентами**.

Інтегумент може бути **одинарний** (**унітегмальні** насінні зачатки, більшість голонасінних), **подвійний** (**бітегмальні** насінні зачатки, більшість покритонасінних) або інколи **вторинно одинарний** унаслідок повного приростання внутрішнього шару до нуцелуса або редукції (**вторинно унітегмальні** насінні зачатки, частина покритонасінних).

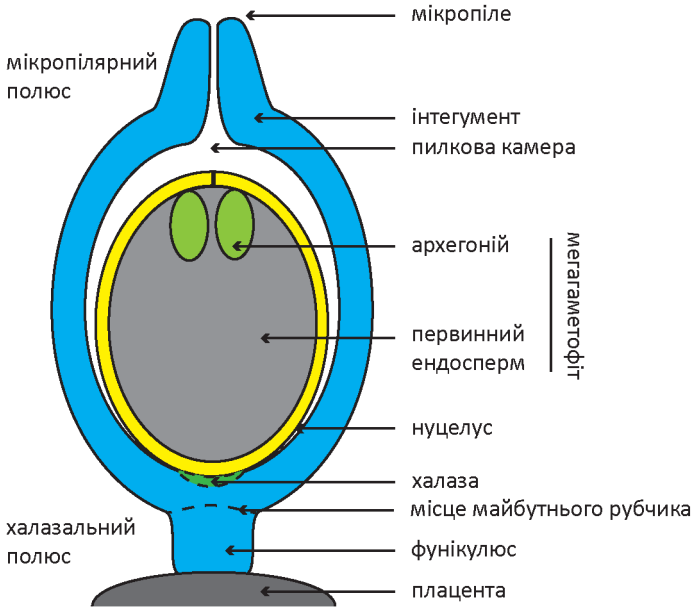
Інтегумент еволюціонував із **купули** – одного або двох рядів термінальних теломів, що оточували мегаспорангій і в процесі еволюції зрослися (**синтеломна гіпотеза**). У літературі можна також зустріти так звану **синангіальну гіпотезу**, згідно з якою купула виникла внаслідок зростання і подальшої стерилізації периферійних спорангіїв, тоді як центральний спорангій залишився фертильним. Проте синангінальна теорія нині втратила свою популярність, оскільки її не підтверджено.

Нуцелус – це багатоклітинна центральна частина насінного зачатка, що відповідає мегаспорангію. У насіннєвих рослин розрізняють **красинуцелятні** (з добре вираженим нуцелусом, характерні для голонасінних і примітивних покритонасінних) і **тенуінуцелятні** (зі слабко розвинутим одно- або двошаровим нуцелусом, характерні для більш просунутих покритонасінних) насінні зачатки.

Рис. 102. Будова насінного зачатка і жіночого гаметофіта: **А** – покритонасінних; **Б** – голонасінних. ▸


мікропіле
мікропілярний полюс
інтегументи
синергіда
яйцеклітина
мегагаметофіт
центральна клітина
антипода
нуцелус
халаза
місце майбутнього рубчика
халазальний полюс
фунікулюс
плацента

А


мікропіле
мікропілярний полюс
інтегумент
пилкова камера
архегоній
мегагаметофіт
первинний ендосперм
нуцелус
халаза
місце майбутнього рубчика
халазальний полюс
фунікулюс
плацента

Б

136. Будова насінного зачатка (закінчення)

Окрім зазначених вище структур, у насінних зачатках можуть формуватися й інші, допоміжні, утвори. Зокрема, у більшості покритонасінних у халазальній ділянці між нуцелусом та інтегументом формується особлива тканина **гіпостаза**, роль якої не до кінця зрозуміла. Для багатьох покритонасінних також характерні **обтуратори** – нитчасті або сосочкоподібні вирости фунікулюсу або інтегументу, які сприяють проникненню пилкової трубки через мікропіле і зникають після запліднення.

Для окремих покритонасінних характерні особливі м'ясисті вирости на насінних зачатках, що зберігаються і на насінинах та виконують роль приваблення або поживи для тварин, які розповсюджують ці насінини – **арилуси**. У древніх насіннєвих рослин такими прикладами можуть слугувати **сальпікс** – стерильний лійчастий виріст нуцелуса, що проникає назовні через мікропіле і сприяє уловлюванню пилку (аналог приймочки покритонасінних), а також **лагеностом** – розширена основа сальпікса, яка захищала від надмірного потрапляння пилку завдяки рухомій центральній колонці, що закривала отвір запилення.

За формою насінні зачатки поділяють на:

а) **ортотропні** – прямі, мікропіле розташоване навпроти фунікулюсу;

б) **анатропні** – повернуті на 180˚, мікропіле розташоване безпосередньо біля фунікулюсу, найпоширеніший у покритонасінних тип;

в) **гемітропні** – повернуті на 90˚, мікропіле розташоване під прямим кутом до фунікулюсу;

г) **кампілотропні** – Г-подібно зігнуті, мікропілярна ділянка сильно зігнута в напрямку фунікулюсу;

д) **амфітропні** – С-подібно зігнуті, увесь насінний зачаток сильно скручений;

е) **цирцинотропні** – закручені у півспіраль на 360˚.

За організацією мікропіле насінні зачатки поділяють на:

а) **амфістоматичні** – обидва інтегументи виражені більш-менш однаково і разом формують мікропіле;

б) **ендостоматичні** – внутрішній інтегумент більш розрослий і виступає, формуючи мікропіле;

в) **екзостоматичні** – зовнішній інтегумент більш розрослий і виступає, формуючи мікропіле;

г) **уністоматичні** – мікропіле сформоване єдиним інтегументом.

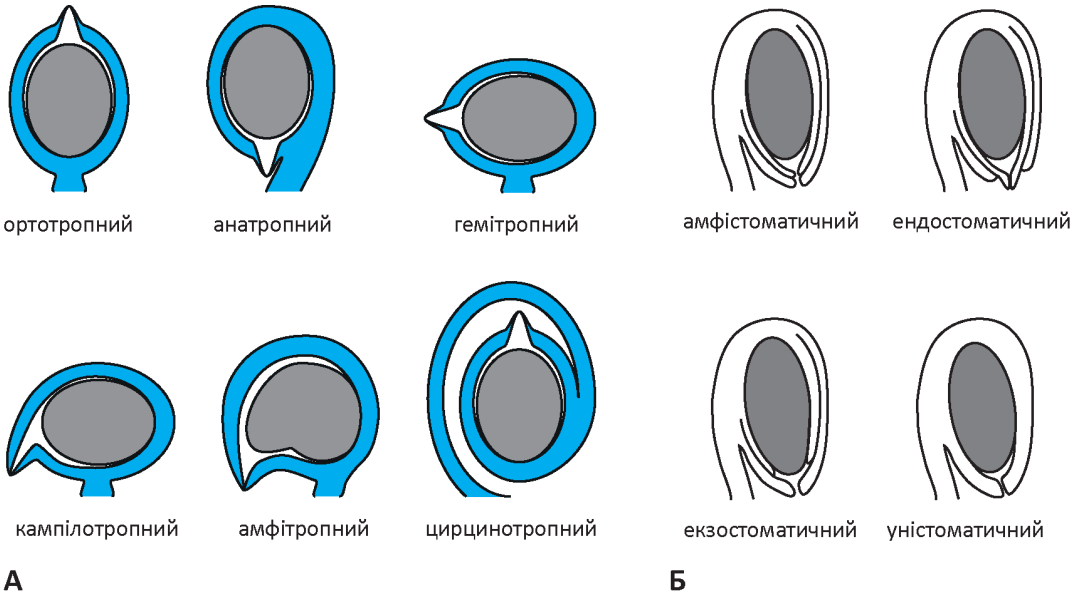
За характером розміщення у плодолистку насінні зачатки поділяють на:

а) **епітропні** – прикріплені косо вниз стосовно осі плодолистка;

б) **гіпотропні** – прикріплені косо вгору стосовно осі плодолистка;

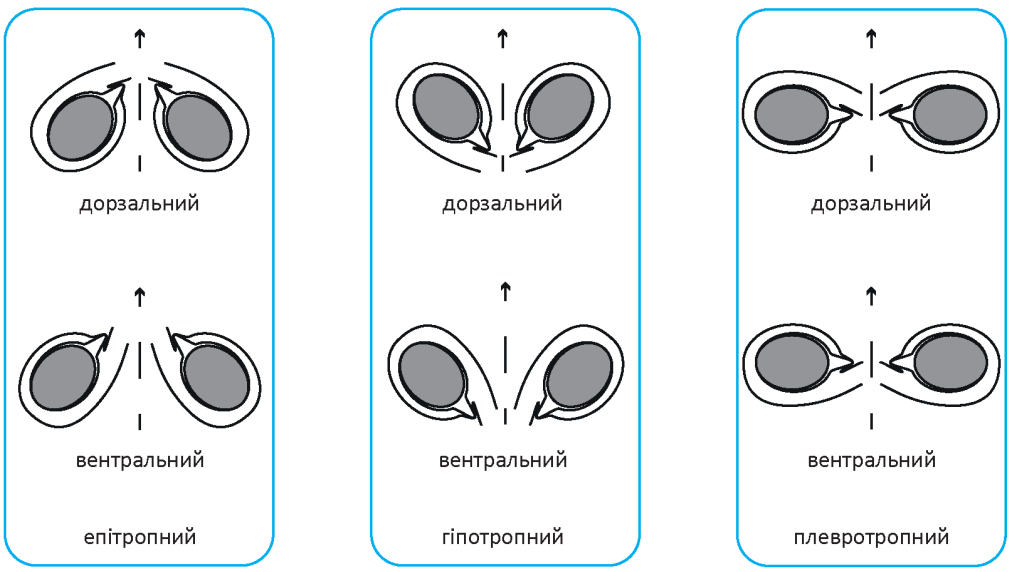
в) **плевротропні** – прикріплені більш-менш перпендикулярно до осі плодолистка.

Серед зазначених трьох типів вирізняють **дорзальний** і **вентральний** підтипи залежно від орієнтації мікропіле до або від шва плодолистка.



А

Б



В

Рис. 103. Типи насінних зачатків: **А** – типи насінних зачатків за формою; **Б** – типи насінних зачатків за організацією мікропіле; **В** – типи насінних зачатків за характером розміщення у плодолистку.

137. Мегаспорогенез і мегагаметогенез

Мегаспорогенезом називають процес формування мегаспор, а **мегагаметогенезом** – процес формування мегагамет.

У більшості голонасінних рослин з археспоріальної клітини, розташованої в центральній або базальній частині нуцелуса насінного зачатка, розвивається єдиний **мегаспороцит**, що ділиться на чотири мегаспори, три з яких здебільшого відмирають. У *Gnetum* L. та *Welwitschia* Hooker f. натомість формується від 2 до 8 мегаспороцитів (Одінцова та Ругузова 2013).

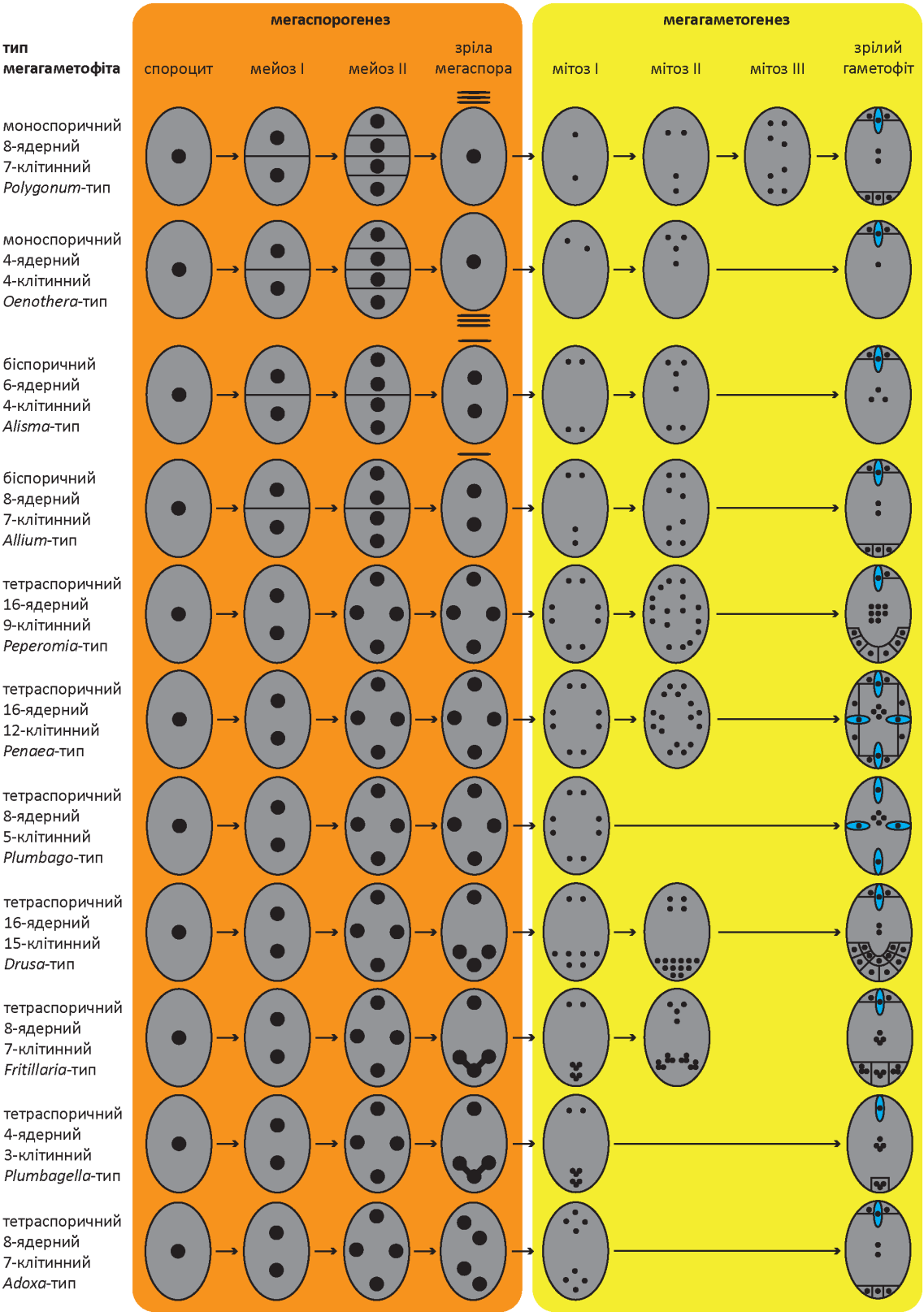
У голонасінних зазвичай із єдиної **мегаспори** розвивається жіночий гаметофіт (**мегагаметофіт**), що представлений багатоклітинним гаплоїдним **первинним ендоспермом** (аналог заростка папоротевих), в якому розвивається зазвичай декілька **архегоніїв** поблизу мікропілярної ділянки (за виключенням гнетових, у яких архегонії не утворюються, а формуються безпосередньо яйцеклітини).

У покритонасінних мегаспорогенез протікає дещо складніше – може формуватися декілька **археспоріальних клітин**, з яких здебільшого розвивається лише одна. Архіспоріальна клітина дає початок безпосередньо мегаспороциту (рослини з тенуінуцелятними насінними зачатками) або ділиться на мегаспороцит і **паріетальну** (**криючу**) **клітину** (більшість рослин із красинуцелятними насінними зачатками). Із мегаспороцита здебільшого розвивається чотири мегаспори, три з яких редукуються, а остання (зазвичай **халазальна**) розвивається в **моноспоричний мегагаметофіт**. В іншому випадку формується дві двоядерні мегаспори, одна з яких відмирає, а інша дає початок **біспоричному мегагаметофіту**. Також можливий варіант, коли мегаспороцит формує єдину чотириядерну мегаспору, з якої розвивається **тетраспоричний мегагаметофіт**.

Зрілий мегагаметофіт більшості покритонасінних представлений **семиклітинним восьмиядерним зародковим мішком**, що формується в нуцелусі насінного зачатка і складається з трьох гаплоїдних **антипод**, двох гаплоїдних **синергід**, однієї гаплоїдної **яйцеклітини** та однієї диплоїдної **центральної клітини**. Проте існують й інші типи зародкових мішків.

Процес формування зародкового мішка покритонасінних безпосередньо залежить від мегаспорогенезу і може відбуватися кількома шляхами, а основним напрямком його еволюції є акселерація і зменшення загальної кількості редукційних поділів.

Рис. 104. Основні типи зародкових мішків покритонасінних. ▸


мегаспорогенез
мегагаметогенез
тип мегагаметофіта
спороцит
мейоз I
мейоз II
зріла мегаспора
мітоз I
мітоз II
мітоз III
зрілий гаметофіт
моноспоричний 8-ядерний 7-клітинний Polygonum-тип
моноспоричний 4-ядерний 4-клітинний Oenothera-тип
біспоричний 6-ядерний 4-клітинний Alisma-тип
біспоричний 8-ядерний 7-клітинний Allium-тип
тетраспоричний 16-ядерний 9-клітинний Peperomia-тип
тетраспоричний 16-ядерний 12-клітинний Penaea-тип
тетраспоричний 8-ядерний 5-клітинний Plumbago-тип
тетраспоричний 16-ядерний 15-клітинний Drusa-тип
тетраспоричний 8-ядерний 7-клітинний Fritillaria-тип
тетраспоричний 4-ядерний 3-клітинний Plumbagella-тип
тетраспоричний 8-ядерний 7-клітинний Adoxa-тип

138. Мікроспорогенез і мікрогаметогенез

Процес формування мікроспор називають **мікроспорогенезом**, а процес формування пилкових зерен – **мікрогаметогенезом**.

Мікроспорогенез насіннєвих рослин може відбуватися двома основними шляхами:

а) **симультантним** – у мікроспороциті ядро ділиться на чотири дочірні ядра і лише після цього формуються перегородки клітин;

б) **сукцесивним** – після кожного поділу формується клітинна перегородка.

У результаті мікроспорогенезу формується чотири **мікроспори**. З мікроспори розвивається чоловічий гаметофіт (**мікрогаметофіт**), який називається **пилковим зерном**.

У більшості голонасінних мікроспорогенез відбувається симультанно, хоча для *Taxus brevifolia* Nutt. та *Macrozamia* Miq. описаний сукцесивний тип.

У голонасінних **мікроспора** (**ембріональна клітина,** перша клітина гаметофітної генерації) формується внаслідок мейотичного поділу **мікроспороцита**.

У голонасінних унаслідок подальших мітотичних поділів можуть формуватися такі клітини (Fernando *et al.* 2010; Одінцова та Ругузова 2013):

а) **проталіальні клітини** (**первинна проталіальна клітина** формується безпосередньо з мікроспори, а **вторинна проталіальна клітина** – із похідних мікроспори) – клітини рудиментарного тіла чоловічого гаметофіта, загальна кількість яких варіює від 0 до 40 (зазвичай є лише 2);

б) **центральна клітина** (**ембріональна клітина**) – велика клітина із центральним положенням, що формується в Ginkgoaceae Engl., Podocarpaceae Endl., Araucariaceae Henkel et Hoch., Pinaceae Lindl. та Ephedraceae Dumort.;

в) **антеридіальна ініціаль** (**меристематична ініціаль**) – формується в результаті поділу центральної клітини або безпосередньо з мікроспори у випадку пилкових зерен із лише однією проталіальною клітиною;

г) **антеридіальна клітина** (**сперматогенна клітина, генеративна клітина**) – формується в результаті поділу антеридіальної ініціалі (у більшості голонасінних) або ж безпосередньо мікроспори (у Taxaceae Gray, Cephalotaxaceae Gray, *Gnetum* L. та *Welwitschia* Hooker f.);

д) **клітина-трубка** (**гаусторіальна клітина, сифоногенна клітина**) – формується з антеридіальної ініціалі, розвивається в пилкову трубку після запилення насінного зачатка;

е) **стерильна клітина** (**клітина-суспензор, стебельцева клітина, базальна клітина, клітина-ніжка**) – стерильна клітина, що формується з антеридіальної клітини (у деяких представників роду *Ephedra* L. формується лише **ядро стерильної клітини**);

є) **сперматогенна клітина** (**генеративна клітина, клітина-тіло**) – генеративна клітина, що формується із антеридіальної клітини і згодом дає початок двом гаметам.

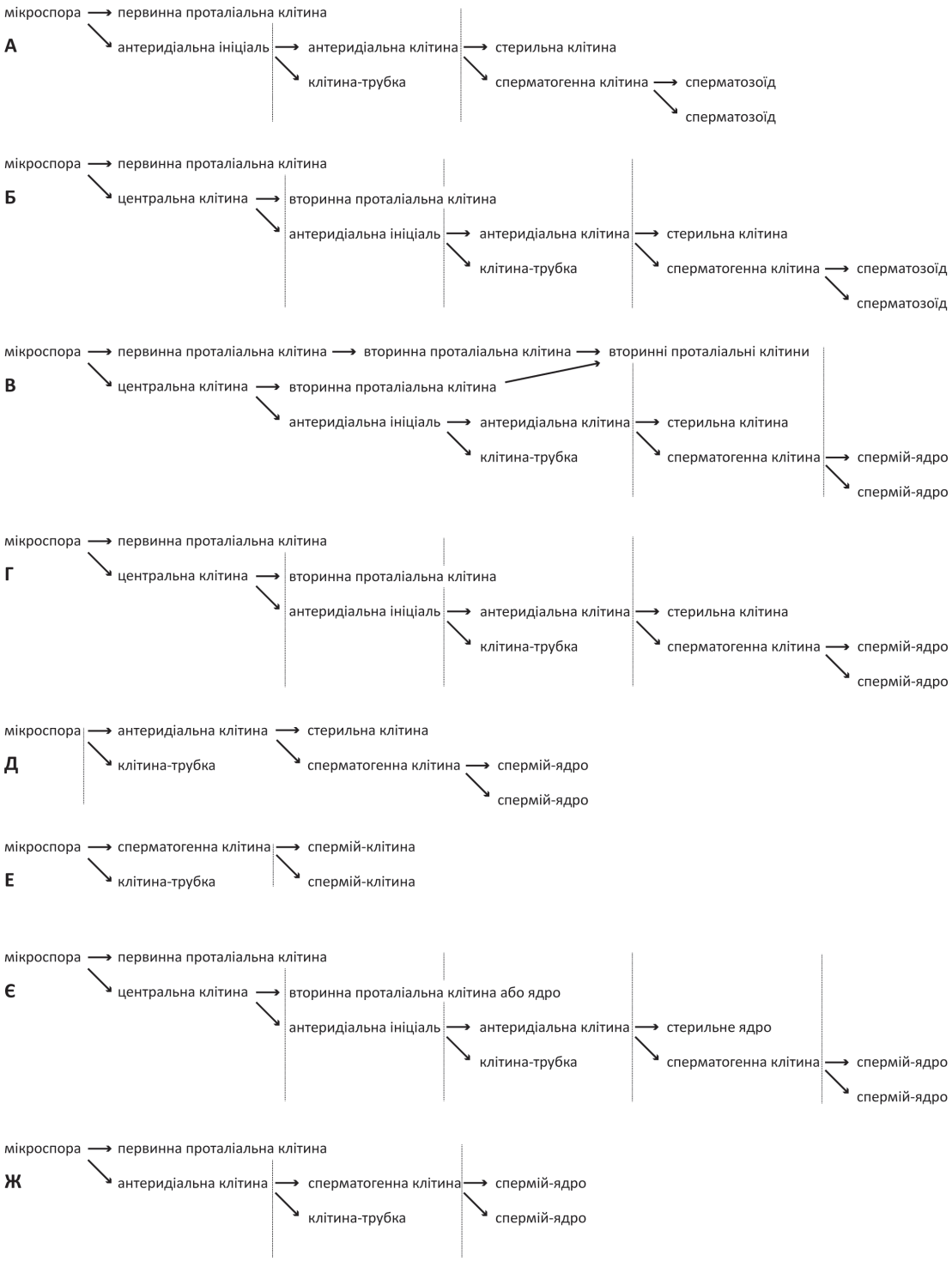


Рис. 105. Можливі шляхи розвитку чоловічого гаметофіта голонасінних за Fernando *et al.* (2010) із доповненнями згідно з Одінцовою та Ругузовою (2013) та зі змінами: **А** – Cycadaceae; **Б** – *Ginkgo biloba* L.; **В** – Podocarpaceae та Araucariaceae; **Г** – Pinaceae; **Д** – Taxaceae, Cephalotaxaceae та *Juniperus* L.; **Е** – Cupressaceae, окрім *Juniperus*; **Є** – *Ephedra* L.; **Ж** – *Gnetum* L. та *Welwitschia* Hooker f.

139. Мікроспорогенез і мікрогаметогенез (закінчення)

Чоловічі гамети голонасінних можуть бути представлені багатоджгутиковими **сперматозоїдами** (Cycadopsida Brongn. і Ginkgoopsida Engl.), безджгутиковими сперміями (**сперміями-клітинами**)(Cupressaceae S.F. Gray), або навіть **сперміями-ядрами** (Podocarpaceae Endl., Araucariaceae Henkel et Hoch., Pinaceae Lindl., Taxaceae Gray, Cephalotaxaceae Gray, Ephedraceae Dumort., Gnetaceae Blume, Welwitschiaceae Caruel). Спермії-ядра розташовуються безпосередньо в цитоплазмі генеративної клітини, яку іноді розглядають як **двоядерний спермій** (Одінцова та Ругузова 2013).

На момент **пилення** (вивільнення пилку з пилкових камер) пилкові зерна голонасінних містять різну кількість клітин. Зазвичай вони багатоклітинні, проте також відомі випадки, коли формуються одноклітинні пилкові зерна (Taxaceae, *Juniperus* L.). Чоловічі гамети голонасінних, на відміну від покритонасінних, завжди розвиваються після вивільнення пилку з пилкових камер (мікроспорангіїв) (Одінцова та Ругузова 2013).

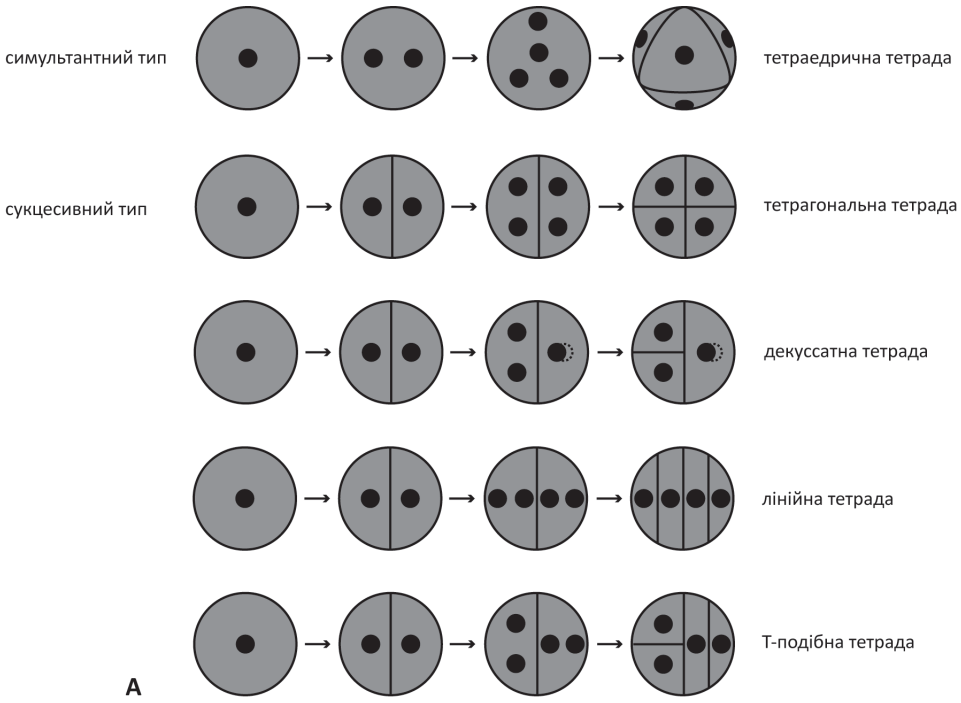
У покритонасінних мікроспорогенез відбувається як симультанно, так і сукцесивно (переважає в однодольних).

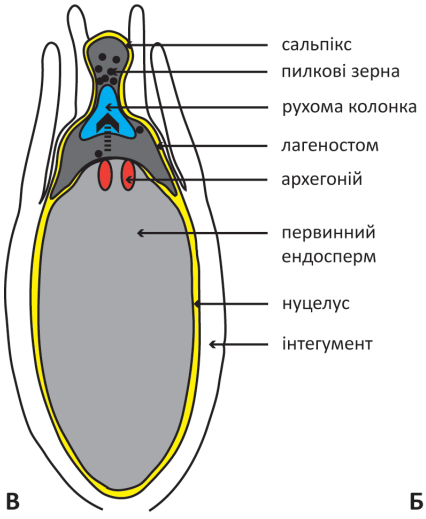
У покритонасінних пилкові зерна зазвичай містять **сифоногенну клітину** (**вегетативну**, формує пилкову трубку) і **сперматогенну клітину** (**генеративну**, що на момент пилення формує два спермії). Отже, пилкові зерна покритонасінних спочатку є двоклітинними, а згодом – триклітинними. Докладніше з особливостями сікроспорогенезу і мікрогаметогенезу покритонасінних можна ознайомитися в низці новітніх праць (Furness *et al.* 2002; Nadot *et al.* 2008; De Storme & Geelen 2013).

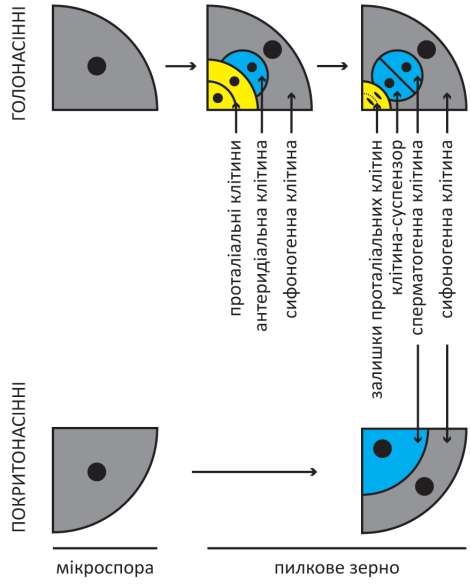
Оболонка пилкового зерна представляє собою оболонку мікроспори і, відповідно, складається з кількох шарів, які, однак, називаються інакше: **екзина** (замість **екзоспорія**), **перина** (замість **періспорія**) та **інтина** (замість **ендоспорія**). У насіннєвих рослин перина трапляється вкрай рідко і в голонасінних може бути представлена окремими **орбікулами** (кільцями), грудками або гранулами. У покритонасінних рослин перини немає, проте замість неї інколи може бути **трифіна** – аналогічний гомогенний або негомогенний шар, що, однак, не містить **спорополеніну** (захисної високомолекулярної речовини, яка синтезується в тапетумі).

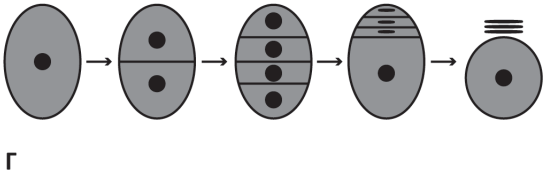
Припускають, що еволюція мікроспор полягала в тому, що вони із часом почали формувати дві апертури – проксимальну трипроменеву й дистальну у вигляді потоншення оболонки (такі мікроспори з мікрогаметофітом разом називають **предпилковими зернами**). Згідно із цим припущенням, згодом проксимальна апертура редукувалася і залишилася лише дистальна (виникли **справжні пилкові зерна**). Подальша еволюція пилкових зерен була пов'язана зі зміною форми, кількості й характеру розташування апертур, а також морфології їхньої оболонки.

Рис. 106. А – типи мікроспорогенезу насіннєвих рослин та похідні типи тетрад за Furness *et al.* (2002); **Б** – спрощена схема мікрогаметогенезу насіннєвих рослин; **В** – будова насінного зачатка примітивних насіннєвих рослин; **Г** – спрощена схема мегаспорогенезу голонасінних. ▸


симультантний тип
тетраедрична тетрада
сукцесивний тип
тетрагональна тетрада
декуссатна тетрада
лінійна тетрада
Т-подібна тетрада
А


сальпікс
пилкові зерна
рухома колонка
лагеностом
архегоній
первинний ендосперм
нуцелус
інтегумент
В


ГОЛОНАСІННІ
проталіальні клітини
антеридіальна клітина
сифоногенна клітина
залишки проталіальних клітин
клітина-суспензор
сперматогенна клітина
сифоногенна клітина
ПОКРИТОНАСІННІ
мікроспора
пилкове зерно
Б


Г

140. Будова пилкового зерна

Палінологія – це комплексна дисципліна, що займається вивченням пилку і спор, зокрема їхньої будови, розвитку, еволюції й закономірностей поширення. Дослідження пилкових зерен мають не лише виняткове таксономічне значення, а й широко застосовуються в палеоботаніці, палеонтології, алергології та інших суміжних дисциплінах.

Пилкове зерно – це чоловічий гаметофіт, що розвивається під оболонкою мікроспори. Пилкові зерна, у свою чергу, розвиваються в мікроспорангіях (тобто гніздах пиляка покритонасінних). Вони вкриті двошаровою оболонкою, що виконує захисну функцію і фактично представляє собою оболонку мікроспори. Внутрішній шар оболонки пилкового зерна називається **інтиною** (складений із пектинів і целюлози), а зовнішній – **екзиною** (в основному складений із спорополеніну).

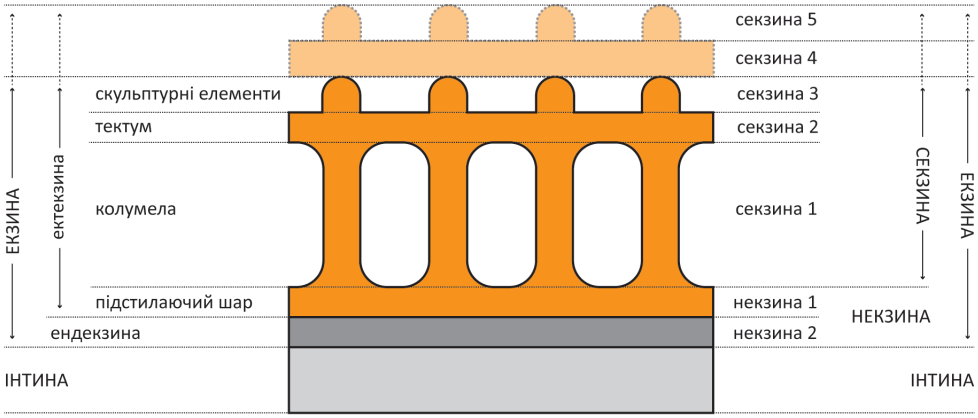
Інтина за структурою є більш-менш однорідною, тоді як екзина часто є складно побудованою. У голонасінних рослин екзина має два шари – ламелярну **ендекзину** і гранулярну (альвеолярну у випадку зерен із повітряними камерами) **ектекзину**. У покритонасінних натомість ендекзина є гомогенною, а ектекзина складається із двох або трьох шарів – гомогенного **підстилаючого** (**базального**), стовпчастого середнього (**колумели**) і зовнішнього, сформованого зрослими верхівками колумели (**тектума**).

Тектум може бути добре виражений (**тектатні пилкові зерна**), слабко чи частково розвинутий (**семітектатні пилкові зерна**), або ж не розвинутий узагалі (**інтектатні пилкові зерна**). Окрім того, на самому тектумі можуть формуватися різноманітні, як негативні (впадини, борозенки й заглибини тощо), так і позитивні **скульптурні елементи** (випинання, вирости, шипики, пояски тощо).

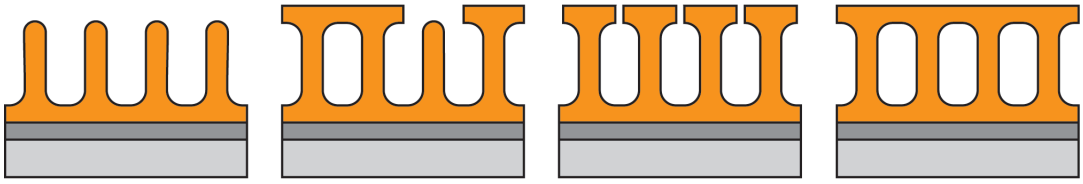
Інколи неструктуровані нижні шари екзини називають **некзиною** (ендекзину – **некзиною 1**, а підстилаючий шар ектекзини – **некзиною 2**). У такому випадку решту шарів називають **секзиною** (скульптурованою екзиною). Відповідно, стовпчастий середній шар ектекзини називають **секзиною 1**, тектум – **секзиною 2**, а скульптурні елементи (**супратектальні елементи**) тектума – **секзиною 3**.

Інколи виокремлюють більш-менш суцільну та щільну **секзину 4** і скульптуровану **секзину 5** (Reitsma 1970). Інколи також розрізняють **трифіну** – аналог перини голонасінних, яка, однак, не містить спорополеніну.

У пилкових зерен покритонасінних **перини** (зовнішній шар, сформований із периспорія) немає, а в деяких голонасінних вона може бути представлена окремими кільчастими утворами навколо пилкового зерна (**орбікулами**), грудками або гранулами.



А



Б

Рис. 107. А – будова оболонки пилкового зерна; **Б** – типи пилкових зерен за характером тектума.

141. Організація пилкових зерен

Зазвичай пилкові зерна у зрілому стані представлені у вигляді **монад** (тобто є поодинокими). Проте інколи пилкові зерна залишаються об'єднаними в комплекси, які, залежно від кількості пилкових зерен, що їх формують, називають **диадами** (сполучено два пилкові зерна), **тетрадами** (сполучено чотири пилкові зерна) та **поліадами** (сполучено понад чотири пилкові зерна). Окрім того, інколи три із чотирьох пилкових зерен не розвиваються, проте залишаються прикріплені до єдиного розвинутого, формуючи **псевдомонади**.

Тетради пилкових зерен можуть бути **уніпланарними** (усі чотири пилкові зерна лежать в одній площині) або **мультипланарними** (пилкові зерна лежать у різних площинах).

Серед уніпланарних тетрад розрізняють наступні підтипи:

а) **лінійна** – усі чотири пилкові зерна розташовані в ряд послідовно;

б) **ромбоїдальна** – два протилежні пилкові зерна безпосередньо контактують проксимальними ділянками, тоді як інші два між собою не дотикаються;

в) **тетрагональна** – усі чотири пилкові зерна сполучаються в центрі тетради;

г) **Т-подібна** – одна з пар пилкових зерен перпендикулярна до іншої пари так, що формують літеру Т.

Серед мультипланарних тетрад розрізняють два основні підтипи:

а) **декуссатна** – пара пилкових зерен навхрест перетинає іншу пару;

б) **тетраедрична** – усі чотири пилкові зерна сполучені в центрі і формують тетраедр.

Існує й дещо інша **класифікація тетрад за розвитком їхніх елементів** (Moar 1993):

а) **тетради Т-типу** – усі чотири пилкові зерна розвинуті;

б) **тетради А-типу** – від одного до трьох пилкових зерен у тетраді розвинуті, а решта – абортивні (наприклад, у *Styphelia abietina* Labill.);

в) **тетради S-типу** – лише одне із чотирьох пилкових зерен розвинуте, а решта абортивні (наприклад, у *Leucopogon fasciculatus* A. Rich.).

Тетради S-типу і частково тетради А-типу з лише одним розвинутим пилковим відносять до псевдомонад.

Серед поліад розрізняють:

а) **массулу** – сполучення з понад чотирьох пилкових зерен, але менше ніж з всього вмісту пилкової камери (тобто на одну пилкову камеру може припадати кілька массул);

б) **поліній** – сполучення усього вмісту пилкових зерен пилкової камери.

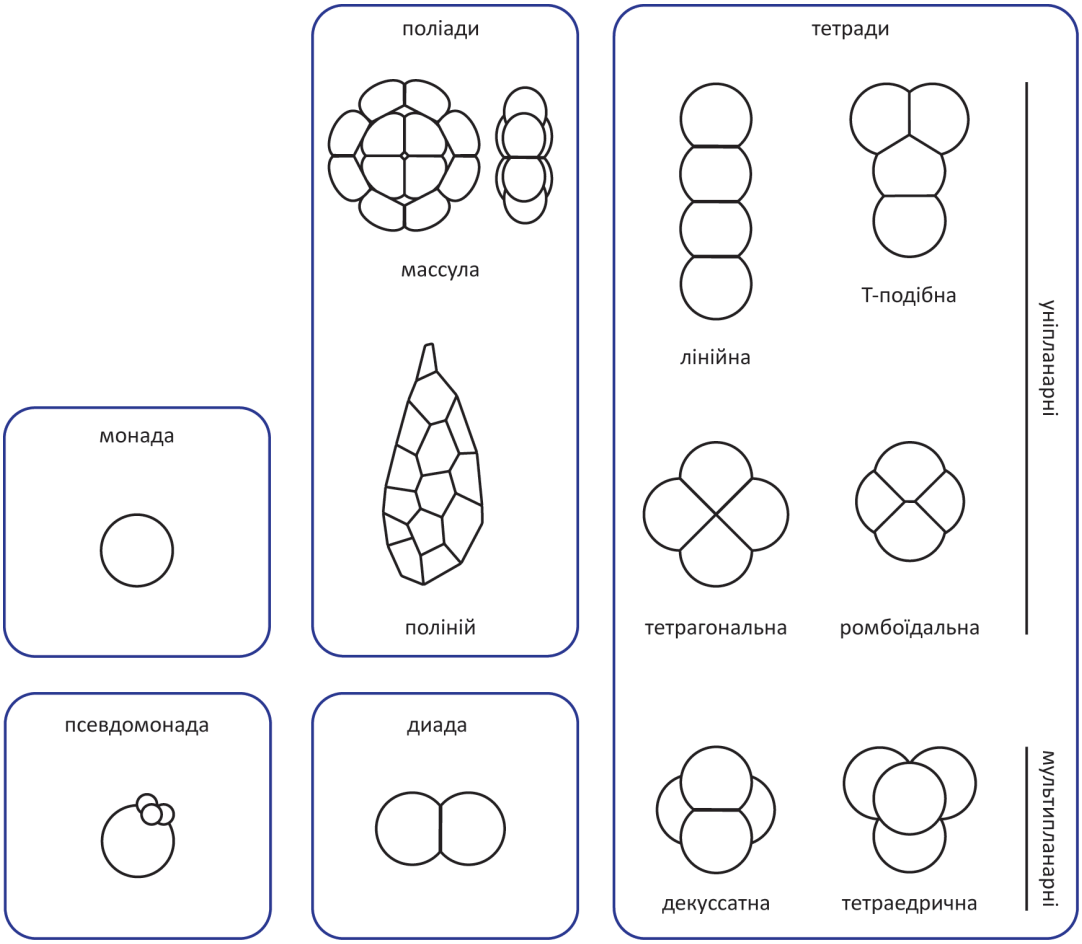


Рис. 108. Типи організації пилкових зерен у групи.

142. Класифікація пилкових зерен за формою та розмірами

За розмірами пилкові зерна поділяють на:

а) **дуже дрібні** – <10 мкм;

б) **дрібні** – 10-25 мкм;

в) **середні** – 25-50 мкм;

г) **великі** – 50-100 мкм;

д) **дуже великі** – >100 мкм.

За загальними обрисами пилкові зерна можна розділити на кілька основних типів:

а) **кулясті** (**сфероїдальні**);

б) **продовгасті** – видовжені в напрямку полюсів;

в) **сплющені** – сплющені з полюсів;

г) **округлі**;

д) **еліптичні**;

е) **чотирикутні**;

є) **полігональні**;

ж) **трикутні**;

з) **лопатеві**;

и) **іррегулярні** – неправильних обрисів (розрізняють різновиди із зануреними і винесеними апертурами);

і) **чашеподібні** – округлі пилкові зерна із сильно ввігнутою всередину однією зі сторін;

ї) **човникоподібні** – продовгасті пилкові зерна (здебільшого сулькатні) із сильно ввігнутою всередину однією зі сторін.

Окрім того, розрізняють **ізополярні** (з однаковими дистальним і проксимальним полюсами) та **гетерополярні** (з різними за формою полюсами) пилкові зерна.

Існує також класифікація пилкових зерен **за формою** (Erdtman 1952), що базується на відношенні довжини екваторіальної осі (E) до довжини полярної осі (P):

а) **плоскі** (*peroblate*) – P/E<0,5;

б) **сплющені** (*oblate*) – P/E=0,5-0,75;

в) **ледь сплющені** (*suboblate*) – P/E=0,75-0,9;

г) **плоско-кулясті** (*oblato-speroides*) – P/E=0,9-1;

д) **кулясті** (*spheroides*) – P/E=1;

е) **кулясто-видовжені** (*prolato-speroides*) – P/E=1-1,1;

є) **ледь видовжені** (*subprolate*) – P/E=1,1-1,3;

ж) **видовжені** (*prolate*) – P/E=1,3-1,5;

з) **продовгасті** (*perprolate*) – P/E>1,5.

Нарешті, існує **NPC-класифікація** пилкових зерен та спор (Erdtman & Straka 1961), що базується на кількості (***N****umber*), положенні (***P****osition*) і типі (***C****haracter*) апертур. Наприклад, формулу пилкових зерен, які є 3-апертурними, зоноапертурними, кольпоратними, згідно з даною класифікацією, слід записати наступними чином: $N_3P_4C_5$ або просто 345.

Рис. 109. Класифікація пилкових зерен за формою за Reitsma (1970) зі змінами. ▸

Вигляд із полюса

округлі (non-angular)

круглі (circular)

еліптичні (eliptic)

кутасті (angular)

трикутні (triangular)

гострі (acute)

прямий (straight)

увігнутий (concave)

випуклий (convex)

тупі (obtuse)

прямий (straight)

увігнутий (concave)

випуклий (convex)

чотирикутні (quadrangular)

гострі (acute)

прямий (straight)

увігнутий (concave)

випуклий (convex)

тупі (obtuse)

прямий (straight)

увігнутий (concave)

випуклий (convex)

п'ятикутні (quinquangular)

гострі (acute)

прямий (straight)

увігнутий (concave)

випуклий (convex)

тупі (obtuse)

прямий (straight)

увігнутий (concave)

випуклий (convex)

Вигляд з екватора

округлі (non-angular)

круглі (circular)

еліптичні (eliptic)

видовжені (acuminate)

гострий (acute)

тупий (obtuse)

усічені (truncate)

увігнуті (emanate)

кутасті (angular)

прямокутні (rectangular)

гострі (acute)

увігнутий (concave)
випуклий (convex)
виїмчастий (emarginate)

тупі (obtuse)

увігнутий (concave)
випуклий (convex)
виїмчастий (emarginate)

ромбічні (rhombic)

гострі (acute)

видовжено гострі (acuminate acute)
видовжено тупі (acuminate obtuse)
усічені (truncate)

тупі (obtuse)

видовжено гострі (acuminate acute)
видовжено тупі (acuminate obtuse)
усічені (truncate)

143. Апертури пилкових зерен

В оболонці пилкового зерна зазвичай є ділянки з потоншенням або відсутніми окремими шарами екзини, що слугують для вивільнення його вмісту під час запліднення і називаються **апертурами**. Пилкові зерна з апертурами називають **апертуратними**, без виражених апертур – **інапертуратними**, а з невираженими або прихованими апертурами – **криптоапертуратними**. Апертури також інколи називають **тремами** (Hoen 2007).

Апертуратні пилкові зерна можуть бути: а) **простогомоапертуратними** – усі апертури представлені одним простим типом (наприклад, кольпатні пилкові зерна, які мають виключно кольпи); б) **складногомоапертуратними** – апертури представлені одним складним типом (наприклад, кольпоратні пилкові зерна, що мають апертури з ектоапертурною ділянкою у вигляді кольпи й ендоапертурною ділянкою у вигляді пори); в) **комбінованими** (**гетероапертуратними**) – апертури представлені кількома різними типами, що розташовуються незалежно (наприклад, порокольпоратні пилкові зерна, які мають як пори, так і кольпи).

У голонасінних рослин апертури мають вигляд **лептома** (округлої ділянки з потоншенням екзини). Проте інколи також можна знайти відомості про наявність у пилкових зерен цих рослин **сулькуса** (борозенки з потоншенням екзини) або **папіли** (тонкостінного сосочкоподібного випинання).

Апертури можуть формуватися в різних ділянках екзини, що дає змогу говорити про **ектоапертури** (формуються в зовнішніх шарах екзини) та **ендоапертури** (формуються у внутрішніх шарах екзини), а інколи навіть виокремлювати **мезоапертури** (формуються у проміжному положенні між ект- і ендекзиною, зазвичай представляють собою розшарування ект- і ендекзини).

У покритонасінних рослин апертури здебільшого представлені двома основними типами – **порами** (більш-менш округлими апертурами) і **кольпами** (продовгастими апертурами з гострими кінцями, зазвичай більш-менш перпендикулярними до лінії екватора пилкового зерна, які також інколи називають **борозенками**).

Пилкові зерна, що мають тільки пори, називають **поратними** (**поровими**). Пилкові зерна, які мають тільки кольпи, називають **кольпатними** (**борозенковими**). Інколи пори мають невиражені межі, і тоді їх називають **пороїдами**, а такі пилкові зерна – **пороїдатними**. Водночас кольпи інколи є вкороченими, тоді їх називають **бревікольпами**, а такі пилкові зерна – **бревікольпатними**.

Окрім того, апертура пилкового зерна покритонасінних може бути представлена борозенкою, яка розташовується на одному з полюсів і називається **сулькусом**, або ж борозенкою, паралельною до лінії екватора і розташованою поза полюсами (**сулькулюсом**). У такому випадку пилкові зерна називаються **сулькатними** і **сулькулятними** відповідно.

Апертура може бути складною, найчастіше представленою зовнішньою борозенкою і внутрішнім округлим **устям** або **орою**, за рахунок чого називається **кольпорою** (**кольпоратні пилкові зерна**). Кольпора може бути вкорочена, і тоді називається **бревікольпорою**, а такі пилкові зерна – **бревікольпоратними**.

Тріщина, через яку вивільняється вміст інапертуратного пилкового зерна, називається **фісурою**.

1. простогомоапертуратні	2. складногомоапертуратні	3. гетероапертуратні
А. поратні	А. кольпоратні	А. порокольпатні
а. монопоратні	а. монокольпоратні	Б. гетерокольпатні
ульцератні	б. зонокольпоратні	В. псевдогетерокольпатні
улькулятні	в. пантокольпоратні	
б. зонопоратні	г. кольпороїдатні	
в. пантопоратні	д. ендоцингулятні	
г. пороїдатні	е. лалонгатно-ендоапертурні	
Б. кольпатні	є. лолонгатно-ендоапертурні	
а. монокольпатні	ж. Н-ендоапертурні	
б. зонокольпатні	з. кольподипоратні	
в. пантокольпатні	и. бревікольпоратні	
г. синкольпатні	Б. пороратні	
(еу)синкольпатні	В. кольпороратні	
парасинкольпатні		
спіральноапертурні		
д. демікольпатні		
е. гемінікольпатні		
є. синригоїдатні		
ж. трихотомокольпатні		
з. бревікольпатні		
В. сулькатні і сулькулятні		
а. анасулькатні		
б. катасулькатні		
в. зоносулькатні		
г. дисулькатні		
екваторіально-дисулькатні		
дистально-дисулькатні		
д. трихотомосулькатні		
е. (еу)сулькулятні		
є. аназоносулькулятні		
ж. катазоносулькулятні		

Табл. 48. Спрощена класифікація апертуратних пилкових зерен.

144. Ускладнення будови апертур пилкових зерен

Екзина може формувати навколо апертури різноманітні потовщення – кільцеві валики (**анулюси**), ребристі вирости (**кости**), плавні потовщення (**тумесценції**), губоподібні розростання (**лябріуми**), або ж просто відрізнятися за скульптурою своєї поверхні від решти пилкового зерна (**марго**).

Екзина, що вкриває апертурну ділянку, називається **мембраною** й може бути як **гладкою**, так і **скульптурованою**.

Інколи в центрі апертури може розташовуватися ізольована (зазвичай у вигляді центральної колонки) потовщена ділянка мембрани – **оперкулюм**. Або ж ця потовщена ділянка може бути частково сполучена з оточуючою екзиною пилкового зерна (зазвичай у випадку кольпи) і формувати **пантоперкулюм**.

Окрім того, між ендекзиною й ектекзиною можуть формуватися незначні проміжки (**інтерлокулюми**) або ж навіть камери (**атріуми** – ендекзина не вистилає дна камери, або ж **вестібулюми** – ендекзина вистилає дно камери).

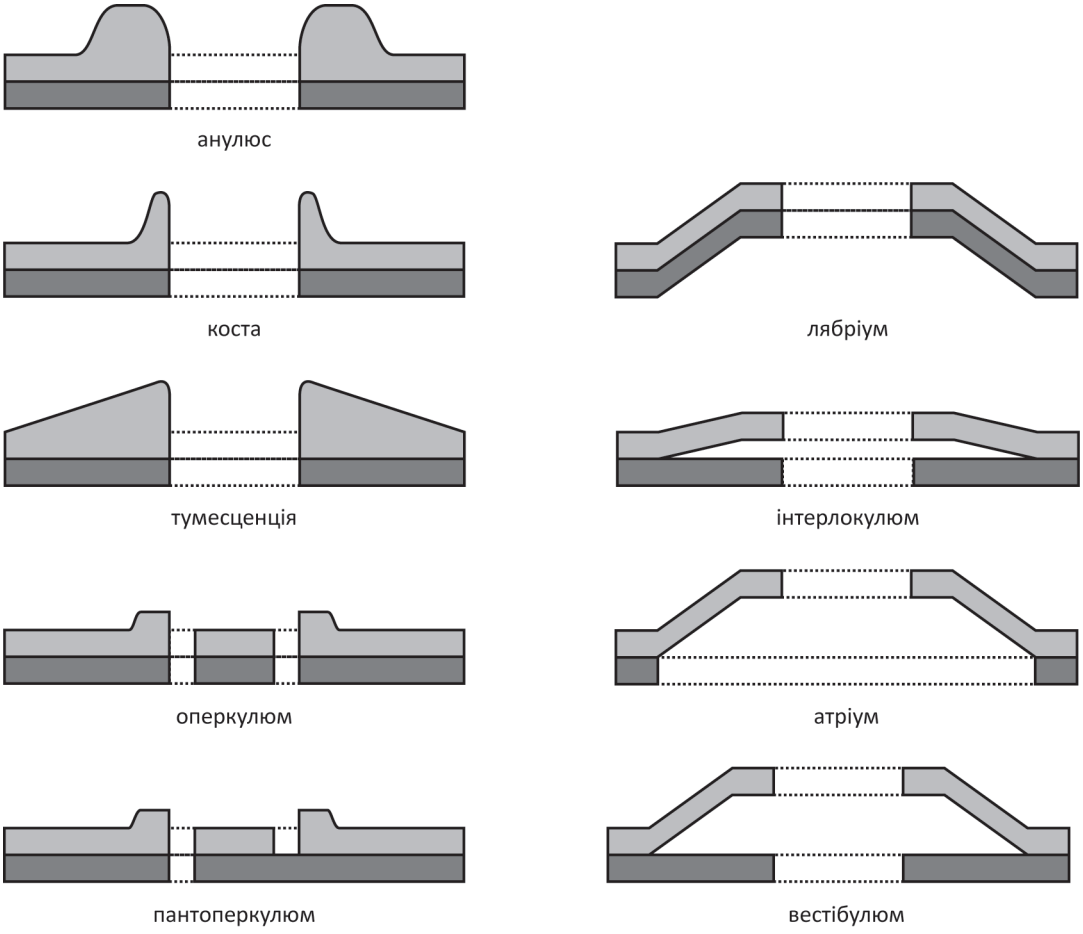


Рис. 110. Ускладнення будови апертур.

145. Число і положення апертур пилкового зерна

Здебільшого апертури розташовані вздовж екватора на однаковій відстані одна від одної, а таке їхнє положення позначають префіксом **зоно-** (наприклад, тризонопоратний тип характеризує пилкове зерно з трьома порами, рівномірно розподіленими вздовж екваторіальної лінії). Інколи для пилкових зерен із понад трьома апертурами, розташованими безпосередньо на лінії екватора, замість префікса зоно- застосовують префікс **стефано-** (наприклад, пентастефанопоратний тип означає пилкове зерно з 5 порами, розташованими рівномірно вздовж екватора).

Якщо апертури розташовуються у проміжку між дистальним полюсом та екватором, тоді до назви додають префікс **ана-**. А якщо у проміжку між екватором і проксимальним полюсом – префікс **ката-**. Трапляються також пилкові зерна, у яких апертури розміщуються не вздовж екватора, а довільно, тоді їх позначають за допомогою префікса **панто-**.

Проміжки між сусідніми кольпами в екваторіальній ділянці називаються **мезокольпіумом**, а проміжок між кольпами в полярній ділянці – **апокольпіумом**. Аналогічно розрізняють **мезопоріум** та **апопоріум**, а також **мезокольпоріум** та **апокольпоріум**.

Пилкові зерна, як і спори, можуть бути розділені залежно від числа, типу й положення апертур. Зокрема, число апертур позначають за допомогою додавання префікса **моно-** (одна), **ди-** (дві), **три-** (три), **тетра-** (чотири), **пента-** (п'ять), **гекса-** (шість) або **полі-** (багато) до основи (наприклад, дикольпатний, тетрапоратний або полікольпоратний).

Отже, в основному за кількістю апертур пилкові зерна можна поділити на: моноапертуратні, диапертуратні, триапертуратні, тетраапертуратні, пентаапертуратні, гексаапертуратні й поліапертуратні. А за положенням – на зоноапертуратні, анаапертуратні, катаапертуратні, пантоапертуратні і т.д.

Особливими типами пилкових зерен за положенням апертур є:

а) **планапертуратні** – тригранні пилкові зерна з апертурами, розміщеними на гранях;

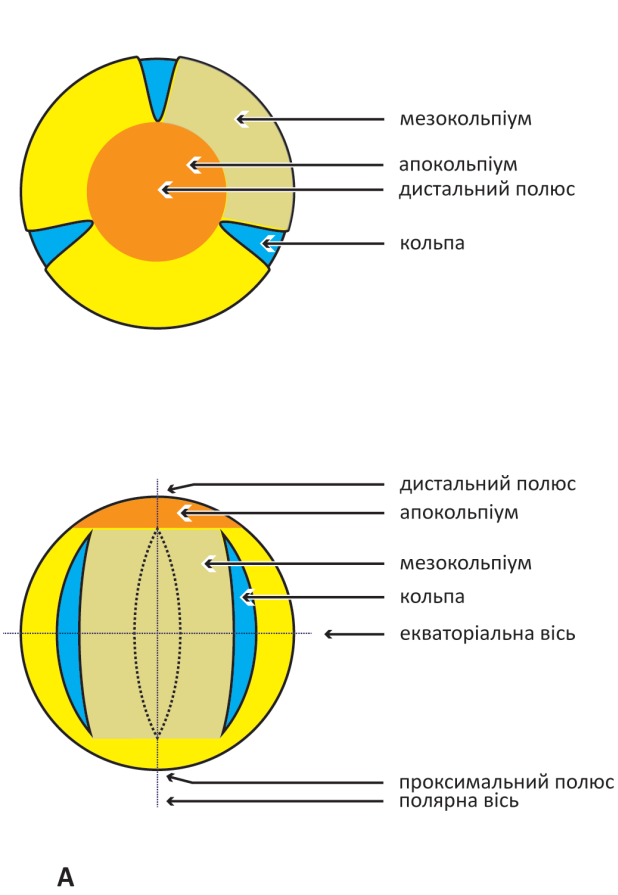
б) **сину-апертуратні** – тригранні пилкові зерна з увігнутими гранями й апертурами, розміщеними на гранях;

в) **фосапертуратні** – трилопатеві пилкові зерна з апертурами, розміщеними в заглибинах між лопатями;

г) **поліплікатні** (**плікатні**) – багатолопатеві зерна або зерна із численними складками, перпендикулярними до лінії екватора, на дні яких розташовуються апертури (зазвичай кольпи);

д) **ангулапертуратні** – тригранні пилкові зерна з апертурами (кольпами, порами абощо), розміщеними на ребрах;

е) **проектатні** – пилкові зерна з вираженими лопатями або випинаннями, на кінцях яких розташовуються апертури.



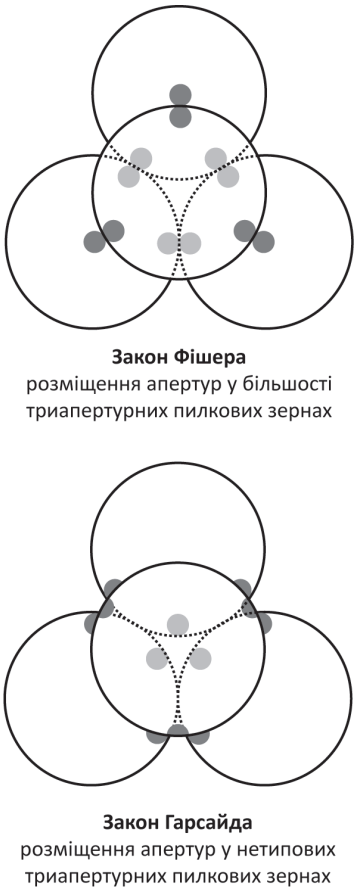


Рис. 111. А – функціональні зони пилкового зерна; **Б** – закономірності закладання апертур у тетрадах триапертурних пилкових зерен.

146. Поратні й кольпатні пилкові зерна

Поратні й кольпатні пилкові зерна здебільшого представлені монопоратним, зонопоратним і пантопоратним, або ж монокольпатним, зонокольпатним чи пантокольпатним типами відповідно.

Монопоратні пилкові зерна з єдиною порою, розташованою безпосередньо на дистальному полюсі, називають **ульцератними**, а саму таку пору – **улькусом**. Монопоратні пилкові зерна з порою поза полюсом називаються **улькулятними**, а саму таку пору – **улькулюсом**.

Проте трапляються й доволі складні випадки пилкових зерен із простими апертурами. Інколи кольпи сполучені між собою в полярних ділянках, тоді такі пилкові зерна називають **синкольпатними**. Якщо всі кольпи сполучаються між собою, не формуючи розгалужень, тоді говорять про **(еу)синкольпатні** пилкові зерна. Особливим різновидом синкольпатних пилкових зерен є **парасинкольпатний** тип, коли кожна з кольп в апікальній ділянці (апокольпусі) фомує вилчасте розгалуження, сполучаючись із розгалуженнями сусідніх кольп. Іншим різновидом синкольпатного вважають також **спіральноапертуратні** пилкові зерна з апертурою у вигляді спіралі, що огортає пилкове зерно.

У **демікольпатних** пилкових зерен кольпа розділена навпіл перешийком (**екваторіальним мостом**) і представлена двома дрібнішими борозенками, розташованими одна над одною перпендикулярно до лінії екватора пилкового зерна – **демікольпою**.

Кольпи можуть просто бути згруповані попарно вздовж лінії **екватора** – гемінікольпатні пилкові зерна.

У **синригоїдатних** пилкових зерен частина кольп сполучається між собою в полярній ділянці, а решта кольп вільно розташовуються у проміжках між сполученими кольпами.

У **трихотомокольпатних** пилкових зерен кольпа має складну трипроменеву форму і займає полярне положення, а її промені сильно видовжуються вниз (можна розглядати як різновид синкольпатного типу, у якого на одному з полюсів кольпи сполучені, а на іншому їхні кінці залишаються вільними).

Кольпи можуть розташовуватися не строго перпендикулярно до лінії екватора (**ортокольпатні** пилкові зерна), а розміщуватися під певним кутом так, що протилежні кольпи у проекції одна на одну пересікаються навхрест (**локсокольпатні** пилкові зерна).

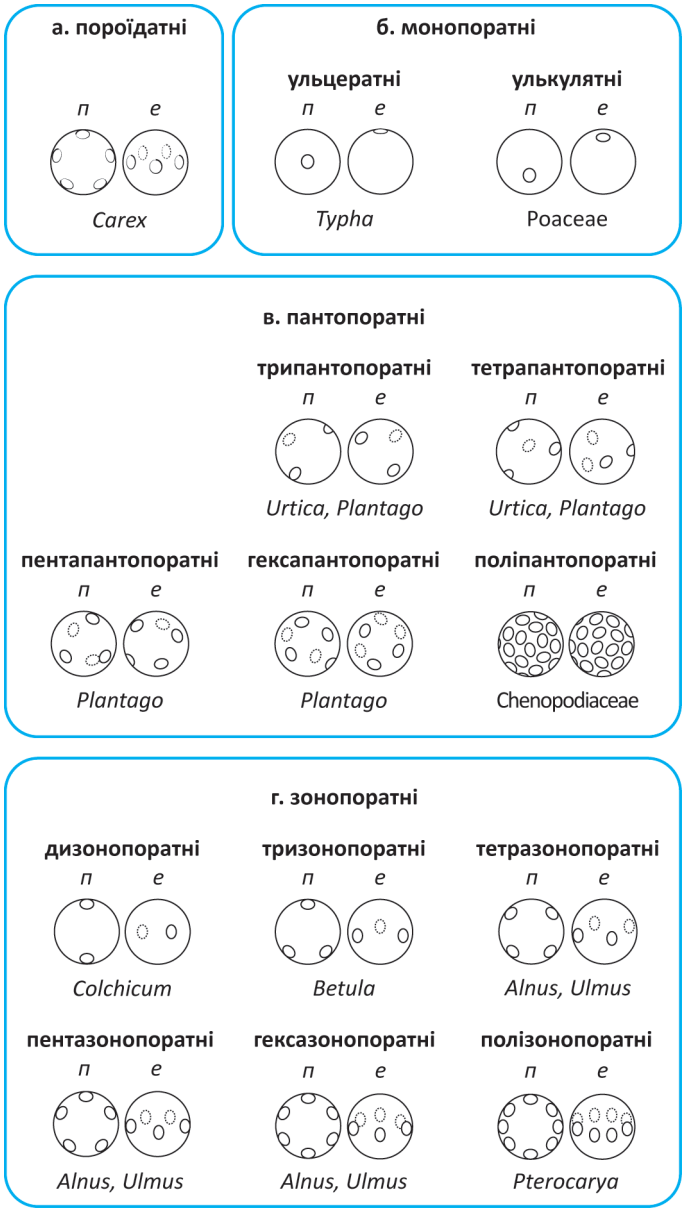


Рис. 112. Основні типи поратних пилкових зерен: **п** – вигляд із дистального полюса; **е** – вигляд з екватора.

147. Кольпоратні та пороратні пилкові зерна

Пилкові зерна покритонасінних зі складними апертурами зазвичай представлені **кольпоратним** (зрідка також називаються **борозенко-поровим**) типом, у якого ектоапертура представлена кольпою (**ектокольпою**), а ендоапертура – округлою ділянкою (**орою** або **устям**), що разом формують складну апертуру – **кольпору**. Кольпора може бути вкорочена, і тоді називається **бревікольпорою**, а такі пилкові зерна – **бревікольпоратними** (Hoen 2007).

Устя латинською в однині звучить *os*, а в множині – *ora*. Від цього походить корінь **-ор-** у назвах пилкових зерен зі складними апертурами (наприклад, пороратні або кольпоратні пилкові зерна).

Ендоапертура не завжди є округлою. Вона може мати різну форму, зокрема бути дещо видовженою вздовж лінії екватора (**лалонгатна ендоапертура**) або перпендикулярною до лінії екватора (**лолонгатна ендоапертура**), мати вигляд літери H (**H-подібна ендоапертура**), або ж бути представлена кільцевим сулькусом, що огортає пилкове зерно навколо (**ендоцингулюм** або **ендоцингулятна ендоапертура**, представлена в **ендоцингулятних** або **зоноратних** пилкових зернах) (Hoen 2007).

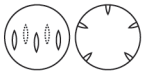
Типові кольпоратні пилкові зерна умовно можна назвати **еукольпоратними**. В еукольпоратних пилкових зерен, як і в більшості кольпатних, кольпори зазвичай розташовуються перпендикулярно до лінії екватора, проте в **локсокольпоратних** пилкових зерен є косонапрямленими. В окремих випадках ендопора може бути слабко вираженою, тоді говорять про **кольпороїдатні** (неявно кольпоратні) пилкові зерна.

Гомоапертуратні пилкові зерна зі складними апертурами можуть бути також представлені **пороратним** типом з екто- й ендоапертурами у вигляді пори (зовнішньої пори і внутрішньої ори відповідно), які формують єдину складну апертуру – **порору**. Інколи, у випадку пороратних пилкових зерен, говорять про **ектопору** та **ендопору**.

Рис. 113. Основні типи кольпатних пилкових зерен: **п** – вигляд із дистального полюса; **е** – вигляд з екватора. ▸

а. бревікольпатні

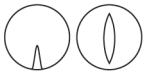
п *е*



Myrteae

б. монокольпатні

п *е*

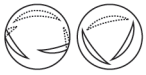


Butomus

в. пантокольпатні

трипантокольпатні

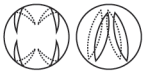
п *е*



Lineae

тетрапантокольпатні

п *е*



Ranunculaceae

гексапантокольпатні

п *е*

Spergula

поліпантокольпатні

п *е*

Polygonum amphibium

г. зонокольпатні

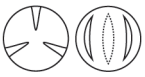
дизонокольпатні

п *е*

Tofieldia

тризонокольпатні

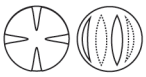
п *е*



Acer

тетразонокольпатні

п *е*



Hippuris

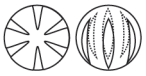
пентазонокольпатні

п *е*

Labiatae, Rubiaceae

гексазонокольпатні

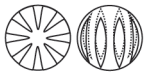
п *е*



Labiatae, Rubiaceae

полізонокольпатні

п *е*

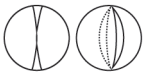


Labiatae, Rubiaceae

д. синкольпатні

еусинкольпатні

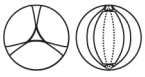
п *е*



Pedicularis

парасинкольпатні

п *е*



Nymphoides

спіральноапертурні

п *е*

Eriocaulon

е. особливі випадки кольпатних апертур

локсокольпатні

п *е*

Myriophyllum

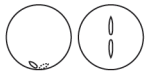
ортокольпатні

п *е*

Tofieldia

демікольпатні

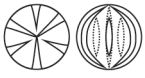
п *е*



Amylotheca

синригоїдатні

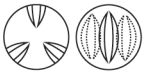
п *е*



Schisandra grandiflora

гемінікольпатні

п *е*



Passiflora

трихотомокольпатні

п *е*

Trapa natans

148. Сулькатні і сулькулятні пилкові зерна

Сулькатних і сулькулятних пилкових зерен інколи не розмежовують. Залежно від характеру розташування та розмірів апертур виокремлюють наступні різновиди сулькатних і сулькулятних пилкових зерен:

1. **Анасулькатні** – сулькус розташовується на дистальному (верхньому) полюсі пилкового зерна;

2. **Катасулькатні** – сулькус розташовується на проксимальному (нижньому) полюсі пилкового зерна;

3. **Зоносулькатні** (**меридиносулькатні**) – сулькус формує суцільне або незавершене кільце, що охоплює пилкове зерно перпендикулярно до лінії екватора, по меридіональній лінії;

4. **Екваторіально-дисулькатні** – із двома сулькусами, розташованими поряд уздовж лінії екватора;

5. **Дистально-дисулькатні** – із парою сулькусів, розташованою на дистальному полюсі пилкового зерна;

6. **Трихотомосулькатні** – мають виражений сулькус складної трилопатевої форми, розташований у полярній або приполярній ділянці пилкового зерна;

7. **Власне сулькулятні** (**еусулькулятні**) – сулькулюс розташовується поза полюсом пилкового зерна;

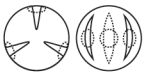
8. **Аназоносулькулятні** – сулькулюс у вигляді суцільного кільця, що охоплює пилкове зерно у проміжку між екватором і дистальним полюсом;

9. **Катазоносулькулятні** – сулькулюс у вигляді суцільного кільця, що охоплює пилкове зерно у проміжку між екватором і проксимальним полюсом.

Рис. 114. Основні типи кольпоратних пилкових зерен: **п** – вигляд із дистального полюса; **е** – вигляд з екватора. ▸

а. кольпороїдатні

п е



Bertholletia

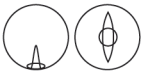
б. бревікольпоратні

п е

Cleidion

в. монокольпоратні

п е



Homoranthus

г. за орієнтацією

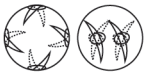
ортокольпоратні

п е

Neuradaceae

локсокольпоратні

п е



Damnacanthus

д. пантокольпоратні

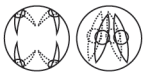
трипантокольпоратні

п е

Lineae

тетрапантокольпоратні

п е



Rumex

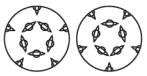
гексапантокольпоратні

п е

Polygonum

поліпантокольпоратні

п е

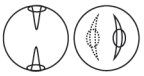


Thespesia

е. зонокольпоратні

дизонокольпоратні

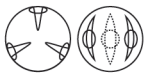
п е



Neuradaceae

тризонокольпоратні

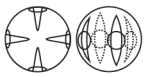
п е



Parnassia

тетразонокольпоратні

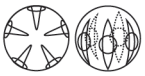
п е



Rumex

пентазонокольпоратні

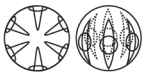
п е



Viola

гексазонокольпоратні

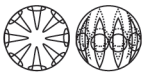
п е



Sanguisorba officinalis

полізонокольпоратні

п е

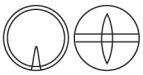


Utricularia

є. деякі особливі випадки

ендоцингулятні

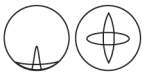
п е



Fallopia convolvulus

лалонг.-ендоапертурні

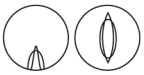
п е



Homoranthus

лолонг.-ендоапертурні

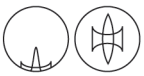
п е



Rumex

Н-ендоапертурні

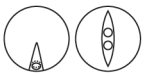
п е



Cornus, Centaurium

кольподипоратні

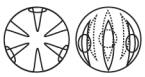
п е



Didymeles

гетерокольпатні

п е



Lythrum, Peplis

149. Гетероапертуратні пилкові зерна

Пилкові зерна з комбінацією кількох типів апертур умовно називаються **комбінованими** або **гетероапертуратними**.

Найбільш частим випадком гетероапертуратного типу є **гетерокольпатні** (**гетерокольпоратні**) пилкові зерна, що мають частину апертур у вигляді кольп, а частину – у вигляді кольпор. Але трапляються також пилкові зерна, які містять одночасно пори й кольпи і називаються **порокольпатними**. Існують також пилкові зерна з комбінацією **псевдокольп** (нефункціонуючих кольп) та кольпор, що називаються **псевдогетерокольпатними**.

Ще складнішим випадком є **кольподипоратні** (**диплопоратні, диоратні**) пилкові зерна з ектокольпою і парою розташованих поряд ендопор. А найбільш складними можна вважати апертури **кольпороратних** пилкових зерен, які характеризуються ектокольпою, лолонгатною мезоапертурою (дещо видовженою, перпендикулярною до лінії екватора) та лалонгатною ендоапертурою (дещо видовженою, паралельною до лінії екватора) і називаються **кольпорорами**.

Найбільш поширеними в покритонасінних є трикольпатні або трикольпоратні пилкові зерна. При цьому, вважають, що монокольпатні пилкові зерна є найбільш примітивним типом, тоді як інапертурні пилкові зерна вторинно втратили апертури, адже найчастіше вся їхня екзина є потоншеною і фактично виконує функцію апертури. Окрім того, еволюція апертур, очевидно, відбувалася шляхом збільшення їх ньої кількості і зміщення з полярних положень у напрямку екватора.

Насамкінець слід додати, що наведені приклади аж ніяк не описують усього різноманіття організації пилкових зерен.

Докладніше з особливостями палінологічних досліджень та палянологічною термінологією радимо ознайомитись у працях Moore & Webb (1978, 1991), Dybova-Jachowicz & Sadowska (2003), Hoen (2007) та Hesse *et al.* (2009).

Рис. 115. Основні типи сулькатних, сулькулятних і деяких гетероапертуратних пилкових зерен: ▸ **п** – вигляд із дистального полюса; **е** – вигляд з екватора.

а. сулькатні

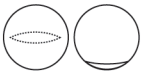
анасулькатні

п е

Lilium martagon

катасулькатні

п е



Annonaceae

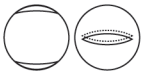
зоносулькатні

п е

Laurelia

екватор.-дисулькатні

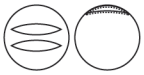
п е



Metroxylon salomonense

дистал.-дисулькатні

п е



Chamaerops humilis

трихотомосулькатні

п е

Elaeis guineensis

б. сулькулятні

(еу)сулькулятні

п е

Dioscoreaceae

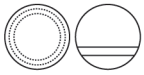
аназоносулькулятні

п е

Nymphaea

катазоносулькулятні

п е

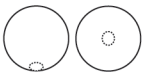


Mollinedia ovata

в. інші типи пилкових зерен

криптоапертуратні

п е



Phaleria

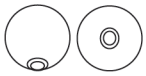
інапертуратні

п е

Potamogeton

пороратні

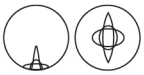
п е



Myrica gale

кольпороратні

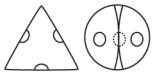
п е



Sonchus

планапертуратні

п е



Tilia

сину-апертуратні

п е

Bombacopsis calophylla

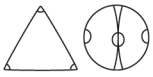
фосапертуратні

п е

Akebia lobata

ангулярапертуратні

п е



Sonchus

поліплікатні

п е

Ephedra

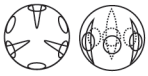
проектатні

п е

Aquilapollenites

порокольпоратні

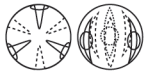
п е



Porocolpollenites

псевдогетерокольпатні

п е



Lythrum salicaria

150. Скульптура поверхні пилкових зерен

Дослідження поверхні пилкових зерен мають унікальне значення для вирішення багатьох таксономічних проблем, а їхню цінність складно переоцінити. Для кращого розуміння наводимо нижче перелік основних типів скульптури пилкових зерен.

Скульптура може формуватися внаслідок і впинань (**негативні**), і випинань (**позитивні**) поверхні пилкового зерна. При цьому слід пам'ятати, що скульптуровану поверхню можуть мати як інтектатні, так і тектатні пилкові зерна.

Докладнішу інформацію про будову пилку можна знайти в Hoen (2007).

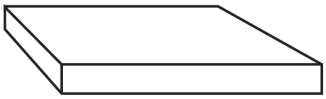
А. **Пилкові зерна без скульптури**:

1. **Псилатні** (**гладкі**) – поверхня цілковито гладка.

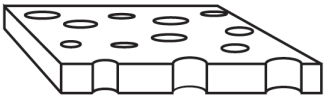
Б. **Негативно скульптуровані пилкові зерна**:

2. **Перфоратні** (**перфоровані**) – поверхня має дрібні отвори до 1 мкм у діаметрі;
3. **Фовеолятні** (**ямчасті**) – поверхня має отвори або занурення діаметром понад 1 мкм, а відстань між окремими отворами значно перевищує їхній діаметр;
4. **Фосулятні** (**зморшкуваті**) – поверхня вкрита поокремими розгалуженими або нерозгалуженими борозенками.

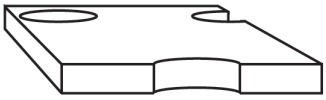
Рис. 116. Основні типи скульптури поверхні пилкового зерна. ▸



псилатна (гладка)

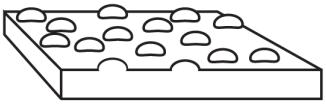


перфоратна



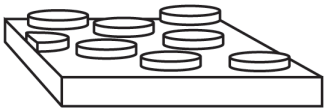
фовеолятна (ямчаста)

фосулятна (зморшкувата)

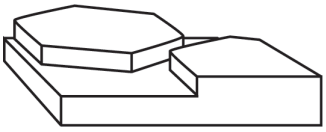


скабратна (гранулятна)

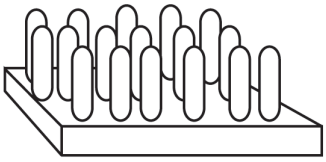
верукатна (бородавчаста)



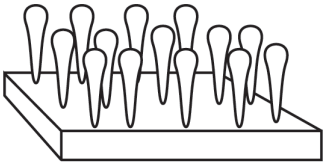
ареолятна



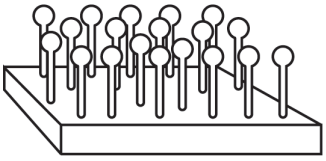
клипеатна



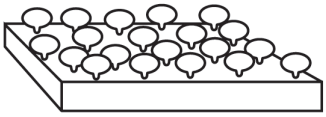
бакулятна



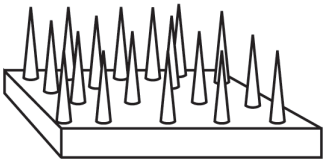
кляватна



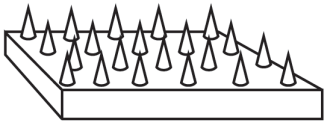
пілатна



гематна

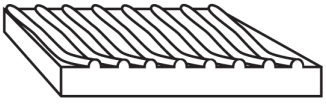


ехінатна



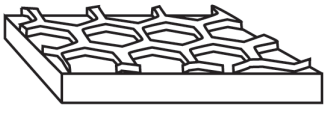
мікроехінатна

ругулятна

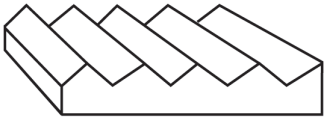


стріатна

ретикулятна (сітчаста)



гомоброхатна



плікатна

151. Скульптура поверхні пилкових зерен (закінчення)

В. **Позитивно скульптуровані пилкові зерна**:

5. **Скабратні** (**гранулятні**) – поверхня вкрита дрібними, до 1 мкм у діаметрі, гранулами;

6. **Верукатні** (**бородавчасті**) – поверхня вкрита випинаннями діаметром понад 1 мкм, нижчими ніж ширшими;

7. **Ареолятні** – поверхня вкрита випинаннями більш-менш правильної форми, що формують свого роду дрібні острівки;

8. **Клипеатні** – поверхня вкрита великими виступаючими щитками більш-менш правильної форми, що можуть мати власну додаткову скульптуру;

9. **Бакулятні** – поверхня вкрита довгими, понад 1 мкм завдовжки, циліндричними виростами;

10. **Кляватні** (**булавчасті**) – поверхня вкрита булавоподібними виростами заввишки понад 1 мкм;

11. **Пілатні** – поверхня вкрита виростами заввишки понад 1 мкм, із розширеною сферичною голівкою на кінці;

12. **Гематні** – поверхня вкрита кулястими або пухирчастими виростами з тонкою короткою ніжкою заввишки понад 1 мкм;

13. **Ехінатні** – поверхня вкрита гострими або голкоподібними виростами заввишки понад 1 мкм;

14. **Мікроехінатні** – поверхня вкрита гострими або голкоподібними виростами заввишки менше ніж 1 мкм;

15. **Ругулятні** – поверхня вкрита продовгастими (понад 1 мкм завдовжки), слабко розгалуженими або нерозгалуженими валиками, що розміщені хаотично;

16. **Стріатні** – поверхня вкрита довгими, здебільшого нерозгалуженими валиками, що розміщені більш-менш паралельно або систематично;

17. **Ретикулятні** (**сітчасті**) – поверхня вкрита розгалуженою сіткою (ретикулюмом) валиків (мурів), між якими формуються комірки (люміни) понад 1 мкм;

18. **Мікроретикулятні** (**дрібносітчасті**) – із ретикулюмом, комірки якого мають розміри менше ніж 1 мкм;

19. **Біретикулятні** – із двоярусною орнаментацією екзини, кожен із ярусів якої представлений окремим ретикулюмом;

20. **Гомоброхатні** – з ретикулюмом, що має комірки правильної (часто полігональної) форми;

21. **Ретикулятно-кристатні** – з ретикулюмом, що має гребінчасті вирости на мурах;

22. **Плікатні** – із численними більш-менш великими більш-менш паралельними складками, що зазвичай сходяться на полюсах пилкового зерна;

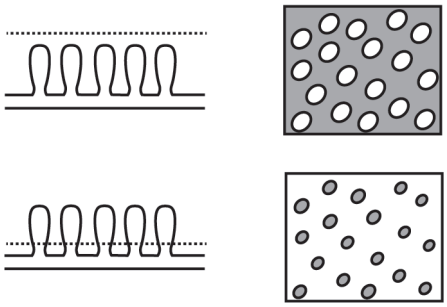
23. **Стріатно-ретикулятні** – з орнаментацією, проміжною між ретикулятним і стріатним типами;

24. **Лофатні** – сітчастоподібна скульптура із сильно вираженими великими перегородками (**лофами**), що формують дуже великі комірки (**лакуни**).

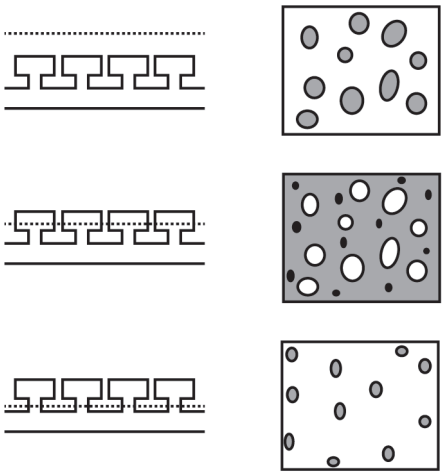
Рис. 117. Особливості спостереження скульптурних елементів пилку на різних фокусних відстанях за Moore *et al.* (1991). ▸

рівень фокусування вигляд поверхні

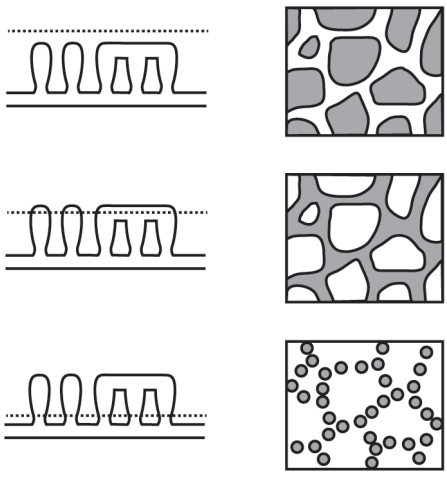
Тектатний, кляватний тип поверхні. Скульптурні елементи (кляви) виглядають як білі острівки при фокусуванні над ними, і як чорні – при фокусуванні під ними.



Тектатний, перфоратний тип поверхні. Перфорації виглядають як темні плями при фокусуванні над рівнем тектума, і як світлі плями – при фокусуванні безпосередньо на рівні тектума. На рівні тектума також проявляються колумели у вигляді виразно темніших точок, що на нижчих рівнях стають дещо світлішими.



Семітектатний, ретикулятний тип поверхні. Ретикулюм виглядає як біла сітка з темними комірками при фокусуванні вище від його рівня, і як темна сітка зі світлими комірками – безпосередньо на його рівні. На нижчих рівнях фокусування у вигляді темних плям проявляються колумели, що розташовуються на лініях проходження ретукулюма.



152. Запилення і запліднення

Із появою пилку виникло і явище **запилення,** тобто перенесення пилку з пиляків безпосередньо на насінний зачаток (у голонасінних) або приймочку маточки (у покритонасінних). Вихідним типом такого перенесення була **анемофілія** (повітряними потоками), а згодом виникли інші типи – **зоофілія** (за допомогою тварин), **гідрофілія** (за допомогою води), а також **автогамія** (самозапилення).

Після запилення із сифоногенної клітини пилкового зерна формується пилкова трубка (явище **сифоногамії**), що видовжується в напрямку насінного зачатку і проникає в нього зазвичай через мікропіле (**порогамія**). Але пилкова трубка також може проникати в насінний зачаток через його халазальну ділянку (**халазогамія**) або через інтегумент (**мезогамія**).

По пилковій трубці два спермії потрапляють у насінний зачаток, де один із них зливається з гаплоїдною яйцеклітиною і формує диплоїдну зиготу (відбувається запліднення). При цьому в голонасінних другий спермій руйнується, а в покритонасінних зливається з диплоїдною центральною клітиною та формує триплоїдний **вторинний ендосперм** (**подвійне запліднення** в покритонасінних).

У покритонасінних ендосперм виконує таку ж запасну функцію, як і в голонасінних, хоча й має інше походження. Ендосперм у покритонасінних може не формуватися взагалі, або ж замість нього з диплоїдних клітин нуцелуса може розвиватися інша запасна тканина – **перисперм**.

У частини покритонасінних рослин після запліднення нормально розвивається ендосперм, який і виконує основну запасну функцію. Такі насінини інколи називають **альбуміновими** або **ендоспермовими**. Проте в деяких покритонасінних ендосперм перестає розвиватися невдовзі після запліднення і поживні речовини запасаються безпосередньо в сім'ядолях. Такі насінини називаються **ексальбуміновими** або **котилоспермовими**.

Запилення передує заплідненню яйцеклітини, і між цими процесами може бути тривалий відрізок часу, що, до прикладу, у *Quercus* L. становить до 12 місяців, в *Alnus* Mill. – до 4 місяців. Але здебільшого запліднення відбувається протягом кількох днів після запилення.

Цікаво, що в деяких насіннєвих рослин статевий процес заміщується **апоміксисом** – особливим типом вторинно нестатевого розмноження, за якого не відбувається запліднення яйцеклітини, проте розвивається насінина із зародком. При цьому зародок може формуватися як з яйцеклітини, так і з інших клітин. Апоміксис може бути спадковим (**регулярним**) і неспадковим (**нерегулярним**); **автономним** (без залучення пилку) та **індукованим** (із частковим залученням пилку, за якого спермії однак не зливаються з яйцеклітиною); **редукованим** (розвивається гаплоїдний зародок) і **нередукованим** (розвивається диплоїдний зародок). Механізми апоміксису можуть бути різними, проте найчастіше трапляється регулярний апоміксис, за якого диплоїдний (нередукований) зародок розвивається з клітини нуцелуса або археспорія, а мегаспороцит не формується взагалі – **апоспорія**.

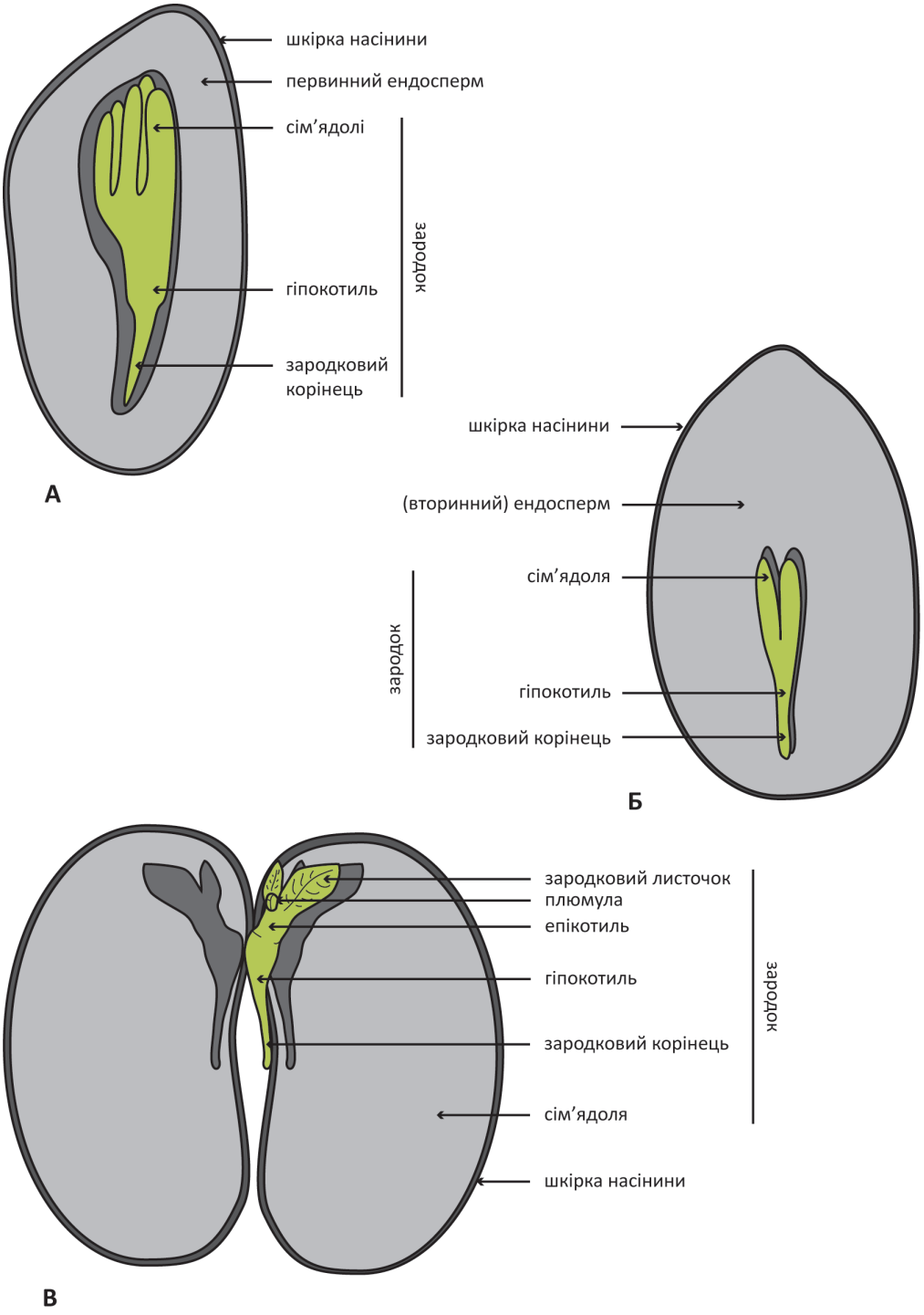


Рис. 118. Будова насінини: **А** – голонасінних (*Pinus* sp.); **Б** – ендоспермових дводольних (*Helianthus annuus* L.); **В** – котилоспермових дводольних (*Phaseolus vulgaris* L.).

153. Насінина

У результаті запліднення з насінного зачатка в насіннєвих рослин розвивається **насінина** – особлива комплексна структура, що містить зародок і слугує для розмноження та розселення насіннєвих рослин. Насінина не є окремим органом, оскільки представлена комплексом тканин спорофіта (**шкірка насінини**) і гаметофіта (первинний ендосперм у голонасінних, а також вторинний ендосперм і перисперм у покритонасінних), із якого після запліднення розвивається новий спорофіт (**зародок**).

Шкірка насінини виконує захисну й регуляторну функцію, а також часто сприяє розповсюдженню насінин завдяки різноманітним утворам і забарвленню. При цьому шкірку насінини, яка сформувалася з єдиного інтегумена, або ж її частину, що виникла із зовнішнього інтегумена, називають **тестою**. А частину шкірки, сформовану з внутрішнього інтегумена – **тегменом**. **Вторинний ендосперм** покритонасінних, якщо є, буває двох типів – **борошнистий** (містить велику кількість крохмалю) або **маслянистий** (із значними відкладеннями жирів та алейронових зерен).

Зародок – це зачаток спорофіта, який зазвичай складається із **зародкового корінця**, **гіпокотиля** (**підсім'ядольного коліна**, ділянки **зародкового стебельця** під сім'ядолями), **епікотиля** (**надсім'ядольного коліна**, ділянки зародкового стебельця над сім'ядолями), **плюмули** (**зародкової бруньки**) і **сім'ядоль** (здебільшого виконують запасну функцію разом або замість ендосперму, а також можуть бути першими фотосинтезуючими органами).

Із зародків після проростання насінини формуються **проростки** – молоді спорофіти до моменту формування першого справжнього листка, які на початкових стадіях онтогенезу живляться за рахунок запасних речовин насінини.

Особливо складно організовані насінини злакових. Сім'ядоля злакових є видозміненою, вона виконує функцію всмоктування поживних речовин з ендосперму і називається **щитком**. Зародкова брунька вкрита особливим куполоподібним зародковим листком, що називається **колеоптиль**. Деякі дослідники вважають колеоптиль не листком, а лише піхвоподібно розрослою основою сім'ядолі. Гіпокотиль у злакових слабко виражений, а зародковий корінець укритий особливою оболонкою – **колеоризою**. Інколи на протилежній до щитка стороні зародка розвивається лускоподібний виріст – **епібласт**, який вважають рудиментом другої сім'ядолі або ж єдиною сім'ядолею, розцінюючи в такому разі щиток як осьовий утвір. Нарешті, насіннєва шкірка у злакових тісно прилягає і зростається з тонким перикарпієм.

У випадку, якщо сім'ядолі залишаються під землею та виконують гаусторіальну функцію, говорять про **підземне проростання**, а якщо сім'ядолі виносяться над поверхнею ґрунту – про **надземне проростання** насінини.

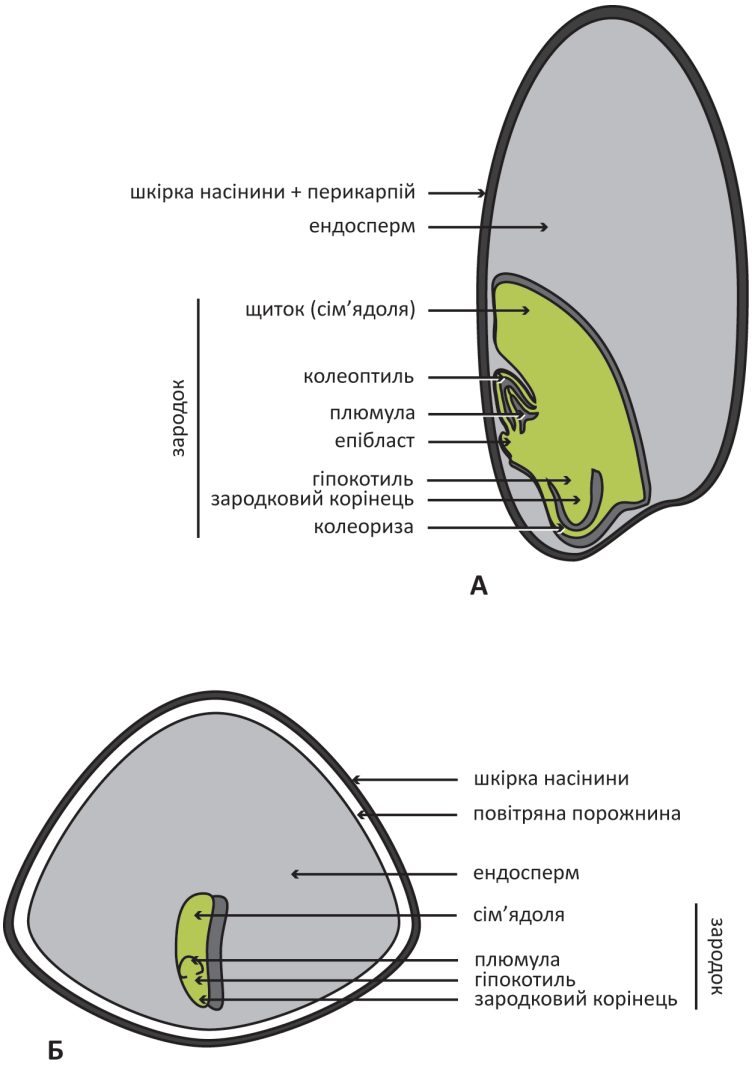


Рис. 119. Будова насінини: **А** – злакових однодольних (*Triticum aestivum* L.); **Б** – ендоспермових однодольних (*Iris* sp.).

154. Філогенія Spermatophyta

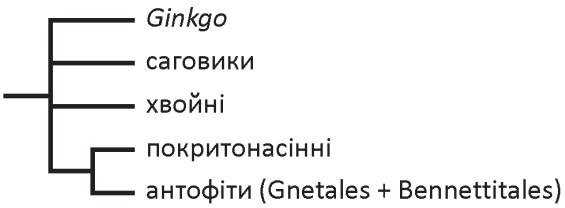
Група сформувалася в девоні і, ймовірно, є нащадком тримерофітів. На сьогодні нараховує близько 250000 видів.

Згідно із сучасними уявленнями (Soltis *et al.* 2002a; Palmer *et al.* 2004; Cantino 2007; Matthews 2009), групу Spermatophyta виокремлюють у ранзі надвідділу або підвідділу. Ця група містить 5 підгруп сучасних та одну групу викопних (Pteridospermatophyta) рослин. Серед сучасних Spermatophyta виділяють клади голонасінних (Cycadophyta, Ginkgophyta, Pinophyta та Gnetophyta) і покритонасінних (Magnoliophyta) рослин, які розглядають у рангах відділів або класів. Незважаючи на тривалу історію досліджень, положення цих підгруп у межах філогенетичної системи Spermatophyta залишається відкритим. Тоді як групу Pteridospermatophyta розглядають як сестринську до всіх насіннєвих рослин (Doyle 2006; Smith *et al.* 2006), найбільше питань виникає щодо розташування в цій системі групи Gnetophyta, яку тривалий час вважали сестринською до покритонасінних.

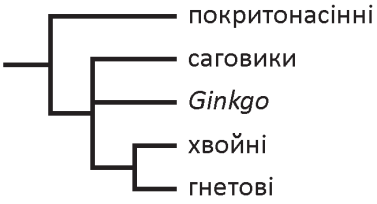
Існує п'ять основних **гіпотез філогенетичних взаємозв'язків насіннєвих рослин**, які тривалий і які домінували в різний час.

Згідно з **антофітною** (*Anthophyte*) **гіпотезою**, яку було сформовано на початку XX століття і яка тривалий час мала підтримку, група гнетових (Gnetales Luersson) разом із викопними беннеттитовими (Bennettitales J.H. Schaffen (= Cycadeoideales Berry)) була сестринською до покритонасінних рослин, разом із якими формувала кладу **антофітів** (Loconte & Stevenson 1990; Nixon *et al.* 1994; Donoghue & Doyle 2000). Ця гіпотеза спочатку ґрунтувалася на спільних для гнетових і покритонасінних морфологічних ознаках (наявності судин у деревині, сітчастому жилкуванні листкових пластинок у *Gnetum* L., а також наявності примітивних квіткоподібних репродуктивних структур у гнетових), а згодом її доповнили низкою інших спільних анатомо-морфологічних та біохімічних рис (наявністю захисного шару клітин над апікальною меристемою, дрібних ініціальних клітин камбію, а також лігніну, сформованого з сирінгільних (транссинапільних) груп тощо). Спочатку гіпотеза навіть отримала підтримку молекулярно-генетичних досліджень, проте згодом було з'ясовано, що ці ознаки, очевидно, є синапоморфними і сформувалися незалежно.

Гнетіферна (*Gnetifer*) **гіпотеза** (Chaw *et al.* 1997; Qiu *et al.* 1999) отримала назву внаслідок комбінації назв груп Gnetophytes та Conifers (хвойні). Згідно із цією гіпотезою, сформованою наприкінці XX століття, гнетові є сестринською групою до хвойних рослин у межах монофілетичної клади голонасінних. Гіпотеза виникла після того, як було висловлено припущення, що судини гнетових насправді еволюціонували з трахеїд хвойних. Гіпотеза знайшла підтримку на підставі низки й інших морфологічних ознак (відсутність драбинчастих перфорацій у первинній ксилемі, наявність лускоподібних (*Ephedra* L.) або стрічкоподібних (*Welwitschia* Hook. f.) трофофілів, а також наявність редукованих спорофілів).



Антофітна гіпотеза



Гнетіферна гіпотеза

Рис. 120. Основні гіпотези філогенетичних взаємозв'язків насіннєвих рослин.

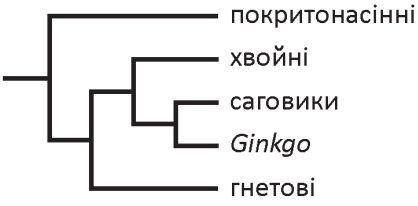
155. Філогенія Spermatophyta (закінчення)

Гнетофіт-споріднену (*Gnetophyte-sister*) **гіпотезу** (Sanderson *et al.* 2000; Rai *et al.* 2008) подібно було висунуто в останні роки на підставі молекулярних досліджень, проте вона також потребує верифікації і підтвердження. Згідно із цією гіпотезою, гнетові є окремою кладою, сестринською до всіх сучасних насіннєвих рослин.

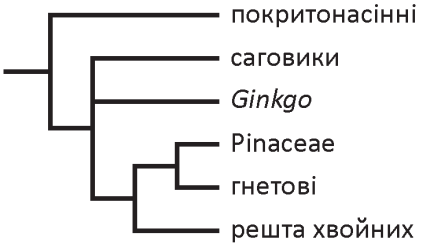
Окрім того, також було висловлено припущення, що гнетові можуть бути сестринською кладою до голонасінних у межах системи сучасних насіннєвих рослин (Lee *et al.* 2011). Це припущення умовно можна назвати **гнетогімневою** (*Gnetogymn*) **гіпотезою** – комбінація назв груп Gnetophytes та Gymnosperms (голонасінні).

У нашому випадку ми будемо послуговуватися **гнепіновою** (*Gnepine*) **гіпотезою** (Bowe *et al.* 2000; Hajibabaei *et al.* 2006), назва якої виникла внаслідок комбінації назв групи Gnetophytes та родини Pinaceae Lindl. Ця гіпотеза є розвитком гнетіферної гіпотези й передбачає, що хвойні є парафілетичною групою. Ця гіпотеза набула найбільшого розвитку в останні два десятиліття, її підтверджено низкою молекулярних досліджень, проте вона викликає значні неузгодження з морфологією. Зокрема, хвойні характеризуються особливим типом листків – **хвоєю**, тоді як листки у гнетових редуковані лускоподібні, на додаток, у гнетових немає смоляних каналів і шишкоподібних утворів, а натомість є складно організовані генеративні структури, часто зібрані в «суцвіття». Є й інші розбіжності, що потребують з'ясування.

Гнетофіт-споріднена гіпотеза



Гнетогімнева гіпотеза



Гнепінова гіпотеза

Рис. 121. Основні гіпотези філогенетичних взаємозв'язків насіннєвих рослин (закінчення).

156. Gymnospermae (голонасінні)

Таксономічний склад: ~890+260 видів, ~101+120 родів, 18+60 родин, 12+26 порядків, 4+9 класів, 4+1 відділів.

Поширення та екологія: Вимерлі та сучасні, здебільшого вічнозелені дерева й кущі, які широко розповсюджені по всьому світі і часто формують ліси.

Загальна характеристика: **Голонасінні** – формальна парафілетична група насіннєвих рослин, що виникли наприкінці девона і, окрім вимерлих, охоплює близько 900 сучасних видів.

Це дерева й кущі, рідко – трави (Welwitschiaceae).

Коренева система добре розвинута і зазвичай представлена потужним головним і бічними коренями, які часто формують мікоризу. Додаткові корені трапляються рідко, лише у примітивних представників.

Стебла (стовбури) здебільшого прямі, хоча є й окремі сланкі кущики. У голонасінних (за винятком гнетових) у ксилемі немає типових судин, замість яких є трахеїди із характерними облямованими порами. Немає волокон **лібриформу** (склеренхімні волокна в деревині). Також немає ситоподібних трубок із клітинами-супутницями у флоемі, замість яких є більш примітивні ситоподібні клітини. Для багатьох характерне потужне вторинне потовщення і наявність смоляних каналів у деревині. Галуження моноподіальне.

Листки різноманітні – від стрічкоподібних із пірчастим жилкуванням у гнетових, дволопатевих із дихотомічним жилкуванням у гінкгових, вайєподібних у саговиків до голчастих або лускатих із єдиною центральною жилкою у хвойних.

Цим рослинам властиві красинуцелятні, унітегмальні *насінні зачатки*. Однак, самі насінні зачатки відкрито розташовуються на спорофілах або безпосередньо на мегастробілах і самостійно беруть участь у вловлювані пилку.

Цим рослинам властивий особливий тип *мегаспорогенезу* (із 4 мегаспор 3 відмирають) і розвитку жіночого гаметофіта, незалежного формування гаплоїдного багатоклітинного первинного ендосперму (є аналогом жіночого заростка) і кількох архегоніїв (за винятком гнетових).

Також наявні особливості *мікроспорогенезу*, зокрема формування стерильної клітини-суспензора в пилковому зерні.

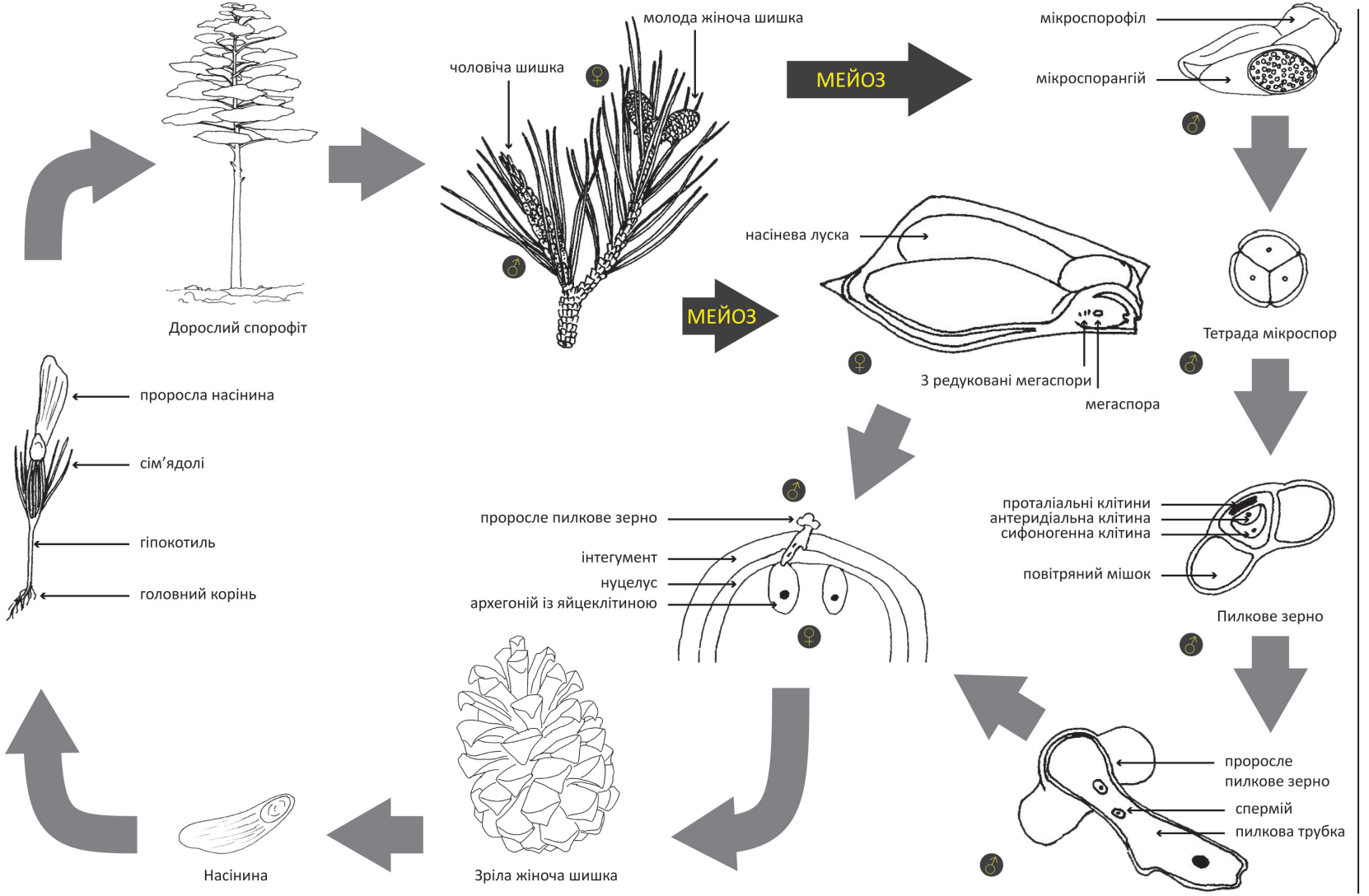
Пилок поширюється вітром, для чого в окремих представників має повітряні камери. Під час запліднення бере участь лише один спермій, а другий гине.

Унаслідок запліднення формуються *насінини* із зародком, який зазвичай має багато (2-18) сім'ядолей.

Проростання надземне, при цьому сім'ядолі виконують фотосинтезуючу функцію.

Таксономія: Група Gymnospermae містить сучасні відділи Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta та Pinophyta, а також поліфілетичну групу примітивних викопних насіннєвих рослин Pteridospermatophyta, які окремо буде розглянуто далі.

Рис. 122. Цикл відтворення голонасінних на прикладі *Pinus* sp. ▸


Дорослий спорофіт
чоловіча шишка
молода жіноча шишка
МЕЙОЗ
мікроспорофіл
мікроспорангій
насінева луска
МЕЙОЗ
Тетрада мікроспор
3 редуковані мегаспори
мегаспора
проростла насінина
сім'ядолі
гіпокотиль
головний корінь
проросле пилкове зерно
інтегумент
нуцелус
архегоній із яйцеклітиною
проталіальні клітини
антеридіальна клітина
сифоногенна клітина
повітряний мішок
Пилкове зерно
проросле
пилкове зерно
спермій
пилкова трубка
Насінина
Зріла жіноча шишка

157. Pteridospermatophyta (насіннєві папороті)

Таксономічний склад: >110 видів, >70 родів, 42 родини, 22 порядки, 9 класів.

Поширення та екологія: Вимерлі рослини, які існували від верхнього девона до ранньої крейди і були поширені по всьому світі.

Загальна характеристика: Деревоподібні, трав'яні або ліаноподібні рослини.

Корені додаткові, часто доповнювалися повітряними коренями, що формувалися у вузлах надземного пагона.

Стебла деревоподібних представників були прямими, моноподіально, рідше – дихотомічно розгалуженими стовбурами з вираженою вторинною ксилемою. У ліаноподібних представників стебла були тонкі, сланкі. Стебла здебільшого були вкриті волосками, в тому числі залозистими. Стовбури деревоподібних представників були вкриті листковими основами відмерлих листків або ж лише листковими рубцями. Стела молодих рослин була представлена протостелою, а в більшості дорослих представників виявлено сифоностелу, хоча в окремих представників трапляється й типова еустела.

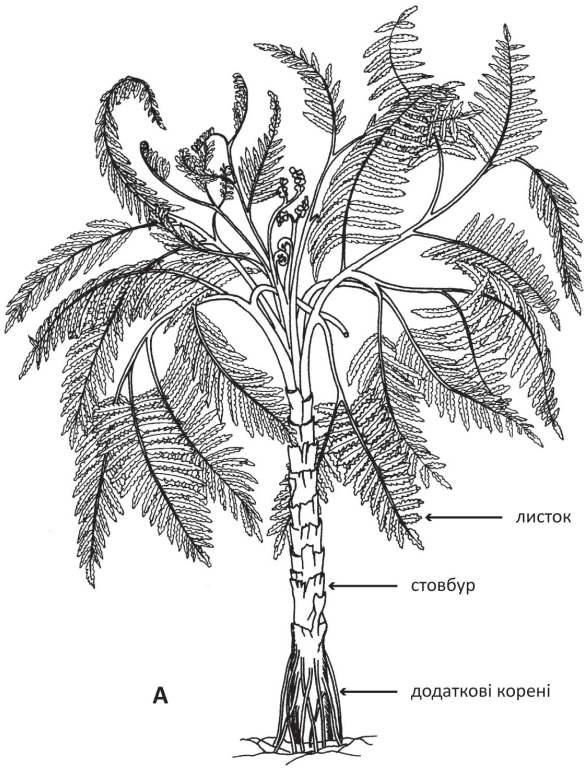
Листки мали вигляд типових вай папоротевих, здебільшого були пірчасто-розсіченими, проте не завжди. При цьому черешок часто розгалужувався на два рахіси. Молоді листки були скручені в завиток. Листки формували розетку у трав'яних представників, були спірально розташовані в ліаноподібних та деяких деревоподібних представників, або ж навіть формували розлогу крону в інших деревоподібних представників. Листки здебільшого були диференційовані на споро- і трофофіли.

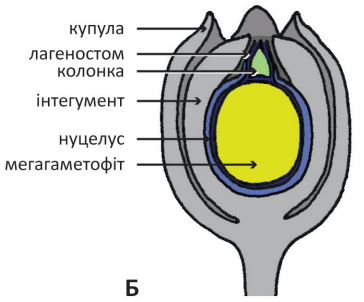
На мікроспорофілах розвивалися ендоспоричні *мікроспорангії*, які розташовувалися поодиноко або ж були зрослі в синангії. *Мікроспори*, очевидно, дозрівали вже після потрапляння в пилкову камеру насінного зачатка.

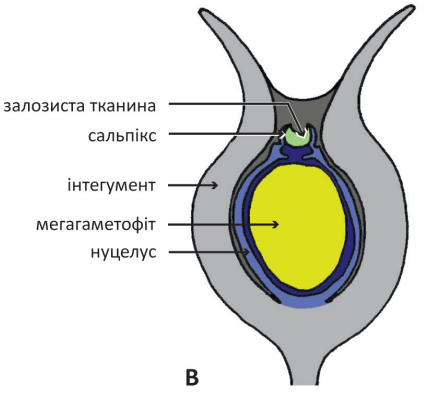
Мегаспорангії у примітивних представників були оточені купулою і формували складну генеративну структуру **антокорм**, що, за деякими версіями, могла бути попередником насінного зачатка. У більш просунутих представників формувалися структури, які були подібні до типових насінних зачатків. Такі примітивні *насінні зачатки* мали виражену пилкову камеру в ділянці мікропіле, **сальпікс** (стерильний лійчастий виріст нуцелуса, що проникав назовні через мікропіле і сприяв уловлюванню пилку) та інколи **лагеностом** (розширену основу сальпікса, яка захищала від надмірного потрапляння пилку). Насінні зачатки могли бути оточені більш-менш суцільною або ж розсіченою на продовгасті лопаті купулою.

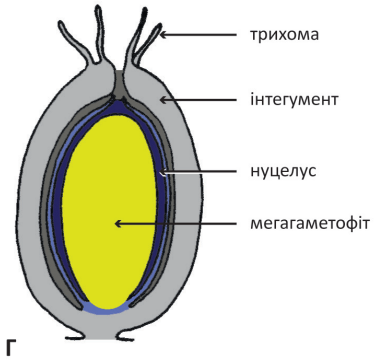
Зародки невідомі, оскільки, ймовірно, розвивалися вже після відокремлення насінних зачатків від материнської рослини.

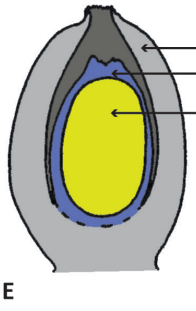
Рис. 123. Загальний вигляд *Medullosa noei* Steidtmann (**А**); будова насінних зачатків *M. noei* (**Б**), *Lyrasperma scotica* (Calder) Long (**В**), *Caytonia nathorsti* (Thomas) Harris (**Г, Д**), *Senotheca murulidihensis* Banerjee (**Е**), *Callospermarion pusillum* Eggert et Delevoryas (**Є**) та *Lyginopteris oldhamia* (Binney) H. Potonié (**Ж**). ▸

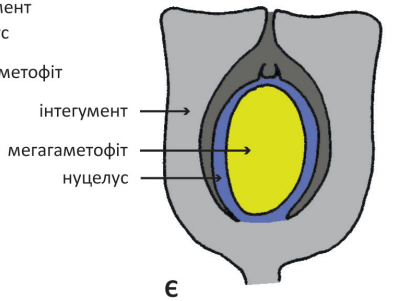

листок
стовбур
додаткові корені
А

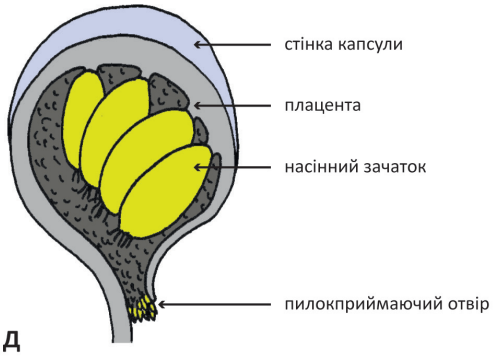

купула
лагеностом
колонка
інтегумент
нуцелус
мегагаметофіт
Б

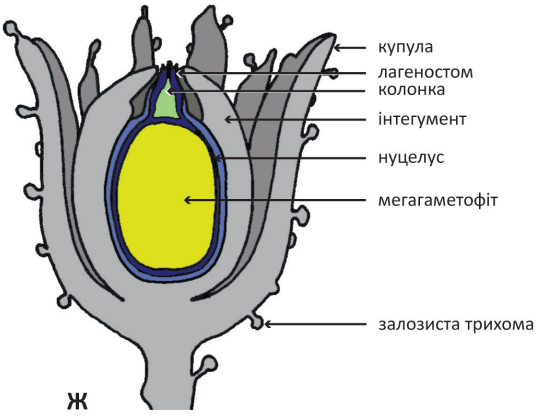

залозиста тканина
сальпікс
інтегумент
мегагаметофіт
нуцелус
В


трихома
інтегумент
нуцелус
мегагаметофіт
Г


інтегумент
нуцелус
мегагаметофіт
Е


інтегумент
мегагаметофіт
нуцелус
Є


стінка капсули
плацента
насінний зачаток
пилокприймаючий отвір
Д


купула
лагеностом
колонка
інтегумент
нуцелус
мегагаметофіт
залозиста трихома
Ж

158. Таксономія Pteridospermatophyta

Відділ Pteridospermatophyta Meyen – поліфілетична збірна група викопних рослин, таксономічний склад і система якої недосконало вивчені, що пов'язано як з браком цілісних викопних фрагментів, так і з загальною складністю та різноманіттям організації цих рослин (Hilton 1998; Doweld 1998, 2001, 2003; Naugolnykh 2007; Наугольных 2012b; McLoughlin 2012a, 2012b).

Відділ є парафілетичною групою, що охоплює дуже відмінні рослини. Більшість таксонів потребують ревізії, а їхні діагностичні ознаки викликають чимало запитань. Тому далі наводимо з незначними змінами лише узагальнену систему згідно з Doweld (2001), без зазначення характеристик таксонів.

Клас Moresnetiopsida Doweld

Порядок Moresnetiales Doweld містить 3 родини: Moresnetiaceae Němejc (6 родів), Eurystomataceae A.G. Long (3 роди), Eospermataceae A.G. Long (4 роди).

Порядок Pullarithecales Doweld містить 4 родини: Pullarithecaceae Doweld (1 рід), Calathiopsidaceae Doweld (2 роди згідно з Doweld (2003)), Austrocalyxaceae J.C. Vega et S. Archangelsky (4 роди), Gnetopsidaceae Doweld (1 рід).

Порядок Tetrastichiales Němejc містить єдину родину Tetrastichiaceae Němejc (1 рід).

Порядок Calamopityales Němejc містить 1 родину Calamopityaceae Scott (5 родів).

Клас Lyginopteridopsida Novák

Порядок Lyginopteridales V. Havleva (= Lagenostomatales Seward ex A.G. Long) містить 2 родини: Physostomataceae A.G. Long (1 рід) та Lagenostomataceae A.G. Long (= Lyginopteridaceae Bessey; ~10 родів).

Порядок Callistophytales Rothwell містить 2 родини: Callistophytaceae Steed et J.W. Hall (>6 родів) та Cornucarpaceae Doweld (1 рід).

Порядок Hexapterospermales Doweld містить 2 родини: Hexapterospermaceae Doweld (2 роди) та Colpospermaceae Doweld (1 рід).

Клас Pachytestopsida Doweld

Порядок Codonospermales Doweld містить 1 родину Codonospermaceae Doweld (1 рід).

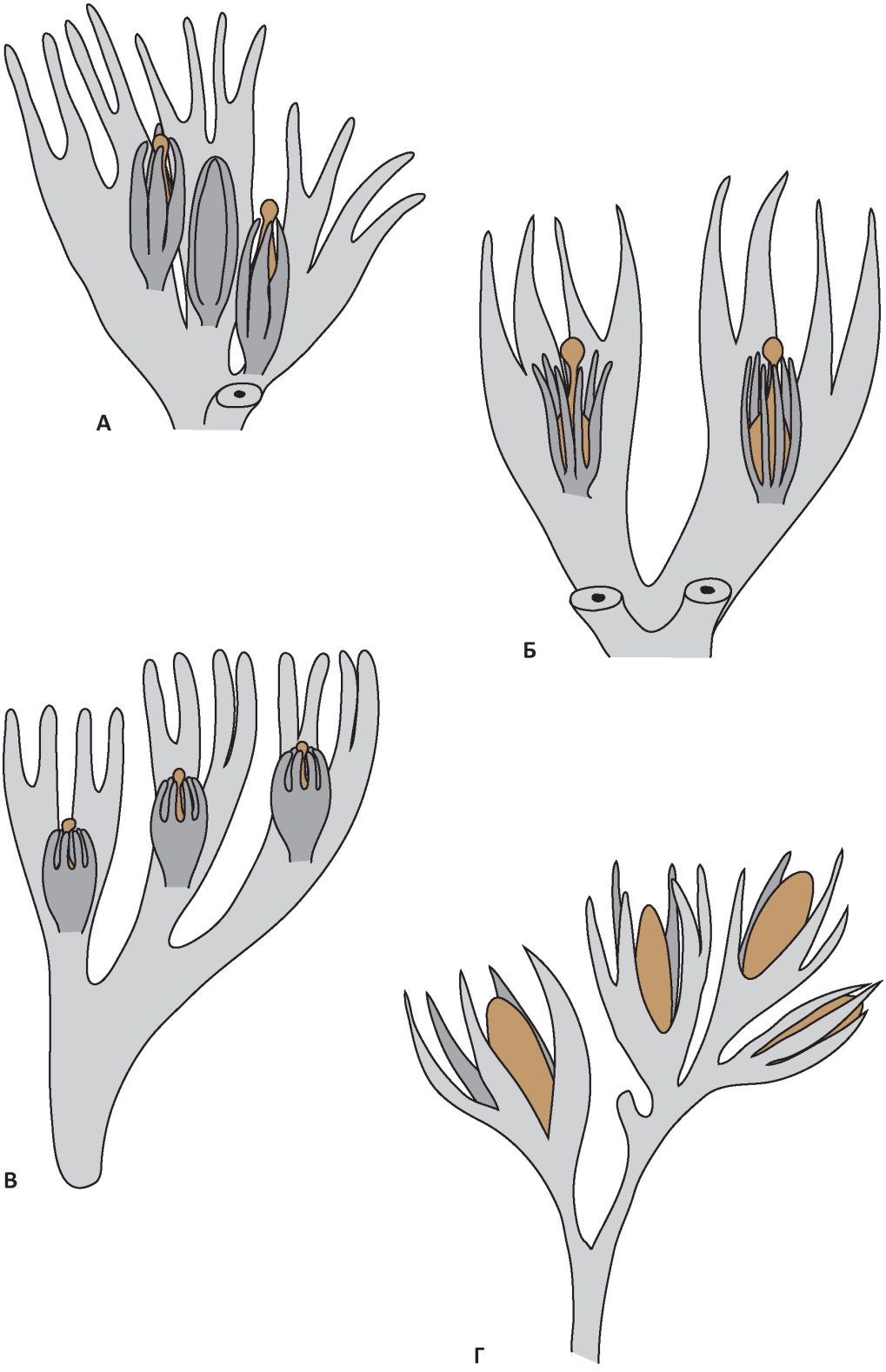
Порядок Pachytestales Doweld містить 3 родини: Polylophospermaceae Doweld (1 рід), Pachytestaceae Doweld (~10 родів) та Stephanospermaceae Doweld (1 рід).

Клас Phasmatocycadopsida Doweld

Порядок Gigantopteridales Li et Yang містить 3 родини: Emplectopteridaceae R.H. Wagner (5 родів), Spermopteridaceae Doweld (1 рід) та Gigantopteridaceae Koidzumi (~10 родів).

Порядок Phasmatocycadales Doweld містить 1 родину Phasmatocycadaceae Doweld (1 рід).

Рис. 124. Жіночі **синангінісценції** (скупчення спорангіїв) деяких Moresnetiaceae: **А** – *Elkinsia polymorpha* Rothwell, Scheckler et Gillespie; **Б** – *Moresnetia zalesskyi* Stockmans; **В** – *Kerryia mattenii* Rothwell et Wight; **Г** – *Serpentocarpus serpentae* Naugolnykh. **А-В** – згідно з Doweld (1998) зі змінами; **Г**– згідно з Наугольных (2012b) зі змінами. ▸


А
Б
В
Г

159. Таксономія Pteridospermatophyta

Клас Peltaspermopsida Doweld

Порядок Trichopytiales Doweld містить 2 родини: Trichopytiaceae Doweld (1 рід) та Psygmophyllaceae Zalessky emend. Naugolnykh (2 роди).

Порядок Peltaspermales Taylor містить 2 родини: Autuniaceae Doweld (1 рід) та Peltaspermaceae Pilg. et Melchior (~20 родів). Родина Peltaspermaceae є парафілетичною збірною групою, представники якої значно різняться між собою, а частина з них (наприклад, *Sphenobaiera* Florin) навіть проявляє спільні риси будови з представниками Ginkgoaceae Engl.

Порядок Sporophyllitales Doweld містить 2 родини: Sporophyllitaceae Doweld (1 рід) та Leuthardtiaceae Doweld (1 рід).

Порядок Umkomasiales Doweld містить 2 родини: Umkomasiaceae Petriella (= Corystospermaceae Stockey et Rothwell; ~5 родів) та Angaropeltidaceae Doweld (1 рід).

Клас Arberiopsida Doweld

Порядок Dicranophyllales Archangelsky et Cúneo містить 1 родину Dicranophyllaceae Archangelsky et Cúneo з 1 родом *Dicranophyllum* Grand'Eury.

Порядок Arberiales S.V. Meyen містить 2 родини: Arberiaceae Rigby (1 рід) та Schmeissneriaceae Zhiyan Zhou (1 рід).

До класу Arberiopsida також інколи відносять представників родин Vojnovskyaceae Neuburg та Rufloriaceae Ledrán ex S.V. Meyen. Проте, згідно із сучасними уявленнями, їх розглядають у межах базальних Pinophyta (Rothwell *et al.* 2005; Taylor & Taylor 2009; Ran *et al.* 2010; Leloux 2010). Щобільше, саме положення цього класу в межах Pteridospermatophyta є сумнівним і потребує уточнення.

Клас Dyctiopteridiopsida Doweld

Порядок Dictyopteridiales McLoughlin ex Doweld містить 2 родини: Dictyopteridiaceae Rigby (5 родів) та Breyteniaceae Doweld (1 рід).

Порядок Rigbyales Doweld містить 1 родину Rigbyaceae J.M. Anderson et H.M. Anderson та 2 роди.

Порядок Lidgettoniales Doweld містить 3 родини: Lidgettoniaceae J.M. Anderson et H.M. Anderson (1 рід), Parthaceae Doweld (1 рід) та Denkaniaceae Doweld (1 рід).

Клас Pentoxylopsida D.D. Pant ex Doweld

Порядок Pentoxylales Pilg. et Melchior містить 1 родину Pentoxylaceae Pilg. et Melchior (1 рід).

Клас Caytoniopsida H.H. Thomas ex Frenguelli

Порядок Caytoniales Gothan in Handwört містить єдину родину Caytoniaceae Kräusel із близько 10 родами викопних рослин. Раніше порядок розглядали як примітивні покритонасінні в межах відповідного відділу, проте сучасні дослідження підтвердили приналежність цих рослин до насіннєвих папоротей. Представників порядку вважають найбільш імовірними предками покритонасінних.

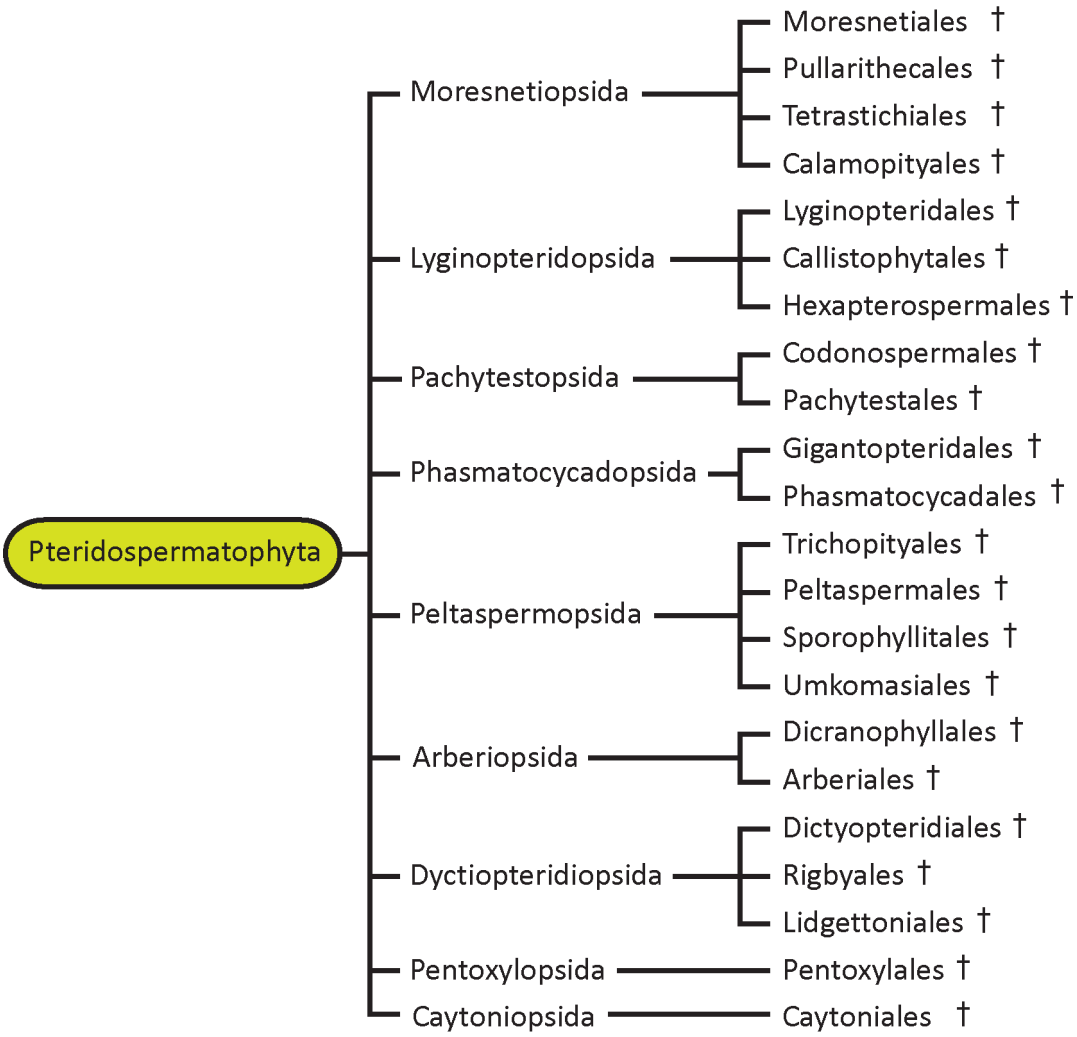


Рис. 125. Філогенетична структура Pteridospermatophyta за DOWELD (2001) зі змінами.

160. Cycadophyta (саговики)

Таксономічний склад: >150 видів, >22 родів, 2+7 родин, 2+2 порядки, 1+1 класи.

Поширення та екологія: Реліктова група пальмоподібних рослин, що виникла в ранньому пермі й мала найбільше різноманіття в мезозої. Сучасні саговики представлені в субтропічних і тропічних регіонах, здебільшого в Південній півкулі.

Загальна характеристика: Повільноростучі, пальмоподібні багаторічні дводомні рослини.

Корені унікальні коралоподібні, утворюють симбіоз із цианобактеріями (фіксують азот, а також синтезують **нейротоксин БММА** (ß-метиламіно-L-аланін), що згодом накопичується в насінинах).

Стебла товсті, вкорочені або видовжені, зазвичай нерозгалужені. Стовбури не більше 20 м заввишки, зазвичай вкриті основами опалих листків, містять численні слизові канали.

Листки представлені крупними пірчастими вайєподібними трофофілами, які чергуються з **катафілами** – редукованими лускоподібними захисними листками. Молоді листки переважно закручені в завиток. Листки зібрані врозлогу крону. Для черешків характерний особливий Ω-подібний тип розташування облямованих провідних пучків. Окремі листочки складних листків зазвичай із єдиною центральною жилкою, оточеною **трансфузійною тканиною** (обкладка провідного пучка, складена з окремих трахеїд, занурених у щільну паренхіму, що накопичує таніни та крохмаль і слугує для живлення периферійних тканин мезофілу шляхом симпласту).

Спорофіли зібрані в одностатеві термінальні (часто шишкоподібні) стробіли.

Мікростробіли (чоловічі шишки) містять численні лускоподібні або щитоподібні мікроспорофіли, на абаксіальній поверхні яких розташовуються мікроспорангії.

Пилкові зерна без повітряних камер, переносяться вітром або комахами.

Мегастробіли (жіночі шишки) із щиткоподібними мегаспорофілами, які несуть відкриті насінні зачатки і формуються в більшості представників. У *Cycas* sp., натомість, мегаспорофіли не зібрані у стробіли і розташовуються в окремих колах, що чергуються з трофофілами.

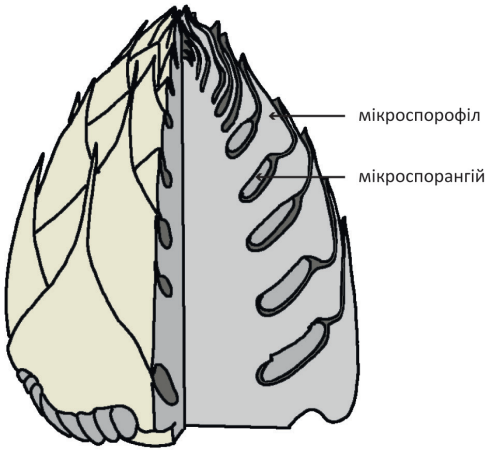
Насінні зачатки розташовані попарно або невеликими групами по боках мегаспорофілів.

Зародок зазвичай із двома, рідко з однією, сім'ядолею.

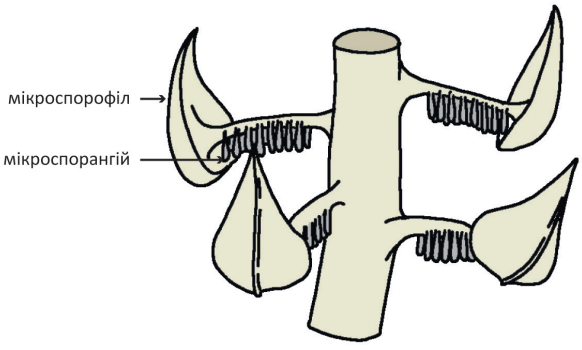
Насінини здебільшого крупні, яскраво забарвлені (рожеві, червоні, оранжеві), соковиті, кістянкоподібні. Насінини, окрім нейротоксину БММА, також містять токсин подібної дії **циказин** (метил-ONN-азоксиметанол ß-D-глюкозитрансфераза). Насінини поширюються тваринами та морськими течіями.

Проростання підземне.

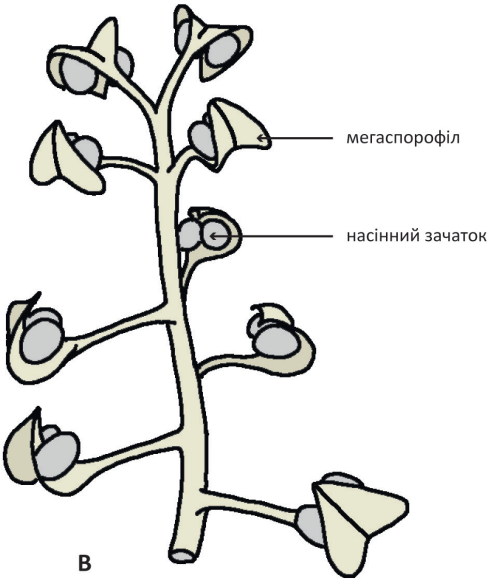
Рис. 126. Репродуктивні структури деяких викопних представників класу Cycadopsida: **А** – мікростробіл *Lasiostrobus polysaccii* Taylor; **Б** – мікростробіл *Androstrobus piceoides* Schweitzer; **В** – мегастробіл *Beania gracilis* Carruthers; **Г** – мегаспорофіл *Phasmatocycas kansana* Mamay; **Д** – мегаспорофіл *Archaeocycas* sp. ▸


мікроспорофіл
мікроспорангій

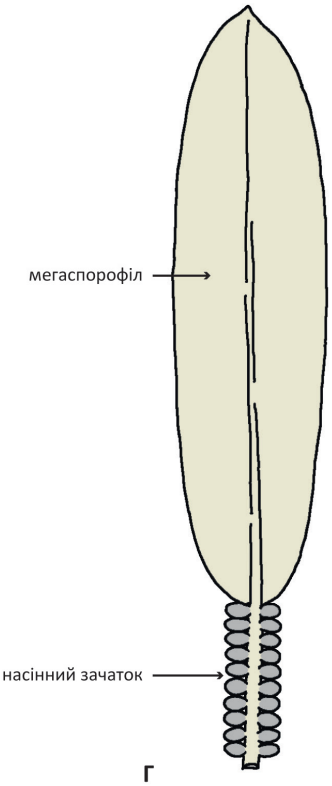
А


мікроспорофіл
мікроспорангій

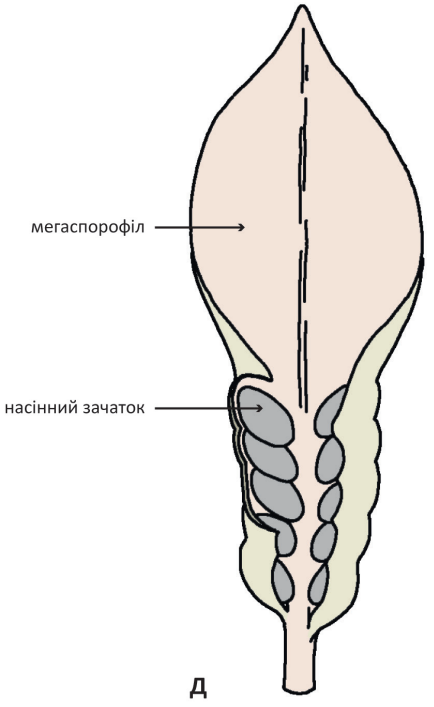
Б


мегаспорофіл
насінний зачаток

В


мегаспорофіл
насінний зачаток

Г


мегаспорофіл
насінний зачаток

Д

161. Таксономія Cycadophyta

За сучасними даними (Doweld 2001; Christenhusz *et al.* 2011b), **відділ Cycadophyta** Bessey містить два класи сучасних і вимерлих (Cycadopsida) та повністю вимерлих (Cycadeoideopsida) рослин.

Клас Cycadopsida Brong – рослини з типовими для відділу ознаками.

Підклас Cycadidae Pax – мегаспорофіли не зібрані у стробіли, листочки складного листка з єдиною центральною жилкою.

Порядок Cycadales Pers. ex Bercht. et J. Presl містить 2 родини: Crossozamiaceae Doweld (5 родів викопних рослин); Cycadaceae Pers. (1 сучасний рід і кілька вимерлих).

Підклас Zamiidae Doweld – мікро- і мегаспорофіли зібрані у стробіли, мегаспорофіли з двома насінними зачатками, насінні зачатки з вираженим ендоспермом та сальпіксом, листочки з кількома паралельними жилками або пірчастим жилкуванням.

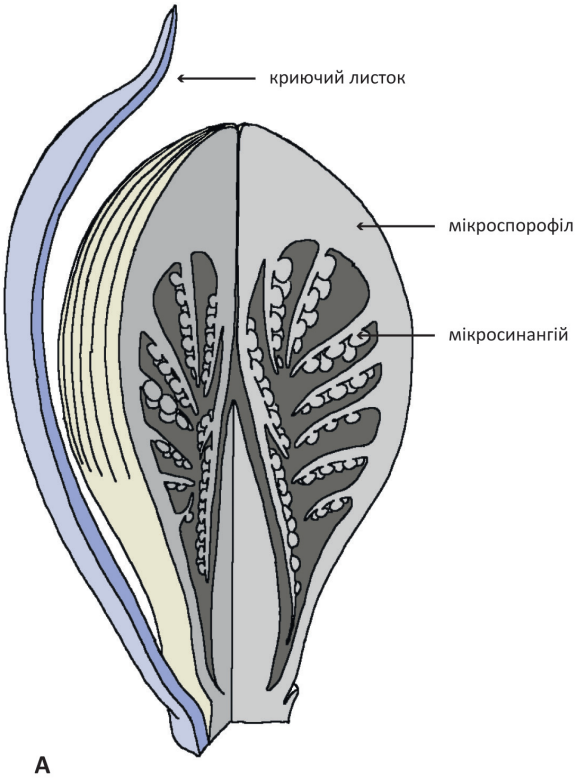
Порядок Nilsoniales Darrah містить 1 родину Nilsoniaceae Zimmerm. (>5 родів вимерлих рослин).

Порядок Zamiales Burnett (incl. Dioales Doweld) містить 1 родину Zamiaceae Horan. (incl. Boweniaceae D.W. Stewenson, Encephalartaceae A. Schenk, Dioaceae Doweld та Stangeriaceae A. Schenk) та 9 сучасних родів.

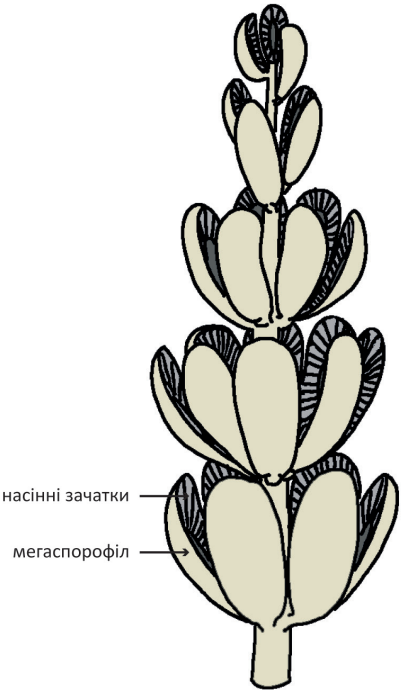
Клас Cycadeoideopsida Scott (= Bennettitopsida Engler; вимерлі) – стебла були представлені вкороченими масивними або звичайними стовбурами із сильно вираженою паренхімою серцевини. Мікроспорофіли й мегаспорофіли були зібрані в окремих одностатевих стробілах або в одному двостатевому. Стробіли були оточені численними листками – періантієм. Насінні зачатки численні з ніжками (аналоги спорангіофорів) та розвинутими пилковими камерами. Насінини були без ендосперму, замість якого запасаючу функцію виконували дві м'ясисті сім'ядолі.

Порядок Cycadeoideales Berry (= Bennettitales J.H. Schaffn.) містить 5 родин викопних рослин: Westersheimiaceae Němejc (1 рід); Sturianthaceae Doweld (1 рід); Williamsoniaceae (Carruthers) Nathorst (>5 родів); Cycadeoideaceae R. Br. ex G.R. Wieland (= Bennettitaceae Potonié; ~10 родів) та Williamsoniellaceae Nakai (2 роди).

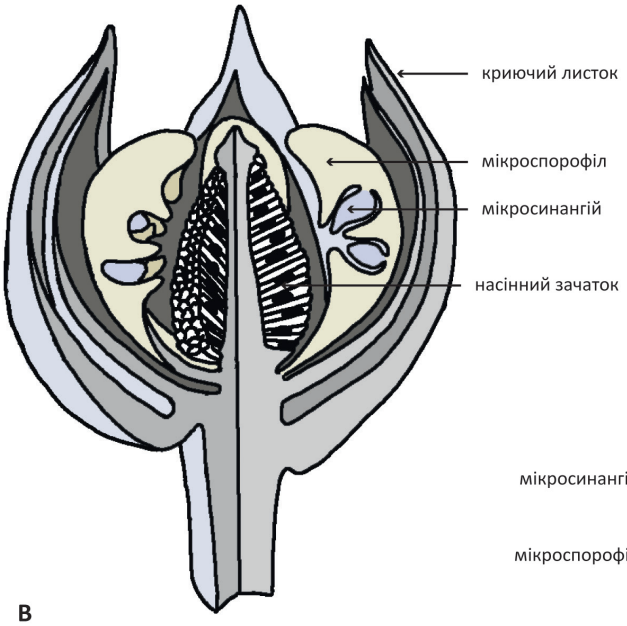
Рис. 127. Репродуктивні структури деяких викопних представників класу Cycadeoideopsida: **А** – мікростробіл *Cycadeoidea* sp.; **Б** – мегастробіл *Fredlindia fontifructus* Anderson et Anderson; **В** – двостатева фруктифікація *Williamsoniella* sp.; **Г** – чоловіча фруктифікація *Weltrichia sol* Harris. ▸


криючий листок
мікроспорофіл
мікросинангій

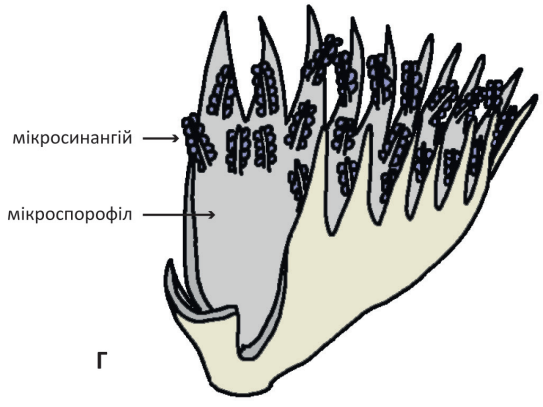
А


насінні зачатки
мегаспорофіл

Б


криючий листок
мікроспорофіл
мікросинангій
насінний зачаток

В


мікросинангій
мікроспорофіл

Г

162. Cycadaceae

Таксономічний склад: 20 видів, 1 сучасний рід.

Основні роди: *Cycas* L.

Поширення та екологія: У тропічних і субтропічних регіонах Африки, Мадагаскара, Північної Азії, Малайзії, Австралії й Полінезії в лісах та саванах.

Загальна характеристика: Дводомні пальмоподібні рослини з нерозгалуженим стовбуром від 2 до 15 (20) м, укритим залишками відмерлих листків, і з розлогою кроною. Рідше ці рослини подібні на папороті з вкороченим пагоном.

Коренева система представлена масивним головним і бічними коренями і/або сукупністю додаткових коралоподібних, м'ясистих та довгих коренів, які формують симбіоз із цианобактеріями.

Стебло представлене прямим стовбуром або вертикальним вкороченим кореневищем, щільно вкрите основами відмерлих листків і/або лускоподібними катафілами, що захищають під час пожеж. У пазухах листків формуються бруньки, що можуть давати початок виводковим тільцям. Стебло містить еустелу з кільця численних дрібних провідних пучків або ж суцільне кільце провідних тканин зі слабко вираженою ксилемою. Інколи закладається кілька провідних кілець, одне в одному, формуючи поліциклічну еустелу. Окрім того, у серцевині часто є додаткові дрібні провідні пучки. Паренхіма серцевини та кора зазвичай дуже добре розвинуті, містять багато крохмалю й численні слизові канали.

Листки здебільшого великі, пірчастоскладні, вайєподібні трофофіли, а також дрібні, лускоподібні, густо опушені катафіли. Листкорозміщення спіральне. Кільця катафілів здебільшого чергуються з кільцями трофофілів. Молоді листки скручені в завиток на кшталт папоротевих. Окремі листочки зазвичай із єдиною центральною жилкою, оточеною трансфузійною тканиною. Для черешків характерний особливий Ω-подібний тип розташування облямованих провідних пучків.

Мікроспорофіли спірально розташовані в щільних видовжених мікростробілах. *Мікроспорангії* розвиваються на абаксіальній поверхні мікроспорофілів. *Пилкові зерна* без повітряних камер, одноапертурні, переносяться комахами або вітром.

Мегаспорофіли частково нагадують за формою молоді трофофіли, але густо опушені та не фотосинтезують, розмежовані на нижню фертильну і верхню стерильну (може нести листочки, шипики або бути вкороченою й редукованою) ділянки. Мегаспорофіли вільно зібрані на верхівці пагона і не утворюють стробілів.

Насінних зачатків від 2 до 8, розташованих латерально при основі мегаспорофілів. Насінні зачатки досягають 7 см і є найбільшими серед насіннєвих рослин.

Насінини овальні або яйцеподібні, крупні, соковиті, яскраво забарвлені (червоні, рожеві, оранжеві), накопичують нейротоксини БММА та циказин, переносяться тваринами і морськими течіями. Сім'ядолі дві, частково зрослі.

$x = 11$.

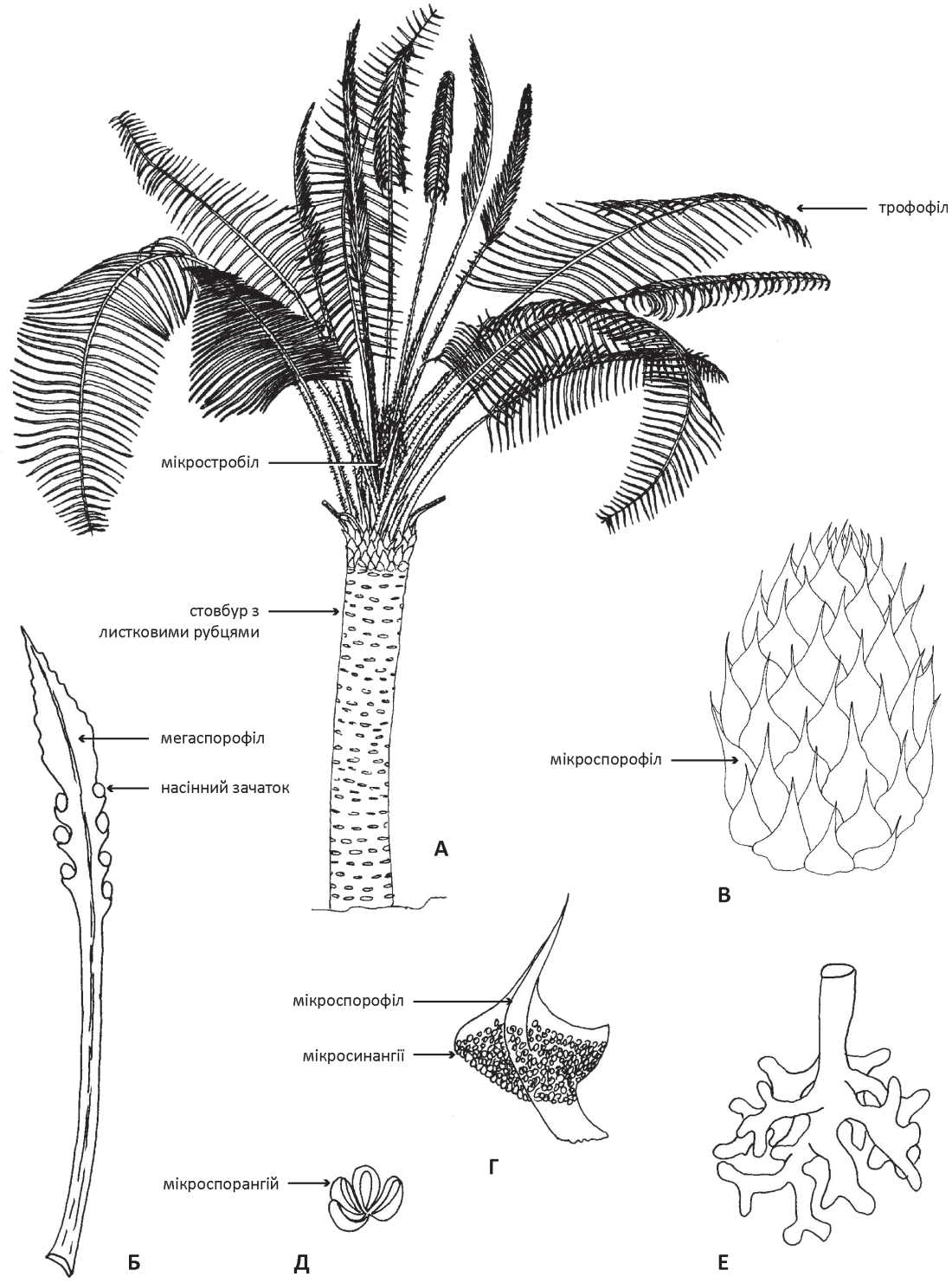


Рис. 128. *Cycas circinalis* L.: **А** – зовнішній вигляд; **Б** – мегаспорофіл; **В** – мікростробіл; **Г** – мікроспорофіл; **Д** – мікросинангій, складений із 4 мікроспорангіїв; **Е** – фрагмент коралоподібного кореня.

163. Zamiaceae

Таксономічний склад: 110 видів, 9 родів

Основні роди: *Encephalartos* Lehm., *Zamia* L., *Macrozamia* Miq., *Lepidozamia* Lehm., *Ceratozamia* Brongn., *Dioon* Lindl., *Microcycas* (Miq.) DC., *Chigua* D.W. Stev., *Stangeria* T. Moore

Поширення та екологія: Наземні деревоподібні або папоротеподібні рослини, поширені у тропічних і субтропічних регіонах Південної та Північної Америки, Африки й Австралії.

Загальна характеристика: Дводомні пальмоподібні або папоротеподібні рослини до 20 м заввишки.

Корені – головний, бічні і/або коралоподібні додаткові. Корені м'ясисті й довгі, уражаються азотфіксуючими ціанобактеріями.

Стебло – прямий нерозгалужений (рідше слабкорозгалужений) стовбур або підземне вертикальне кореневище. Стовбур укритий основами опалих листків і численними катафілами. Паренхіма серцевини й кора добре розвинуті, крохмаломісткі. Наявні слизові канали. Стела – еустела або поліциклічна еустела. Серцевина може містити додаткові дрібні провідні пучки.

Листки крупні, пірчастоскладні вайєподібні трофофіли та дрібні лускоподібні катафіли. Молоді листки не закручені в завиток. Окремі листочки без вираженої центральної жилки, але із численними паралельними жилками. Для черешків характерний особливий Ω-подібний тип розташування облямованих провідних пучків.

Мікроспорофіли спірально розташовані в щільних мікростробілах, на абаксіальній поверхні несуть численні мікроспорангії.

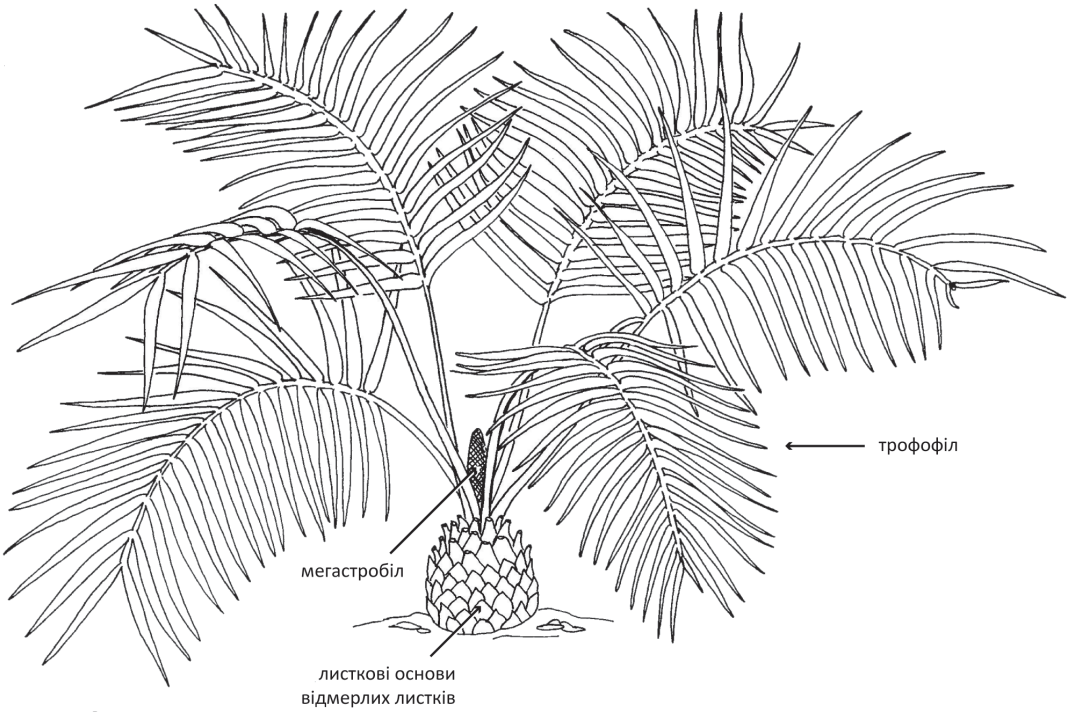
Пилкові зерна без повітряних камер, одноапертурні, переносяться комахами або вітром.

Мегаспорофіли щиткоподібні, спірально розташовані в щільних мегастробілах, несуть лише по два крупні насінні зачатки.

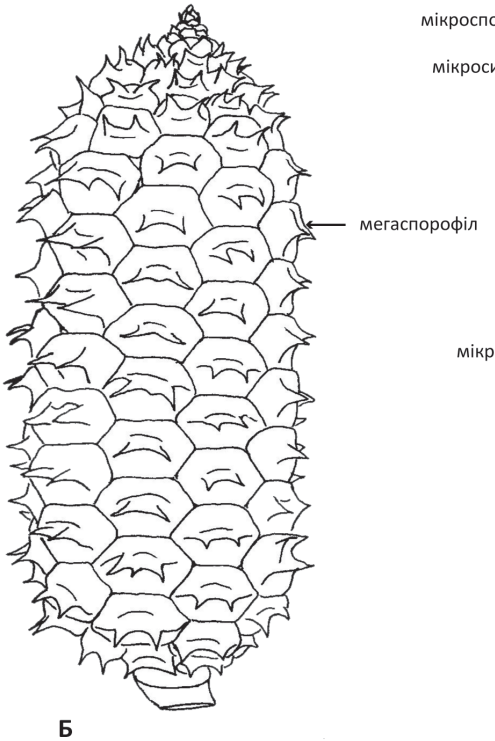
Насінини округлі, крупні (>2 см), соковиті, яскраво забарвлені (червоні, рожеві, оранжеві), накопичують нейротоксин циказин, переносяться переважно тваринами. Сім'ядолі дві.

x = 8, 9, 12, 13.

Рис. 129. *Ceratozamia mexicana* Brongn.: **А** – загальний вигляд; **Б** – мегастробіл; **В** – мегаспорофіл; **Г** – мікростробіл; **Д** – мікроспорофіл; **Е** – мікросинангій. ▸


трофофіл
мегастробіл
листкові основи
відмерлих листків

А


мегаспорофіл

Б

мікроспорофіл
мікросинангії

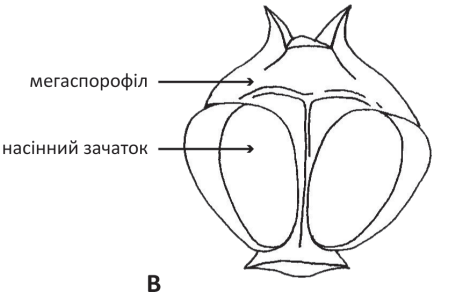
Д

мікроспорофіли

Г

мікроспорангій

Е


мегаспорофіл
насінний зачаток

В

164. Cycadeoideaceae (= Bennettitaceae)

Таксономічний склад: >10 видів, ~10 родів.

Основні роди: *Cycadeoidea* Buckland, *Monanthesia* Wieland ex Delevoryas

Поширення та екологія: Вимерлі пальмоподібні рослини мезозойської ери.

Загальна характеристика: Пальмоподібні рослини з масивним коротким стовбуром до 2 м заввишки.

Корені – головний, бічні і численні додаткові.

Стебло – масивний нерозгалужений або слабко розгалужений стовбур із потужно розвинутою паренхімою серцевини та товстою корою. Наявні численні смоляні канали. Провідна система – ендархна еустела.

Листки спірально розташовані, крупні, пірчастоскладні, вайєподібні трофофіли, а також дрібні, лускоподібні катафіли.

Стробіли двостатеві, із м'ясистою віссю (аналог квітколожа) та власною короткою ніжкою (аналог квітконіжки), при основі вкриті обгорткою з густо опушених листків періантія (аналог оцвітини), несуть мікроспорофіли і численні насінні зачатки, розташовані між щільними стерильними лусками. У деяких представників стробіли й основи листків були частково або повністю занурені у тканину розрослого стебла, тому лише після розпускання стробіла його елементи випиналися назовні.

Міжнасіннєві луски булавоподібної форми з розширеними гексагональними голівками-щиками, що щільно змикаються, захищаючи насінні зачатки.

Численні *насінні зачатки* (редуковані мегаспорофіли) і міжнасіннєві луски вкривали всю верхню ділянку осі стробіла, тоді як мікроспорофіли розташовувалися нижче, перед періантієм.

Мікроспорофіли складно організовані, представлені перетинчастими утворами, на перетинках яких розташовуються численні мікроспорангії.

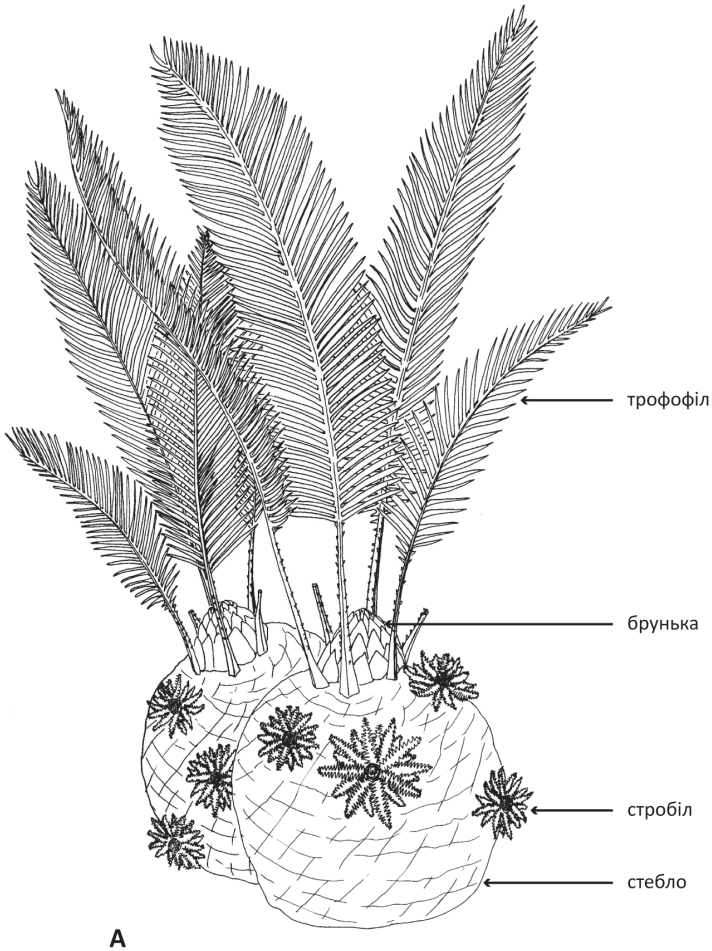
Пилкові зерна крупні (до 90 мкм), очевидно переносилися комахами.

Мегаспорофіли редуковані, представлені довгою ніжкою, на якій розташовується насінний зачаток із довгою мікропілярною трубкою, що виступає над міжнасіннєвими лусками.

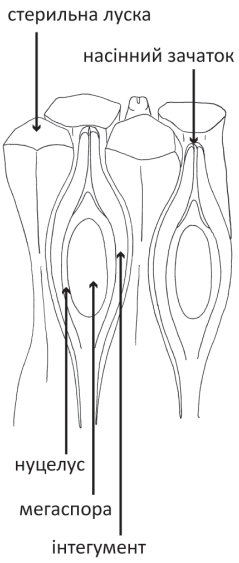
Насінини дрібні, без ендосперму, замість якого запасну функцію виконували дві великі м'ясисті сім'ядолі.

x = ?.

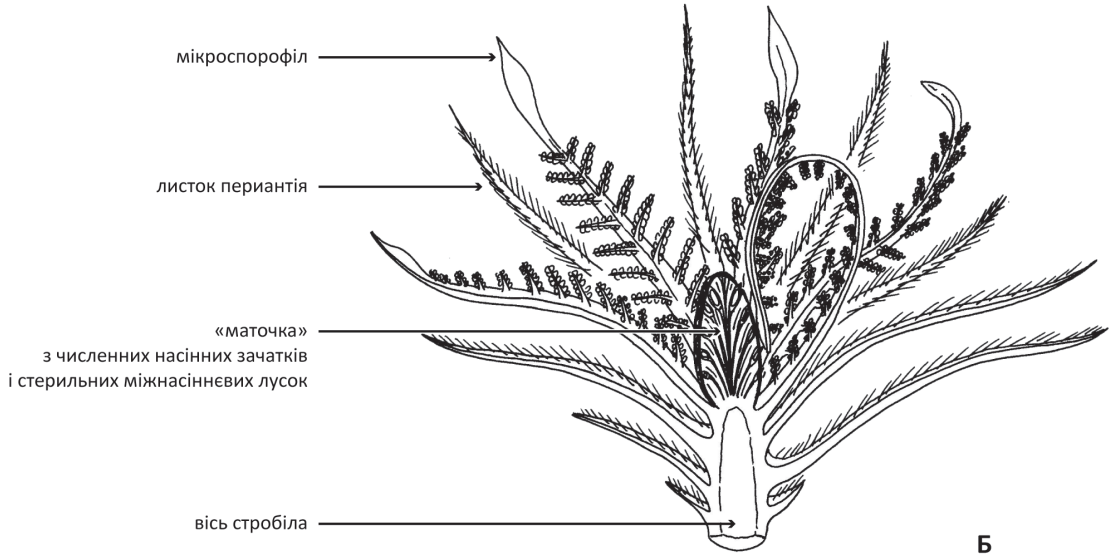
Рис. 130. А – загальний вигляд *Cycadeoidea marshiana* Buckland; **Б** – реконструкція двостатевого стробіла *C. ingens* Buckland; **В** – фрагмент «маточки» з насінними зачатками і стерильними лусками. ▸


трофофіл
брунька
стробіл
стебло

А


стерильна луска
насінний зачаток
нуцелус
мегаспора
інтегумент

В


мікроспорофіл
листок периантія
«маточка»
з численних насінних зачатків
і стерильних міжнасіннєвих лусок
вісь стробіла

Б

165. Ginkgophyta (гінкгові)

Таксономічний склад: ~90 видів, ~25 родів, 4 родини, 3 порядки, 1 клас.

Поширення та екологія: Вимерлі представники, які домінували у юрський період і формували обширні ліси в субтропічних та помірних широтах, здебільшого в Північній півкулі. Перші знахідки відомі з Пермі. Єдиний сучасний представник (*Ginkgo biloba* L.) широко інтродукується, але, очевидно, мав природний ареал у горах Східного Китаю.

Загальна характеристика: Дводомні або однодомні листопадні дерева до 30 м заввишки.

Коренева система добре розвинута, із головного та бічних коренів. Корені відрізняються наявністю особливої апікальної пластинки, складеної з кількох ініціалей.

Стебла представлені прямими потужними стовбурами й розвинутою системою бічних гілок, які формують пірамідальну крону. Паренхіма серцевини слабко виражена, основну масу стовбура займає деревина. Стебло не містить смоляних каналів, натомість відрізняється наявністю широких паренхімних променів. Апекси пагонів також відрізняються пластинкою з кількох ініціалей. Провідна система – ендархна еустела.

Листки розташовуються на вкорочених (брахібласти) і видовжених (ауксобласти) пагонах. Листки 2-8-лопатеві, черешкові або сидячі, із вираженим дихотомічним віялоподібним жилкуванням листкової пластинки, відрізняються базовим двопучковим живленням.

Мікроспорофіли редуковані, представлені вкороченою ніжкою, на якій розміщується 2-4 мікроспорангії. Численні мікроспорофіли спірально розташовані в сережкоподібних мікростробілах, що, у свою чергу, розташовуються на брахібластах.

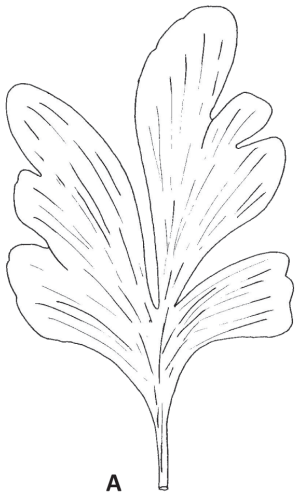
Мегаспорофіли редуковані, представлені вкороченою або видовженою ніжкою, на якій розміщується єдиний насінний зачаток. Мегаспорофіли розташовуються спірально на видовженій осі мегастробіла або ж, у разі редукції їхньої кількості, можуть бути розміщені по два або поодиноко на верхівці осі мегастробіла.

Насінні зачатки анатропні або ортотропні.

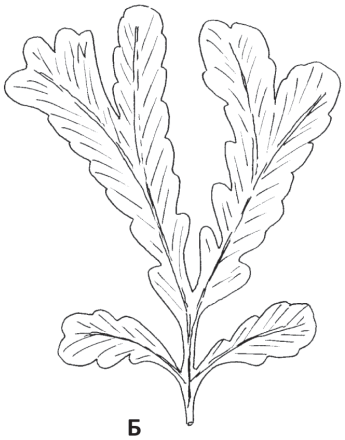
Насінини крупні, соковиті, яскраво забарвлені, із вираженим ендоспермом та 2-3 сім'ядолями.

Проростання підземне.

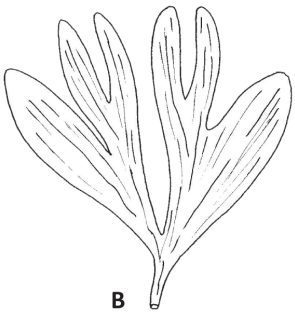
Рис. 131. Листки деяких викопних представників Ginkgophyta і суміжних груп: **А** – *Kerpia macroloba* Naugolnykh (Ginkgoaceae); **Б** – *Psygmophyllum expansum* (Brongn.) Schimper (Psygmophyllaceae Zalessky emend. Naugolnykh); **В** – *Karkenia incurva* Archangelsky (Karkeniaceae); **Г** – *Ginkgo adianthoides* (Unger) Heer (Ginkgoaceae); **Д** – *G. yimaensis* Zhou et Zhang (Ginkgoaceae); **Е** – *Baiera polymorpha* Samylina (Karkeniaceae Krassilov); **Є** – *B. furcata* Lindley et Hutton (таксономічне положення достеменно не встановлено); **Ж** – *Yimaia hallei* (Sze) Zhou et Zhang (Yimaiaceae); **З** – *Sphenobaiera uninervis* Samylina (Peltaspermaceae Pilg. et Melchior); **И** – *S. longifolia* (Heer) Florin (Peltaspermaceae Pilg. et Melchior). ▸



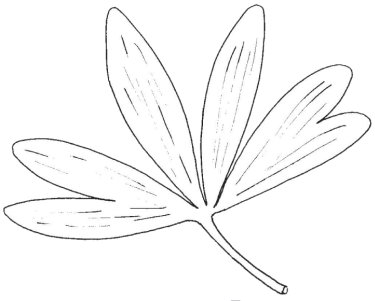
А



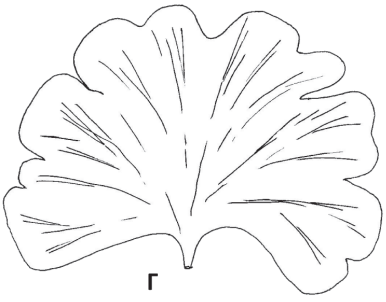
Б



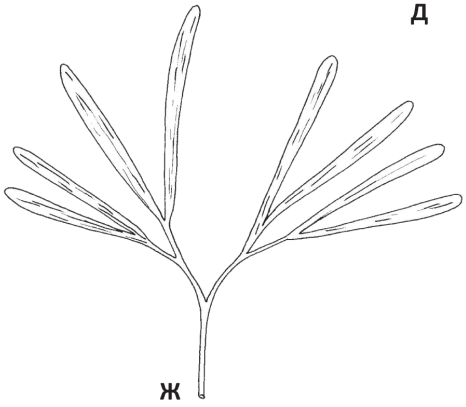
В



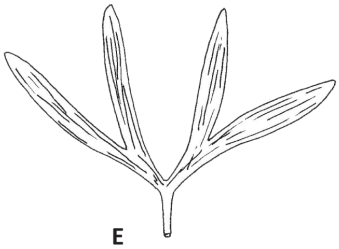
Д



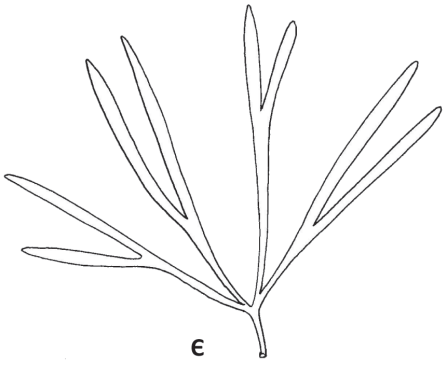
Г



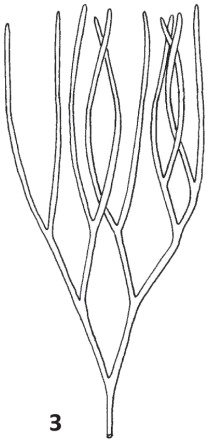
Ж



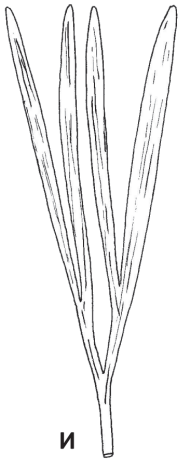
Е



Є



З



И

166. Таксономія Ginkgophyta

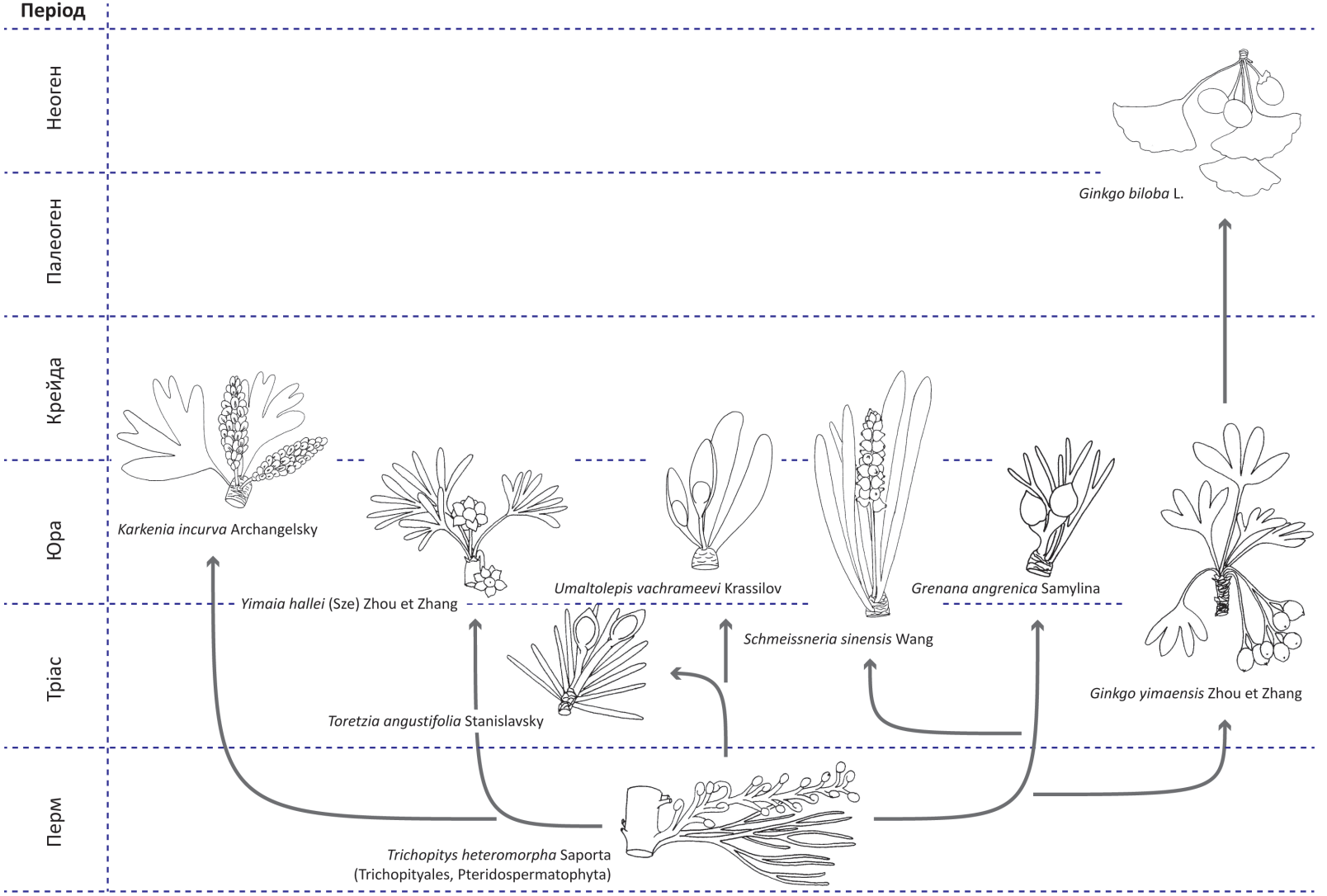
Відділ Ginkgophyta Bessey містить єдиний **клас Ginkgoopsida** Engler і 3 порядки: Karkeniales, Umaltolepidales та Ginkgoales (Doweld 2001; Наугольных 2002; Zhou 2005, 2007, 2009; Christenhusz *et al.* 2011b).

Порядок Karkeniales Doweld представлений виключно вимерлими деревними рослинами, які належать до двох родин: Karkeniaceae Krassilov (= Sphenobaieraceae X. Yang; ~10 родів, ~20 видів) та Yimaiaceae Z. Zhou (1 рід, ~10 видів). Рослини відрізнялися наявністю численних насінних зачатків, що сиділи на видовженій осі мегастробіла. У представників родини Karkeniaceae насінні зачатки (~100 на стробіл) мали довгі вигнуті ніжки (редуковані мегаспорофіли), за рахунок чого мали вигляд анатропних. У представників родини Yimaiaceae насінні зачатки (до 10 на стробіл) були сидячими ортотропними і лише при дозріванні насінин викручувалися.

Порядок Umaltolepidiales Doweld представлений виключно вимерлими деревними рослинами, які належать до єдиної родини Umaltolepidiaceae F. Stanislawski emend Z. Zhou (інколи виокремлюють іще родину Toretziaceae F. Stanislawski) із 3 родами (~26 видів). Рослини відрізнялися поодинокими інвертованими (анатропними) сидячими насінними зачатками, що розміщувалися на кінці редукованої осі стробіла в пазусі єдиного сидячого криючого листка (приквітка, залишок періантія). Приквітка була овальною цільнокраєю або ж інколи дволопатевою.

Порядок Ginkgoales Goroshankin представлений єдиною родиною Ginkgoaceae Engler, яка містить понад 10 родів із більш як 30 викопними й лише 1 сучасним реліктовим видом *Ginkgo biloba* L. Ці рослини відрізняються двома анатропними насінними зачатками з вкороченими ніжками, розміщеними на верхівці осі стробіла (інколи трапляються випадки багатонасінного стробіла, у якому розвивається до 10 насінних зачатків).

Рис. 132. Морфогенез генеративних структур Ginkgophyta згідно із Zhou (2005) зі змінами. ▸


Період
Неоген
Палеоген
Крейда
Юра
Тріас
Перм
Ginkgo biloba L.
Karkenia incurva Archangelsky
Yimaia hallei (Sze) Zhou et Zhang
Umaltolepis vachrameevi Krassilov
Schmeissneria sinensis Wang
Grenana angrenica Samylina
Ginkgo yimaensis Zhou et Zhang
Toretzia angustifolia Stanislavsky
Trichopitys heteromorpha Saporta
(Trichopityales, Pteridospermatophyta)

167. Ginkgoaceae

Таксономічний склад: >30+1 вид, >10 родів.

Основні роди: *Ginkgo* L.

Поширення та екологія: Вимерлі юрські, а також сучасні реліктові дерева, які широко інтродукуються (природний ареал у горах Східного Китаю).

Загальна характеристика: Дводомні листопадні дерева до 30 м заввишки.

Коренева система добре розвинута, складена із головного та бічних коренів. Молоді корені диархні, старі – тетрархні або гексархні. Корені й пагони вирізняються наявністю особливої апікальної пластинки, складеної з кількох ініціалей.

Стебла представлені прямими потужними стовбурами та розвинутою системою бічних гілок, які формують пірамідальну крону. У старих дерев крона набуває розлогих обрисів. Паренхіма серцевини слабко виражена, основну масу стовбура займає деревина з широкими паренхімними променями. Стебло не містить смоляних каналів. Провідна система – ендархна еустела.

Листки розташовуються на брахібластах (фертильні) та ауксобластах (стерильні). Листки мінливої форми, але здебільшого дволопатеві, черешкові, із вираженим дихотомічним віялоподібним жилкуванням листкової пластинки. Листки розвиваються з бруньок, укритих криючими лусками – катафілами. При основі в черешок входить лише два провідні пучки.

Мікроспорофіли редуковані, представлені вкороченою ніжкою, на якій розміщується 2-4 мікроспорангії. Численні мікроспорофіли спірально розташовані в сережкоподібних мікростробілах, що, у свою чергу, розташовуються на брахібластах чоловічих дерев.

Пилкові зерна без повітряних камер.

Мегаспорофіли редуковані, представлені вкороченою ніжкою, на якій розміщується єдиний насінний зачаток. Мегаспорофіли розташовуються попарно на верхівках осей мегастробілів (трапляються випадки, коли кількість насінних зачатків сягає 10, тоді вони розташовуються спірально вздовж осі стробіла).

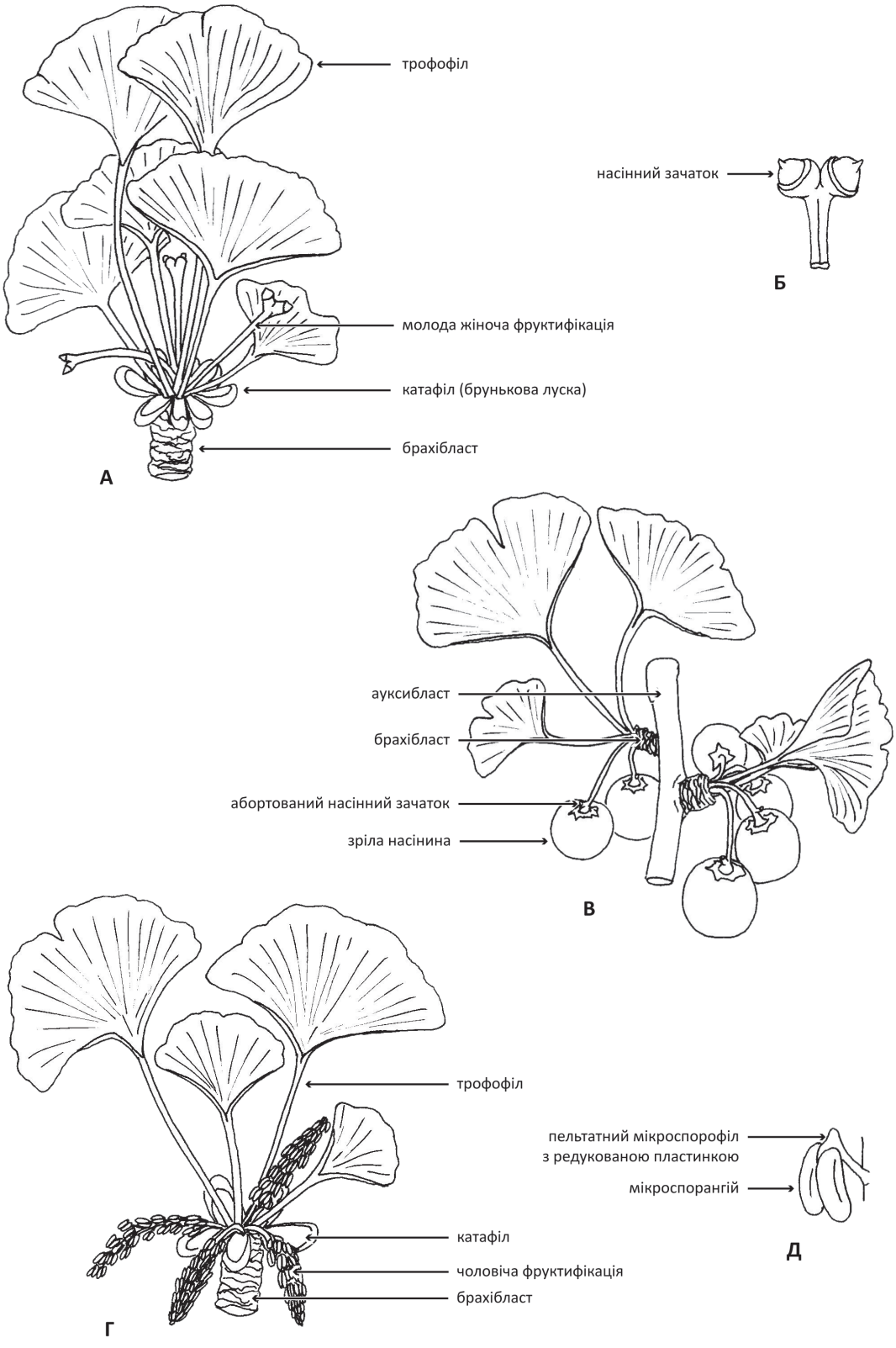
Насінні зачатки анатропні з пилковими камерами й унікальним двопучковим живленням. Із двох насінних зачатків дозріває зазвичай лише один і тільки після опадання насінини. Після запилення інтегумент диференціюється в тесту, складену з трьох шарів. Зовнішній шар (**екзотеста**) соковитий і називається **саркотестою**. Середній шар (**мезотеста**) твердий, формує кісточку зі склеренхімних клітин, називається **склеротестою**. Внутрішній шар – **ендотеста**, що має вигляд тонкої плівки й називається **пахітестою**.

Насінини крупні (~2,5 см у діаметрі), округлі, соковиті, яскраво забарвлені, із вираженим ендоспермом, їстівні.

Проростання підземне, при цьому сім'ядолі не залишають насінини (гіпогейне проростання).

$x = 12$. Наявні статеві хромосоми.

Рис. 133. *Ginkgo biloba* L.: **А** – пагін із 2 молодими жіночими фруктифікаціями; **Б** – фрагмент молодої жіночої фруктифікації; **В** – пагін зі стиглими насінинами; **Г** – пагін із чоловічими фруктифікаціями; **Д** – мікроспорофіл із 2 мікроспорангіями. ▸


трофофіл
молода жіноча фруктифікація
катафіл (брунькова луска)
брахібласт
А
насінний зачаток
Б
ауксибласт
брахібласт
абортований насінний зачаток
зріла насінина
В
трофофіл
катафіл
чоловіча фруктифікація
брахібласт
Г
пельтатний мікроспорофіл
з редукованою пластинкою
мікроспорангій
Д

168. Gnetophyta (гнетові)

Таксономічний склад: 105+~70 видів, 3+~20 родів, 3 родини, 3 порядки, 1 клас.

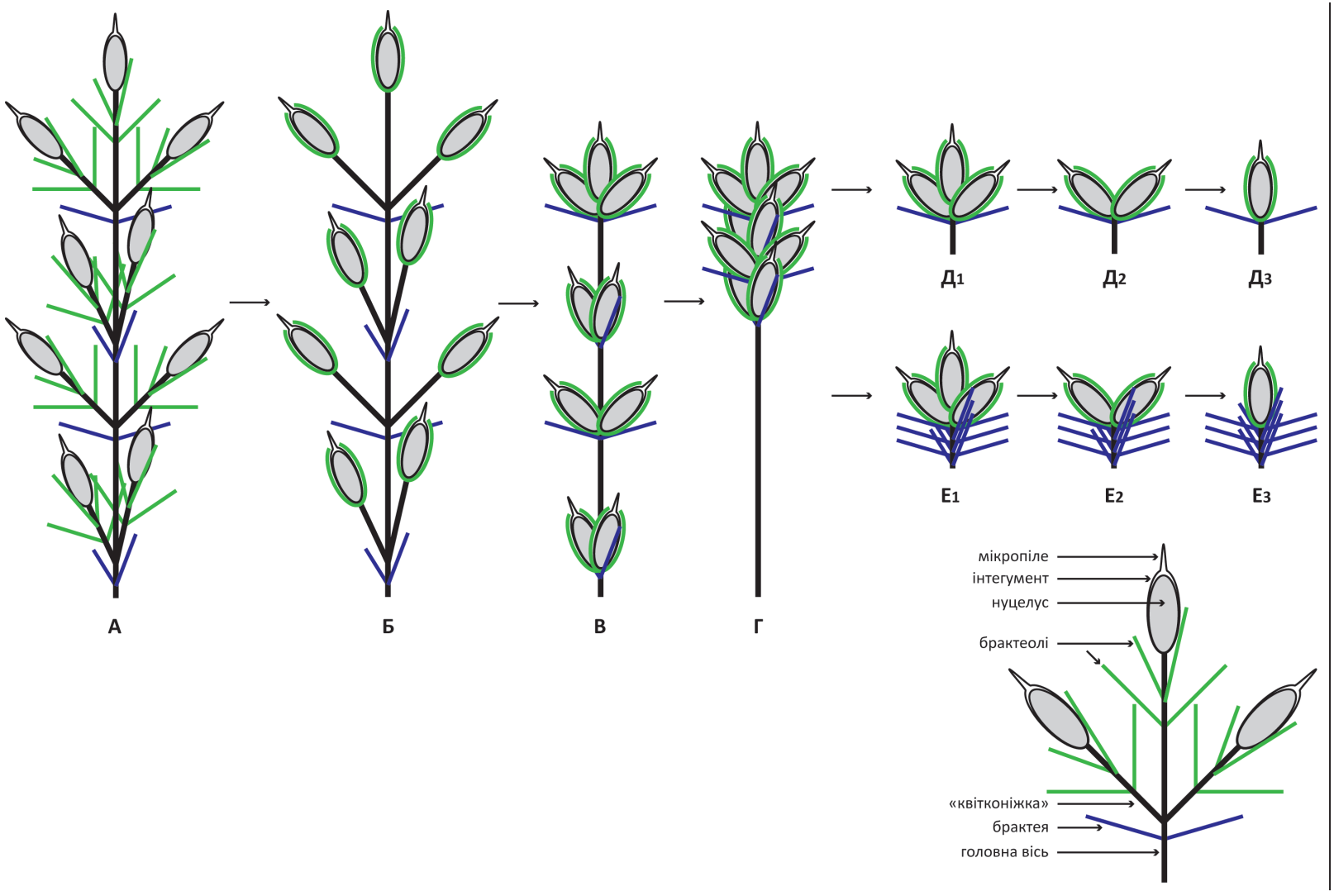
Поширення та екологія: Унікальна група викопних і сучасних реліктових голонасінних, здебільшого ендемічних, рослин, поширених у тропічних, субтропічних та помірних широтах.

Загальна характеристика: Дерева, кущі, ліани і трав'яні рослини, які поєднують у собі як просунуті (судини в деревині, складні генеративні структури у стробілах і псевдоподвійне запліднення), так і примітивні риси (відкрите розташування насінних зачатків, двожилкова іннервація листків, видовжена мікропілярна трубка, що секретує краплю рідини для полегшеного запліднення). Провідна система цих рослин представлена ендархною еустелою, а судини з простими перфораційними пластинками та облямованими порами. Мікроспорангії часто зрослі в синангії.

Цим рослинам властиві особливі двоядерні спермії (один спермій на одне пилкове зерно), причому одне з ядер може зливатися із черевцевою канальцевою клітиною (праобраз подвійного запліднення) або ж руйнуватися. Насінні зачатки з внутрішнім інтегументом, який формує довгу мікропілярну трубку, й одним або навіть двома зовнішніми інтегументами.

Усі рослини дводомні.

Рис. 134. Морфогенез жіночих репродуктивних органів Ephedraceae (згідно з Yang *et al.* (2013) зі змінами): **А** – насінні зачатки на довгих ніжках, супроводжуються парою навхрест супротивних брактеоль (вихідний архетип примітивних Gnetophyta); **Б** – насінні зачатки на довгих ніжках, укриті додатковим покривом брактеолярного походження (наприклад, *Siphonospermum simplex* Rydin et Friis); **В** – насінні зачатки сидячі, вкриті додатковим покривом брактеолярного походження (наприклад, *Chengia laxispicata* Yang, Lin et Wang); **Г** – насінні зачатки сидячі, вкриті додатковим покривом брактеолярного походження, міжвузля головної осі вкорочені (наприклад, *Liaoxia robusta* Rydin et al.); **Д** – редукована фруктифікація з 1, 2 або 3 насінними зачатками, розташованими в пазусі фертильних брактей (наприклад, *Ephedra carnosa* Yang et Wang, *E. archaeorhytidosperma* Yang et al., *E. hongtaoi* Wang et Zheng, *Gurvanella exquisita* Sun et al. та *G. dictyoptera* Krassilov); **Е** – редукована фруктифікація з 1, 2 або 3 насінними зачатками, розташованими в пазусі фертильних брактей, що супроводжуються кількома додатковими стерильними брактеями (наприклад, сучасні представники *Ephedra* L.). ▸


А
Б
В
Г
Д1
Д2
Д3
Е1
Е2
Е3
мікропіле
інтегумент
нуцелус
брактеолі
«квітконіжка»
брактея
головна вісь

169. Таксономія Gnetophyta

Відділ Gnetophyta Bessey містить єдиний **клас Gnetopsida** Eichler ex Kirpotenko і три порядки реліктових рослин: Gnetales, Ephedrales та Welwitschiales, які інколи розглядають як єдиний порядок Gnetales (Osborn *et al.* 1993; Doweld 2001; Dilcher *et al.* 2005; Taylor *et al.* 2009; Rydin & Friis 2010; Christenhusz *et al.* 2011b).

Порядок Gnetales Luerss. містить єдину родину Gnetaceae Blume з єдиним сучасним родом *Gnetum* L. (30-35 видів) та численними викопними представниками (Yang *et al.* 2013). Це дводомні, здебільшого тропічні, ліани, кущі та дерева з навхрест супротивно розташованими широкими простими черешковими листками із сітчастим жилкуванням. Мікростробіли видовжені, несуть ряди попарно зрослих лусок, у пазусі яких розташовуються чоловічі репродуктивні структури, складені з пари зрослих листків періантія й **антерофора** (ніжки, що несе 2-4 мікроспорангії). При основі мікростробіли можуть бути стерильні, а на верхівці мають коротку ділянку з редукованими мегаспорофілами. Мегастробіли представлені видовженими осями, на яких розташовуються сидячі насінні зачатки. Насінні зачатки часто мають три інтегументи, рідше два, внутрішній із яких формує довгу мікропілярну трубку. Насінини із соковитою саркотестою.

Порядок Ephedrales Dumort. містить єдину родину Ephedraceae Dumort. із єдиним сучасним родом *Ephedra* L. (69 видів) та кількома родами викопних рослин (Yang 2014). Порядок представлений дводомними, здебільшого ксероморфними кущами, рідше ліанами й низькорослими деревами до 5 м заввишки, приуроченими до помірних широт. Рослини відрізняються сильно розгалуженими пагонами з дрібними зрослими лускоподібними листками, а також складно організованими репродуктивними структурами на кшталт вельвічії, зібраними у стробіли. Окрім того, для цих рослин характерні особливі алкалоїди **ефедрин** та **псевдоефедрин**. Насінини шкірясті, яскраво забарвлені.

Порядок Welwitschiales Reveal містить родину Welwitschiaceae Caruel із сучасним родом *Welwitschia* Hook. f. (єдиний вид *W. mirabilis* Hook. f.) та кількома викопними родами (Dilcher *et al.* 2005). Унікальні дводомні трав'яні рослини із вкороченим пагоном, на якому розвивається дві пари нижніх лускоподібних та одна пара верхніх стрічкоподібних листків, що неперервно наростають своїми основами впродовж усього життя рослини (до 2000 років). Мікростробіли шишкоподібні, несуть навхрест супротивні луски, у пазухах яких розташовуються складні генеративні структури. Ці структури представлені 4 лускоподібними криючими листками, які оточують трубку з редукованим насінним зачатком усередині. Від трубки відходять 6 антеридіофорів, що несуть по 3 зрослі мікроспорангії (**синангії**). Мегастробіли шишкоподібні з навхрест супротивно розташованими лускатими листками, у пазухах яких розвиваються сидячі насінні зачатки з довгими мікропілярними трубками, що під час запліднення ростуть назустріч пилковим трубкам. Насінини сухі, дволопатеві.

Окрім того, до відділу Gnetophyta відносять низку викопних родів, які включають до 100 гнетоподібних палеотаксонів невизначеного положення.

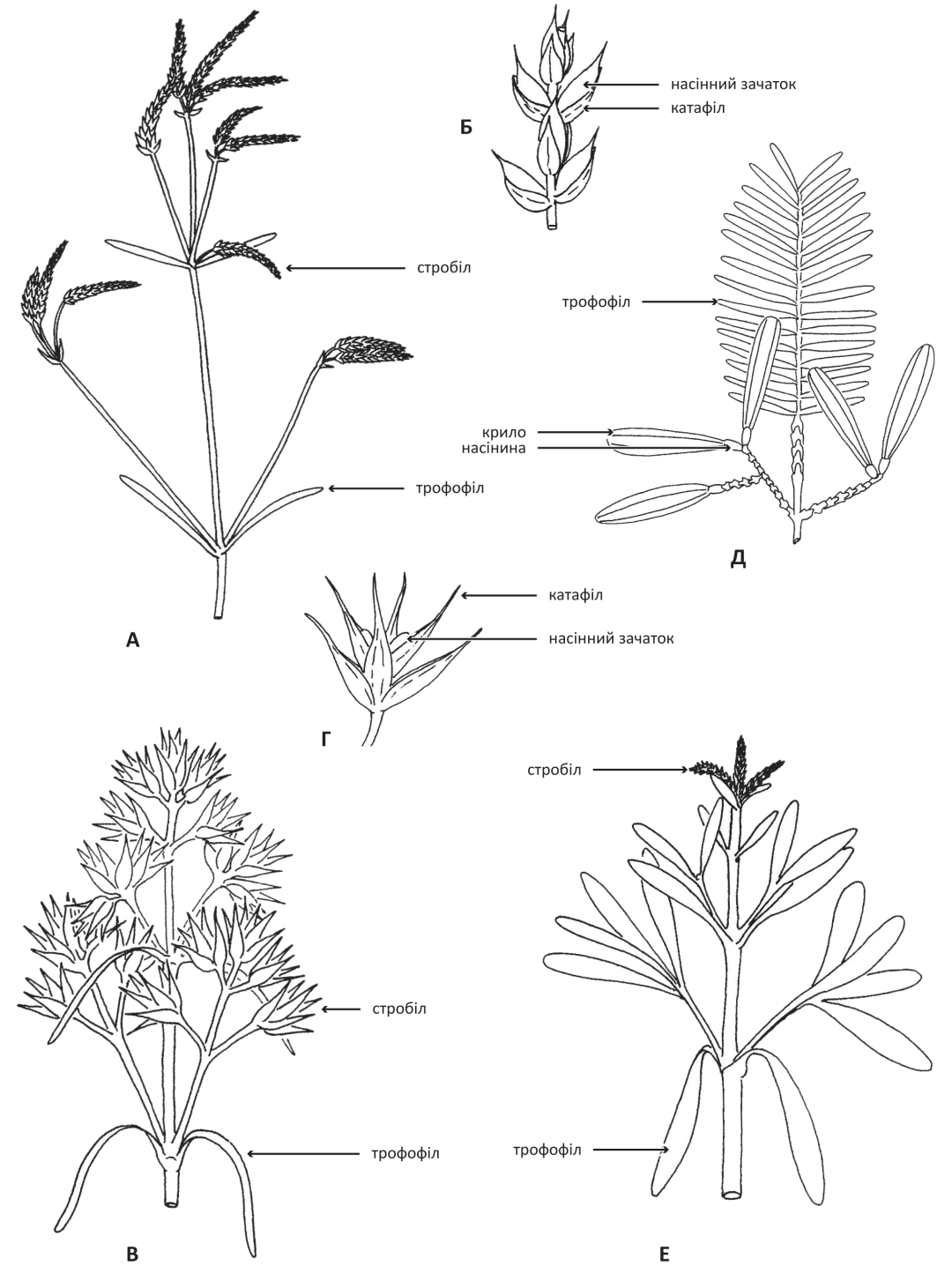


Рис. 135. Викопні представники Gnetophyta: загальний вигляд (**А**) і фрагмент стробіла (**Б**) *Chengia laxispicata* Yang, Lin et Wang згідно з Yang *et al.* (2013) зі змінами; загальний вигляд (**В**) і фрагмент стробіла (**Г**) *Liaoxia chenii* Cao et S.Q. Wu emend. Rydin, S.Q. Wu et Friis згідно з Rydin (2006) зі змінами; **Д** – фрагмент пагона *Dechellyia gormanii* Ash згідно з Ash (1972); **Е** – фрагмент пагона *Drewria potomacensis* Crane et Upchurch згідно з Crane & Upchurch (1987).

170. Gnetaceae

Таксономічний склад: 30-35 видів, 1 сучасний рід.

Основні роди: *Gnetum* L.

Поширення та екологія: Тропічні регіони Африки, Південної Америки і Південно-Східної Азії.

Загальна характеристика: Дводомні, рідко однодомні, рослини. Здебільшого тропічні ліани, але також є кущі та дерева. Коренева система складається із головного і додаткових коренів.

Стебло в'юнке, містить судини й ситоподібні трубки з клітинами-супутницями. Бічні пагони двох типів – брахібласти (із вкороченими міжвузлями) та ауксобласти (із видовженими міжвузлями).

Листки прості, черешкові, крупні, від округлих до ланцетоподібних. Жилкування сітчасте або пірчасте. Листкорозміщення навхрест супротивне. Трофофіли розташовуються здебільшого на брахібластах, а на ауксобластах листки здебільшого редуковані, лускоподібні.

Мікростробіли довгі, розташовуються поодиноко або по 2-3 в пазусі пари зрослих лусок. Мікростробіли несуть 10-25 рядів зрослих лусок (приквіток), у пазусі яких кільчасто розташовуються чоловічі репродуктивні структури (2 зрослі луски періантія й антерофор з (1)2-4 мікроспорангіями).

Пилкові зерна округлі, із шипастою поверхнею.

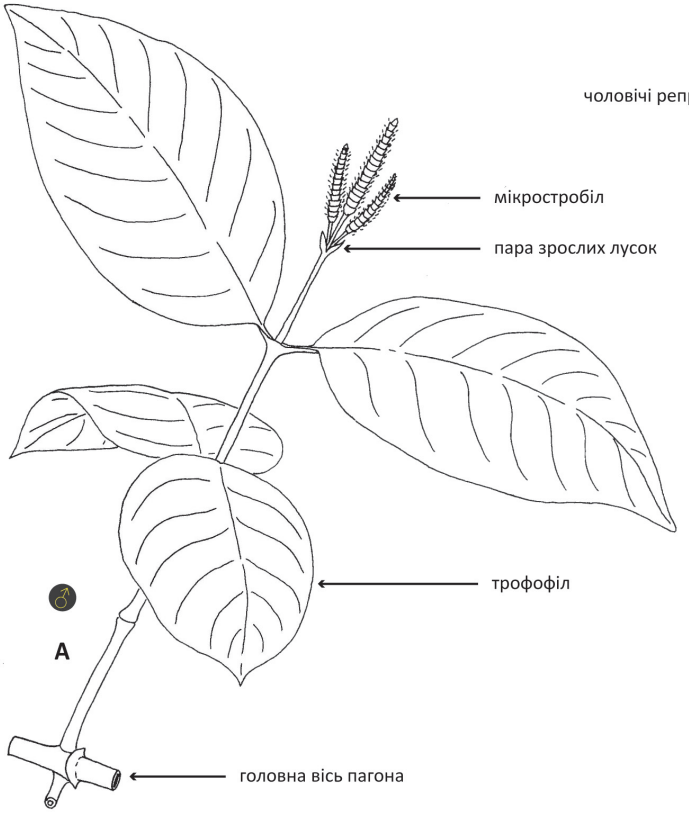
Мегастробіли представлені видовженими осями, на яких у пазухах зрослих приквіток кільчасто розташовуються численні сидячі (або на коротких ніжках) насінні зачатки.

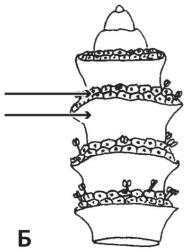
Насінні зачатки мають два основні інтегументи (внутрішній формує довгу мікропілярну трубку), а також додатково третій зовнішній інтегумент із повністю зрослих і щільно прилягаючих листків періантія. Періантій має латексні вмістилища.

Насінини крупні, соковиті, поширюються птахами.

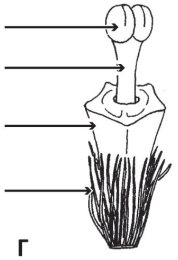
x = 11.

Рис. 136. *Gnetum latifolium* Blume: **А** – фрагмент пагона чоловічої рослини; **Б** – фрагмент мікростробіла; **В** – розпрепарована молода чоловіча репродуктивна структура; **Г** – зріла чоловіча репродуктивна структура; **Д** – фрагмент пагона жіночої рослини; **Е** – фрагмент мегастробіла; **Є** – жіноча репродуктивна структура (насінний зачаток); **Ж** – частковий поздовжній переріз через насінний зачаток; **З** – поздовжній переріз через зрілу насінину. ▸

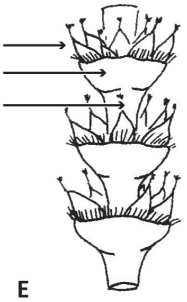

мікростробіл
пара зрослих лусок
трофофіл
головна вісь пагона
А


чоловічі репродуктивні структури
зрослі приквітки
Б

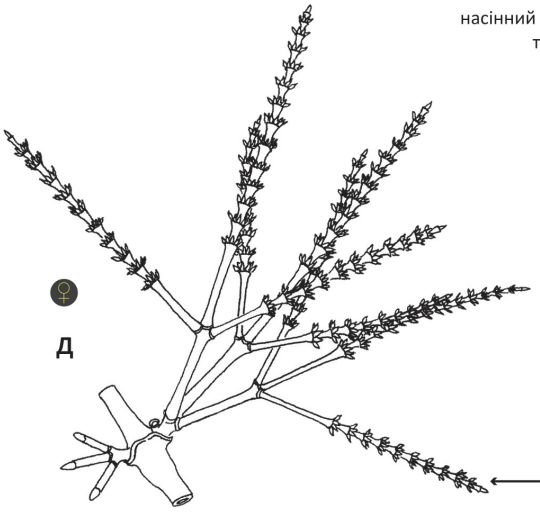
В

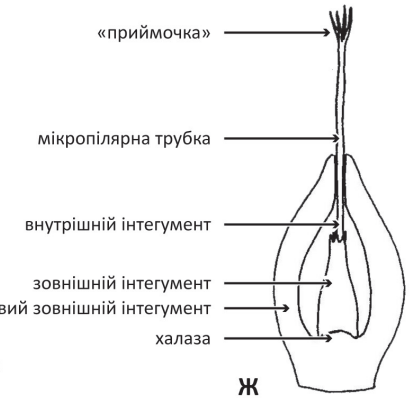

мікроспорангій
антерофор
періантій
трихоми
Г

мікропілярний канал
додатковий покрив насінини
первинний ендосперм
зародок
халаза
З


жіночі репродуктивні структури
зрослі приквітки
вісь стробіла
Е

мікропілярна трубка
насінний зачаток
трихоми
Є


мегастробіл
Д


«приймочка»
мікропілярна трубка
внутрішній інтегумент
зовнішній інтегумент
додатковий зовнішній інтегумент
халаза
Ж

171. Ephedraceae

Таксономічний склад: 69 видів, 1 сучасний рід.

Основні роди: *Ephedra* L.

Поширення та екологія: Рослини поширені в помірних широтах по всьому світу, приурочені до ксеротермних оселищ, пустель і степів, також трапляються в Гімалаях та Андах.

Загальна характеристика: Дводомні рослини, переважно кущі, рідше ліани або невисокі дерева до 5 м заввишки.

Головний корінь поступово відмирає і його заміщують придаткові.

Стебло сильно розгалужене, із кільчастим розміщенням бічних гілок, у дерев представлене стовбуром до 30 см у діаметрі, із поздовжніми борозенками (на кшталт хвощів), зазвичай фотосинтезуюче. У багатьох представників є кореневище, від якого відходять численні надземні пагони. Деревина містить судини з облямованими порами, смоляних каналів немає.

Листки редуковані, лускоподібні, зрослі при основі у спільну піхву, швидко опадають, лише з двома паралельними жилками. У пазухах листків розташовуються бруньки. Мікростробіли супротивно або кільчасто розташовані в пазухах лусок (катафілів) і формують «суцвіття».

Мікростробіли представлені 2-8 парами приквіток, нижні з яких стерильні, а верхні оточують поодинокі або парні чоловічі репродуктивні структури (2 луски періантія й антерофор із 2-10(15) мікроспорангіями).

Пилкові зерна борозенчасті, без повітряних мішків, переносяться вітром, рідше – комахами.

Мегастробіли супротивно або кільчасто розташовані в пазухах парних лусок і також формують «суцвіття». Мегастробіли представлені 2-10 парами навхрест супротивно розташованих приквіток, верхня пара з яких оточує 1 або 2 насінні зачатки. *Насінні зачатки* з 2 інтегументами.

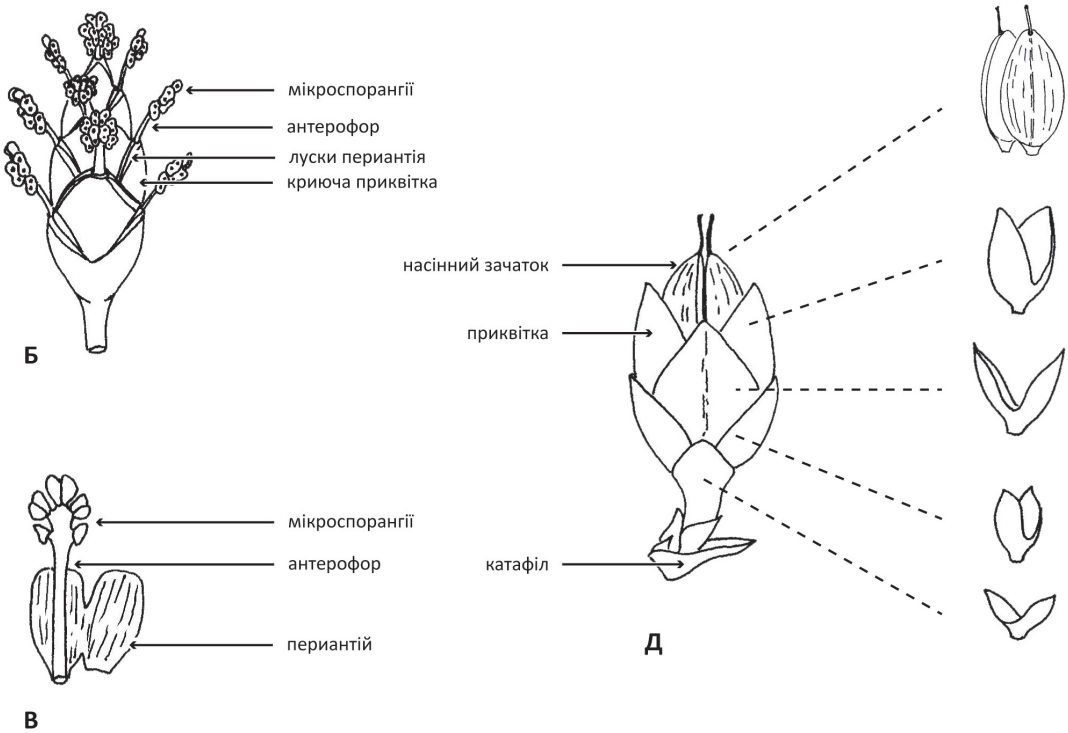
Насінини шкірясті, від жовтих до темно-коричневих, із 2 сім'ядолями, поширюються вітром або птахами.

Рослини містять алкалоїди ефедрин та псевдоефедрин.

$x = 7$.

Рис. 137. *Ephedra antisyphilitica* Berland. ex C.A. Mey.: **А** – фрагмент пагона чоловічої рослини; **Б** – мікростробіл; **В** – розпрепарована чоловіча генеративна структура; **Г** – фрагмент пагона жіночої рослини; **Д** – мегастробіл. ▸

мікростробіл
катафіл
вісь «суцвіття»
мегастробіл
катафіл
вісь «суцвіття»
А
Г


мікроспорангії
антерофор
луски періантія
криюча приквітка
Б
мікроспорангії
антерофор
періантій
В
насінний зачаток
приквітка
катафіл
Д

172. Welwitschiaceae

Таксономічний склад: 1 сучасний вид, 1 сучасний рід.

Основні роди: *Welwitschia* Hook.f.

Поширення та екологія: *Welwitschia mirabilis* Hook. f. – ендемік пустелі Наміб у Південно-Західній Африці.

Загальна характеристика: Дводомні трав'яні рослини з дуже вкороченим стеблом.

Головний корінь до 3 м, добре виражений.

Стебло представлене сильно вкороченим масивним сідлоподібним стовбуром – пеньком, діаметром до 1,5 м, з увігнутою верхівкою. Стебло частково або повністю занурене у ґрунт.

Листки представлені двома парами нижніх лускоподібних та однією парою верхніх стрічкоподібних. Стрічкоподібні листки кріпляться до випинань сідлоподібної верхівки стовбура. Вони неперервно наростають своїми основами (із 10-15 см річного приросту) впродовж усього життя рослини, яке триває до 2000 років, а їхні верхівки поступово розсікаються поздовж на численні дрібні пасма й руйнуються. Таким чином, рослина може мати «крону» до 6 метрів у діаметрі.

Мікростробіли зібрані на вкорочених пагонах у «суцвіття», шишкоподібні, несуть навхрест супротивні луски, у пазухах яких розташовуються складні генеративні структури. Ці структури представлені 4 лускоподібними криючими лусками, що оточують мікроспорангійну трубку з редукованим насінним зачатком усередині. Від трубки відходять 6 антеридіофорів, які несуть по 3 зрослі мікроспорангії (синангії).

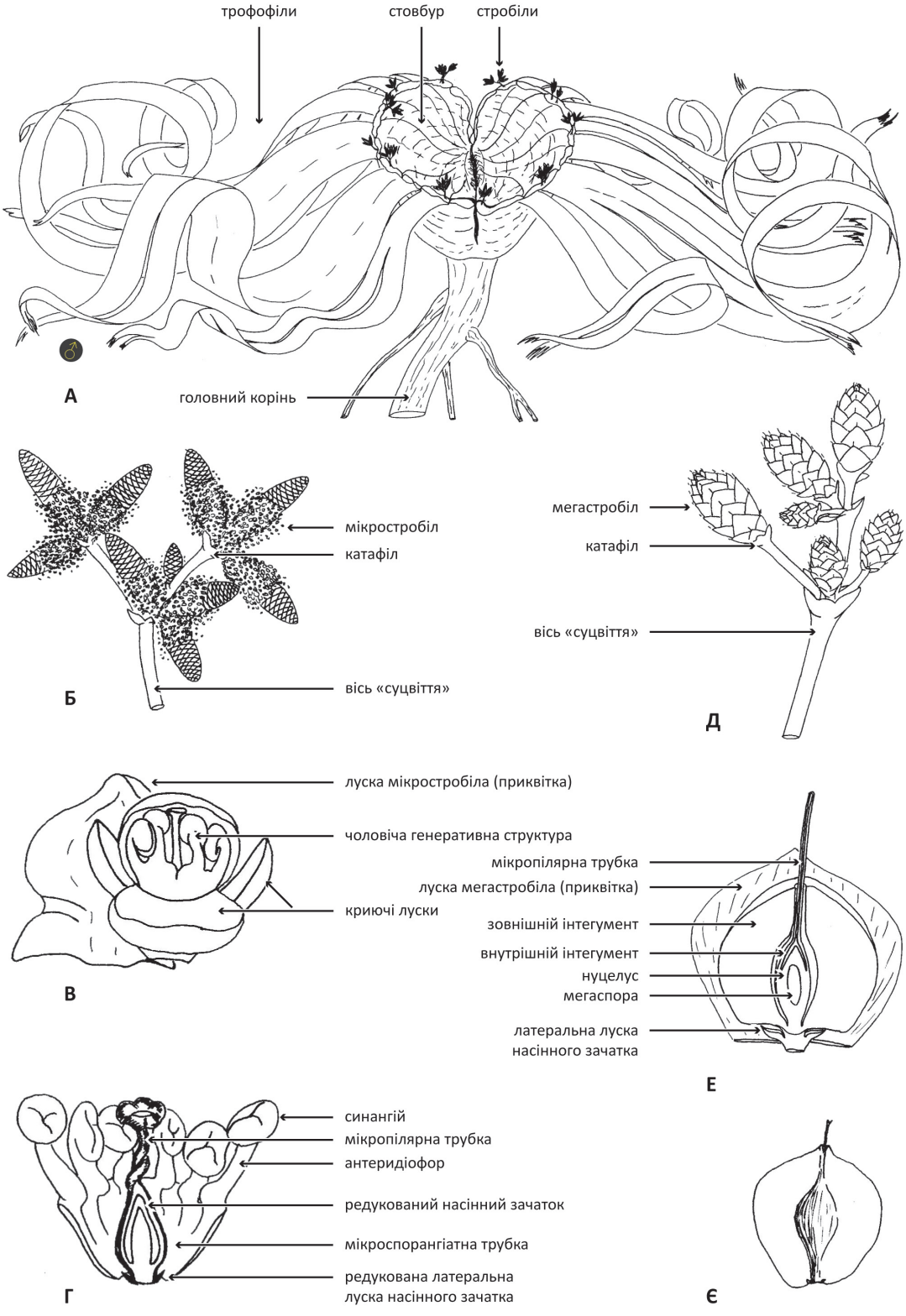
Мегастробіли також зібрані на вкорочених пагонах, шишкоподібні з навхрест супротивно розташованими лусками, що набувають червоного забарвлення під час дозрівання стробіла.

У пазухах лусок розвиваються сидячі *насінні зачатки* з двома незалежними інтегументами. Окрім того, при основі насінного зачатка розташовується дві дрібні латеральні луски. Внутрішній інтегумент формує довгу мікропілярну трубку, яка під час запліднення росте назустріч пилковим трубкам.

Насінини сухі, дволопатеві.

$x = 24$.

Рис. 138. *Welwitschia mirabilis* Hook. f.: **А** – зовнішній вигляд чоловічої рослини; **Б** – фрагмент чоловічого «суцвіття»; **В** – чоловіча генеративна структура; **Г** – поздовжній переріз чоловічої генеративної структури; **Д** – фрагмент жіночого «суцвіття»; **Е** – поздовжній переріз насінного зачатка; **Є** – зовнішній вигляд насінини. ▸


трофофіли
стовбур
стробіли
головний корінь
А
мікростробіл
катафіл
вісь «суцвіття»
Б
мегастробіл
катафіл
вісь «суцвіття»
Д
луска мікростробіла (приквітка)
чоловіча генеративна структура
криючі луски
В
мікропілярна трубка
луска мегастробіла (приквітка)
зовнішній інтегумент
внутрішній інтегумент
нуцелус
мегаспора
латеральна луска
насінного зачатка
Е
синангій
мікропілярна трубка
антеридіофор
редукований насінний зачаток
мікроспорангіатна трубка
редукована латеральна
луска насінного зачатка
Г
Є

173. Pinophyta (хвойні)

Таксономічний склад: ~563+~170 видів, 59+~70 родів, 6+13 родин, 3+4 порядки, 1 клас.

Поширення та екологія: Космополіти, багато з представників формують ліси в помірних широтах.

Загальна характеристика: Багаторічні, здебільшого однодомні дерева й кущі, трапляються карликові і сланкі форми.

Коренева система розвинута, представлена потужним головним та додатковими коренями, інколи головний корінь рано припиняє ріст і розвиваються тільки бічні. Корені часто формують мікоризу.

Стовбури й гілки з моноподіальним галуженням. Кора та серцевина зазвичай слабко розвинуті, а основний об'єм займає деревина. Провідний циліндр – типова ендархна еустела. Трахеїди зазвичай з округлими облямованими порами із замикаючою мембраною – **торусом**. У деревині часто є смоляні канали. Пагони часто диференційовані на брахібласти й ауксибласти.

Листки – різноманітні трофофіли, від широких серцеподібних із паралельним жилкуванням до характерних гольчастих (**хвої**) із єдиною центральною жилкою і вираженою трансфузійною тканиною. Трофофіли зазвичай сидячі, але бувають і з короткими черешками. Окрім або замість трофофілів можуть бути наявні лускоподібні катафіли. Листкорозміщення спіральне, рідше супротивне або кільчасте.

Мікростробіли зазвичай мають вигляд осі, на якій спірально розташовуються мікроспорофіли з мікроспорангіями (**чоловіча шишка**). Проте бувають мікростробіли з антерофорами, що виносять із розетки мікроспорофілів зрослі мікроспорангії.

У викопних представників були *предпилкові зерна*, а в сучасних розвиваються *справжні пилкові зерна*, які часто мають пару повітряних мішків і переносяться вітром.

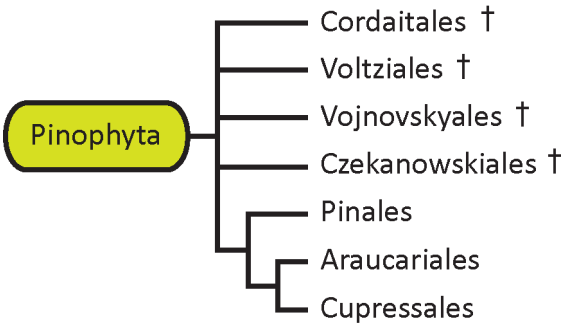


Рис. 139. Філогенетична структура Pinophyta згідно з FARJON (2003), QUINN & PRICE (2003) та ROTHWELL *et al.* (2005) зі змінами.

174. Pinophyta (закінчення)

Мегастробіли зазвичай спірально розташовані на видовженій осі складного стробіла (**синстробіла** або **жіночої шишки**), але можуть бути поодинокими.

Найчастіше мегастробіли редуковані і мають вигляд **насіннєвої луски**, до якої приросли обернуті насінні зачатки. Насіннєві луски тривалий час помилково вважали мегаспорофілами. Такі насіннєві луски розміщуються в пазухах спірально розташованих на основній осі брактей (**криючих лусок**). Насіннєві луски можуть бути вільні або приросли до криючих лусок, і разом формують складні жіночі шишки (**мегасинстробіли**).

Інколи жіночі шишки називають мегастробілами, що є неправильно, адже вони за своєю структурою відповідають комплексу редукованих мегастробілів, зібраних на спільній осі.

У більш просунутих представників мегастробіли редукувалися до єдиного насінного зачатка, оточеного залишком насіннєвої луски – **арилусом** або **епіматієм**. У викопних представників мегасинстробіли в пазухах брактей (приквіток) містять складні аксилярні комплекси, подібні до відповідних структур у Gnetophyta.

Насінні зачатки ортотропні або анатропні, закручені, з ніжками або сидячі, здебільшого секретують краплю рідини, що сприяє проростанню пилкових трубок.

Насінини сухі, крилаті або безкрилі, із 2 або численними сім'ядолями. Поширюються переважно птахами.

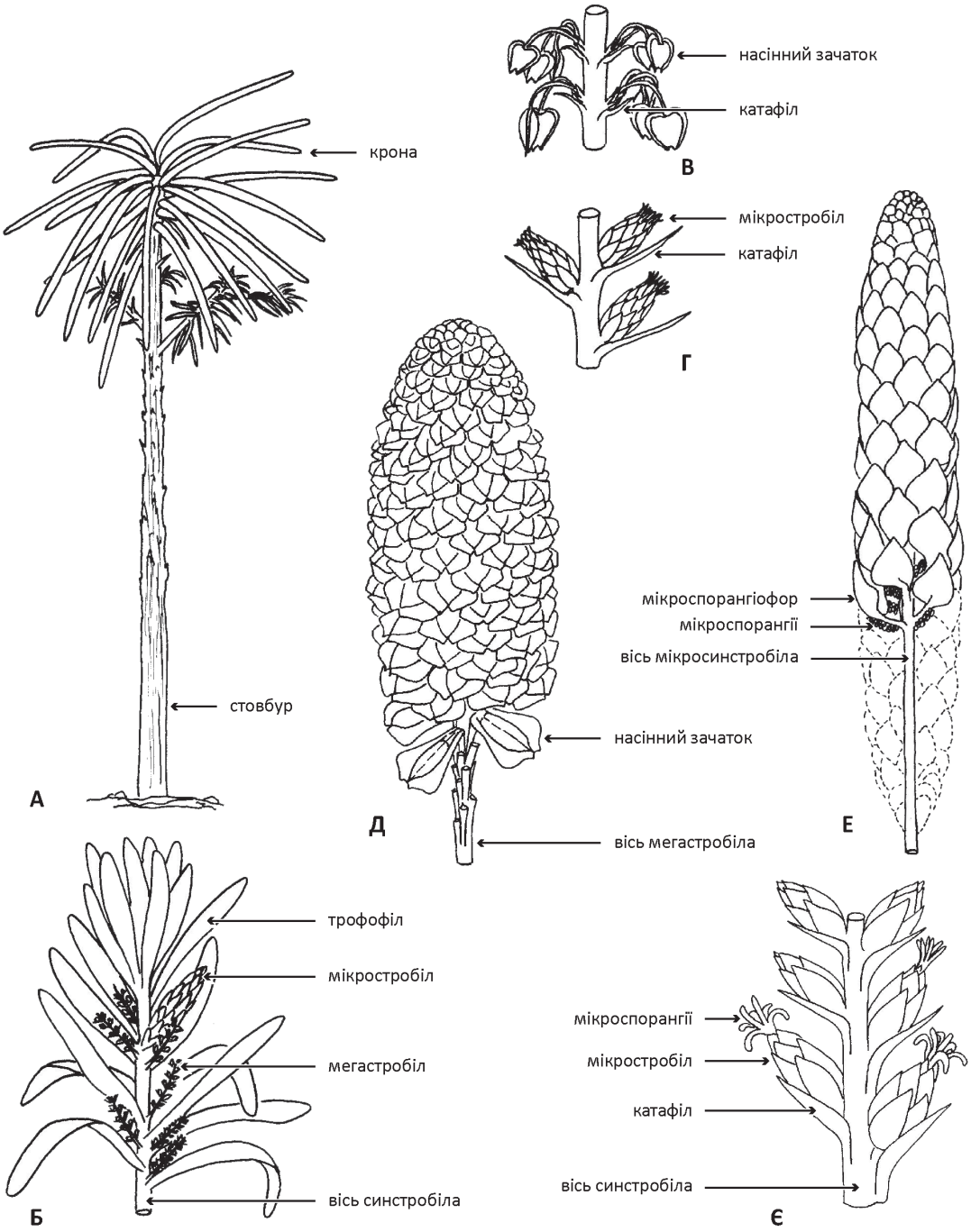


Рис. 140. Викопні представники порядку Cordaitales: **Б** – загальний вигляд *Cordaites* sp.; **В** – двостатевий синстробіл *C. laevis* Grand'Eury; **Г** – фрагмент жіночого синстробіла *Cordaianthus* sp.; **Д** – фрагмент чоловічого синстробіла *Cordaianthus* sp.; **Е** – мегастробіл *Suchoviella triquetraphora* Naug. (Наугольных 2012а); **Є** – мікросинстробіл *Cladostrobus lutugini* Zalessky; **Ж** – фрагмент чоловічого синстробіла *Gothania lesliana* (Hirmer) Daghlian et Taylor (Daghlian & Taylor 1979).

175. Таксономія Pinophyta: Cordaitales, Voltziales і Vojnovskyales

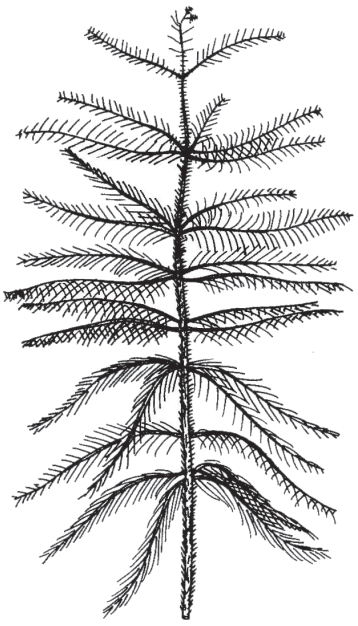
Відділ Pinophyta Reveal – парафілетична група, що містить єдиний **клас Pinopsida** Burnett із 3 сучасними (Pinales, Cupressales, Araucariales) і 2 викопними (Cordaitales, Voltziales) порядками. Сюди також інколи відносять викопні порядки Czekanowskiales та Vojnovskyales, положення яких залишається невизначеним (Archangelsky & Cuneo 1987 Doweld 2001; Mill & Hill 2004; Rothwell *et al.* 2005; Looy 2007; Taylor & Taylor 2009; Ran *et al.* 2010; Leloux 2010; Christenhusz *et al.* 2011b).

Порядок Cordaitales Scott. містить єдину родину Cordaitaceae Grand'Eury (~4 роди, ~34 види) з виключно викопними представниками. Рослини здебільшого з довгими стрічкоподібними листками з паралельним жилкуванням та одностатевими складними синстробілами, у яких по спіралі розташовувалися стерильні та фертильні луски. У пазухах фертильних лусок розташовувалися чоловічі або **жіночі аксилярні комплекси**, представлені різноманітними структурами – від поодиноких сплющених безлисткових спорангіофорів до розгалужених облиснених (із численними брактеолями) репродуктивних структур. Насінні зачатки на довгих ніжках, часто закручені.

Порядок Voltziales Andreánszky містить 8 викопних родин: Utrechtiaceae Rothwell et G. Mapes (~10родів, ~10 видів); Thucydiaceae Hernandez-Castillo, Rothwell et G. Mapes (1 рід, 1 вид); Emporiaceae Rothwell et G. Mapes (2 роди, 2 види); Majonicaceae Clement-Westerhof (4 роди, 4 види); Ullmanniaceae Němejc (1 рід, 1 вид); Voltziaceae Arnold (2 роди, ~10 видів) Bartheliaceae Rothwel et G. Mapes (1 рід, 1 вид); Feruglіocladaceae S. Archang. et Cúneo (4 роди, 5 видів); Buriadiaceae T.N. Taylor et E.N. Taylor (~10 родів, ~10 видів). Порядок був представлений деревними рослинами, які мали шишкоподібні жіночі синстробіли з продовгастими стерильними та фертильними брактеями, у пазухах яких розташовувалися віялоподібні жіночі репродуктивні структури із численними насінними зачатками на коротких ніжках, сплощені в одній площині. Мікроспорангії також були зібрані у складні репродуктивні структури, розташовані в пазухах брактей чоловічих синстробілів. Для порядку були характерні предпилкові зерна з повітряними мішками.

Порядок Vojnovskyales M.F. Neuburg ex Emberger містить 2 викопні родини: Vojnovskyaceae Neuburg (~10 родів, >10 видів) та Rufloriaceae Ledrán ex S.V. Meyen (3 роди, 3 види). У деяких представників насінні зачатки спірально розташовувалися навколо довгої безлистої осі, а в більш просунутих представників репродуктивні структури були представлені фертильними лусками з двома приростими насінними зачатками, які розташовувалися в пазухах спірально розташованих брактей. Мікроспорангії були зібрані у складні облиснені аксилярні комплекси або ж, у просунутих представників, могли бути представлені плоскими поодинокими мікроспорофілами з двома мікроспорангіями.

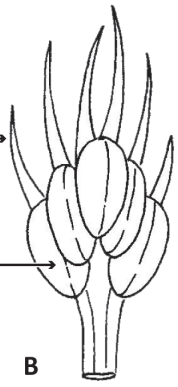
Рис. 141. Викопні представники Voltziales: **А** – зовнішній вигляд *Thucydia mahoningensis* Hernandez-Castillo, Rothwell et Mapes (Hernandez-Castillo *et al.* 2001); **Б** – зовнішній вигляд *Aethophyllum stipulare* Brongniart (Brongniart 1828); **В** – жіноча репродуктивна структура *A. stipulare* (Grauvogel-Stamm & Grauvogel 1975); **Г** – *Lebowskia grandifolia* Looy (Looy 2007); **Д** – жіноча репродуктивна структура *Otovicia hypnoides* (Brongniart) Kerp, Poort et Swinkels (Kerp *et al.* 1990); **Е** – жіноча репродуктивна структура *Majonica alpina* Clement-Westerhof (Taylor & Taylor 1993). ▸



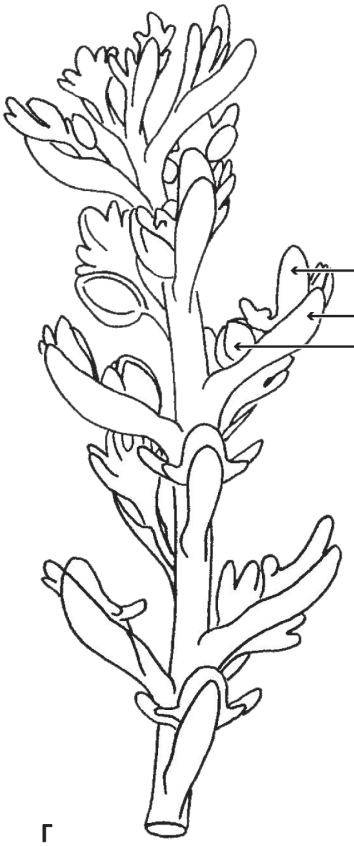
А

мікросинстробіл
мегасинстробіл
трофофіли

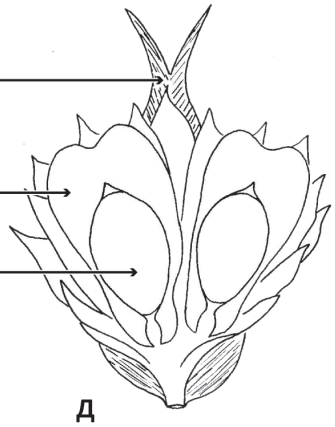
Б


насіннєва луска
насінний зачаток

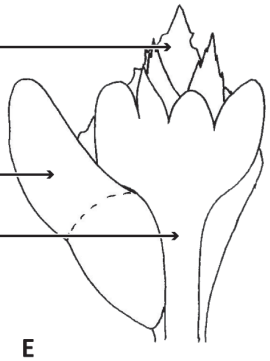
В


насіннєва луска
криюча луска
насінний зачаток

Г


криюча луска
насіннєва луска
насінний зачаток

Д


криюча луска
насінний зачаток
насіннєва луска

Е

176. Таксономія Pinophyta: Czekanowskiales і Pinales

Порядок Czekanowskiales Krassilov (= Leptostrobales S.V. Meyen) містить єдину родину Czekanowskiaceae Samylina (=LeptostrobaceaeS.V.Meyen)із~10родами і >10 видами. Рослини з вічнозеленими, хвоєподібними, вузьколопатевими листками з єдиною центральною жилкою, які спірально розташовані на вкорочених брахібластах. Більшість видів описано на підставі викопних решток листків, репродуктивні структури відомі не для всіх. Репродуктивні структури спочатку було описано як окремий рід *Leptostrobus* Harris, але згодом вони виявилися рештками різних рослин з родини Czekanowskiaceae, описаних раніше. Жіночі стробіли складені зі спірально розташованих репродуктивних структур, що представлені двома мішкоподібними фертильними лопатями, кожна з яких огортає 5 насінних зачатків і формує **генеративну капсулу**. Мікростробіли сережкоподібні, несуть численні мікроспорангії на ніжках.

Порядок Pinales Gorozh. формує окрему кладу, сестринську до Gnetales Luersson, і містить 1 сучасну родину Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi (11 сучасних родів із 225 видами, а також ~10 викопних родів із ~20 морфовидами). Порядок відомий із юрського періоду. Його представники – це однодомні вічнозелені, рідше листопадні дерева, ще рідше кущі, з вираженими смоляними каналами в деревині і слабко розвинутою паренхімою серцевини. Характеризуються одножилковими лінійчатими або голчастими листками (хвоєю), здебільшого зібраними на брахібластах, а також лускоподібними катафілами, які переважно вкривають ауксибласти. Також рослини характеризуються парними інвертованими насінними зачатками, приростими до редукованих мегастробілів (насіннєвих лусок), зібраних у мегасинстробіли (жіночі шишки) у пазухах криючих лусок (брактей). Насіннєві луски зазвичай вільні, але бувають частково приростілі до криючих лусок. Насінини з плівчастими крилами. Мікроспорофіли з двома мікроспорангіями, зібрані в мікростробіли (чоловічі шишки). Характеризуються продукуванням пилкових зерен із двома повітряними мішками та лише 2 проталіальними клітинами. Зародок із 2-18 сім’ядолями.

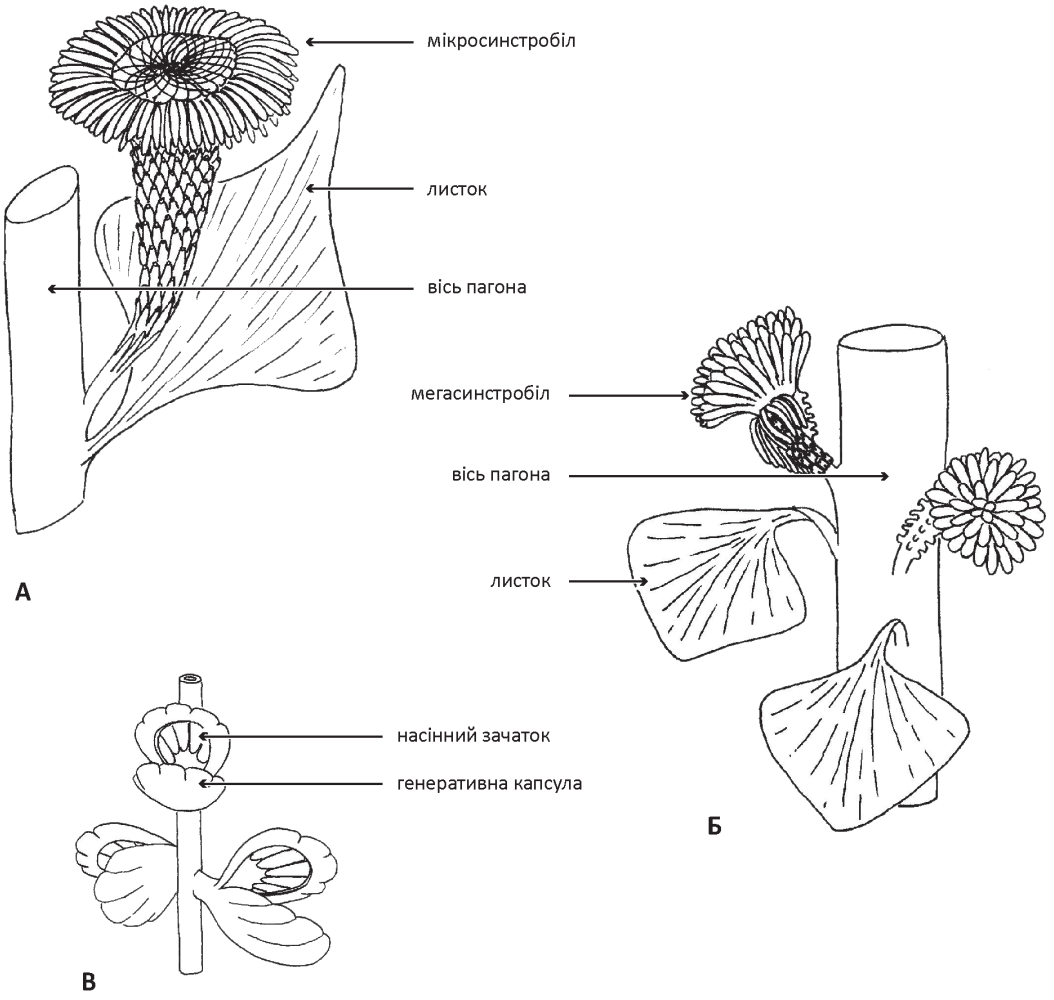


Рис. 142. Викопні представники Vojnovskyales та Czekanowskiales: **А** – фрагмент генеративного пагона чоловічої рослини *Vojnovskya* sp. (Vojnovskyales) за Наугольных (2012а); **Б** – фрагмент генеративного пагона жіночої рослини *Vojnovskya paradoxa* Neuburg (Vojnovskyales) за Taylor *et al.* (2009); **В** – генеративні капсули *Leptostrobus cancer* Harris (Czekanowskiales) із насінними зачатками (Taylor & Taylor 1993).

177. Pinophyta: Araucariales і Cupressales

Порядок Araucariales Gorozh. містить 2 родини: Araucariaceae Henkel et W. Hochst. (3 сучасні роди із 41 видом, а також ~15 викопних родів із ~20 видами) та Podocarpaceae Endl. (incl. Phyllocladaceae Bessey; 19 родів і ~180 сучасних видів, а також >20 викопних родів із численними морфовидами). Дводомні або однодомні дерева чи кущі, реліктові хвойні, морфологічно близькі до представників Voltziales Andreánszky. Смоляних каналів у деревині немає, але часто вони є у вираженій серцевині або корі. Для більшості характерний особливий тип поровості трахеїд – облямовані пори тісно зближені, нагадують обрисами соти. Листки – від широколанцетних до серцеподібних із паралельним або дихотомічним жилкуванням, рідше голчасті з єдиною центральною жилкою. Мікростробіли із численними спірально розташованими мікроспорофілами, кожен із яких несе по 2 (Podocarpaceae) або по 4-20 (Araucariaceae) мікроспорангіїв. Пилкові зерна з повітряними мішками (Podocarpaceae) або без них (Araucariaceae), із численними проталіальними клітинами. Жіночі шишки складені з великої кількості насіннєвих лусок, що несуть по одному (рідше два) обернутому насінному зачатку (Araucariaceae), або ж редуковані і представлені єдиним ортотропним насінним зачатком на соковитій осі з більш-менш вираженою плівчастою або соковитою обгорткою – **епіматієм** (Podocarpaceae). Зародок із 2(4) сім'ядолями.

Порядок Cupressales Link містить 3 родини Sciadopityaceae Luerss. (1 сучасний та кілька викопних родів, єдиний сучасний вид *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold et Zucc.); Cupressaceae Gray (29 сучасних родів із ~130 видами і ~10 вимерлих родів із ~20 видами); Taxaceae Gray (incl. Cephalotaxaceae Neger: 6 сучасних родів з 28 видами, а також 11 викопних родів із ~15 морфовидами). Однодомні, рідше дводомні дерева і кущі, у деревині яких немає смоляних каналів (можуть траплятися в добре розвинутій серцевині). Листки ланцетні, голчасті і/або лускоподібні, почергові, супротивні або кільчасто розташовані. Мікростробіли дрібні, зі спірально розташованими мікроспорофілами, що несуть по 2-9(10) мікроспорангіїв (у Taxaceae мікроспорофіли бувають щиткоподібні з радільно розташованими на диску мікроспорангіями). Пилкові зерна без повітряних мішків і без проталіальних клітин. Жіночі шишки з насіннєвими лусками, які несуть 2-12 ортотропні або анатропні насінні зачатки (Cupressaceae та Sciadopityaceae); або ж представлені поодинокими ортотропними насінними зачатками із соковитим базальним валиком – **арилусом** (аналог епіматія Podocarpaceae та криючих лусок). Зародок здебільшого з 2 сім'ядолями.

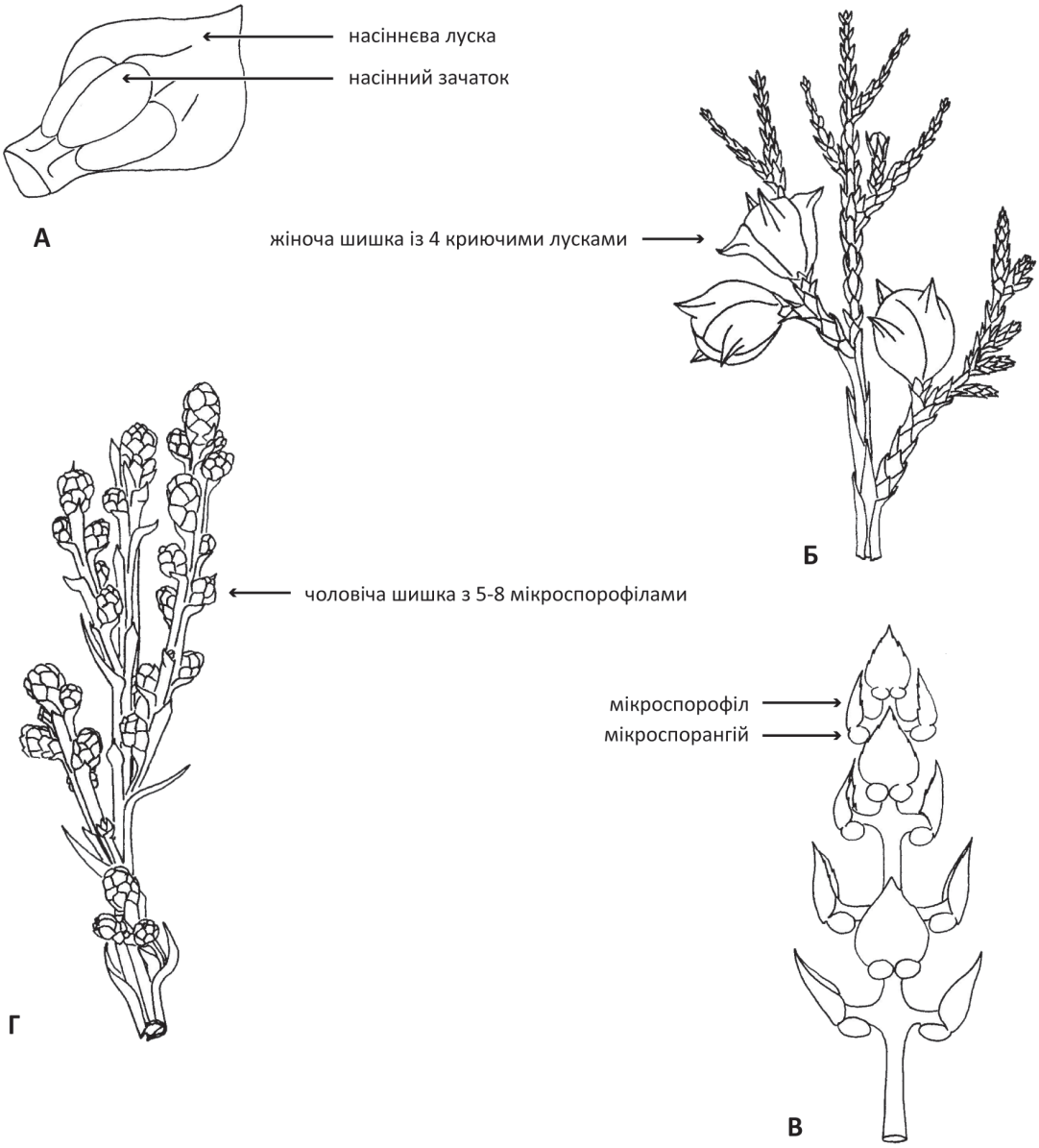


Рис. 143. Викопні представники Cupressales: **А** – насіннєва луска *Cunninghamiostrobus yubariensis* Stopes et Fujii (Ohana & Kimura 1995); **Б** – фрагмент пагона *Widdringtonia americana* McIver із жіночими шишками (McIver 2001); **В** – мікростробіл *Mesocyparis borealis* McIver et Basinger (McIver & Basinger 1987); **Г** – фрагмент генеративного пагона *Taxodium wallisii* Aulenback et LePage із чоловічими шишками (Aulenback & LePage 1998).

178. Pinaceae

Таксономічний склад: 225+~20 видів, 11+~10 родів.

Основні роди: *Pinus* L., *Abies* Mill., *Picea* A. Dietr., *Larix* Mill., *Tsuga* Carrière, *Pseudotsuga* Carrière, *Pseudolarix* Gordon .

Поширення та екологія: Здебільшого поширені у Північній півкулі, у регіонах від помірних до арктичних, де часто формують ліси. Окремі роди представлені у Південній півкулі.

Загальна характеристика: Однодомні, рідко дводомні, вічнозелені або листопадні дерева (заввишки до 60-70 м) або кущі.

Коренева система розвинута, представлена головним і бічними коренями, головний корінь може рано припиняти ріст, формує ектомікоризу.

Стовбури переважно масивні, з розвинутими смоляними ходами в деревині і слабко вираженою серцевиною та корою. Гілки галузисті, формують пірамідальну або розлогу крону. Часто є диференціація пагонів на ауксибласти і брахібласти, наростання моноподіальне.

Листки прості, голчасті або лінійчаті, сидячі або на коротких черешках, зібрані у кластери по 2-5 у *Pinus*, опадають у *Larix* та *Pseudolarix*. Щільно спірально чи супротивно розташовуються на брахібластах, або ж вільно на ауксибластах. Окрім того, інколи також є дрібні лускоподібні листки. Листки зазвичай з єдиною центральною жилкою і трансфузійною тканиною навколо неї, також містять смоляні канали. Бруньки з брунькoвими лусками.

Мікростробіли (чоловічі шишки) дрібні, містять спірально розташовані плівчасті мікроспорофіли з 2 повністю приростими мікроспорангіями на абаксиальній поверхні.

Пилкові зерна з двома повітряними мішками (повітряних мішків немає в пилкових зерен *Larix* і *Pseudotsuga*). Чоловічий гаметофіт із 2 проталіальними клітинами.

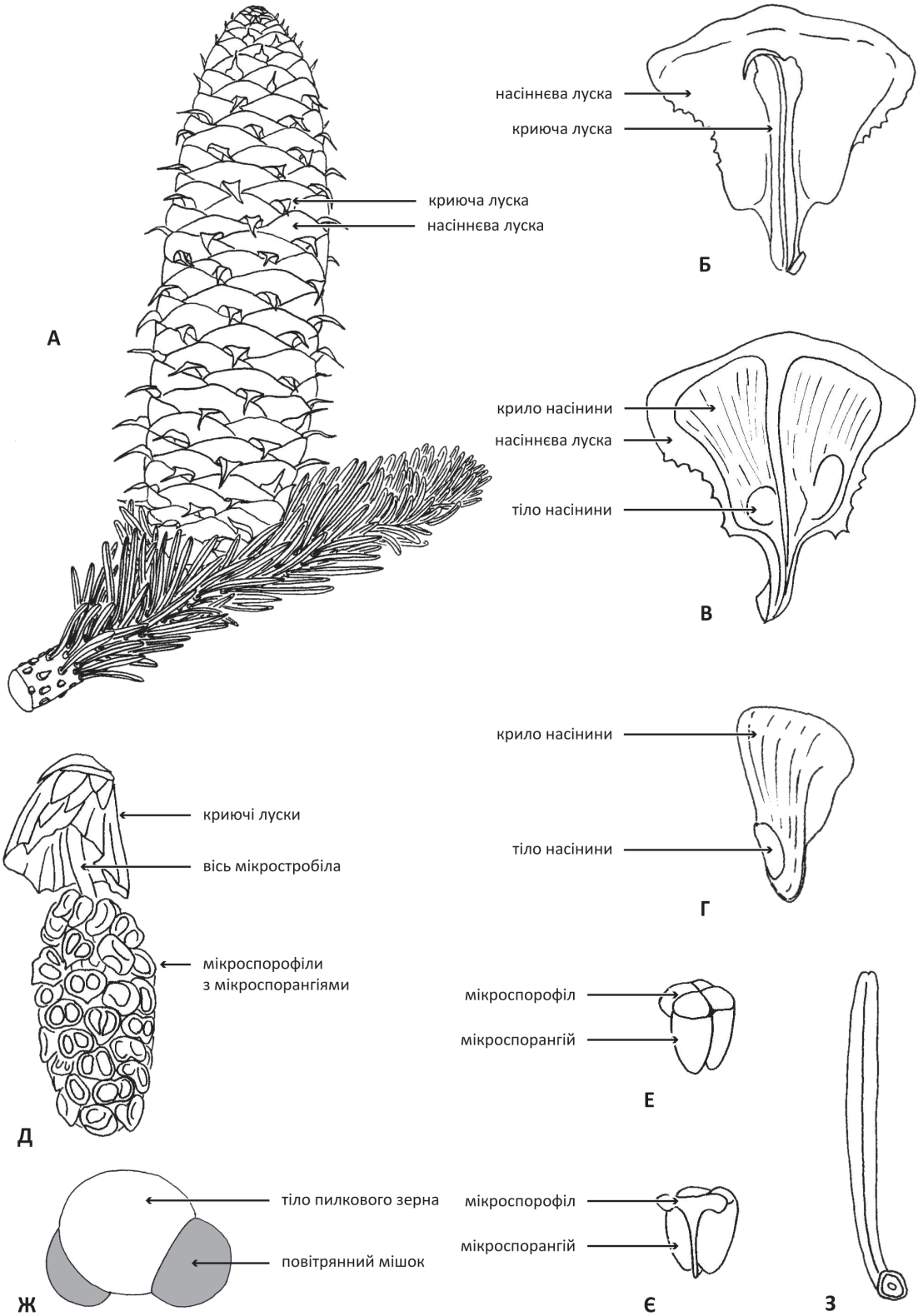
Жіночі шишки переважно крупні, тверді, містять спірально розташовані криючі луски (брактеї), у пазухах яких вільно (інколи частково приростлі) розміщені насіннєві луски (редуковані мегастробіли) з парою інвертованих насінних зачатків на адаксиальній поверхні.

Насінні зачатки формують по кілька архегоніїв, із яких після запліднення розвивається лише один.

Насінини сухі, з довгим термінальним плівчастим крилом (інколи його немає), містять прямі зародки з 2-18 сім'ядолями.

x = 12 (22 у *Pseudolarix*).

Рис. 144. *Abies alba* Mill.: **А** – фрагмент пагона із жіночою шишкою; **Б** – комплекс криючої та насіннєвої луски з абаксіальної сторони (помітно криючу луску); **В** – комплекс криючої та насіннєвої луски з адаксіальної сторони (криючої луски не видно); **Г** – насінина; **Д** – мікростробіл; **Е-Є** – мікроспорофіл із 2 мікроспорангіями; **Ж** – пилкове зерно; **З** – листок (хвоїнка). ▸


А
криюча луска
насіннєва луска
Б
насіннєва луска
криюча луска
В
крило насінини
насіннєва луска
тіло насінини
Г
крило насінини
тіло насінини
Д
криючі луски
вісь мікростробіла
мікроспорофіли
з мікроспорангіями
Е
мікроспорофіл
мікроспорангій
Ж
тіло пилкового зерна
повітряний мішок
Є
мікроспорофіл
мікроспорангій
З

179. Taxaceae

Таксономічний склад: 28+~15 видів, 6+11 родів.

Основні роди: *Taxus* L., *Torreya* Raf.

Поширення та екологія: Здебільшого у Північній півкулі, а також Гватемалі, Новій Каледонії та на о. Ява. Рослини полюбляють лісові оселища з вираженою підстилкою.

Загальна характеристика: Дводомні (рідко однодомні), переважно дерева, рідше кущі, зазвичай без смоляних каналів.

Коренева система розвинута, корені – від волокнистих до здерев'янілих.

Стовбури прямі або галузисті, із численними галузистими бічними гілками, що формують густу крону.

Листки голчасті або лінійчаті, прості, сидячі або короткочерешкові, вічнозелені, почергові (рідко супротивні), завдяки вигинанню розташовуються двома рядами.

Мікростробіли із 6-14 мікроспорофілами, розташовуються в розетці брактей. Мікроспорофіли зазвичай мають ніжку та щиток (рідко дорзовентральні), на якому радіально розташовані 2-9 мікроспорангіїв. Інколи мікроспорофіли поодинокі.

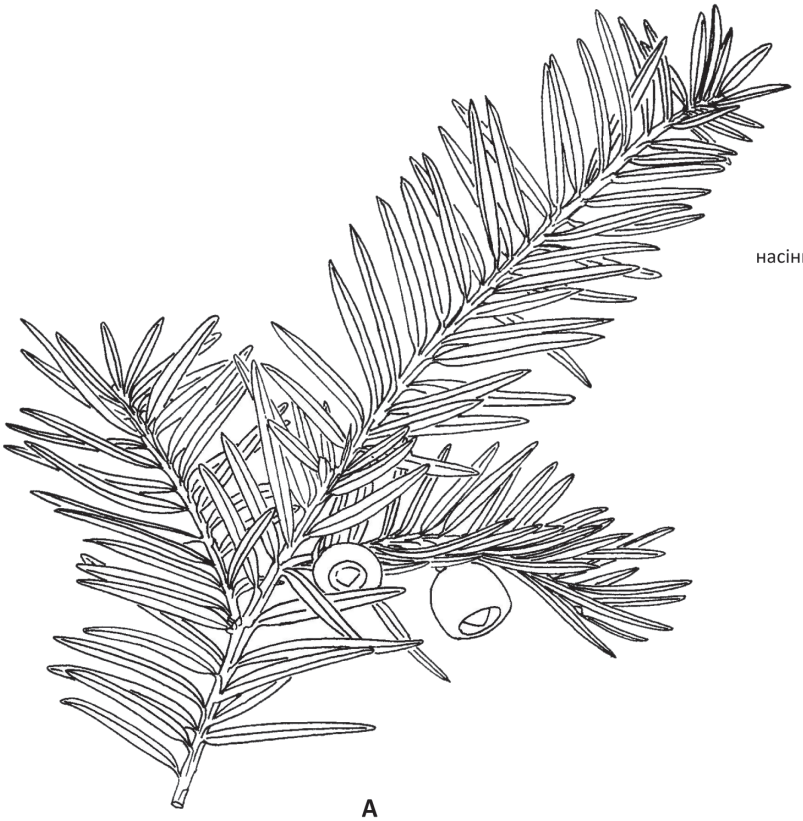
Пилкові зерна без повітряних мішків і без проталіальних клітин. Жіночі шишки редуковані до одного насінного зачатка.

Насінні зачатки поодинокі, розташовуються в розетці брактей, оточені соковитим і яскраво забарвленим валиком – арилусом.

Насінини сухі й тверді, але опадають разом із соковитим арилусом, зазвичай містять 2 сім'ядолі (інколи 1-3).

$x = 11$.

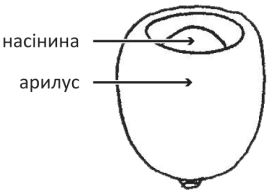
Рис. 145. *Taxus baccata* L.: **А** – фрагмент пагона з фруктифікаціями; **Б** – молода жіноча генеративна структура, представлена єдиним насінним зачатком з арилусом; **В** – зріла фруктифікація; **Г** – молодий мікростробіл; **Д** – розкритий мікростробіл; **Е** – молодий мікроспорофіл; **Є** – пилкове зерно; **Ж** – листок. ▸



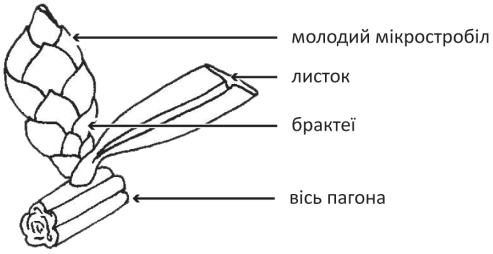
А

насінний зачаток
арилус
брактеї

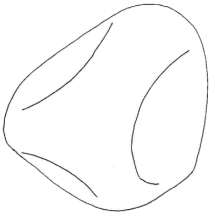
Б


насінина
арилус

В

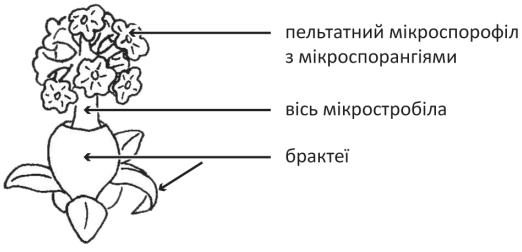

молодий мікростробіл
листок
брактеї
вісь пагона

Г



Є

Ж


пельтатний мікроспорофіл
з мікроспорангіями
вісь мікростробіла
брактеї

Д

щиток мікроспорофіла
мікроспорангій
ніжка мікроспорофіла

Е

180. Araucariaceae

Таксономічний склад: 41+~20 видів, 3+~15 родів.

Основні роди: *Araucaria* Juss., *Agathis* Salisb., *Wollemia* Jones, Hill et Allen

Поширення та екологія: Південно-Східна Азія, Австралія, Нова Зеландія, Південна Америка.

Загальна характеристика: Реліктові, здебільшого високі (понад 60 м заввишки), триваложившучі (до 2000 років), одно- або дводомні дерева.

Стовбури масивні (до 6 м у діаметрі), прямі, із численними смоляними каналами. Крона зазвичай конічна або колоноподібна, сформована галузистими бічними гілками. Бруньки голі.

Листки прості, від голчастих і лускоподібних до широких ланцетоподібних та серцеподібних. Листкорозміщення спіральне або супротивне. Смоляних каналів у деревині немає, але вони є у вираженій серцевині й корі. Для більшості характерний особливий **араукарійний тип поровості трахеїд** – облямовані пори тісно зближені, нагадують обрисами соти. Листки опадають разом із гілочками, на яких розташовуються (**гілкопад**).

Мікростробіли крупні (до 25 см), циліндричні, із численними спірально розміщеними мікроспорофілами.

Мікроспорофіли щиткоподібні, з ніжкою, щитком та інколи шилоподібним відростком щитка. На щитку радіально розташовується 4-20 мікроспорангіїв.

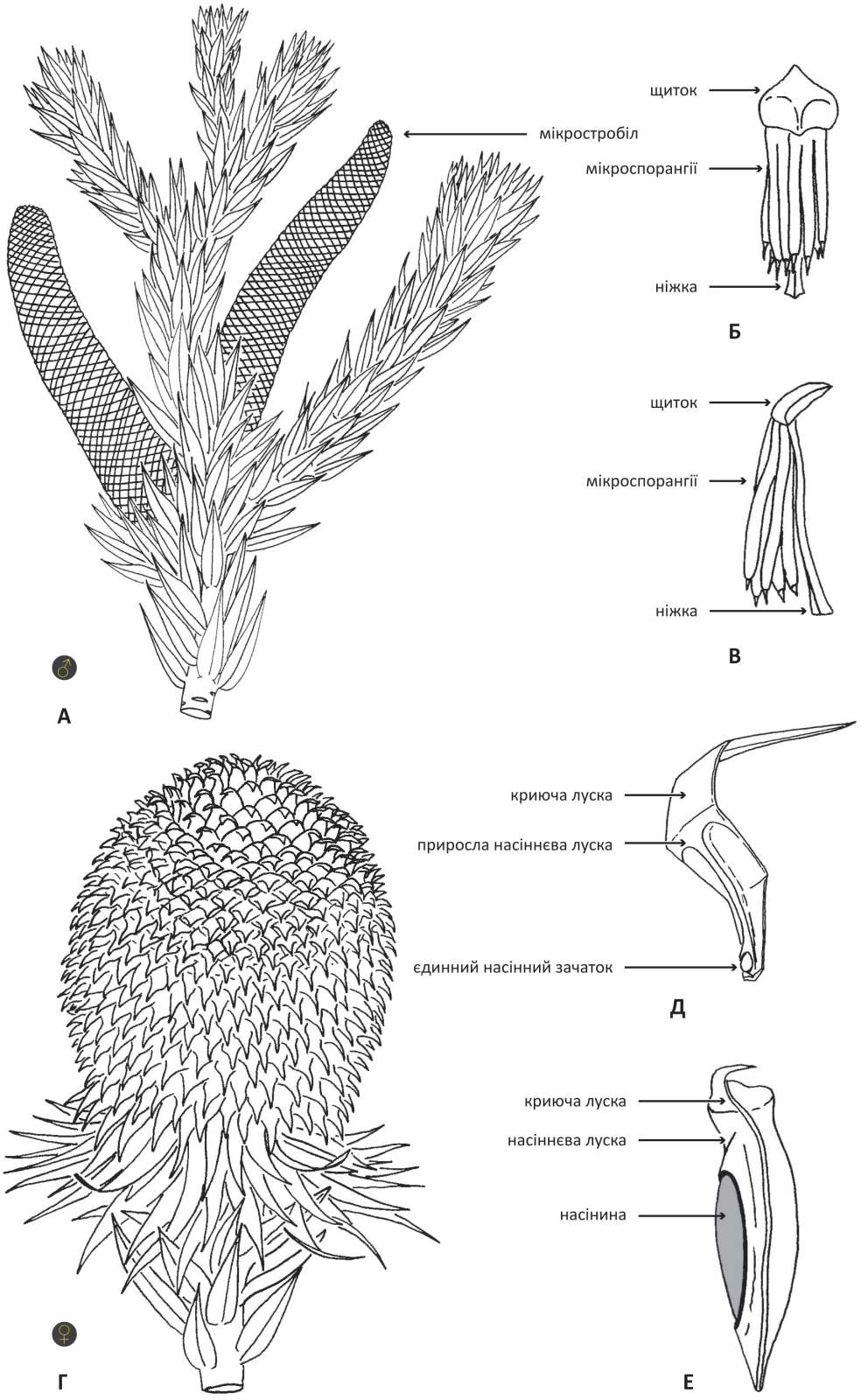
Пилкові зерна без повітряних мішків, із численними проталіальними клітинами. Жіночі шишки кулясті або продовгасто-овальні, до 40 см у діаметрі, складені із значної кількості плоских або пельтатних насіннєвих лусок, повністю приростлих до криючих лусок.

Насіннєві луски несуть лише по одному (рідше два) обернутому насінному зачатку.

Насінини крупні горіхоподібні й без крил (*Araucaria*) або ж дрібні і з двома латеральними крилами (*Agathis*), містять прямий зародок із 2 або 4 сім'ядолями.

$x = 13$.

Рис. 146. *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze: **А** – фрагмент пагона із чоловічими шишками; **Б** – щиткоподібний мікроспорофіл (вигляд з абаксіальної сторони); **В** – щиткоподібний мікроспорофіл (вигляд з адаксіальної сторони); **Г** – жіноча шишка; **Д** – комплекс зрослих криючої та насіннєвої луски (незрілий); **Е** – комплекс зрослих криючої і насіннєвої луски з відпрепарованим фрагментом насіннєвої луски, завдяки чому помітно зрілу насінину всередині. ▸


мікростробіл
А
щиток
мікроспорангії
ніжка
Б
щиток
мікроспорангії
ніжка
В
Г
криюча луска
приросла насіннєва луска
єдинний насінний зачаток
Д
криюча луска
насіннєва луска
насінина
Е

181. Podocarpaceae

Таксономічний склад: ~180+~30 видів, 19+~20 родів.

Основні роди: *Podocarpus* Pers., *Dacrydium* Sol. ex Lamb., *Dacrycarpus* (Endl.) de Laub., *Microcachrys* Hook. f., *Phyllocladus* Rich. ex Mirb.

Поширення та екологія: Здебільшого тропіки і субтропіки Південної півкулі Євразії, також Центральна Америка та Карибські острови.

Загальна характеристика: Здебільшого дводомні кущі й дерева (до 60 м заввишки). Окрім того, *Parasitaxus usta* (Vieill.) de Laub. – єдиний кущоподібний паразит серед голонасінних.

Стовбури прямі, гілки галузисті, крона переважно розлога. Смоляні канали є лише в корі та інколи в серцевині.

Листки прості, вічнозелені, від лускоподібних дрібних до крупних лінійчатих (до 35 см завдовжки і 5 см завширшки) або овальних. У *Phyllocladus* листки редуковані, лускоподібні, а фотосинтезуючу функцію виконують філокладії (сплющені листкоподібні зелені пагони). Листкорозміщення почергове, рідше супротивне (*Microcachrys*).

Мікростробіли циліндричні, із численними спірально розташованими мікроспорофілами.

Мікроспорофіли лускоподібні, з 2 мікроспорангіями.

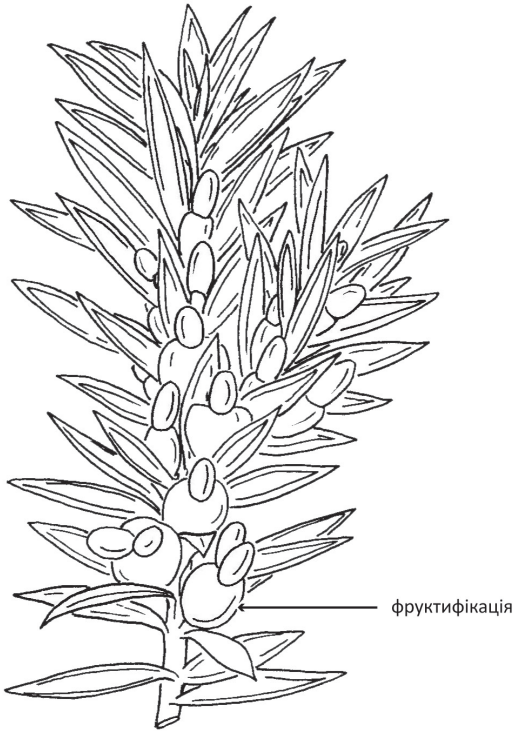
Пилкові зерна зазвичай із 2 повітряними мішками, рідше – із 3 або без них, із численними проталіальними клітинами.

Часто *жіночі шишки* редуковані до єдиного насінного зачатка, розміщеного на соковитій осі й огорнутого **епіматієм** – плівчастою або соковитою обгорткою (видозміненою насіннєвою лускою). Часто епіматій зростається з інтегументом насінного зачатка, за рахунок чого його вважають додатковим інтегументом. Інколи ж епіматій редукований до базального валика, або ж його немає взагалі. Якщо є, жіночі шишки складені із значної кількості спірально розташованих *насіннєвих лусок*, що несуть по одному інвертованому *насінному зачатку*.

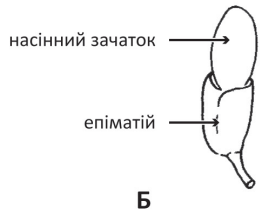
Насінини горішкоподібні, опадають разом з епіматієм, містять зародок із 2 сім'ядолями.

x = (9), 10, 11, 12, (13, 15), 17, (18), 19.

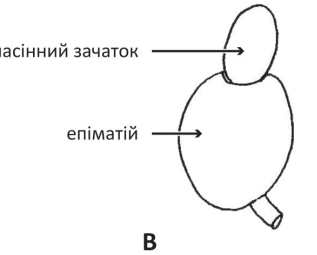
Рис. 147. *Podocarpus totara* G. Benn. ex D. Don: **А** – фрагмент пагона жіночої рослини з фруктифікаціями; **Б** – молода жіноча генеративна структура; **В** – фруктифікація; **Г** – фрагмент пагона чоловічої рослини з мікростробілами; **Д** – фрагмент мікростробіла; **Е** – щиткоподібний мікроспорофіл; **Є** – пилкове зерно; **Ж** – листок. ▸


фруктифікація

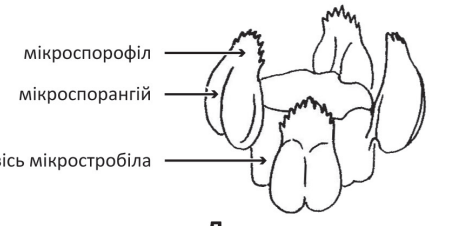
♀
А


насінний зачаток
епіматій

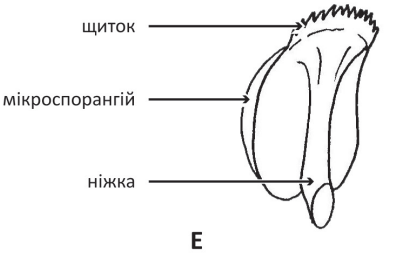
Б


насінний зачаток
епіматій

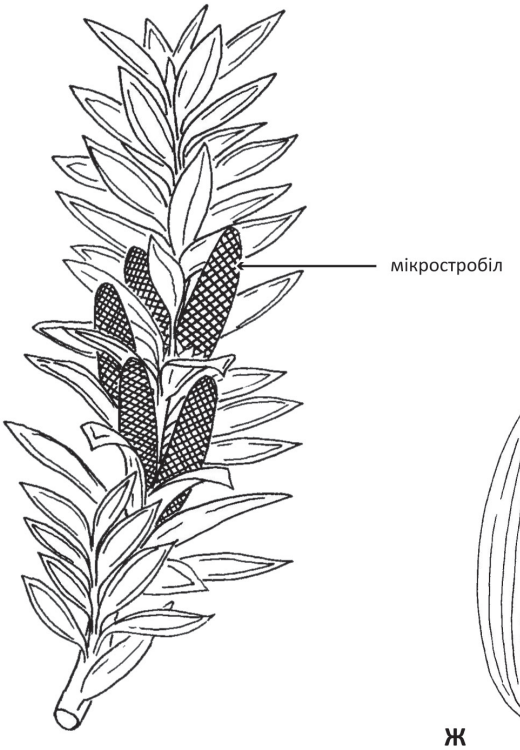
В


мікроспорофіл
мікроспорангій
вісь мікростробіла

Д

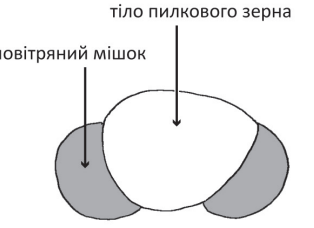

щиток
мікроспорангій
ніжка

Е


мікростробіл

♂
Г

Ж


тіло пилкового зерна
повітряний мішок

Є

182. Cupressaceae

Таксономічний склад: 130+~20 видів, 29+~10 родів.

Основні роди: *Juniperus* L., *Callitris* Vent., *Cupressus* L., *Chamaecyparis* Spach, *Thuja* L., *Taxodium* Rich., *Sequoia* Endl., *Sequoiadendron* J. Buchholz .

Поширення та екологія: Переважно помірні широти Північної півкулі. Різноманітні оселища – від заплавних до ксеротермних і високогірних.

Загальна характеристика: Однодомні, рідко дводомні (*Juniperus*), ароматичні дерева та кущі.

Стебла галузисті, головний стовбур, якщо є, зазвичай короткий, із волокнистою деревиною.

Листки здебільшого вічнозелені, прості, сидячі, від лускоподібних до голчастих, часто щільно прилеглі до стебла, кільчасто або супротивно розташовані вздовж пагонів. Часто листки диморфні, при основі і на верхівці пагона прилеглі, лускоподібні, а посередині пагона – відстовбурчені килясті або голчасті.

Мікростробіли дрібні, зі спірально або супротивно розміщеними мікроспорофілами.

Мікроспорангіїв 2-10 на абаксіальній поверхні мікроспорофілів.

Пилкові зерна без повітряних мішків, без проталіальних клітин.

Жіночі шишки з пельтатними або сплющеними насіннєвими лусками, приростими до криючих лусок, соковитими у *Juniperus* (за рахунок чого їх інколи називають **шишкоягодами**).

Насіннєві луски несуть по (1)2-12(20) ортотропних або інвертованих насінних зачатків.

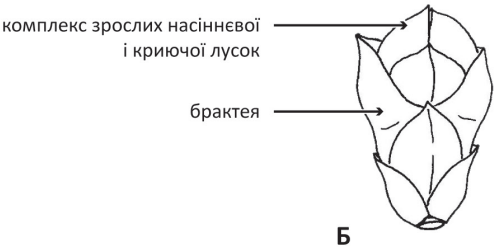
Насінини з 2(3) латеральними крилами (крил інколи немає), прямим зародком та зазвичай 2 (інколи 2-15) сім'ядолями.

x = 11.

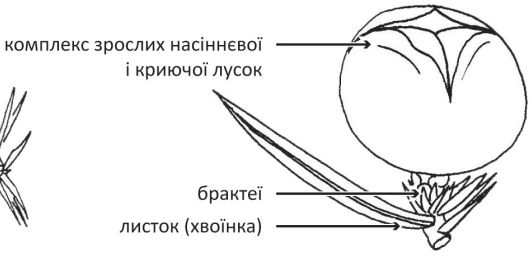
Рис. 148. *Juniperus communis* L.: **А** – фрагмент пагона жіночої рослини із шишкоягодами; **Б** – молода жіноча генеративна структура; **В** – зріла фруктифікація; **Г** – поперечний переріз фруктифікації з 3 насінинами; **Д** – насінина; **Е** – фрагмент пагона чоловічої рослини із чоловічими шишками (мікростробілами); **Є** – мікростробіл; **Ж** – мікроспорофіл; **З** – розтріснуте пилкове зерно. ▸

шишкоягода

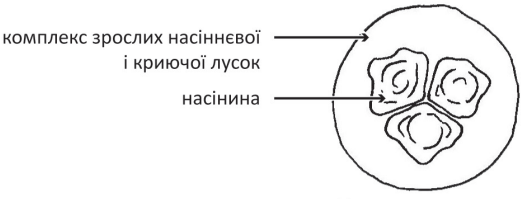
А


комплекс зрослих насіннєвої і криючої лусок
брактея

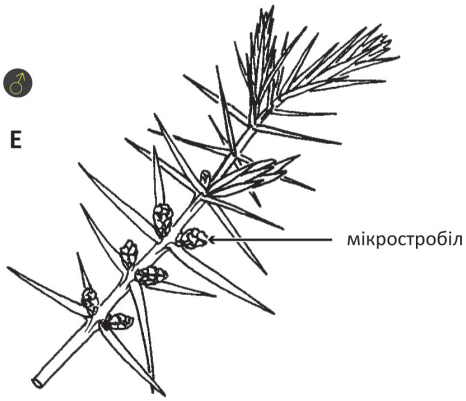
Б


комплекс зрослих насіннєвої і криючої лусок
брактеї
листок (хвоїнка)

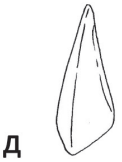
В


комплекс зрослих насіннєвої і криючої лусок
насінина

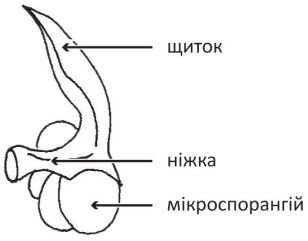
Г


мікростробіл

Е



Д


щиток
ніжка
мікроспорангій

Ж

вісь мікростробіла
мікроспорофіл
мікроспорангій
брактеї

Є

З

183. Angiospermae (= Magnoliophyta) (покритонасінні або квіткові)

Таксономічний склад: >272000 видів, 13400 родів, 453 родини, 62 порядки, 1 клас, 1 відділ.

Поширення та екологія: Населяють усі можливі оселища, в тому числі полярні та морські. Представлені усіма можливими формами, в тому числі епіфітами, паразитами, травами, деревами, кущами, ліанами. Мають виняткове значення для сільського господарства і промисловості, медицини.

Загальна характеристика: **Покритонасінні** – найбільша та найбільш високо організована монофілетична група наземних рослин, що налічує понад 260 000 сучасних видів і бере свої початки з Юрського періоду.

Характерними **особливостями цих рослин** є:

а) формування складних структур розмноження, що також часто виконують функцію приваблення запилювачів – **квіток**;

б) як наслідок, формування після запліднення з фрагментів або цілої квітки особливих насіниновмістних структур, що виконують функцію захисту і поширення насінин – **плодів**;

в) наявність в межах квітки жіночих репродуктивних органів – **маточок**, сформованих з одного або кількох **плодолистків**, які містять всередині і захищають насінні зачатки;

г) наявність в межах квітки чоловічих репродуктивних органів – **тичинок** із **пиляками**, кожен із яких представлений двома латеральними **теками**, кожна з яких складається з двох **гнізд пиляка** (мікроспорангіїв), що продукують пилок;

д) насінні зачатки, які не вловлюють безпосередньо пилку, а цю функцію на себе переймає приймочка маточки;

е) **синдром подвійного запліднення** – злиття одного зі сперміїв із центральною клітиною, а другого – із яйцеклітиною;

є) формування триплоїдного **вторинного ендосперму** внаслідок злиття одного зі сперміїв із диплоїдною центральною клітиною;

ж) наявність у більшості покритонасінних **тенуінуцелятних** (зі слабко розвинутим нуцелусом), **бітегмальних** (із двома інтегументами) або **вторинно унітегмальних** (з одним інтегументом унаслідок редукції другого) насінних зачатків з особливим **семиклітинним восьмиядерним зародковим мішком**;

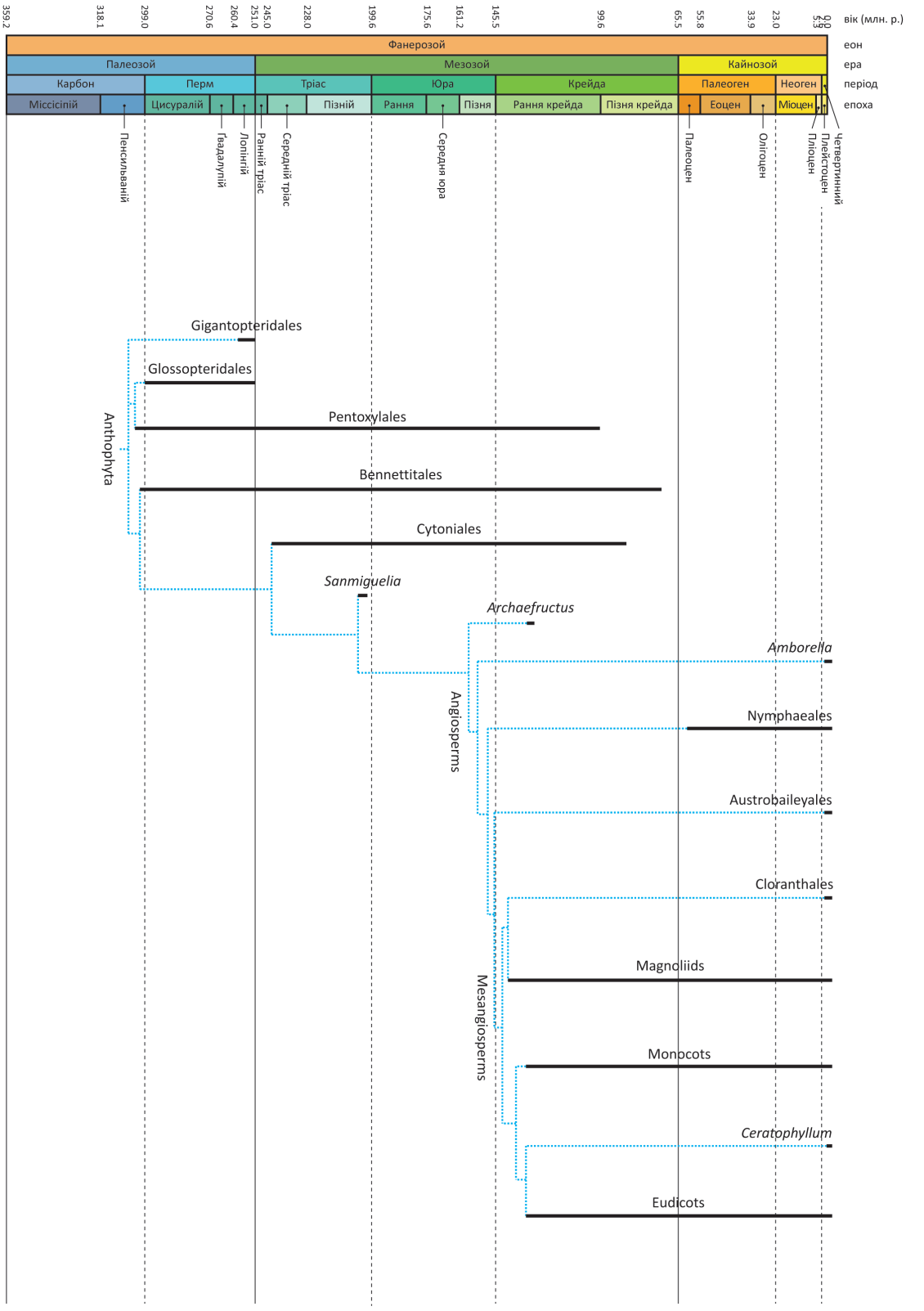
з) наявність ситоподібних трубок із клітинами супутницями у всіх сучасних представників.

В усіх випадках можливі різноманітні зміни й відхилення від зазначених вище особливостей.

Покритонасінні рослини демонструють найбільше різноманіття життєвих форм, а окремі з них виявляють унікальні адаптації до існування.

Особливості будови цих рослин далі буде розглянуто окремо.

Рис. 149. Еволюція покритонасінних рослин згідно із Holtz (2014). **Суцільна чорна лінія** – відомі викопні рештки; **синій курсив** – потенційні філогенетичні взаємозв'язки між групами. ▸


359.2
318.1
299.0
270.6
260.4
251.0
245.0
228.0
199.6
175.6
161.2
145.5
99.6
65.5
55.8
33.9
23.0
5.3
0.0
вік (млн. р.)
Фанерозой
еон
Палеозой
Мезозой
Кайнозой
ера
Карбон
Перм
Тріас
Юра
Крейда
Палеоген
Неоген
період
Міссісіпій
Цисуралій
Пізній
Рання
Пізня
Рання крейда
Пізня крейда
Еоцен
Міоцен
епоха
Пенсильваній
Ґвадалупій
Лопінгій
Ранній тріас
Середній тріас
Середня юра
Палеоцен
Олігоцен
Пліоцен
Плейстоцен
Четвертинний
Gigantopteridales
Glossopteridales
Pentoxylales
Bennettitales
Cytoniales
Anthophyta
Sanmiguelia
Archaefructus
Amborella
Nymphaeales
Austrobaileyales
Angiosperms
Cloranthales
Magnoliids
Mesangiosperms
Monocots
Ceratophyllum
Eudicots

184. Таксономія Angiospermae

Група Angiospermae Lindl. відповідає **відділу Magnoliophyta** Cronq., Takht. et Zimerm. ex Reveal, **класу Magnoliopsida** Brongn або ж навіть **підкласу Magnoliidae** Novák ex Takht., що залежить від прийнятої класифікації й безпосередньо від рангів решти вищих рослин у загальній системі.

Згідно з останньою і найбільш оптимальною версією (Reveal 2012a, 2012b), система покритонасінних нараховує 501 родину, 92 порядки та 20 надпорядків, об'єднаних у межах єдиного підкласу Magnoliidae Novák ex Takht. На жаль, ця система хоча й показує положення покритонасінних у загальній системі ембріофітів (Reveal 2008, 2010, 2011; Chase & Reveal 2009; Reveal & Chase 2011), проте не дає змоги визначити ранги й положення для більшості викопних груп спорових і голонасінних. З іншого боку, інфляція таксономічних рангів у межах ембріофітів може мати вагомі негативні наслідки – така система є незручною для практичного використання, а також гостро постає питання про обсяги відділів. Очевидно, це завдання наступних років – привести у відповідність систему всіх ембріофітів, разом із викопними. Наразі ж ми подаємо систему, у якій із метою компромісного співставлення із системами решти ембріофітів, покритонасінні відповідають відділу Magnoliophyta Cronq., Takht. et Zimerm. ex Reveal із єдиним класом Magnoliopsida Brongn і єдиним підкласом Magnoliidae Novák ex Takht.

Водночас, з огляду на недоцільність (а інколи й неможливість), чимало дослідників тепер не виокремлює таксономічних груп, що вище від порядку. Це пов'язано як з сильною розгалуженістю філогенетичного дерева (кількість вузлів значно більша за кількість прийнятих таксономічних рангів, а в окремих випадках неможливо виокремити таксони однаково рангу), так і з постійним його доопрацюванням (молекулярна система є динамічною та постійно змінюється відповідно до нових даних). Тим не менше, у межах Angiospermae зазвичай виокремлюють одразу кілька умовних груп або клад (APG 2009; Chase & Reveal 2009; Reveal & Chase 2011; Stevens 2014).

Дводольні рослини більше не виокремлюють у єдину групу, оскільки тоді б вона була парафілетичною, тоді як монофілетичність однодольних була підтверджена і вони збереглися як спільна група. На підставі молекулярно-генетичних досліджень, у класичному розумінні дводольні рослини перестали існувати як самостійний таксон, їх розмежовано на кілька груп (ANITA, Magnoliids та Eudicots).

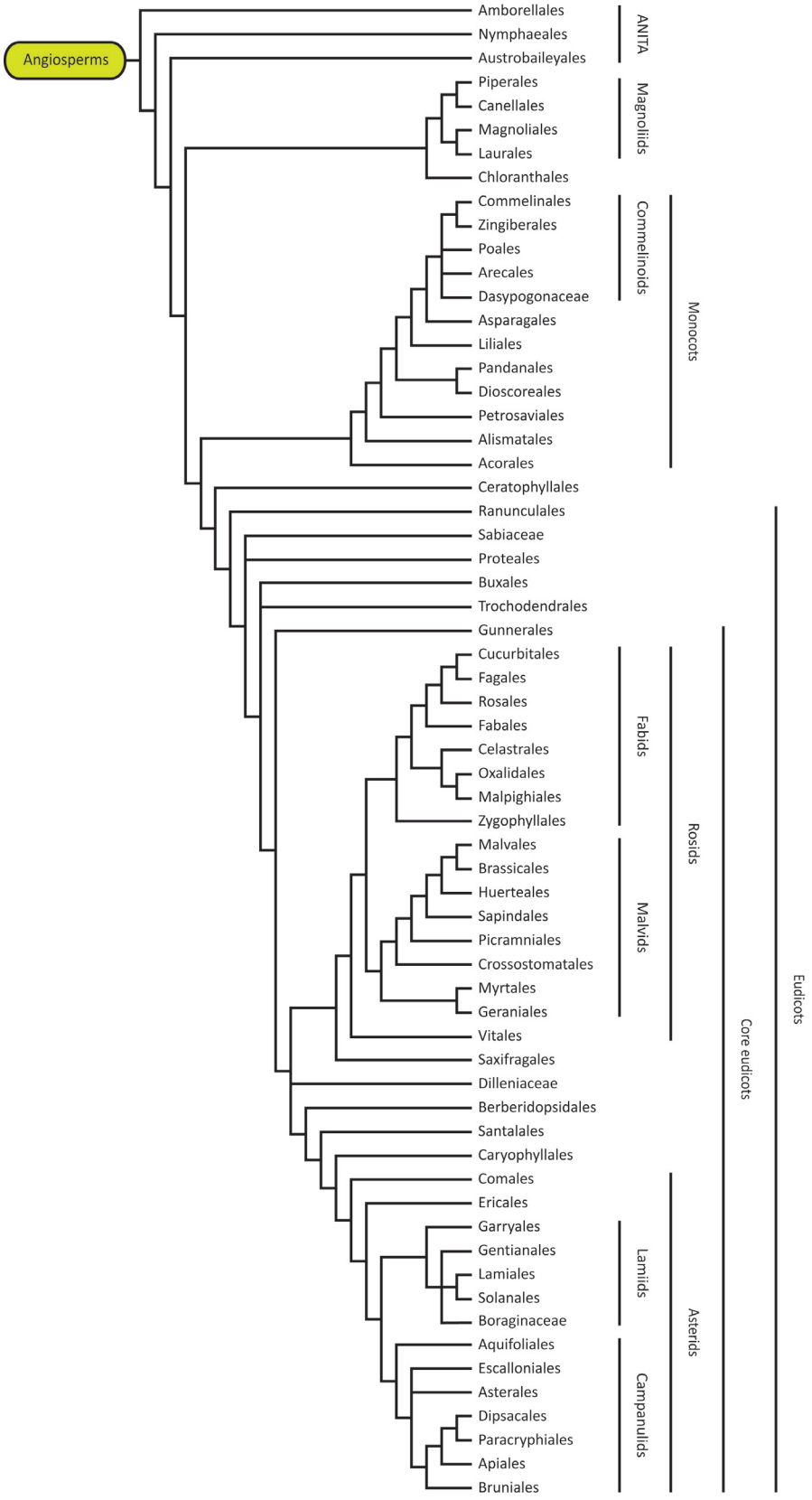
Основні групи сучасних покритонасінних згідно з APG III:

1. **Група ANITA** (абревіатура від *Amborella* + Nymphaeales + Illiciales + Trimeniaceae + *Austrobaileya*). За останніми даними, містить 3 порядки: **Amborellales** Melikyan, A.V. Bobrov, et Zaytzeva; **Nymphaeales** Salisb. ex Bercht. et J. Presl; **Austrobaileyales** Takht. ex Reveal.

Група ANITA є умовною, парафілетичною і об'єднує найбільш примітивно організованих покритонасінних.

2. **Порядок Chloranthales** R. Br.

Рис. 150. Філогенетична структура покритонасінних рослин згідно з APG III (APG 2009). ▸


Angiosperms
Amborellales
Nymphaeales
Austrobaileyales
ANITA
Piperales
Canellales
Magnoliales
Laurales
Magnoliids
Chloranthales
Commelinales
Zingiberales
Poales
Arecales
Dasypogonaceae
Commelinoids
Asparagales
Liliales
Pandanales
Dioscoreales
Petrosaviales
Alismatales
Acorales
Monocots
Ceratophyllales
Ranunculales
Sabiaceae
Proteales
Buxales
Trochodendrales
Gunnerales
Cucurbitales
Fagales
Rosales
Fabales
Celastrales
Oxalidales
Malpighiales
Zygophyllales
Fabids
Malvales
Brassicales
Huerteales
Sapindales
Picramniales
Crossostomatales
Myrtales
Geraniales
Malvids
Rosids
Vitales
Saxifragales
Dilleniaceae
Berberidopsidales
Santalales
Caryophyllales
Comales
Ericales
Garryales
Gentianales
Lamiales
Solanales
Boraginaceae
Lamiids
Aquifoliales
Escalloniales
Asterales
Dipsacales
Paracryphiales
Apiales
Bruniales
Campanulids
Asterids
Core eudicots
Eudicots

185. Таксономія Angiospermae (закінчення)

3. **Група Magnoliids** (**магнолії́ди**). Охоплює 4 порядки: **Canellales** Cronq.; **Piperales** Bercht. et J. Presl; **Laurales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Magnoliales** Juss. ex Bercht. et J. Presl.

Група Magnoliids є монофілетичною й охоплює примітивно організовані дводольні рослини.

Групу ANITA, порядок Chloranthales, а також групи Magnoliids та Monocots (інколи Monocots виокремлюють) вважають збірною групою **базальних покритонасінних** (**Basal Angiosperms**).

4. **Група Monocots** (**однодольні**). Містить 11 порядків: **Acorales** Link; **Alismatales** R.Br. ex Bercht. et J. Presl; **Petrosaviales** Takht.; **Dioscoreales** Mart.; **Pandanales** R.Br. ex Bercht. et J. Presl; **Liliales** Perleb; **Asparagales** Link; **Arecales** Bromhead; **Poales** Small; **Commelinales** Mirb. ex Bercht. et J. Presl; **Zingiberales** Griseb.

5. **Порядок Ceratophyllales** Link.

6. **Група Eudicots** (**справжні дводольні**). Містить 42 порядки: **Ranunculales** Juss. ex Berchtold et J. Presl; **Sabiales** Takht.; **Proteales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Trochodendrales** Takht. ex Cronq.; **Buxales** Takht. ex Reveal; **Gunnerales** Takht.; **Dilleniales** Salisb.; **Saxifragales** Berchtold et J. Presl; **Vitales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Zygophyllales** Link; **Celastrales** Link; **Oxalidales** Bercht. et J. Presl; **Malpighiales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Fabales** Bromhead; **Rosales** Bercht. et J. Presl; **Cucurbitales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Fagales** Engler; **Geraniales** Juss. ex Bercht. et J. Presl.; **Myrtales** Rchb.; **Crossosomatales** Takht. ex Reveal; **Picramniales** Doweld; **Sapindales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Huerteales** Doweld; **Malvales** Juss.; **Brassicales** Bromhead; **Santalales** R. Br. ex Bercht. et J. Presl; **Berberidopsidales** Doweld; **Caryophyllales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Cornales** Link; **Ericales** Dumort.; **Garryales** Mart.; **Gentianales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Solanales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Lamiales** Bromhead; **Boraginales** Juss. ex Bercht. et J. Presl; **Aquifoliales** Senft; **Asterales** Lindley; **Escalloniales** Link; **Bruniales** Dumort.; **Apiales** Nakai; **Paracryphiales** Takht. ex Reveal; **Dipsacales** Juss. ex Bercht. et J. Presl.

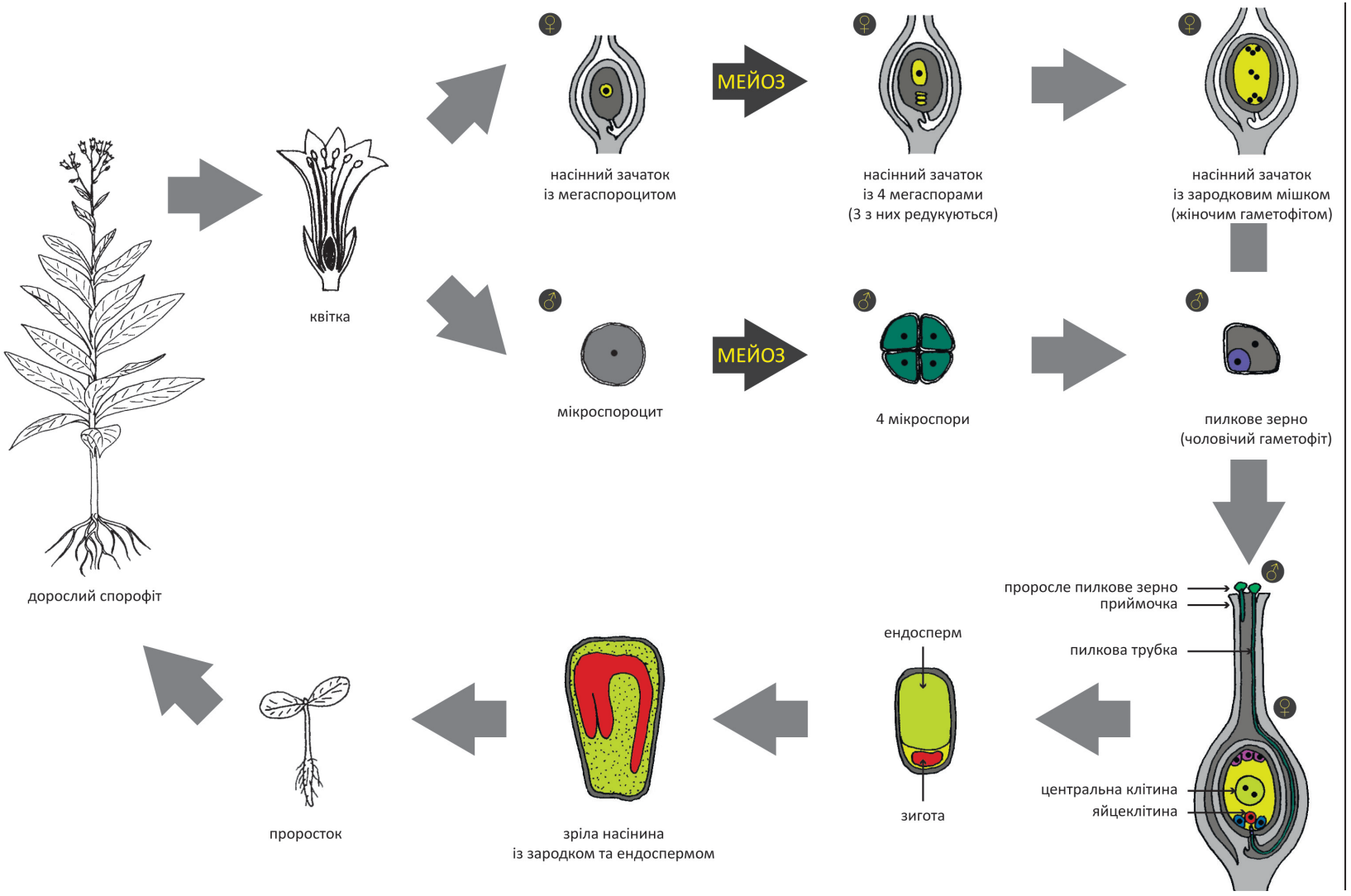
Група Eudicots є монофілетичною і, у свою чергу, містить дві підгрупи: умовну парафілетичну **групу Basal Eudicots** (**базальних справжніх дводольних**, охоплює порядки Ranunculales, Sabiales, Proteales, Trochodendrales, Buxales) та **групу Core Eudicots** (**основних справжніх дводольних**, охоплює решту порядків) із найбільш просунутими представниками.

У межах Core Eudicots виокремлюють дві монофілетичні клади (Rosids та Asterids) і кілька самостійних порядків – Gunnerales Takht., Dilleniales Salisb., Santalales R. Br. ex Bercht. et J. Presl, Berberidopsidales Doweld та Caryophyllales Juss. ex Bercht. et J. Presl.

Клада Rosids містить самостійні порядки Saxifragales Berchtold et J. Presl та Vitales Juss. ex Bercht. et J. Presl, а також монофілетичні субклади **Fabids** і **Malvids**.

Клада Asterids містить самостійні порядки Cornales Link та Ericales Dumort., а також монофілетичні субклади **Lamiids** і **Campanulids**.

Рис. 151. Цикл відтворення покритонасінних. ▸


дорослий спорофіт
квітка
насінний зачаток
із мегаспороцитом
МЕЙОЗ
насінний зачаток
із 4 мегаспорами
(3 з них редукуються)
насінний зачаток
із зародковим мішком
(жіночим гаметофітом)
мікроспороцит
МЕЙОЗ
4 мікроспори
пилкове зерно
(чоловічий гаметофіт)
проросле пилкове зерно
приймочка
пилкова трубка
центральна клітина
яйцеклітина
ендосперм
зигота
зріла насінина
із зародком та ендоспермом
проросток

IX

Особливості покритонасінних

186. Класифікація життєвих форм рослин за К. Раункієром

Система життєвих форм К. Раункієра (Raunkiær 1937) є однією з найбільш поширених і базується в основному на положенні й способі захисту бруньок відтворення під час несприятливого періоду. Цю систему неодноразово доопрацьовував і сам Раункієр, і його послідовники (Shimwell 1971; Müller-Dombois & Ellenberg 1974; Galán de Mera *et al.* 1999), а назви й кількість груп та підгруп варіюють залежно від автора модифікації.

Узагальнена класифікація життєвих форм К. Раункієра:

1. **Фанерофіти** – бруньки відновлення розташовуються високо над землею відкрито, можуть бути голі або захищені бруньковими лусками, це переважно дерева, але також є кущі та ліани:

а) **мегафанерофіти** – бруньки відновлення розташовуються вище від 30 м над землею;

б) **мезофанерофіти** – бруньки відновлення розташовуються на 8-30 м над землею;

в) **мікрофанерофіти** – бруньки відновлення розташовуються на 2-8 м над землею;

г) **нанофанерофіти** – бруньки відновлення розташовуються на 0,25-2 м над землею;

2. **Хамефіти** – бруньки відновлення розташовуються на висоті до 25 см і, окрім брунькових лусок, також захищені листковим опадом або/та снігом;

3. **Гемікриптофіти** – мають бруньки відновлення на рівні ґрунту або дещо вище, вкриті ґрунтовою підстилкою:

а) **протогемікриптофіти** – напіврозеткові або безрозеткові рослини, надземні пагони яких відмирають до рівня ґрунту;

б) **еугемікриптофіти** – розеткові рослини, у яких бруньки відновлення і так розташовані на рівні ґрунту;

4. **Криптофіти**–бруньки відновлення переживають несприятливий період зануреними у субстрат:

а) **геокриптофіти** – бруньки занурені у ґрунт (для наземних рослин);

б) **гелокриптофіти** – бруньки занурені в болотистий ґрунт або мул (для болотних і прибережноводних рослин);

в) **гідрокриптофіти** – бруньки занурені у воду (для водних рослин);

5. **Терофіти** – не мають бруньок відновлення і повністю відмирають на період несприятливих умов, який переживають насінини.

Інколи також виокремлюють іще дві особливі групи рослин:

6. **Епіфіти** – рослини з власною кореневою системою, бруньки відновлення яких підносяться над поверхнею землі за рахунок інших рослин;

7. **Аерофіти** – рослини з атрофованою кореневою системою, які споживають поживні речовини з опадів і бруньки відновлення яких підносяться над поверхнею землі за рахунок інших рослин.

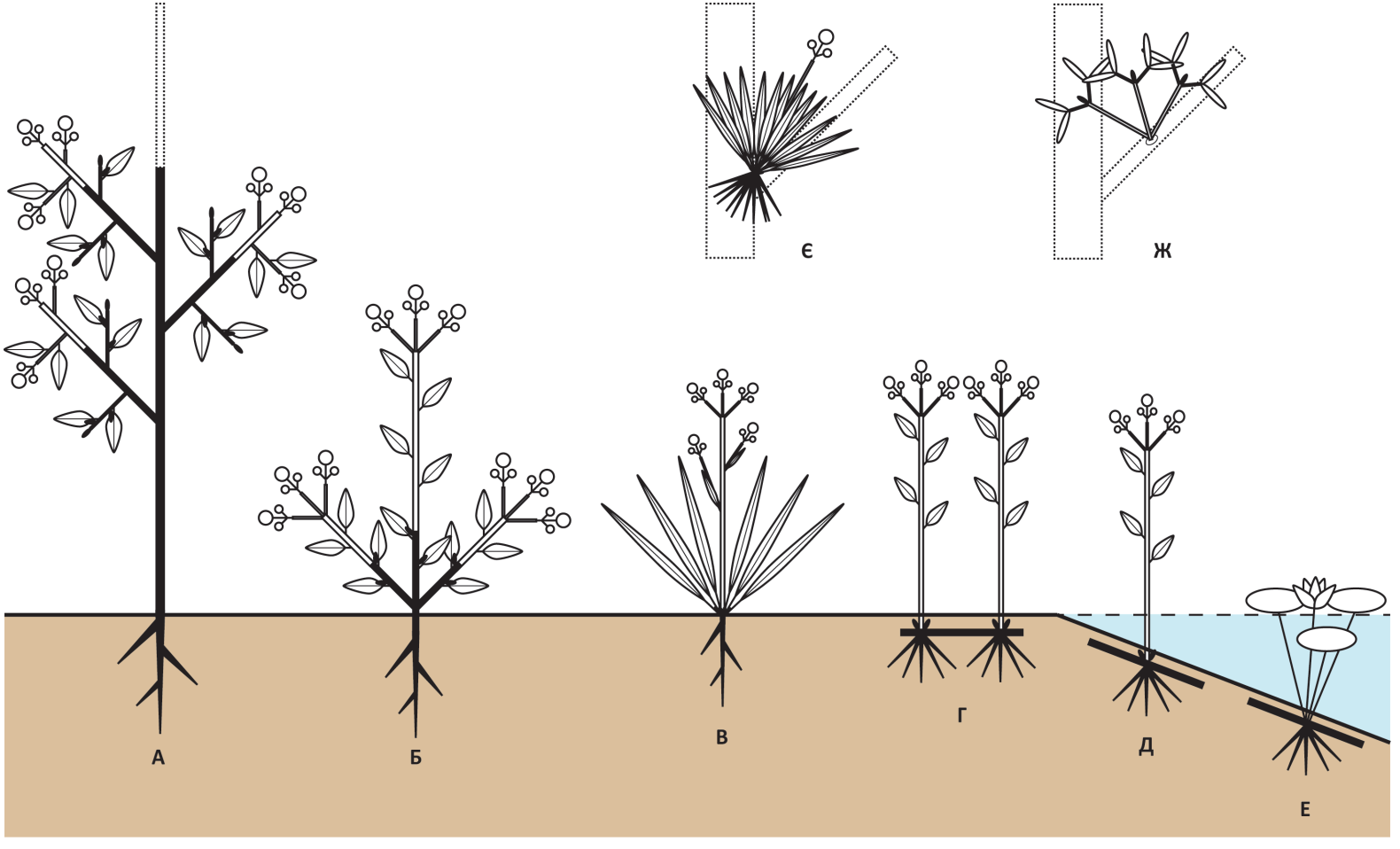


Рис. 152. Основні життєві форми рослин за RAUNKIÆR (1937) з доповненням згідно з GALÁN DE MERA (1999) та змінами: **А** – фанерофіт; **Б** – хамефіт; **В** – гемікриптофіт; **Г** – геокриптофіт; **Д** – гелокриптофіт; **Е** – гідрокриптофіт; **Є** – епіфіт; **Ж** – аерофіт. Терофіт не зображено. Багаторічні елементи пагона та бруньки відновлення затушовано чорним.

187. Класифікація життєвих форм І.Г. Серебрякова

Життєва форма – це своєрідний габітус (зовнішній вигляд) певної групи рослин, що історично сформувався у сукупності з їхньою життєвою стратегією під впливом навколишнього середовища і виражає адаптацію до цього середовища. Далі наведено спрощену класифікацію життєвих форм за І.Г. Серебряковим (Серебряков 1962, 1964; Серебрякова 1974).

1. **Деревні рослини** – мають багаторічні надземні пагони і бруньки відновлення високо над землею:

а) **дерева** – мають стовбур (зазвичай один, але є й багатостовбурні дерева), який зазвичай зберігається впродовж усього життя і формують крону з бічних гілок;

б) **кущі** – мають багато стовбуриків (пагонів формування) з бічними гілками (пагонами обростання), що відмирають і заміщуються новими впродовж життя;

в) **напівкущики** – мають виражену базальну кущеподібну ділянку й апікальну ділянку, представлену поокремими пагонами формування;

г) **кущики** – невисокі, до 50 см заввишки, кущеподібні рослини;

д) **рослини-подушки** – карликові кущеподібні рослини з розвинутою системою пагонів обростання і вкороченими пагонами формування.

2. **Напівдеревні рослини** – характеризуються щорічним відмиранням більшості надземної частини, при цьому бруньки відновлення все ж таки зберігаються над ґрунтом, а самі рослини є малорічниками:

а) **напівдеревні кущі**;

б) **напівдеревні напівкущики**;

б) **напівдеревні кущики**;

в) **напівдеревні рослини-подушки**.

3. **Трав'яні рослини** – характеризуються щорічним повним або частковим відмиранням, при цьому відтворення відбувається або з насінин або ж із бруньок відтворення, що зберігаються поблизу ґрунту або ж безпосередньо у ґрунті:

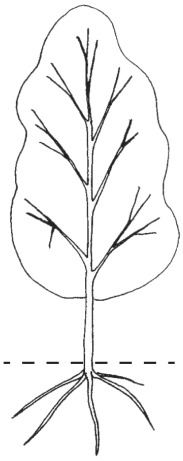
а) **багаторічники**:

- **стрижнекореневі** – мають більш-менш виражений каудекс із бруньками відновлення;

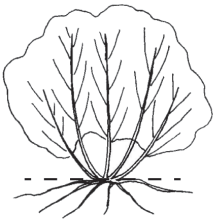
- **мичкуватокореневі** – мають дуже вкорочений пагін (зазвичай кореневище до 3 см завдовжки) із бруньками відновлення та додатковими коренями;

- **короткокореневищні** – мають порівняно довгі кореневища з бруньками відновлення й додатковими коренями, а особливістю є формування вкорочених міжвузль кореневища, довжина яких не перевищує діаметра кореневища;

Рис. 153. Основні життєві форми рослин за Серебряковим (1962, 1964) зі змінами. **Деревні та напівдеревні рослини**: **А** – дерево; **Б** – кущ; **В** – напівкущик; **Г** – кущик; **Д** – подушка. **Трав'яні рослини**: **Е** – стрижнекореневий багаторічник; **Є** – мичкуватокореневий багаторічник; **Ж** – короткокореневищний багаторічник; **З** – довгокореневищний багаторічник; **И** – бульбоутворюючий багаторічник; **І** – цибулинний багаторічник; **Ї** – бульбоцибулинний багаторічник; **Й** – дерниноутворюючий багаторічник; **К** – столоноутворюючий багаторічник; **Л** – вегетативний дворічник; **М** – вегетативний однорічник; **Н** – довговегетуючий однорічник; **О** – коротковегетуючий однорічник. **Ліани**: **П** – трав'яна однорічна; **Р** – трав'яна багаторічна; **С** – деревна. **Сукуленти**: **Т** – листковий; **У** – стебловий. ▸



А



Б

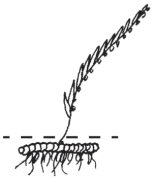
В

Г

Д

Е

Є



Ж

З

И

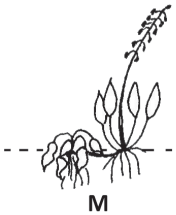
І

Ї

Й

К

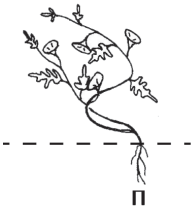
Л



М

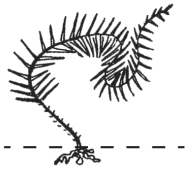
Н

О



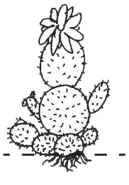
П

Р



С

Т



У

188. Класифікація життєвих форм І.Г. Серебрякова (закінчення)

- **довгокореневищні** – мають видовжені епігеогенні або гіпогеогенні кореневища з видовженими міжвузлями, бруньками відновлення й додатковими коренями, що часто партикулюють;

- **бульбоутворюючі** – мають бульби з бруньками відновлення та додатковими коренями, що зазвичай щорічно заміщуються;

- **цибулинні** – мають цибулини з бруньками відновлення та додатковими коренями, що зазвичай щорічно заміщуються;

- **бульбоцибулинні** – мають бульбоцибулини з бруньками відновлення та додатковими коренями, що зазвичай щорічно заміщуються;

- **дерниноутворюючі** – зазвичай короткокореневищні рослини з інтенсивним базитонічним (при основі пагона) галуженням, живі й відмерлі пагони яких разом із розвинутою мичкуватою системою формують щільну дернину;

- **столоноутворюючі** – формують столони;

б) **вегетативні дворічники** – трав'яні рослини із однорічними надземними пагонами, у яких з материнської бульби (або інших структур із бруньками відновлення) впродовж вегетаційного сезону формуються дочірні бульби, а наступного року материнська бульба відмирає і надземні пагони розвиваються з дочірних бульб, які, у свою чергу, формують нові бульби;

в) **вегетативні однорічники** – трави, у яких річні прирости існують не більше ніж рік, після чого руйнуються й заміщаються новими, дочірніми пагонами, унаслідок чого багаторічних частин у цих рослин немає;

г) **однорічники** – не мають бруньок відновлення та повністю відмирають після плодоношення, а відтворюються за рахунок насінин:

- **довговегетуючі**;
- **коротковегетуючі** (ефемери).

4. **Ліани** – проміжна група, трав'яні або деревні рослини з в'юнкими або сланкими пагонами:

а) **трав'яні однорічні**;

б) **трав'яні багаторічні**;

в) **деревні або напівдеревні багаторічні**;

5. **Сукуленти** – зазвичай трав'яні рослини, окремі органи яких виконують функцію накопичення вологи:

а) **листкові** – накопичують вологу в листках;

б) **стеблові** – накопичують вологу у стеблах.

Окрім того, за характером плодоношення трав'яні рослини поділяють на **полікарпіки** (плодоносять неодноразово за час життя) і **монокарпіки** (плодоносять лише один раз за час життя). Водночас монокарпіки можуть бути і багаторічними, і однорічними.

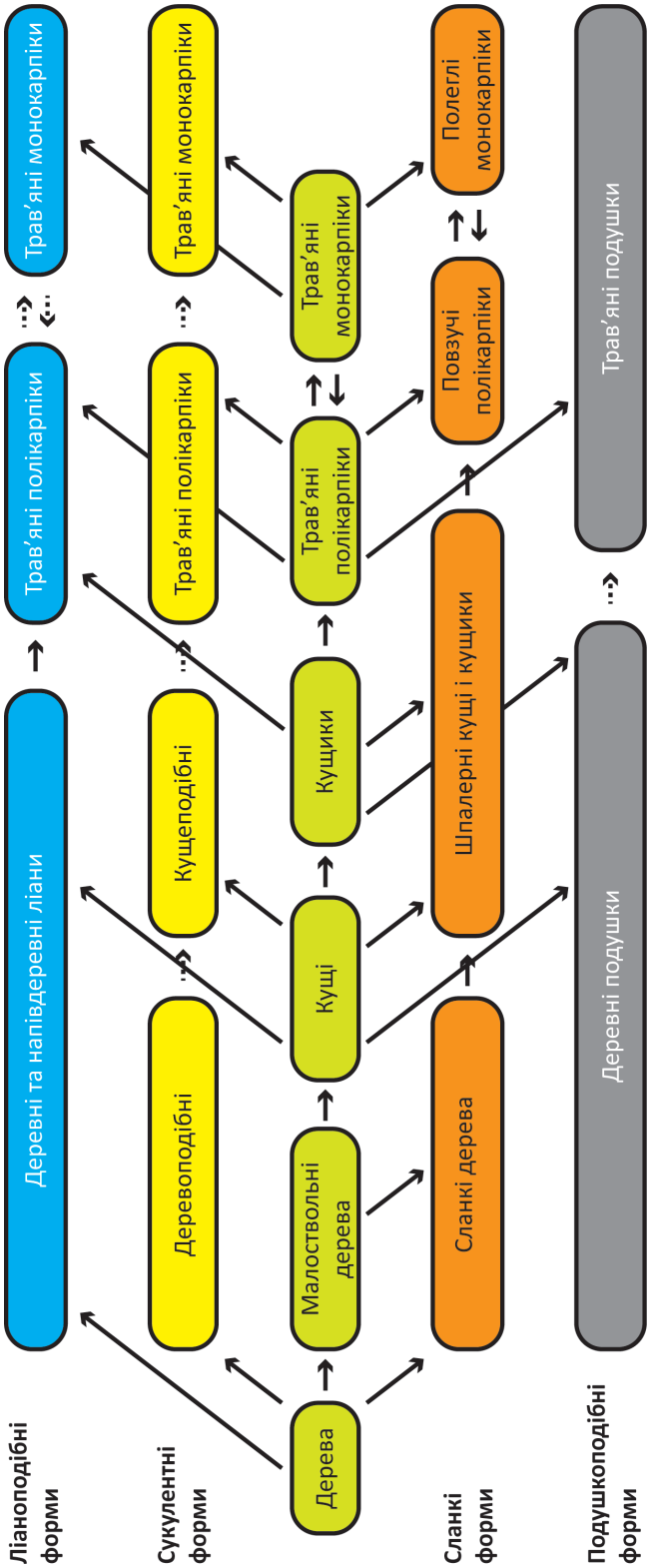


Рис. 154. Потенційні шляхи еволюції життєвих форм рослин за Серебряковою (1974).

189. Архітектурні моделі дерев Ф. Аллє, Р. Олдемана і П. Томлінсона

Дерева, які відносяться до однієї життєвої форми, часто відрізняються принципами наростання та формування крони, галуженням, загальним габітусом, що загалом розглядається як **архітектурна модель** конкретного виду.

Дослідженням архітектурних моделей тропічних дерев займалися Ф. Аллє і Р. Олдеман (Hallé & Oldeman 1970), а згодом до них долучився П. Томлінсон (Hallé *et al.* 1978; Tomlinson 1983). Ці моделі, як виявилося, добре описують не лише тропічні дерева.

Загалом було описано 23 моделі дерев, названі на честь відомих дослідників морфології рослин:

1. **Одноосьові дерева**:

Модель Холтума (*Holtum's model*) – одностовбуровий монокарпік із моноподіально наростаючим стовбуром, що несе апікальну розетку листків і термінальне галузисте суцвіття.

Модель Корнера (*Corner's model*) – одностовбуровий полікарпік із постійно ритмічно або неритмічно наростаючим стовбуром, що несе апікальну розетку листків і пазушні суцвіття.

2. **Багатоосьові дерева**:

а) Усі вегетативні осі еквівалентні й ортотропні:

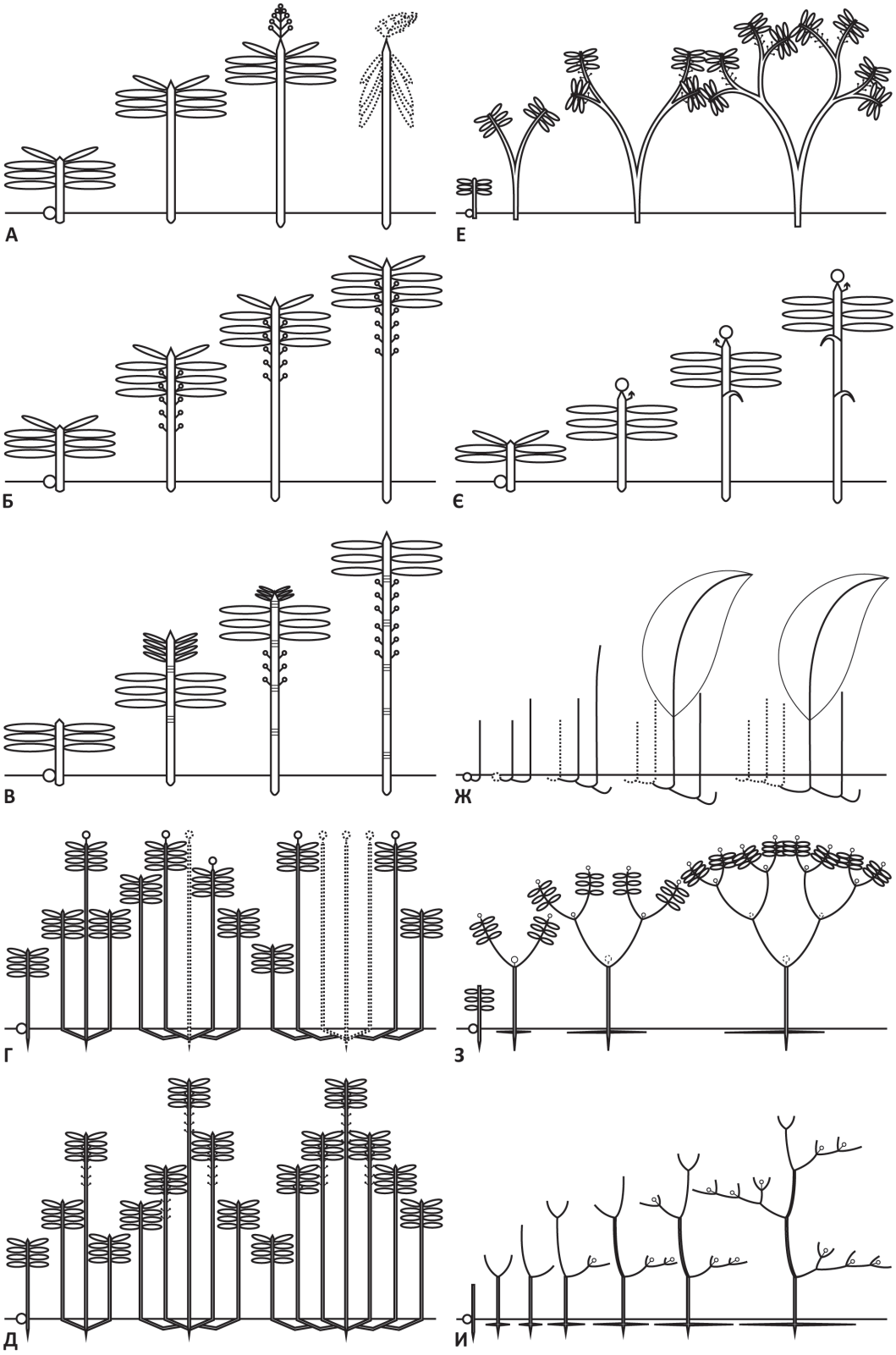
Модель Томлінсона (*Tomlinson's model*) – куртинний або багатостовбуровий полікарпік із симподіальним базитонічним галуженням підземної або приземної ділянки та численними ортотропними моноподіальними пагонами, що несуть апікальну розетку листків і термінальне або пазушні суцвіття.

Модель Шута (*Schoute's model*) – одностовбуровий полікарпік із симподіально наростаючими внаслідок псевдодихотомічного рівномірного галуження однаковими ортотропними пагонами, що несуть пазушні суцвіття.

Модель Чемберлена (*Chamberlain's model*) – одностовбуровий полікарпік із симподіально наростаючим у результаті акротонічного галуження пагоном, що несе апікальну розетку листків і термінальне суцвіття.

Модель МакКлюра (*McClure's model*) – куртинний моно- або полікарпік із вираженим базитонічним галуженням пагонів, які формують підземну плагіотропну симподіальну ділянку і надземну ділянку із численних ортотропних моноподіальних пагонів із короткими моноподіальними бічними пагонами й термінальними суцвіттями на них.

Рис. 155. Архітектурні моделі дерев за Hallé *et al.* (1978) зі змінами: **А** – Холтума; **Б, В** – Корнера; **Г, Д** – Томлінсона; **Е** – Шута; **Є** – Чемберлена; **Ж** – МакКлюра; **З** – Лійвенберга; **И** – Кориби. **Пунктиром** позначено відмерлі частини. ▸


А
Е
Б
Є
В
Ж
Г
З
Д
И

190. Архітектурні моделі дерев Ф. Аллє, Р. Олдемана і П. Томлінсона (продовження)

б) Вегетативні осі диференційовані на виражений стовбур і гілки крони:

Модель Лійвенберга (*Leewenberg's model*) – одностовбуровий полікарпік із симподіально наростаючими внаслідок псевдодихотомічного рівномірного галуження стовбуром і гілками крони, кожна з яких закінчується термінальним галузистим суцвіттям.

Модель Кориби (*Koriba's model*) – одностовбуровий полікарпік із симподіально наростаючими внаслідок псевдодихотомічного галуження стовбуром і гілками крони, розташованими горизонтально внаслідок перевершинювання, з пазушними суцвіттями на бічних гілках.

Модель Прево (*Prévost's model*) – одностовбуровий полікарпік із симподіально наростаючими внаслідок акротонічного пролептичного галуження стовбуром, а також симподіальними плагіотропними гілками крони, що формуються силептично або акротонічно та несуть термінальні суцвіття.

Модель Фаґерлінда (*Fagerlind's model*) – одностовбуровий полікарпік із ритмічно моноподіально наростаючими стовбуром і симподіально наростаючими гілками крони, які в результаті перевершинювання набувають горизонтального положення та несуть термінальні суцвіття на ортотропних дистальних пагонах.

Модель Петіт (*Petit's model*) – одностовбуровий полікарпік із неперервно моноподіально наростаючим стовбуром і симподіально наростаючими плагіотропними гілками крони, що несуть термінальні суцвіття на ортотропних дистальних пагонах.

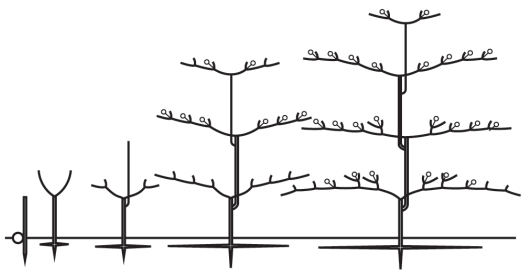
Модель Нозерана (*Nozeran's model*) – одностовбуровий полікарпік із симподіально наростаючими внаслідок акротонічного галуження стовбуром, на якому формуються два типи пагонів – силептичні (розвиваються з верхніх бруньок і формують відхилені гілки крони) та пролептичні (розвиваються з нижніх бруньок і ростуть ортотропно, продовжуючи стовбур).

Модель Аубревілля (*Aubréville's model*) – одностовбуровий полікарпік із постійно ритмічно й моноподіально наростаючим стовбуром і симподіально наростаючими гілками, які в результаті перевершинювання набувають горизонтального положення, суцвіття пазушні на дистальних ортотропних пагонах.

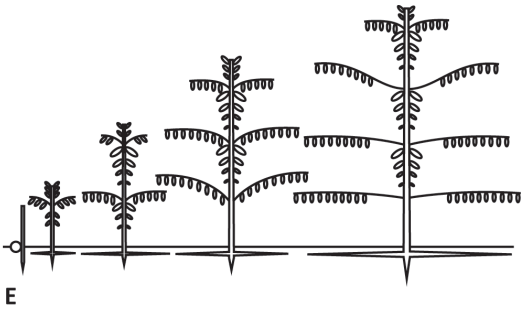
Модель Массара (*Massart's model*) – одностовбуровий монокарпік із моноподіально ритмічно наростаючими стовбуром і гілками крони.

Модель Ру (*Roux's model*) – одностовбуровий полікарпік із неперервно моноподіально наростаючими стовбуром і гілками крони.

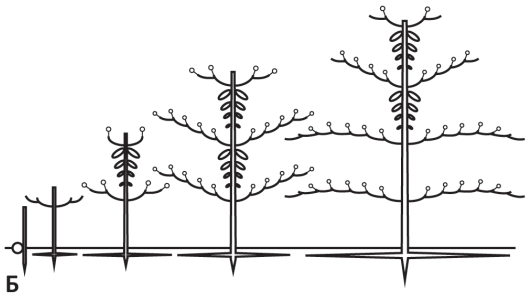
Рис. 156. Архітектурні моделі дерев за Hallé *et al.* (1978) зі змінами (продовження): **А** – Прево; **Б** – Фаґерлінда; **В** – Петіт; **Г** – Нозерана; **Д** – Аубревілля; **Е** – Массара; **Є** – Ру; **Ж** – Кука; **З** – Скарроне; **И** – Стоуна. ▸



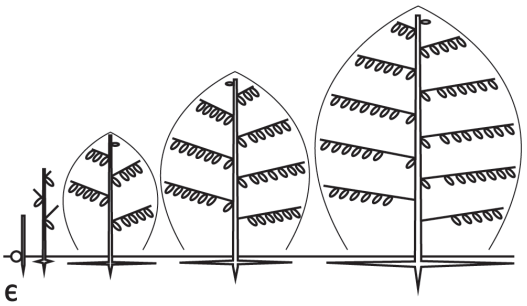
А



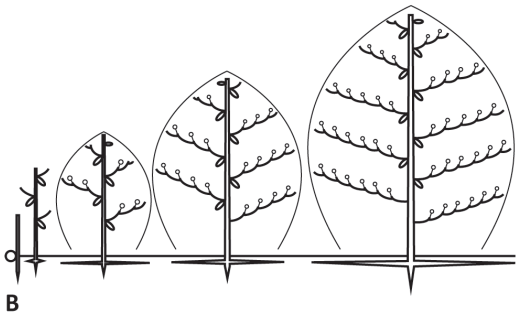
Е



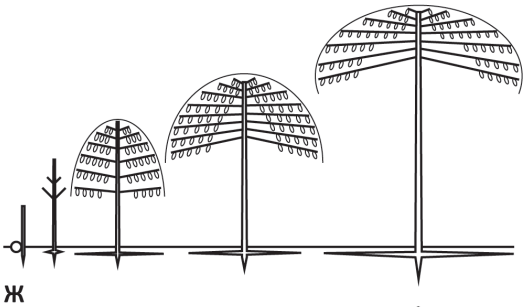
Б



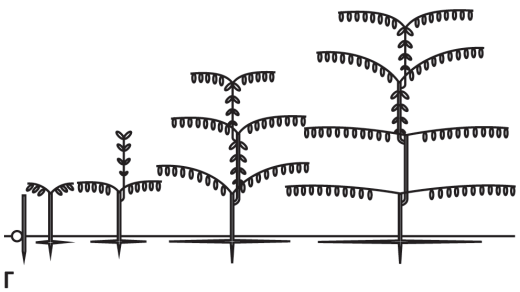
Є



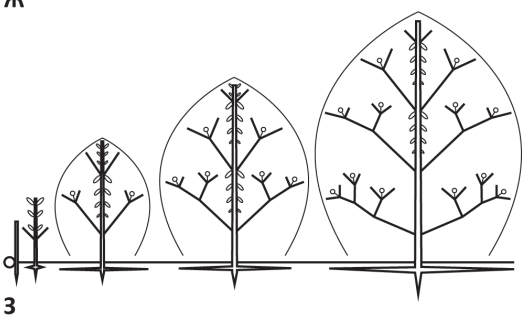
В



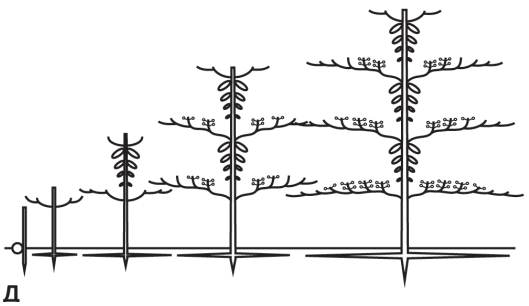
Ж



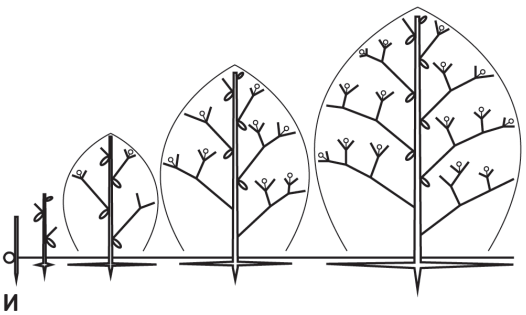
Г



З



Д



И

191. Архітектурні моделі дерев Ф. Аллє, Р. Олдемана і П. Томлінсона (закінчення)

Модель Кука (*Cook's model*) – одностовбуровий полікарпік із неперервно моноподіально наростаючими стовбуром і гілками крони, що несуть пазушні або термінальні суцвіття, із характерним опаданням нижніх гілок крони.

Модель Скарроне (*Scarrone's model*) – одностовбуровий полікарпік із ритмічно моноподіально наростаючим стовбуром та симподіально наростаючими внаслідок псевдодихотомічного галуження висхідними гілками крони, які несуть термінальні суцвіття.

Модель Стоуна (*Stone's model*) – одностовбуровий полікарпік із неперервно моноподіально наростаючим стовбуром і симподіально наростаючими псевдодихотомічними гілками крони, що несуть термінальні суцвіття.

Модель Рау (*Rauh's model*) – одностовбуровий полікарпік із ритмічно моноподіально наростаючим стовбуром та моноподіальними ярусними гілками крони, які несуть пазушні суцвіття.

Модель Аттімса (*Attims's model*) – одностовбуровий полікарпік із постійно неритмічно й моноподіально наростаючим стовбуром та ортотропними гілками крони, із пазушними суцвіттями на гілках крони.

в) Дерева зі змішаним типом осей:

Модель Манжено (*Mangenot's model*) – одностовбуровий полікарпік із симподіально наростаючим стовбуром і кроною, сформованою з похилених пагонів симподія.

Модель Шампанії (*Champagnat's model*) – одностовбуровий полікарпік із симподіально наростаючим в результаті мезотонічного галуження стовбуром, із відхиленими і прогнутими симподіальними пагонами, які й формують крону.

Модель Троля (*Troll's model*) – одностовбуровий полікарпік із моноподіальним або мезитонічним симподіально наростаючим стовбуром і плагіотропними гілками крони. Характерною особливістю є те, що на ранніх етапах пагони плагіотропні й випрамляються, стають ортотропними в міру старіння.

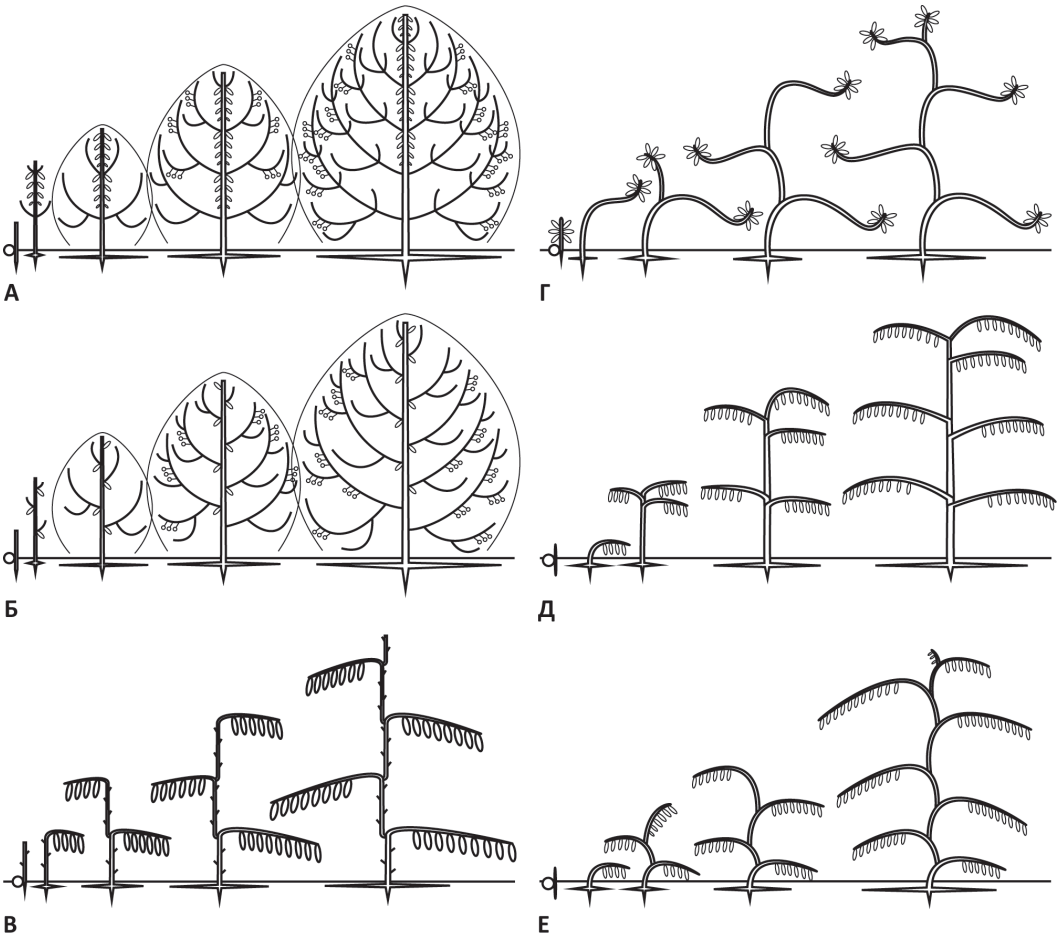


Рис. 157. Архітектурні моделі дерев за Hallé *et al.* (1978) зі змінами (закінчення): **А** – Рау; **Б** – Аттімса; **В** – Манжено; **Г** – Шампанії; **Д, Е** – Троля.

192. Моделі пагоноутворення трав за Т.І. Серебряковою

Для опису пагонової структури трав застосовують подібний підхід, що й до дерев. Проте оскільки трави не формують вираженого довговічного скелета з гілок (архітектури), тому більшу увагу приділяють напрямку й типу росту пагонів, а також довжині міжвузль і типу самих пагонів, різноманіття яких описують як **моделі пагоноутворення**. Докладну та найбільш поширену класифікацію моделей пагоноутворення запропонувала Т.І. Серебрякова (Серебрякова 1977, 1980, 1981, 1987), а згодом розвинула Н.П. Савіних (Савиных 2007, 2013; Савиных *и др.* 2012).

Основні моделі пагоноутвореня багаторічних трав:

1. **Моноподіальна розеткова** – трави мають два типи пагонів: розетковий моноподіально наростаючий багаторічний скелетний пагін та однорічні (односезонні) бічні видовжені пагони, що несуть квітки або суцвіття й регулярно відмирають;

2. **Моноподіальна довгопагонова** – трави мають моноподіально наростаючий плагіотропний багаторічний головний пагін, що вкорінюється у вузлах і формує пазушні суцвіття або квітки;

3. **Симподіальна напіврозеткова** – трави мають систему симподіально наростаючих напіврозеткових пагонів із термінальними суцвіттями, у яких на період спокою відмирає верхня ділянка до рівня розетки, а після пробудження з пазушних бруньок формуються нові напіврозеткові пагони із суцвіттями і т.д. При цьому ділянка зі старими фрагментами розеток зберігається впродовж кількох років, а потім руйнується, унаслідок чого рослина розпадається на клони.

4. **Симподіальна довгопагонова** – трави мають плагіотропний багаторічний симподіально наростаючий пагін з ортотропними відмираючими видовженими пагонами, що несуть суцвіття або квітки.

Як бачимо, в усіх випадках можна виокремити певні фрагменти пагонів або цілі пагони однакової організації – **модулі**. Для пагонів трав'яних рослин виокремлюють три основні **типи модулів**: а) **елементарний** (відповідає елементарному метамеру в межах пагона, наприклад, вузлу з міжвузлям); б) **універсальний** (видоспецифічний, відповідає одноосьовому пагону, сформованому в результаті діяльності однієї апікальної меристеми); в) **основний** (відповідає сукупності універсальних модулів або їхніх фрагментів, що закономірно повторюються в будові зрілих особин).

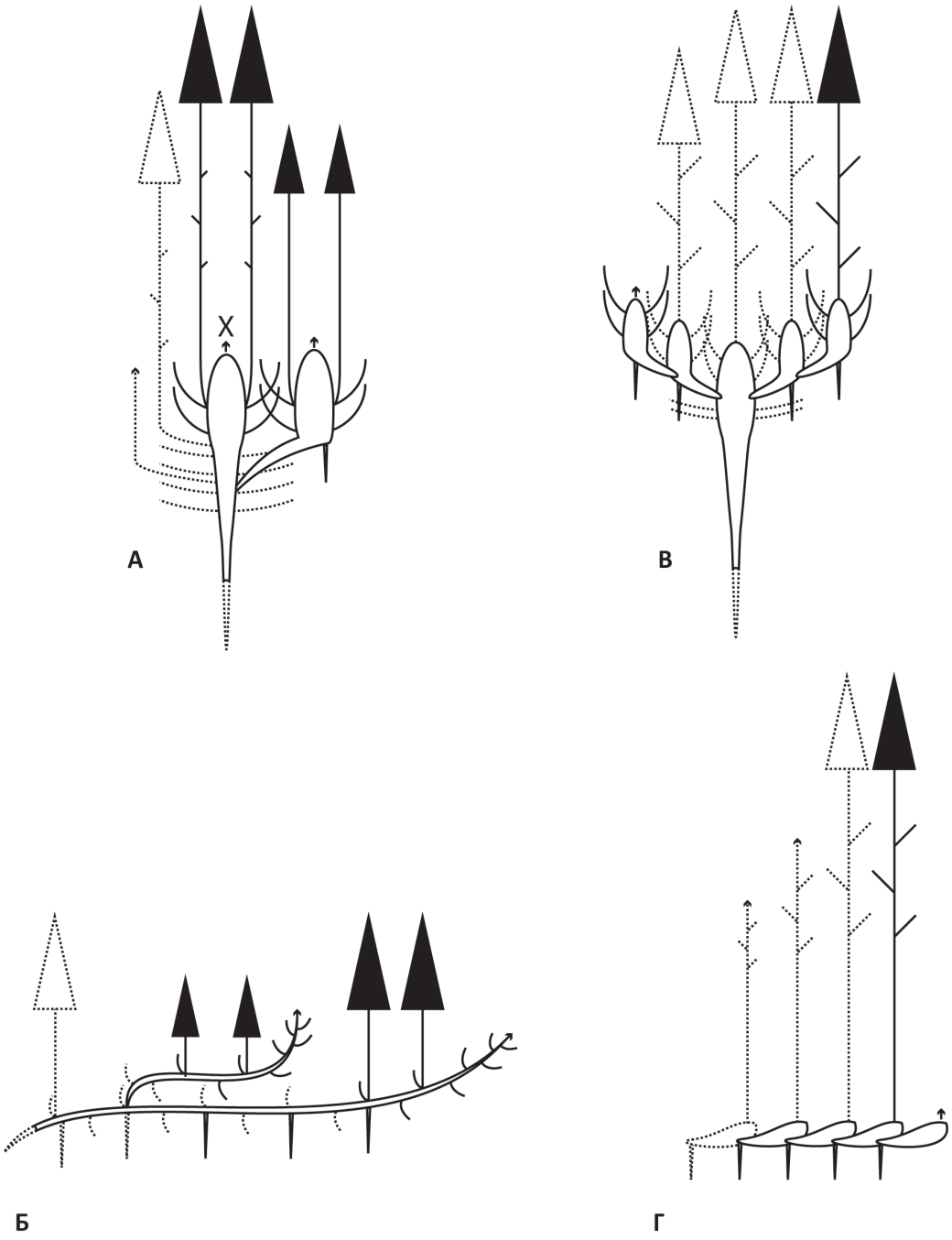


Рис. 158. Моделі пагоноутворення багаторічних трав'яних рослин за Серебряковою (1981) зі змінами: **А** – моноподіальна розеткова; **Б** – моноподіальна довгопагонова; **В** – симподіальна напіврозеткова; **Г** – симподіальна довгопагонова.

193. Корінь

Корінь – основний осьовий, радіальносиметричний вегетативний орган із необмеженим наростанням, основними функціями якого є закріплення рослини в субстраті, а також її водне та мінеральне живлення. Корінь відрізняється від пагона тим, що на ньому зазвичай не формуються бруньки, він зазвичай не фотосинтезує, а апікальна меристема вкрита особливою захисною структурою, яка також сприяє його просуванню у субстраті – **кореневим чохликом**.

Розрізняють три основні **типи коренів**:

1. **Головний корінь** – розвивається із зародкового корінця;
2. **Бічні корені** – розвиваються на головному корені в міру його росту;
3. **Додаткові корені** – можуть закладатися як на стеблі, так і на коренях, зокрема і на старих ділянках, будь-якого порядку.

Незалежно від типу коренів, вони часто мають кінчики, диференційовані на **ростові** (більш розвинуті й довгоживучі, виконують основну функцію занурення в субстрат) і **всмоктуючі** (короткі, короткоживучі, несуть численні кореневі волоски та виконують функцію всмоктування). У деревних рослин диференціація ще глибша – у них наявні масивні **скелетні** й менш розвинуті **напівскелетні** (мають добре розвинуті всмоктуючі і ростові кінчики) корені.

Сукупність усіх коренів рослини називається **кореневою системою**.

У вищих спорових рослин головний корінь не формується (оскільки не формується насінин із зародком), але інтенсивно розвиваються додаткові корені (здебільшого тільки на молодих ділянках), що сукупно формують **первинно гоморизну кореневу систему**.

У насіннєвих рослин із зародкового корінця зазвичай формується головний корінь, на якому розвиваються бічні корені. Часто головний і бічні корені доповнюються численними додатковими коренями та разом формують **алоризну кореневу систему**.

У багатьох покритонасінних головний корінь дуже швидко відмирає і заміщується додатковими коренями, що формують **вторинно гоморизну кореневу систему**.

Окрім того, якщо головний корінь добре виражений, говорять про **стрижневу кореневу систему**. Якщо ж головний корінь не виражений або ж його немає взагалі, говорять про **мичкувату кореневу систему**.

Інколи (наприклад, у *Potentilla* L. або *Trifolium* L.) один із додаткових коренів може інтенсивно розвиватися, формуючи **вторинну стрижневу кореневу систему**.

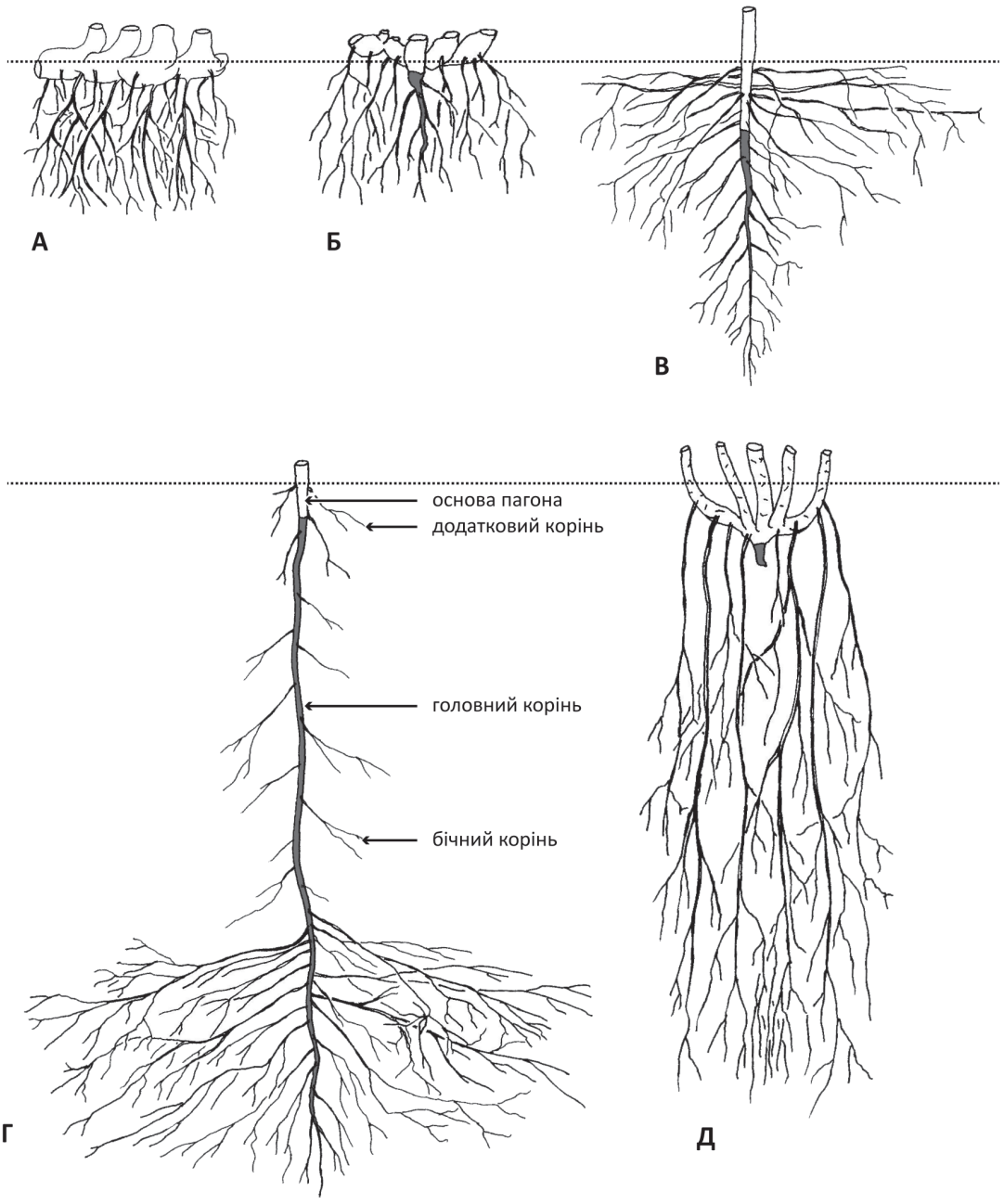


Рис. 159. Основні типи кореневих систем: **А, Б, Д** – мичкуваті; **В, Г** – стрижневі; **А-В** – поверхневі; **Г, Д** – глибинні; **А** – первинно гоморизна; **Б-Г** – алоризні; **Д** – вторинно гоморизна. Головний корінь затушовано.

194. Метаморфози і спеціалізації коренів

Існує низка метаморфоз (видозмін) та спеціалізацій коренів:

1. **Мікоризні корені** – спеціалізація, під час якої виникає симбіоз із грибами, унаслідок чого розвивається **ендомікориза** (гриб проникає всередину тканин кореня), **ектомікориза** (гриб закріплюється на поверхні коренів або проникає лише частково) або **ВАМ** (**везикулярно-арбускулярна мікориза**, характерна для деяких злакових; гриби відділу Glomeromycota формують гаусторієподібні гіфальні вростання в кортекс коренів і постачають рослини азотом, сіркою та фосфором).

2. **Азотфіксуючі (кореневі) бульбочки** (**бактеріориза**) – окремі рослини (багато бобових, а також *Alnus* Mill., *Podocarpus* Labill. та ін.) схильні до особливого типу спеціалізації, під час якої їх корені вступають в ендосимбіоз з азотфіксуючими бактеріями, що розвиваються в бічних або додаткових коренях (унаслідок їхнього розвитку уражені ділянки розростаються) і допомагають рослині засвоювати азот.

3. **Кореневі шишки** – бічні або додаткові корені з бульбоподібними вздуттями, у яких накопичуються поживні речовини; характерні для жоржин (*Dahlia* Cav.), пшінки (*Ficaria* (Dill.) Guett.) та деяких інших рослин.

4. **Повітряні корені** – формуються в багатьох тропічних епіфітів, зокрема у бромелієвих та орхідних; відрізняються тим, що вільно ростуть у повітрі і вкриті особливою тканиною – **веламеном** (видозмінена ризодерма), мертві клітини якої абсорбують вологу з повітря.

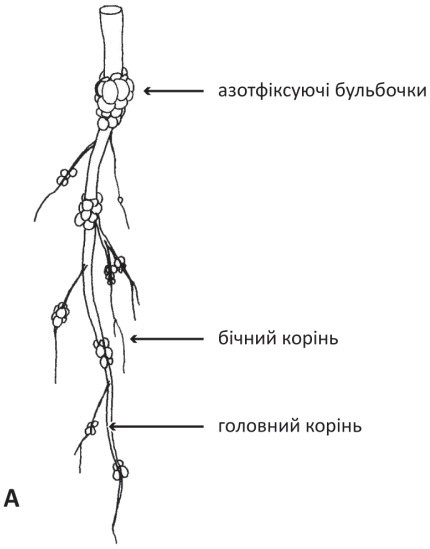
5. **Пневматофори** – дихальні корені, що виступають над поверхнею ґрунту або води й виконують функцію додаткового дихання; зазвичай несуть численні **сочевички** – розриви поверхневих тканин, через які інтенсивно відбувається газообмін; розвинуті в деяких тропічних дерев, що ростуть на затоплюваних або болотистих ділянках.

6. **Контрактильні корені** – властиві деяким рослинам (особливо цибулинними і кореневищним); основною функцією є втягування надземної ділянки рослини у ґрунт за рахунок скорочення базальної ділянки.

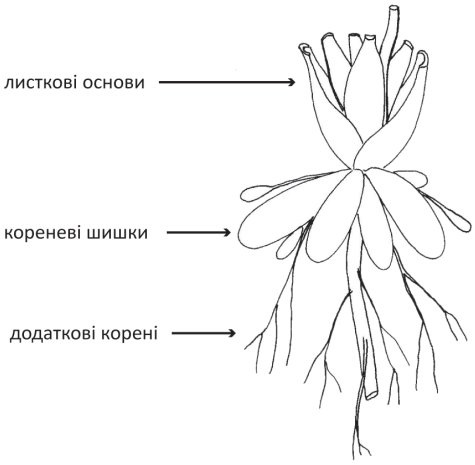
7. **Корені-причіпки** – короткі спеціалізовані додаткові корені деяких ліан, що проникають у тріщини в субстраті і якореподібно розростаються, допомагаючи рослині закріпитися на субстраті.

8. **Гаусторії** – здебільшого додаткові видозмінені корені або ж окремі їхні відгалуження в рослин-паразитів, що проникають у тканини рослини-живителя, закріплюючи паразита і беруть участь у його живленні за рахунок поглинання метаболітів рослини-живителя (при цьому рослина-паразит здебільшого не здатна фотосинтезувати).

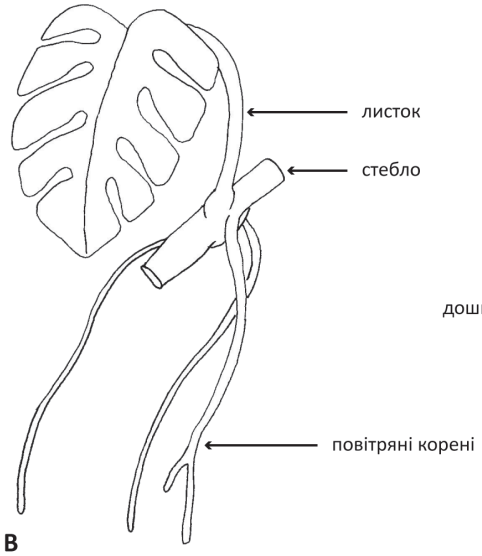
Рис. 160. Метаморфози коренів: **А** – кореневі бульбочки *Lupinus polyphyllus* Lindl.; **Б** – кореневі шишки *Ficaria verna* Huds.; **В** – повітряні корені *Monstera deliciosa* Liebm.; **Г** – пневматофори *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh.; **Д** – контрактильні корені *Lilium martagon* L.; **Е** – корені-причіпки *Hedera helix* L. ▸


азотфіксуючі бульбочки
бічний корінь
головний корінь

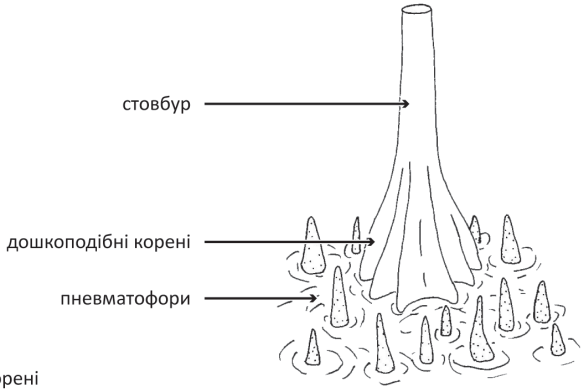
А


листкові основи
кореневі шишки
додаткові корені

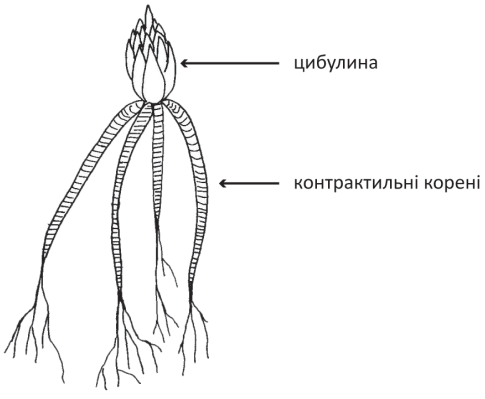
Б


листок
стебло
повітряні корені

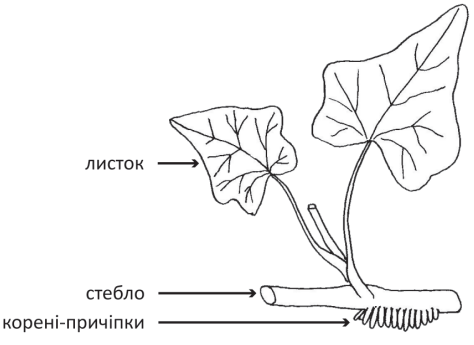
В


стовбур
дошкоподібні корені
пневматофори

Г


цибулина
контрактильні корені

Д


листок
стебло
корені-причіпки

Е

195. Метаморфози і спеціалізації коренів (закінчення)

9. **Корені-підпорки** (**стовпоподібні корені**) – додаткові корені, що розвиваються на гілках дерев, вкорінюються та підтримують їх; особливо добре розвинуті в бенгальського баньяна (*Ficus benghalensis* L.), унаслідок чого лише одне дерево може мати крону радіусом 350 м і формувати цілий «гай».

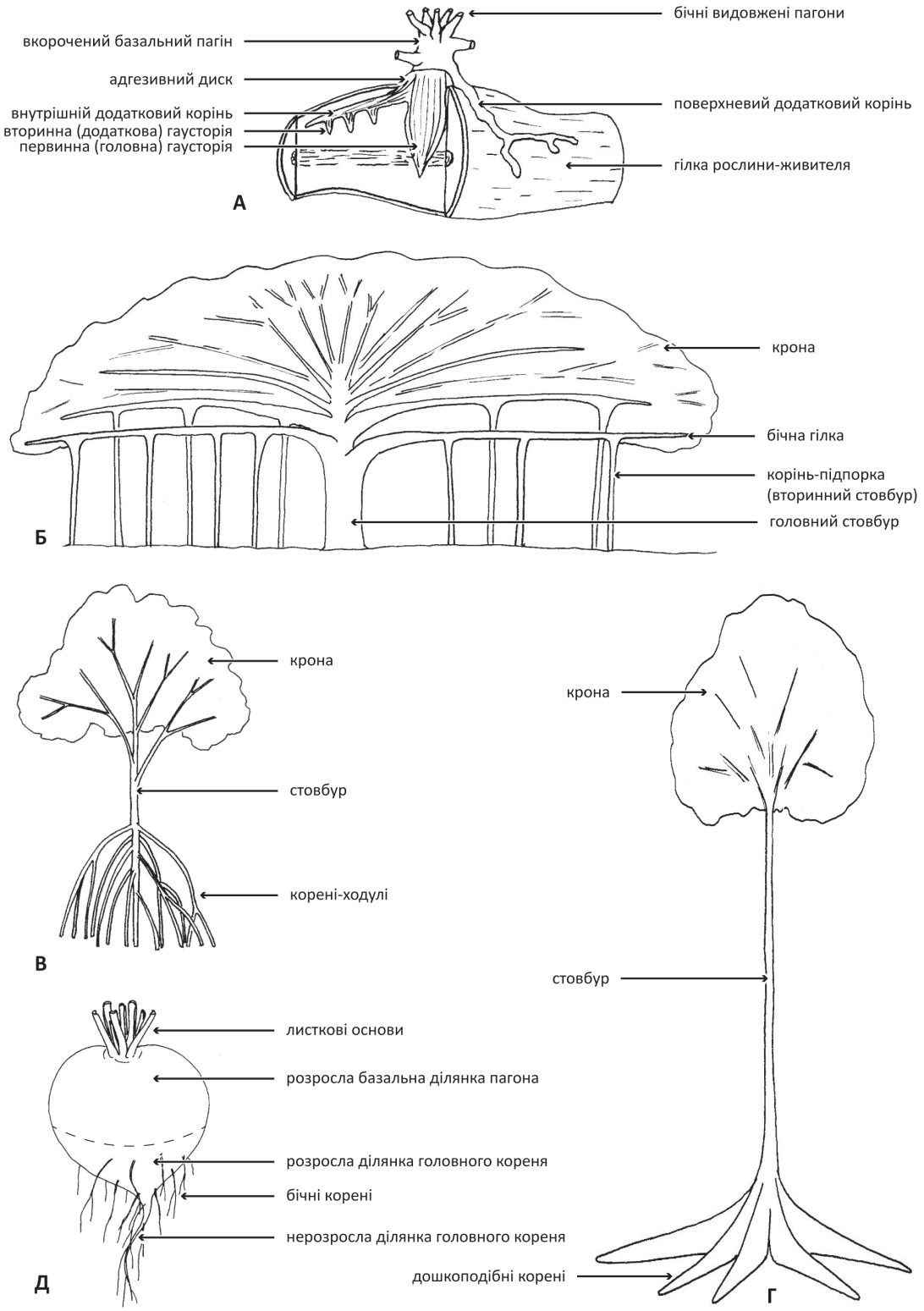
10. **Корені-ходулі** – додаткові корені мангрових, які розвиваються на стовбурі й гілках і виконують функцію додаткової опори дерева на мулистому ґрунті під час відпливів та у воді під час припливів.

11. **Дошкоподібні корені** – приповерхневі вертикально розрослі корені, що формують додаткові ребра жорсткості при основі стовбура деяких тропічних дерев.

12. **Коренеплоди** – складні утвори, сформовані розрослими головним коренем і базальною частиною пагона; спеціалізовані на накопиченні поживних речовин (зазвичай крохмалю).

13. **Фотосинтезуючі корені** – надземні корені, які вторинно набули здатність до фотосинтезу за рахунок розвитку кільця хлоренхіми в кортексі; трапляються вкрай рідко (наприклад, у *Trapa* sp., *Tinospora* sp., деяких епіфітних орхідей і деяких мангрів).

Рис. 161. Метаморфози коренів (закінчення): **А** – гаусторії *Viscum album* L.; **Б** – корені-підпорки *Ficus benghalensis* L.; **В** – корені-ходулі *Rhizophora mangle* L.; **Г** – дошкоподібні корені *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.; **Д** – коренеплід *Beta vulgaris* L. ▸


бічні видовжені пагони
вкорочений базальний пагін
адгезивний диск
внутрішній додатковий корінь
вторинна (додаткова) гаусторія
первинна (головна) гаусторія
поверхневий додатковий корінь
гілка рослини-живителя
А
крона
бічна гілка
корінь-підпорка
(вторинний стовбур)
головний стовбур
Б
крона
стовбур
корені-ходулі
В
крона
стовбур
Г
листкові основи
розросла базальна ділянка пагона
розросла ділянка головного кореня
бічні корені
нерозросла ділянка головного кореня
дошкоподібні корені
Д

196. Стебло

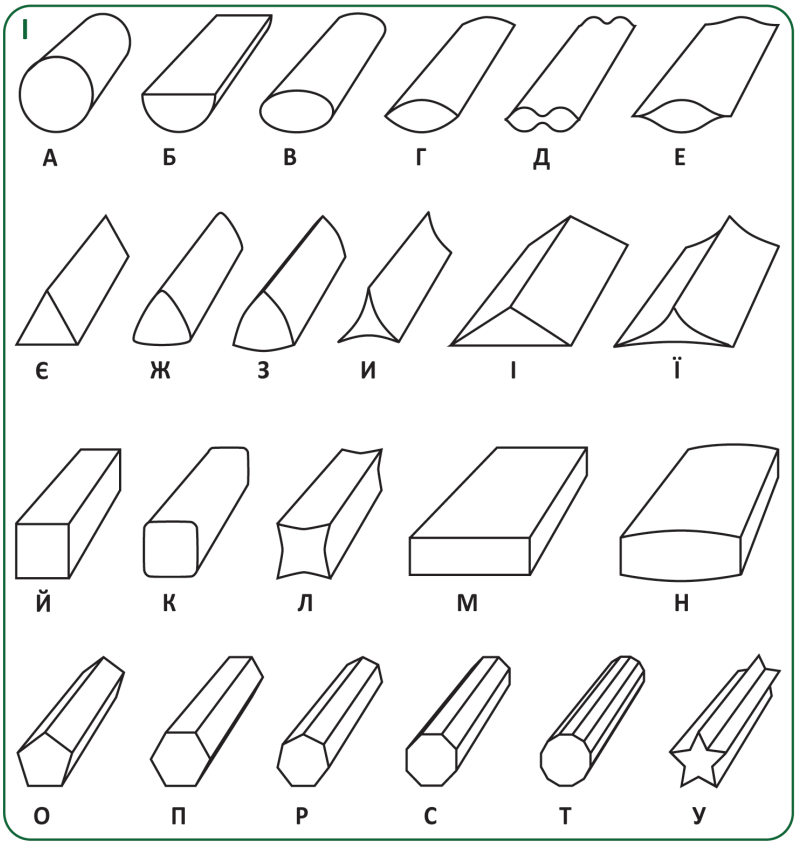
Стебло – вісь пагона, що складається з вузлів і міжвузль та наростає за рахунок як апікального, так й інтеркалярного росту. Міжвузля можуть бути видовженими та вираженими або ж вкороченими. Основні функції стебла – підтримувати частини рослини у просторі і транспортувати воду та метаболіти. Однак стебло часто виконує також фотосинтезуючу й запасну функції.

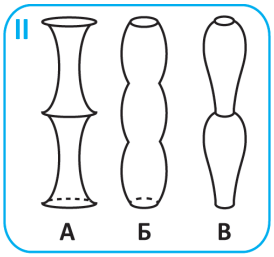
Інколи стебло відмежовують як окремий осьовий вегетативний орган, проте частіше розглядають у комплексі з листками і бруньками, тобто в контексті пагона. Стебло продовжує вісь кореня, й інколи ці два органи формують **стеблокорінь** (**каудекс**) – складний напівзанурений орган, складений із базальної багаторічної ділянки стебла (або кількох ділянок) і верхньої частини головного кореня.

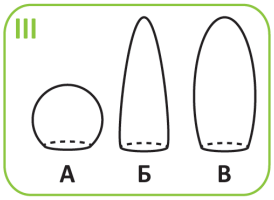
Стебла деревних рослин представлені **стовбуром** (або **стовбурцями**) та **гілками**.

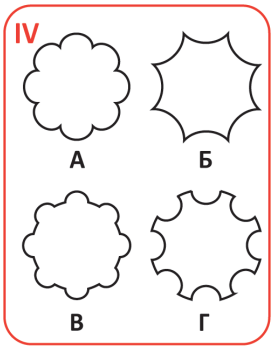
Стебла можуть бути дерев'янистими або трав'янистими, виповненими або порожнистими. Окрім того, розрізняють кілька типів стебла за його положенням у просторі, формою поперечного перерізу, зміною товщини міжвузль і вузлів, а також наявністю та формою поздовжніх ребер.

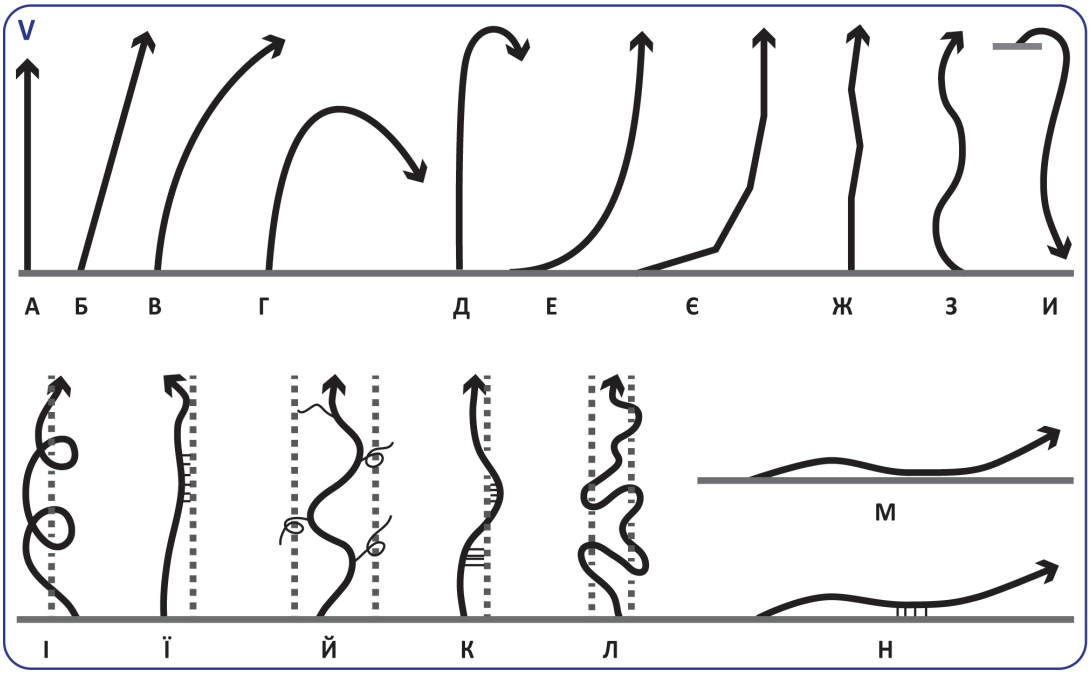
Рис. 162. Основні типи стебел за Федоров *и др.* (1962) зі змінами. **За характером поперечного перерізу (I)**: **А-Е** – округлі; **Є-Ї** – тригранні; **Й-Н** – чотиригранні; **О-У** – багатогранні. **А** – круглий; **Б** – півкруглий; **В** – овальний; **Г** – лінзоподібний; **Д** – двовипуклий; **Е** – двосічний; **Є** – трикутний; **Ж** – тупотрикутний; **З** – випуклотрикутний; **И** – увігнутотрикутний; **І** – плоскотрикутний; **Ї** – плоскоувігнутотрикутний; **Й** – квадратний; **К** – округло-квадратний; **Л** – увігнутоквадратний; **М** – плоскопрямокутний; **Н** – випуклоплоскопрямокутний; **О** – п'ятикутний; **П** – шестикутний; **Р** – семикутний; **С** – восьмикутний; **Т** – багатокутний; **У** – багаторебристий. **Особливі типи за характером вертикального перерізу (II)**: **А** – вузлуватий; **Б** – вервицеподібний; **В** – членистий. **Особливі типи вкорочених стебел (III)**: **А** – сферичний; **Б** – конусоподібний; **В** – веретеноподібний. **За характером поздовжніх ребер (IV)**: **А** – епіциклоїдний; **Б** – гіпоциклоїдний; **В** – епіциклоїдно-проміжковий; **Г** – гіпоциклоїдно-проміжковий. **За характером положення у просторі (V): А** – прямостоячий; **Б** – похилений; **В** – зігнутий; **Г** – дугоподібно зігнутий; **Д** – пониклий; **Е** – висхідний; **Є** – колінчасто-висхідний; **Ж** – ламано-прямостоячий; **З** – звивисто-прямостоячий; **И** – повислий; **І** – в'юнкий; **Ї** – чіпкий; **Й** – лазячий; **К** – в'юнко-чіпкий; **Л** – вплетений; **М** – полеглий; **Н** – сланкий. ▸


I
А Б В Г Д Е
Є Ж З И І Ї
Й К Л М Н
О П Р С Т У


II
А Б В


III
А Б В


IV
А Б
В Г


V
А Б В Г Д Е Є Ж З И
М
І Ї Й К Л Н

197. Метаморфози стебла

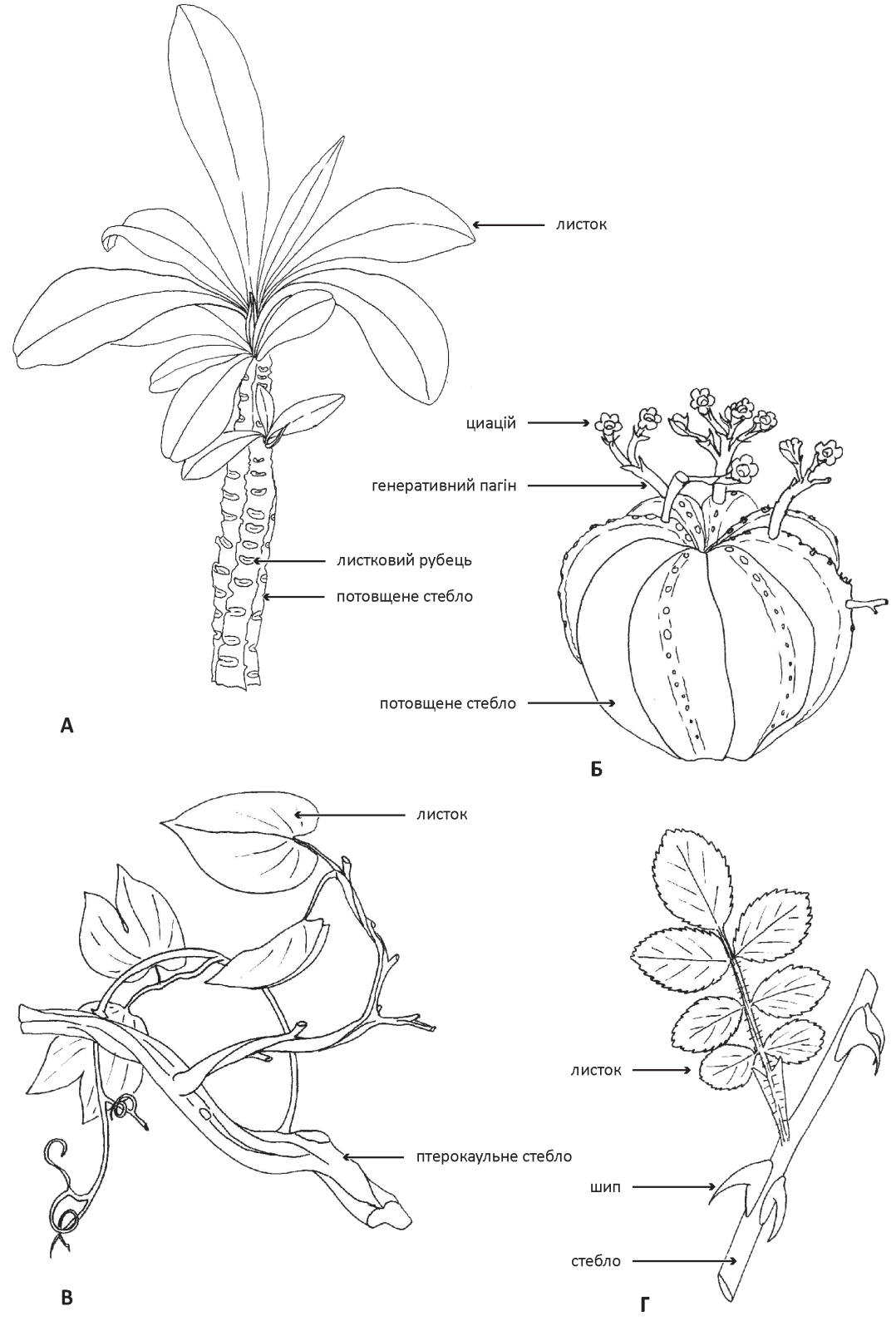
Стебло, як і листок, може набувати особливої спеціалізації і при цьому сильно видозмінюватися. Здебільшого такі видозміни супроводжуються одночасними змінами в організації і/або розташуванні листків чи бруньок, тому їх комплексно розглядають у розділі метаморфозів пагона. Однак є кілька випадків, коли зміни стосуються безпосередньо стебла:

1. **Сукулентні стебла** – видозмінені, спеціалізовані на накопиченні води стебла деяких рослин (наприклад, у кактусів і деяких молочаїв);

2. **Птерокаульні стебла** – стебла з вираженими поздовжніми лопатями, сформованими внаслідок розростання корку (наприклад, у *Baccharis crispa* Spreng.) або закручування стебла під час росту в деяких ліан (наприклад, у *Bauhinia* sp.);

3. **Шипи** – це емергенції, вирости стебла субепідермального походження. Не можна вважати метаморфозами стебла у прямому сенсі, проте є дуже специфічними похідними стебла, що виконують в основному захисну функцію (наприклад, у *Rosa* sp.).

Рис. 163. Метаморфози стебла: **А** – сукулентне стебло *Euphorbia lophogona* Lam.; **Б** – сукулентне стебло *E. meloformis* Aiton; **В** – птерокаульне стебло *Bauhinia scandens* L.; **Г** – шипи *Rosa rubiginosa* L. ▸


листок
циацій
генеративний пагін
листковий рубець
потовщене стебло
потовщене стебло
А
Б
листок
птерокаульне стебло
В
листок
шип
стебло
Г

198. Листок

Листок – апендикулярний орган рослин, спеціалізований на фотосинтезі. Зрідка на листках можуть формуватися додаткові корені або бруньки, проте на листку ніколи не розвивається безпосередньо інший листок. Листки можуть бути за своєю природою **мікрофілами** (енаційного походження) і **мегафілами** (теломного походження). Листки покритонасінних є мегафілами з обмеженим ростом.

Більшість листків є **біфаціальними** (з дорзивентральною симетрією листкової пластинки і зазвичай наступним розташуванням тканин: адаксіальна епідерма, стовпчастий мезофіл, губчастий мезофіл, абаксіальна епідерма).

Проте листки також бувають: а) **інвертованими біфаціальними** – порядок розташування тканин: верхня епідерма, губчастий мезофіл, стовпчастий мезофіл, нижня епідерма; б) **уніфаціальними** – **трубчасті** (*Allium* L.) або **мечеподібні** (*Iris* L.) листки лише з абаксіальною епідермою, що повністю огортає листок, тоді як адаксіальна епідерма є лише при основі такого листка; безпосередньо під епідермою розташовується стовпчастий мезофіл, а середину вистилає губчастий мезофіл; при цьому у трубчастих уніфаціальних листків провідні пучки розташовуються радіально, тоді як у мечеподібних – двома або одним рядом; в) **еквіфаціальними** – характерні для хвойних; епідерма є однаковою на всій поверхні листка, а всередині розташовується недиференційований мезофіл, провідні пучки розташовуються в центрі й відмежовані трансфузійною тканиною; г) **пельтатними** – подібні на парасольку; мають черешок, що виходить із середини пластинки і вкритий нижньою епідермою, тоді як сама пластинка має верхню й нижню епідерми.

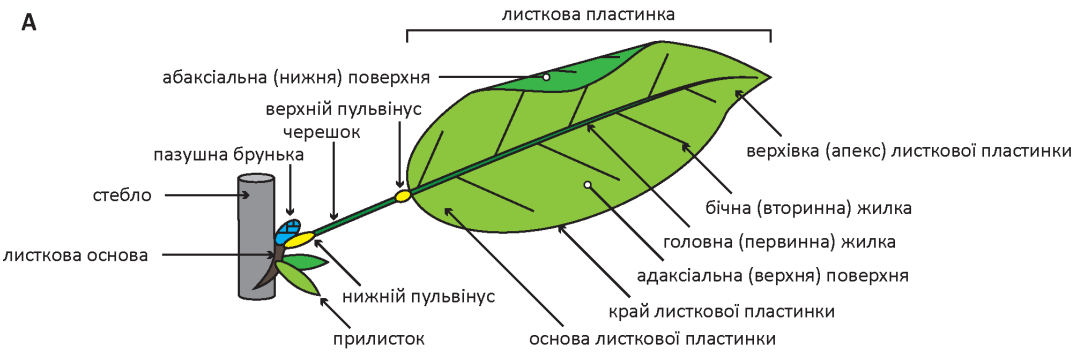
У біфаціальних листків розрізняють **адаксіальну** (верхню або прилягаючу до осі пагона) та **абаксіальну** (нижню або дистальну щодо осі пагона) поверхні листкової пластинки.

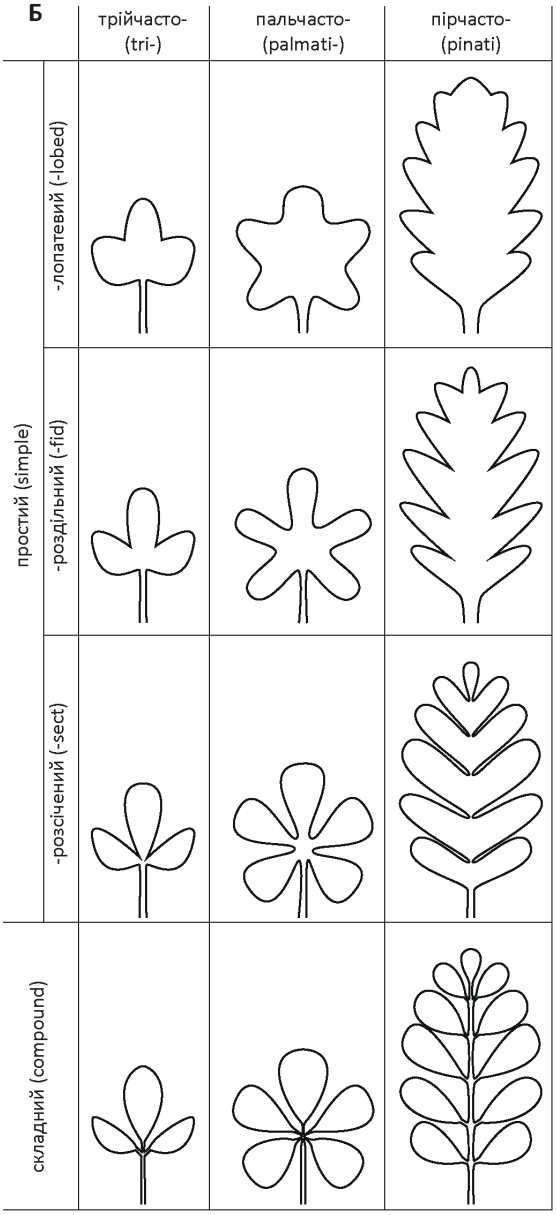
За характером розташування мезофілу розрізняють **дорзивентральні** листки з однією зоною стовпчастого й однією зоною губчастого мезофілів. Проте також трапляються **гомогенні ізолатеральні** листки лише з губчастим або недиференційованим мезофілом, а також **гетерогенні ізолатеральні** – із двома зонами стовпчастого мезофілу, між якими розташовується губчастий мезофіл.

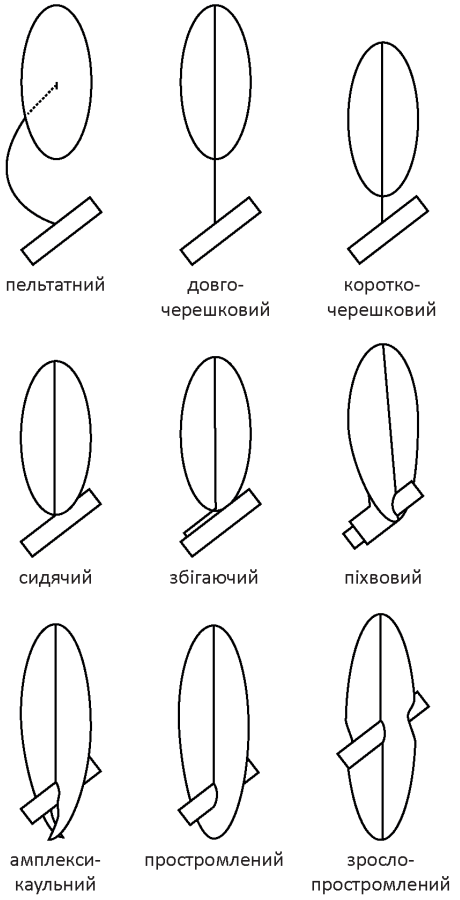
При основі листка розташовується особлива **абсцизійна тканина**, що бере участь в опаданні листків – **листопаді**. **Основа** може формувати подушкоподібне здуття, що забезпечує рух листка – **нижній пульвінус**. Інколи (у деяких Marantaceae) є додаткове здуття поблизу листкової пластинки – **верхній пульвінус**. Замість пульвінуса може формуватися **пульвіноїд** – аналогічна структура, що забезпечує лише одноразову зміну позиції листка.

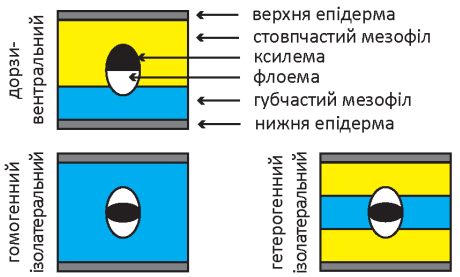
Основа може бути розрослою та охоплювати стебло, формуючи **піхву**, а в сидячих листків основа листкової пластинки може формувати **мантію** навколо вузла.

Рис. 164. А – основні елементи листка; **Б** – основні типи листків за характером розсічення листкових пластинок і їхньою кількістю; **В** – основні типи листків за характером прикріплення у вузлі; **Г** – основні типи листків за характером розташування мезофілу. ▸


А
листкова пластинка
абаксіальна (нижня) поверхня
верхній пульвінус
черешок
пазушна брунька
стебло
листкова основа
нижній пульвінус
прилисток
верхівка (апекс) листкової пластинки
бічна (вторинна) жилка
головна (первинна) жилка
адаксіальна (верхня) поверхня
край листкової пластинки
основа листкової пластинки


Б
трійчасто-
(tri-)
пальчасто-
(palmati-)
пірчасто-
(pinati)
простий (simple)
-лопатевий (-lobed)
-роздільний (-fid)
-розсічений (-sect)
складний (compound)


В
пельтатний
довго-
черешковий
коротко-
черешковий
сидячий
збігаючий
піхвовий
амплекси-
каульний
простромлений
зросло-
простромлений


Г
дорзи-
вентральний
верхня епідерма
стовпчастий мезофіл
ксилема
флоема
губчастий мезофіл
нижня епідерма
гомогенний
ізолатеральний
гетерогенний
ізолатеральний

199. Типи листків

Листки можуть бути **сидячими** (не мають черешків) та **черешковими** (мають черешки). Черешкові листки зазвичай диференційовані на **основу, черешок і пластинку**. При основі листка можуть розташовуватися парні або непарні придатки – **прилистки**. Листки можуть мати одну (**прості**) або кілька (**складні**) листкових пластинок. Окремі пластинки складного листка називаються **листочками** й можуть мати власні **черешечки** та **прилисточки**, прикріплені до спільної осі – **рахіса**, що переходить у черешок.

Прилистки можуть бути **вільними** або **приростими** до черешка, інколи вони зміщуються в пазуху листка і тоді називаються **пазушними**. Окрім того, прилистки можуть зростатися, огортаючи стебло та формуючи трубку – **розтруб** (особливо характерно для Polygonaceae Juss.), перетворюватися на **вусики** або ж бути **листкоподібними** (у такому разі пластинка редукована або перетворилася на вусик, наприклад, у *Lathyrus* L.).

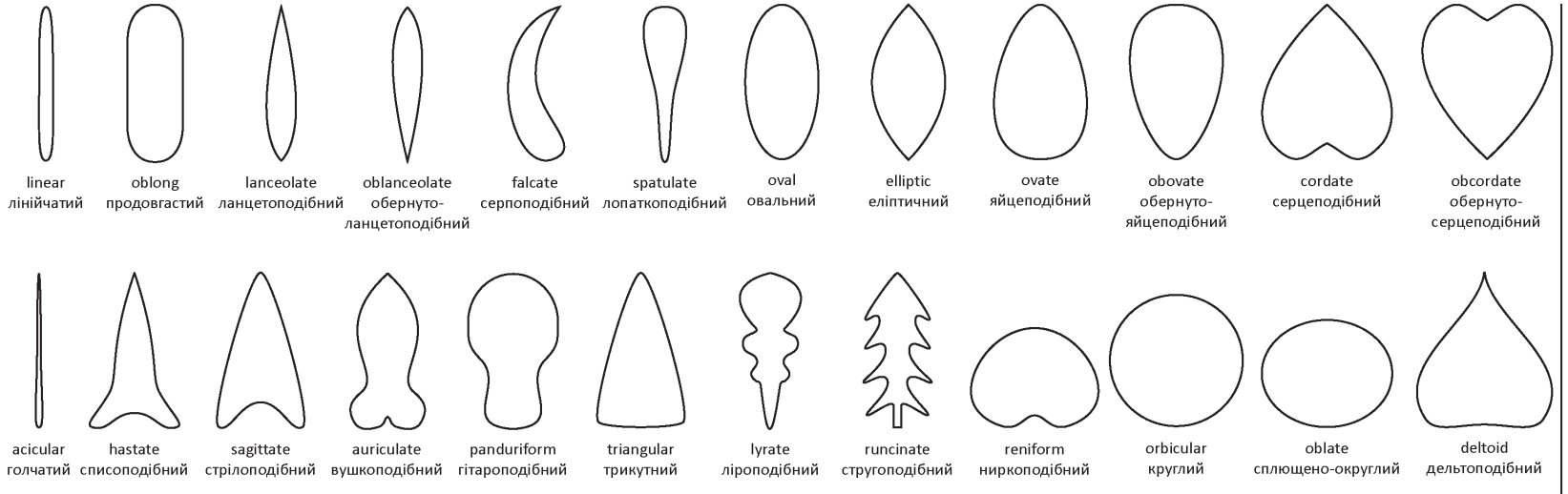
Особливе значення в таксономії покритонасінних має форма листкової пластинки. Зокрема, виділяють кілька типів пластинок за загальними обрисами, формою її кінчика, формою основи, типом листкового краю, типом жилкування.

Окрім того, листки поділяють і за іншими характеристиками, зокрема текстурою поверхні (плівчасті, папірчасті, шкірясті) і покривом (голі, опушені, воскові, папілозні тощо).

Прості листки за характером розсічення пластинки бувають: **цільнокраї**, **лопатеві** (розсічені менш ніж до середини), **роздільні** (розсічені до 2/3 ширини пластинки) та власне **розсічені** (розсічені до основи або центральної жилки листкової пластинки). За характером розташування сегментів вони поділяються на **пірчасті**, **пальчасті** і **трійчасті**.

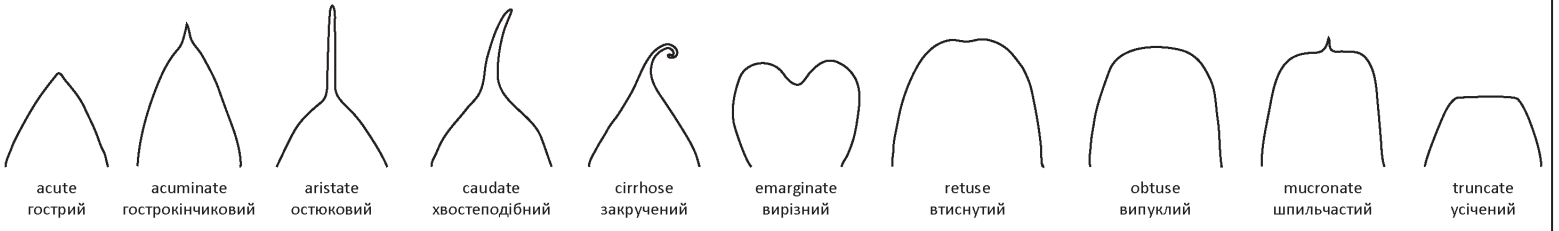
Складні листки, залежно від розташування окремих листочків, бувають: **пірчастими** (листочки кріпляться до рахіса), **пальчастими** (більш як три листочки виходять зі спільної точки) та **трійчастими** (три листочки виходять зі спільної точки). Бувають випадки і складнішої організації, коли рахіс має бічні відгалуження другого і третього порядків (наприклад, двопірчастоскладні або навіть трипірчастоскладні листки).

Рис. 165. Основні типи простих листків: **А** – за загальними обрисами; **Б** – за формою верхівки листкової пластинки; **В** – за формою основи листкової пластинки; **Г** – за формою краю листкової пластинки. ▸

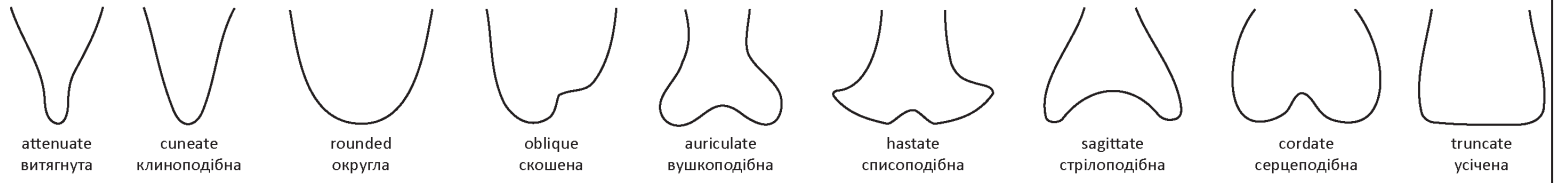

linear
лінійчатий
oblong
продовгастий
lanceolate
ланцетоподібний
oblanceolate
обернуто-
ланцетоподібний
falcate
серпоподібний
spatulate
лопаткоподібний
oval
овальний
elliptic
еліптичний
ovate
яйцеподібний
obovate
обернуто-
яйцеподібний
cordate
серцеподібний
obcordate
обернуто-
серцеподібний
acicular
голчатий
hastate
списоподібний
sagittate
стрілоподібний
auriculate
вушкоподібний
panduriform
гітароподібний
triangular
трикутний
lyrate
ліроподібний
runcinate
стругоподібний
reniform
ниркоподібний
orbicular
круглий
oblate
сплющено-округлий
deltoid
дельтоподібний

А

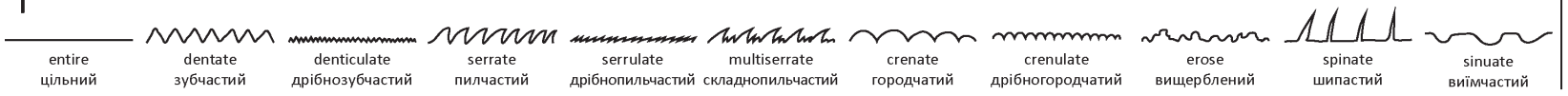
Б


acute
гострий
acuminate
гострокінчиковий
aristate
остюковий
caudate
хвостеподібний
cirrhose
закручений
emarginate
вирізний
retuse
втиснутий
obtuse
випуклий
mucronate
шпильчастий
truncate
усічений

В


attenuate
витягнута
cuneate
клиноподібна
rounded
округла
oblique
скошена
auriculate
вушкоподібна
hastate
списоподібна
sagittate
стрілоподібна
cordate
серцеподібна
truncate
усічена

Г


entire
цільний
dentate
зубчастий
denticulate
дрібнозубчастий
serrate
пилчастий
serrulate
дрібнопильчастий
multiserrate
складнопильчастий
crenate
городчатий
crenulate
дрібногородчатий
erose
вищерблений
spinate
шипастий
sinuate
виїмчастий

200. Жилкування листків

Листок має розвинуту провідну систему. Найбільші пучки, які переважно можна побачити неозброєним оком, формують **жилки** – основний скелет цієї провідної системи, який називають **жилкуванням**.

Жилки листка зазвичай відрізняються за розмірами, а найкрупніші з них називають жилками **першого порядку**. Від жилок першого порядку відгалужуються дрібніші жилки **другого порядку**, а від тих – жилки **третього порядку** і т.д. Найдрібніші термінальні жилки (жилки кінцевого порядку) можуть формувати замкнуті ділянки, що називають **листковими ареолами**. При цьому у середину ареоли може входити дрібне відгалуження, яке може галузитися кількома способами.

Якщо листкова пластинка має єдину жилку першого порядку, то її називають **центральною жилкою** або, рідше, **костою**.

Більшість дводольних рослин має **сітчасте жилкування** листків, а більшість однодольних – **паралельне**, проте існує багато винятків.

Розрізняють кілька **основних типів жилкування** листка:

1. **Одножилкове** – у листковій пластинці є лише одна центральна жилка без жодних відгалужень;

2. **Дихотомічне** – примітивне, жилки дихотомічно галузяться й не утворюють анастамозів (провідних перемичок) між собою;

3. **Сітчасте** (**ретикулятне**) – жилки сильно галузяться і зливаються між собою, формуючи більш-менш однорідну провідну сітку із численних анастамозів:

а) **пірчасто-сітчасте** – жилки другого порядку пірчасто відходять від центральної жилки;

б) **пальчасто-сітчасте** – кілька рівноцінних жилок першого порядку радіально розходяться від основи листкової пластинки, а від них формується сітка із жилок наступних порядків;

в) **трійчасто-сітчасте** – три основні жилки першого порядку радіально розходяться від основи листкової пластинки, а від них формується сітка із жилок наступних порядків;

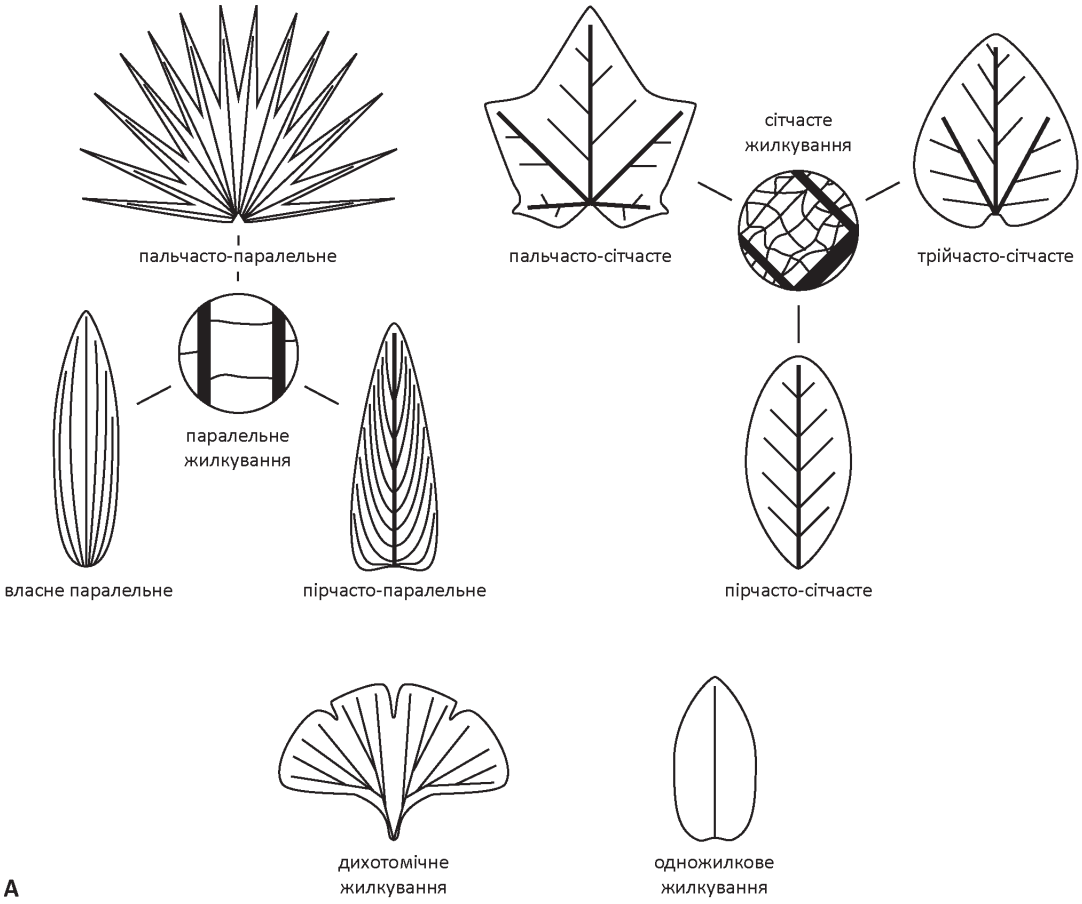
4. **Паралельне** – крупні жилки проходять більш-менш паралельно вздовж осі листка і сполучаються між собою лише дрібними поперечними анастамозами (інколи виокремлюють також дугоподібне жилкування, що принципово не відрізняється від паралельного):

а) **власне паралельне** – із кількома (зазвичай численними) рівноцінними жилками, які продовжуються більш-менш паралельно вздовж осі листкової пластинки;

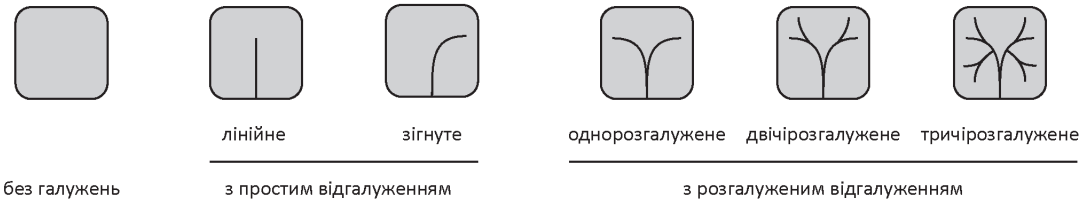
б) **пірчасто-паралельне** – із вираженою центральною жилкою, від якої відходять жилки другого порядку і продовжуються вздовж осі листкової пластинки;

в) **пальчасто-паралельне** – кілька рівноцінних жилок першого порядку радіально розходяться від основи листкової пластинки, а вже від них відходять жилки другого порядку, що продовжуються більш-менш паралельно (зазвичай уздовж окремих сегментів листкової пластинки).

Найбільш розвинуту і просунуту класифікацію листків покритонасінних розробив Л. Хіккей (Hickey 1973; Hickey & Wolfe 1975), проте, з огляду на її складність, використовують цю класифікацію вкрай рідко, і лише професійні дослідники.



А



Б

Рис. 166. А – основні типи жилкування листків; **Б** – типи ареол за Hickey (1973) зі змінами.

201. Листкові серії та формації

Важливе значення має характер розташування листків на рослині, яке розглядають із кількох позицій.

Послідовно сформовані на рослині листки, за винятком сім'ядоль, складають **листкову серію**. У межах листкової серії листки можуть бути однаковими, або лише збільшуватися у розмірах, або ж відрізнятися за формою, утворюючи кілька **листкових формацій** із більш-менш чіткими межами.

Виокремлюють три **основні листкові формації**:

а) **низову** – представлену дрібними простими листками або лусками, які здебільшого не фотосинтезують або рано відмирають і називаються **катафілами**;

б) **серединну** – представлену типовими розвинутими асимілюючими листками, що називаються **трофофілами**;

в) **верхівкову** – представлену дрібними, зазвичай зеленими, листками, які розташовуються в районі суцвіття, виконують функцію криючих листків бічних осей суцвіття, приквіток або приквіточок, і загалом називаються **гіпсофілами**.

Інколи листки однієї формації (зазвичай серединної) також можуть разюче відрізняються в межах однієї рослини, тоді говорять про **гетерофілію**. Гетерофілія часто пов'язана з умовами існування рослини. Яскравим прикладом гетерофілії є відмінності між підводними і надводними листками у водяного жовтецю (*Batrachium* Gray) або стрілолиста (*Sagittaria* L.).

Інколи термін гетерофілія вживають у більш широкому розумінні, для опису листків, відмінних у межах цілої рослини, проте в такому разі коректніше вживати поняття листкових формацій.

Бувають і більш складні випадки, коли листки виражено відрізняються за розмірами або формою в межах одного вузла, тоді говорять про **анізофілію**. Анізофілія здебільшого проявляється на плагіотропних пагонах і характерна для деяких тропічних покритонасінних, а також окремих голонасінних, плауноподібних та мохоподібних.

Окрім того, у напіврозеткових рослин розрізняють **розеткові** і **стеблові** (видовженої безрозеткової ділянки) листки.

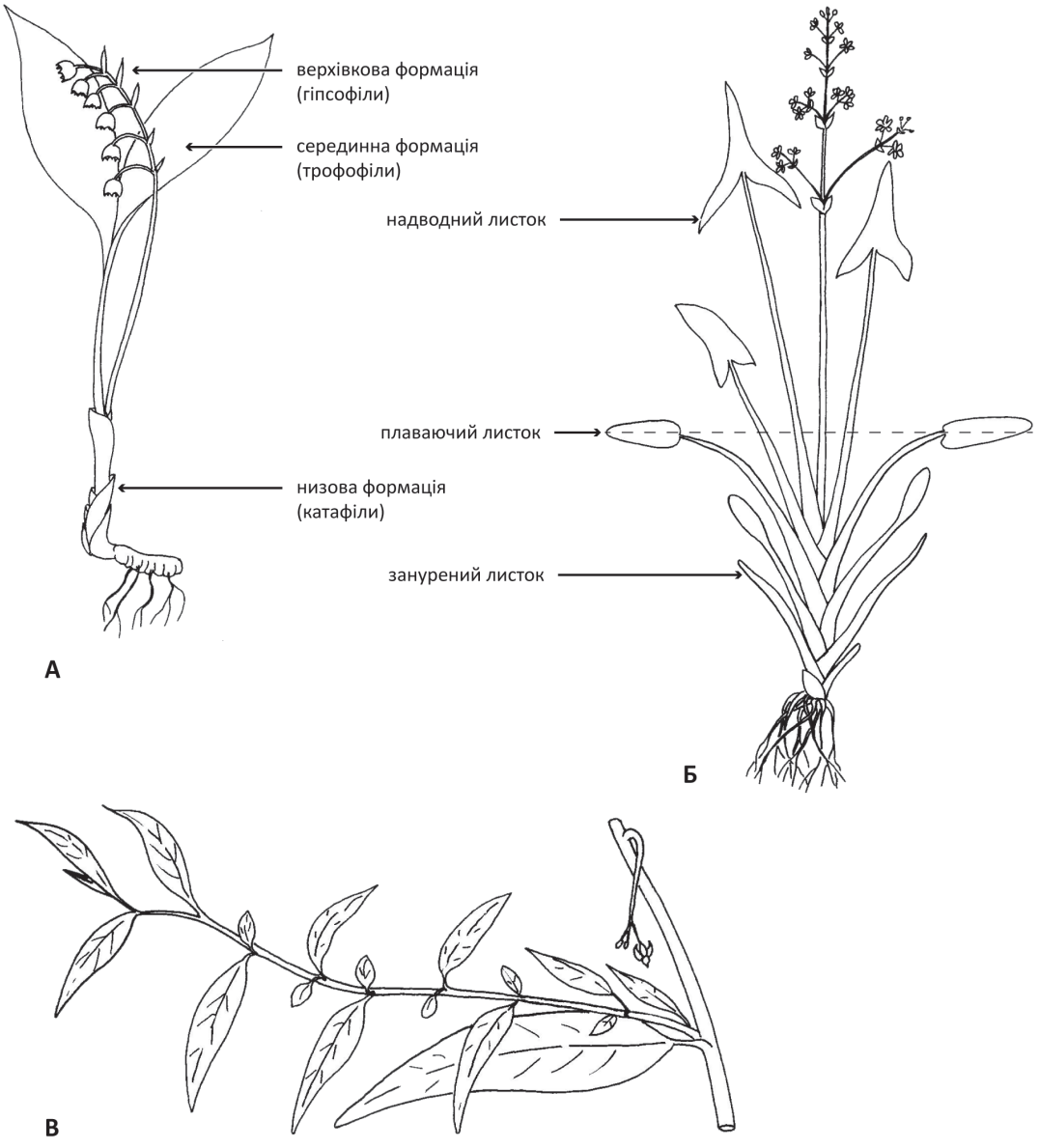


Рис. 167. Особливості розташування листків: **А** – листкові формації *Convallaria majalis* L.; **Б** – гетерофілія *Sagittaria sagittifolia* L.; **В** – анізофілія *Solanum bradei* Giacomin et Stehmann (Giacomin & Stehmann 2014).

202. Філотаксис: основні типи

Філотаксис (**листкорозміщення**) – радіальний порядок розташування листків на пагоні. Розрізняють кілька основних типів філотаксису:

1. **Спіральний** – у кожному вузлі розташовується по одному листку, які закладаються почергово з певним стабільним кроком і зміщенням на певний кут навколо осі пагона (наприклад, у *Betula* L. або *Quercus* L.);

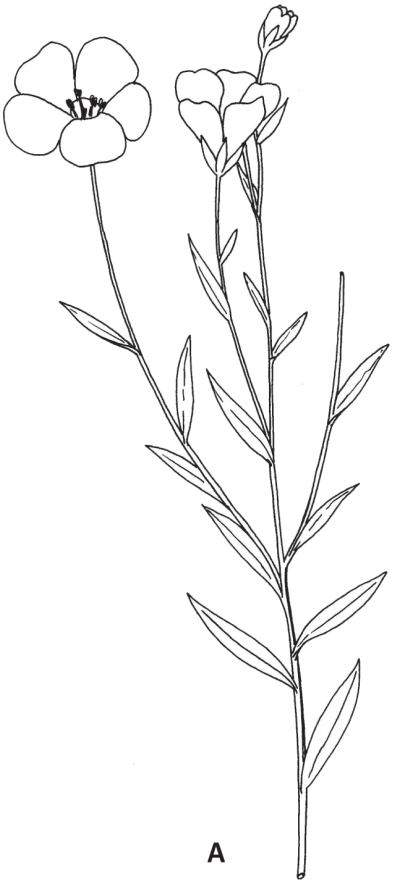
2. **Дворядний** (**почерговий**) – особливий випадок спірального листкорозміщення, за якого формується лише два вертикальні ряди листків (наприклад, у злакових);

3. **Супротивний** – у кожному вузлі міститься по два супротивно розташовані листки. Інколи окремо виділяють **навхрест супротивний** тип, за якого пари листків у сусідніх вузлах розташовуються перпендикулярно одна до одної (наприклад, у *Syringa* L., *Acer* L. та ін.), але таке розмежування не завжди доречне, адже чергування вузлів обумовлене необхідністю мати якомога більшу відкриту листкову площу для фотосинтезу;

4. **Кільчастий** – кожний вузол містить три або більше листків (наприклад, у *Rubia* L., *Galium* L. або *Elodea* Michx.).

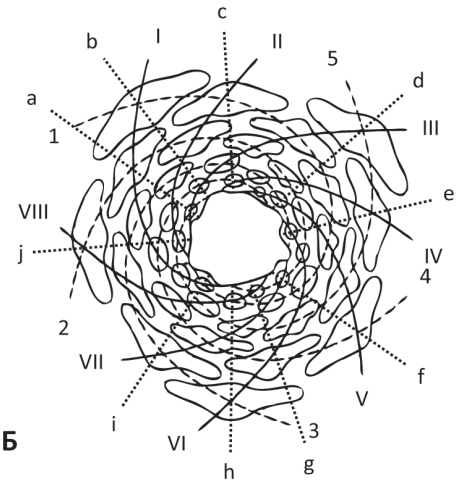
Під час росту пагона порядок розташування листків може змінюватися як за рахунок скручування і викривлення самого стебла, так і за рахунок деформації або вигинання черешків листків тощо. Основною причиною таких змін є адаптація рослини до умов освітлення і пошук оптимального положення, за якого листки не будуть затінювати один одного й максимально ефективно виконуватимуть функцію фотосинтезу. У результаті таких змін, особливо в ліан, часто формується так звана **листкова мозаїка** – явище, коли листкові пластинки розташовуються горизонтально на одному рівні і формують майже суцільну площину.

Рис. 168. А – спіральний філотаксис *Linum usitatissimum* L.; **Б** – діаграма спірального філотаксису *Linum* sp. з позначеними правозакрученими (**суцільні лінії, I-VIII**) і лівозакрученими (**крупний курсив, 1-5**) парастихами, а також основними ортостихами (**дрібний курсив, a-j**) за Васильев *и др.* (1978) зі змінами; **В** – спіральний філотаксис *Betula pendula* Roth; **Г** – дворядний філотаксис *Briza media* L. ▸



А

В



Б

Г

203. Філотаксис: ортостихи і парастихи

Листки закладаються із чіткою послідовністю і формують симетрію пагона. Основне правило закладання листків – **правило еквідистантності** (дотримання однакового кута й вертикального зміщення між кожним наступним листком). Унаслідок цього формуються чіткі поздовжні ряди листків уздовж стебла, які називають **ортостихами**. Число ортостих може бути різним, наприклад, у випадку супротивного листкорозміщення їх лише дві, а випадку навхрест-супротивного – чотири.

Зазвичай **листкові примордії** (зародкові горбочки майбутніх листків) закладаються почергово із чітко визначеним інтервалом у часі, що називається **пластохроном**, формуючи так звану **основну генетичну спіраль**. Деякий час молоді листки залишаються у бруньці, де ростуть і набувають форми, подібної до дорослих.

У кожному витку основної генетичної спіралі може розташовуватися різна кількість листків. Наприклад, у випадку почергового листкорозміщення їх буде лише два, а третій листок буде починати новий виток і розташовуватиметься над першим. Кількість листків у витку називають **ступенем розсіювання основної генетичної спіралі**.

Відношення кількості листків до витка спіралі часто описують **листковою формулою**. Наприклад, для дворядного листкорозміщення з двома листками у витку формула буде ½, для спірального листкорозміщення з 3 листками у витку – 1/3 і т.д. Бувають і складніші випадки, коли виток спіралі не закінчується листком, розміщеним над першим листком (тобто для завершення циклу потрібно більш як один виток спіралі). Наприклад, у випадку листкорозміщення 2/5 повний цикл має 5 листків, рівномірно розподілених у 2 витках (із кутом дивергенції 144˚), і лише шостий листок розташовується рівно над першим. А у випадку листкорозміщення 3/8 повний цикл має 8 листків, рівномірно розподілених у 3 витках (із кутом дивергенції 135˚), і лише дев'ятий листок розташовується рівно над першим. Листкові формули також інколи називають **числами Фібоначчі** (*Fibonacci numbers*) або ж **числами Шимпера й Брауна** (*Schimper & Brown numbers*). Цікаво, що їх також ефективно застосовують під час опису суцвіть зонтичних та розміщення лусок у шишках голонасінних.

У випадку спірального розміщення з високим ступенем розсіювання на поперечному перерізі чітко видно, що листки розміщуються не лише в ортостихах, а й формують відцентрові дуги – **парастихи**. При цьому виокремлюють **лівозакручені** і **правозакручені** парастихи. Найкраще парастихи відстежити на прикладі розташування насінин у кошику соняшника, проте у випадку з листками їх теж інколи можна добре відстежити (наприклад, при перерізі щільної розетки листків).

Рис. 169. А – типово супротивний філотаксис *Gentiana asclepiadea* L. із затінених місцезростань; **Е** – навхрест супротивний філотаксис тієї ж *G. asclepiadea* з освітлених місцезростань; **Є** – кільчастий філотаксис *Galium odoratum* (L.) Scop. ▸

А

Б

В

204. Бруньки

На початку розвитку листки зазвичай зібрані в компактні захисні структури, які представляють собою вкорочений пагін із вкрай щільним розташуванням зачаткових органів – **бруньки**. Тобто бруньку можа розглядати як вкорочений молодий пагін.

Бруньки можуть бути вкриті зверху додатково захисними **бруньковими лусками** (**закриті бруньки**) або ж бути незахищеними (**відкриті бруньки**). Бруньки можуть містити лише зачатки вегетативних листків (**вегетативні бруньки**) або ж, окрім зачатків листків, містити зачатки квіток або суцвіть (**вегетативно-генеративні бруньки**). Бруньки можуть містити зачатки виключно суцвіття або ж окремої квітки без вегетативних листків (**генеративні бруньки**). Якщо генеративна брунька містить зачаток єдиної квітки, тоді її називають **бутоном** (**пуп'янком**).

За положенням бруньки поділяють на: а) **термінальні** – розташовуються на верхівці пагона й забезпечують його неперервне наростання або формування термінального суцвіття/квітки; б) **псевдотермінальні** – займають термінальне положення внаслідок відмирання термінальної бруньки і наступного її зміщення вбік (процес перевершинювання при симподіальному наростанні); в) **латеральні** – розташовуються в пазухах листків пагона і забезпечують його галуження або формування бічних суцвіть/квіток; г) **додаткові** (**придаткові**) – розташовуються на інших ділянках пагона (часто навіть на підземних частинах або стовбурах дерев).

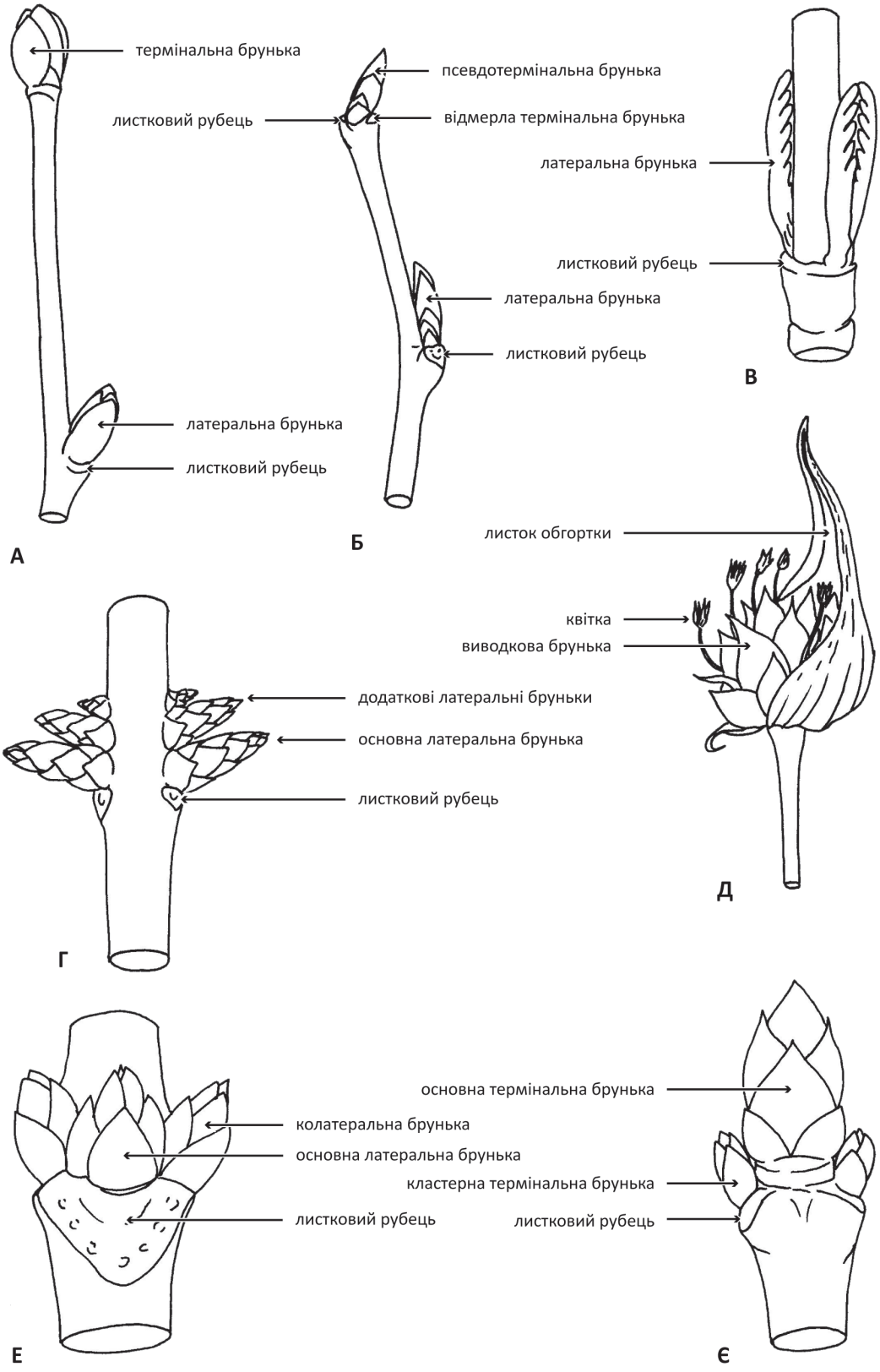
За характером активності бруньки поділяють на: а) **бруньки відновлення** – в основному беруть участь у галуженні й наростанні пагона (розрізняють **бруньки збагачення** – якщо вони не мають періоду спокою, і **спочиваючі** або **зимуючі бруньки** – якщо вони формуються на час несприятливих умов, наприклад, зими); б) **сплячі бруньки** – здебільшого додаткові бруньки, що не проявляють активності тривалий час (наприклад, роками), але можуть дати початок новому пагону у випадку ушкодження наявного; в) **виводкові бруньки** – особливий різновид бруньок, які слугують для вегетативного розмноження.

У пазусі листка може розташовуватися лише одна **головна брунька**, але інколи, окрім головної, є одна або кілька **супровідних бруньок**.

За положенням у вузлі **латеральні бруньки** поділяють на: а) **одинарні** – у пазусі листка розташовується лише одна головна брунька; б) **колатеральні** – супровідні бруньки (зазвичай пара), що розташовуються обік головної; в) **серіальні** – супровідні бруньки, які розташовуються над або під головною.

Подібно, **основна термінальна брунька** може супроводжуватися двома або більше **кластерними термінальними**.

Рис. 170. Основні типи бруньок: **А** – закриті бруньки *Tilia cordata* Mill.; **Б** – псевдотермінальна брунька *Ulmus americana* L.; **В** – відкриті бруньки *Viburnum opulus* L.; **Г** – серіальні бруньки *Lonicera caerulea* L.; **Д** – виводкові бруньки *Allium sativum* L.; **Е** – колатеральні бруньки *Acer rubrum* L.; **Є** – кластерні термінальні бруньки *A. pseudoplatanus* L. ▸


термінальна брунька
листковий рубець
латеральна брунька
листковий рубець
А
псевдотермінальна брунька
відмерла термінальна брунька
латеральна брунька
листковий рубець
Б
латеральна брунька
листковий рубець
В
листок обгортки
квітка
виводкова брунька
Д
додаткові латеральні бруньки
основна латеральна брунька
листковий рубець
Г
основна термінальна брунька
колатеральна брунька
основна латеральна брунька
кластерна термінальна брунька
листковий рубець
листковий рубець
Е
Є

205. Листкоскладення

Листки у бруньці є компактно «запакованими» завдяки тому, що їхні пластинки специфічно складені. Характер розташування листків у бруньці є важливою видоспецифічною ознакою.

Існує два підходи до опису особливостей розміщення листків у бруньці: а) **птиксіс** (*ptyxis*) або **листкоскладення** – описує особливості складення листкової пластинки окремого листка; б) **вернація** (*vernation*) або **брунькоскладення** – описує особливості «пакування» всіх листків водночас у бруньку.

Листки часто зберігають риси листкоскладення після розгортання з бруньки, тому цей підхід зазвичай застосовують для опису і дорослих листків.

Подібні закономірності брунько-складення та листкоскладення простежуються і з листочками оцвітини в бутонах. Також цікаво, що окремі листочки складного листка можуть мати один тип листкоскладення, а цілий складний листок – інший тип.

Основні типи птиксіса (листкоскладення) за Cullen (1978) зі змінами: а) **плоский** – листкова пластинка недеформована, рівна; б) **загнутий** – краї листкової пластинки плавно загнуті в напрямку абаксіальної або адаксіальної поверхні; в) **експлікатний** – краї листкової пластинки різко відігнуті в напрямку абаксіальної поверхні; г) **інволютний** – краї листкової пластинки закручені в напрямку адаксіальної поверхні; д) **револютний** – краї листкової пластинки закручені в напрямку абаксіальної поверхні; е) **плікатний** – листкова пластинка багаторазово складена вздовж осі; є) **конволютний** (**суперволютний**) – краї листкової пластинки максимально закручені в напрямку адаксіальної поверхні так, що одна із частин повністю огортає іншу; ж) **конволютно-револютний** – одна із частин листкової пластинки закручена вздовж осі в абаксіальному напрямку, а інша – в адаксіальному й огортає першу; з) **конволютно-загнутий** (**трубчастий**) – листкова пластинка трубчасто або напівтрубчасто загнута вздовж осі; и) **кондуплікатний** – листкова пластинка складена вздовж центральної жилки в адаксіальному напрямку, а її половинки більш-менш прямі; і) **кондуплікатно-інволютний** – листкова пластинка складена вздовж центральної жилки в адаксіальному напрямку, а краї половинок додатково закручені в адаксіальному напрямку; ї) **конволютно-інволютний** – листкова пластинка загнута вздовж осі, а її краї додатково закручені в напрямку абаксіальної поверхні; й) **кондуплікатно-плікатний** – листкова пластинка різко складена вздовж центральної жилки в адаксіальному напрямку й додатково багаторазово складена вздовж осі; к) **зім'ятий** – листкова пластинка несистематично зігнута; л) **цирцинатний** – листкова пластинка спірально (равликоподібно) закручена в напрямку основи (наприклад, у вай папоротеподібних); м) **реклінатний** – листкова пластинка навпіл зігнута в напрямку основи.

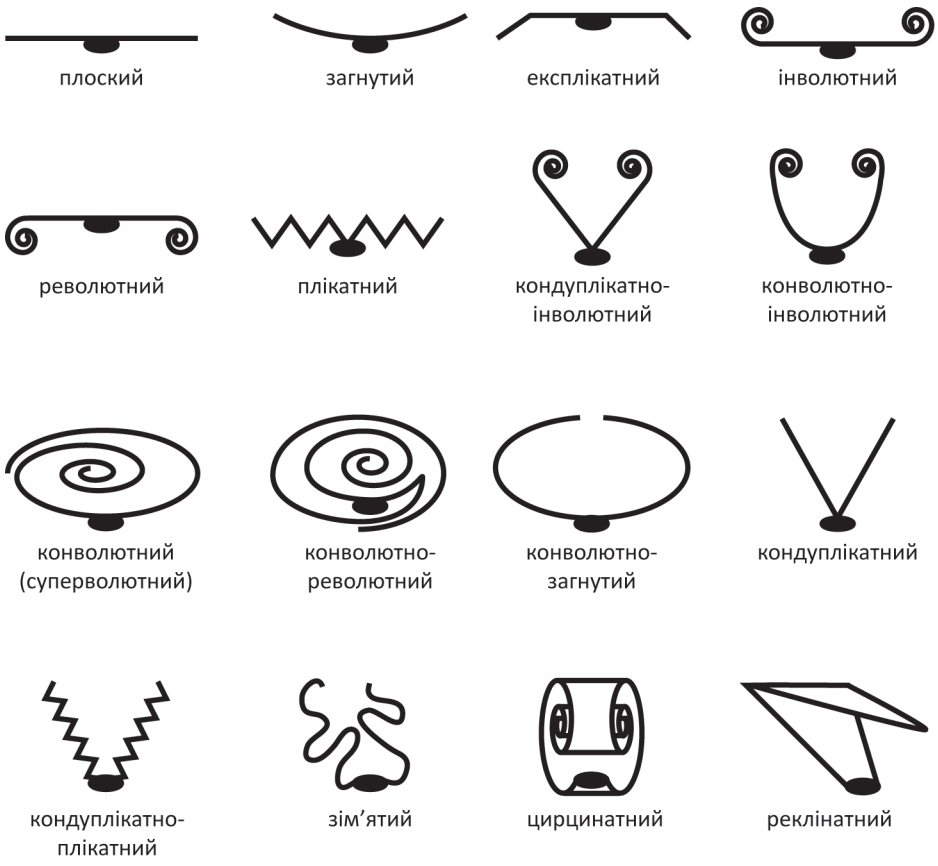


Рис. 171. Основні типи птиксісу (листкоскладення).

206. Брунькоскладення

Основні типи вернації (брунькоскладення):

а) **стиснутий** – два протилежні листки повністю прилягають адаксіальними поверхнями;

б) **вальватний** (**стулковий**, **закритий**) – суміжні листки дотикаються краями листкових пластинок;

в) **відкритий** – суміжні листки не дотикаються і не перекриваються;

г) **супротивний** (**навхрест супротивний**) – протилежні листки не дотикаються, пари листків чергуються зі зміщенням на 90˚;

д) **конволютний** – листки (не обов'язково лише два) спірально закручені у спільний «ріг»;

е) **згорнутий** (**прикриваючий**) – різновид конволютного типу вернації, листки накладаються краями так, що кожен із них находить одним із країв на суміжний;

є) **черепитчастий** – один листок має обидва краї відкриті, сусідній листок – обидва повністю закриті, а решта – один з країв відкритий;

ж) **напівчерепитчастий** – різновид черепитчастого, листок із двома прикритими краями не межує з листком, що має обидва відкриті краї;

з) **охоплюючий** – кожен листок є трубчасто зігнутий та охоплює решту листків;

и) **еквітантний** – різновид охоплюючого типу, кондуплікатно складений листок прикриває обидва краї внутрішнього листка;

і) **обволютний** – різновид згорнутого типу, кондуплікатно складені листки прикривають один із країв один одному.

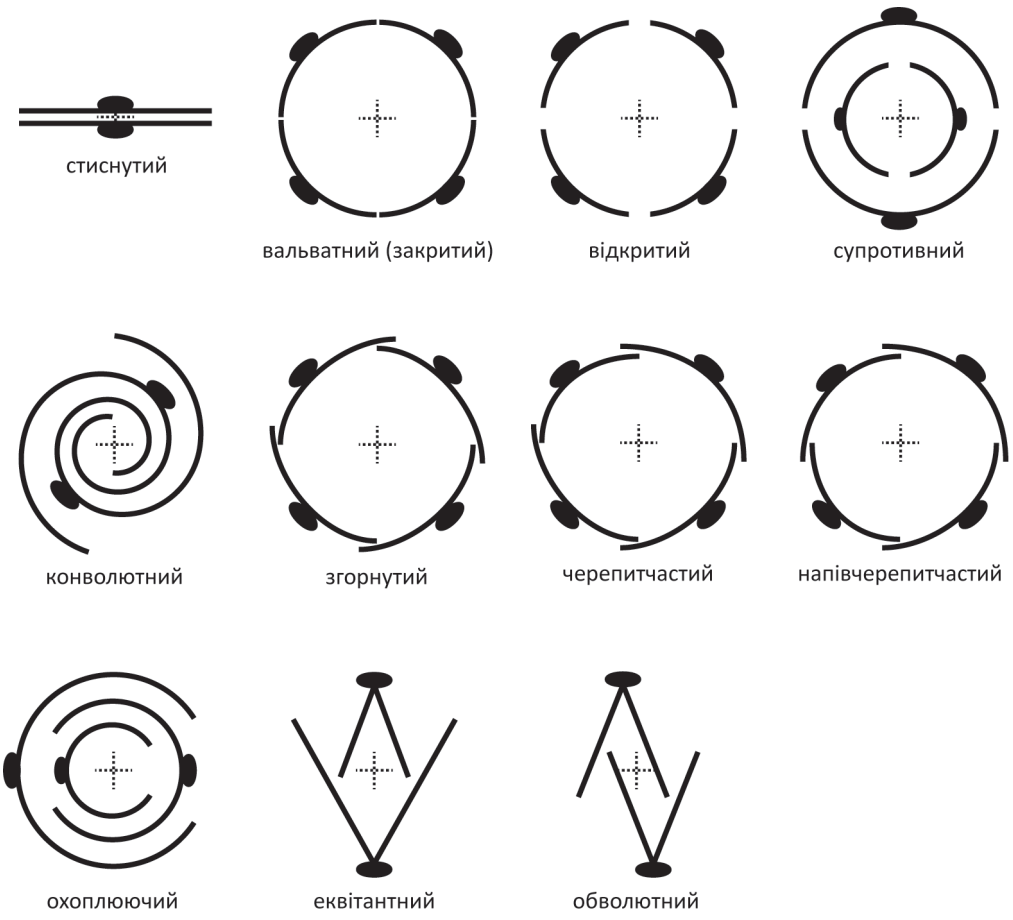


Рис. 172. Основні типи вернації (брунькоскладення).

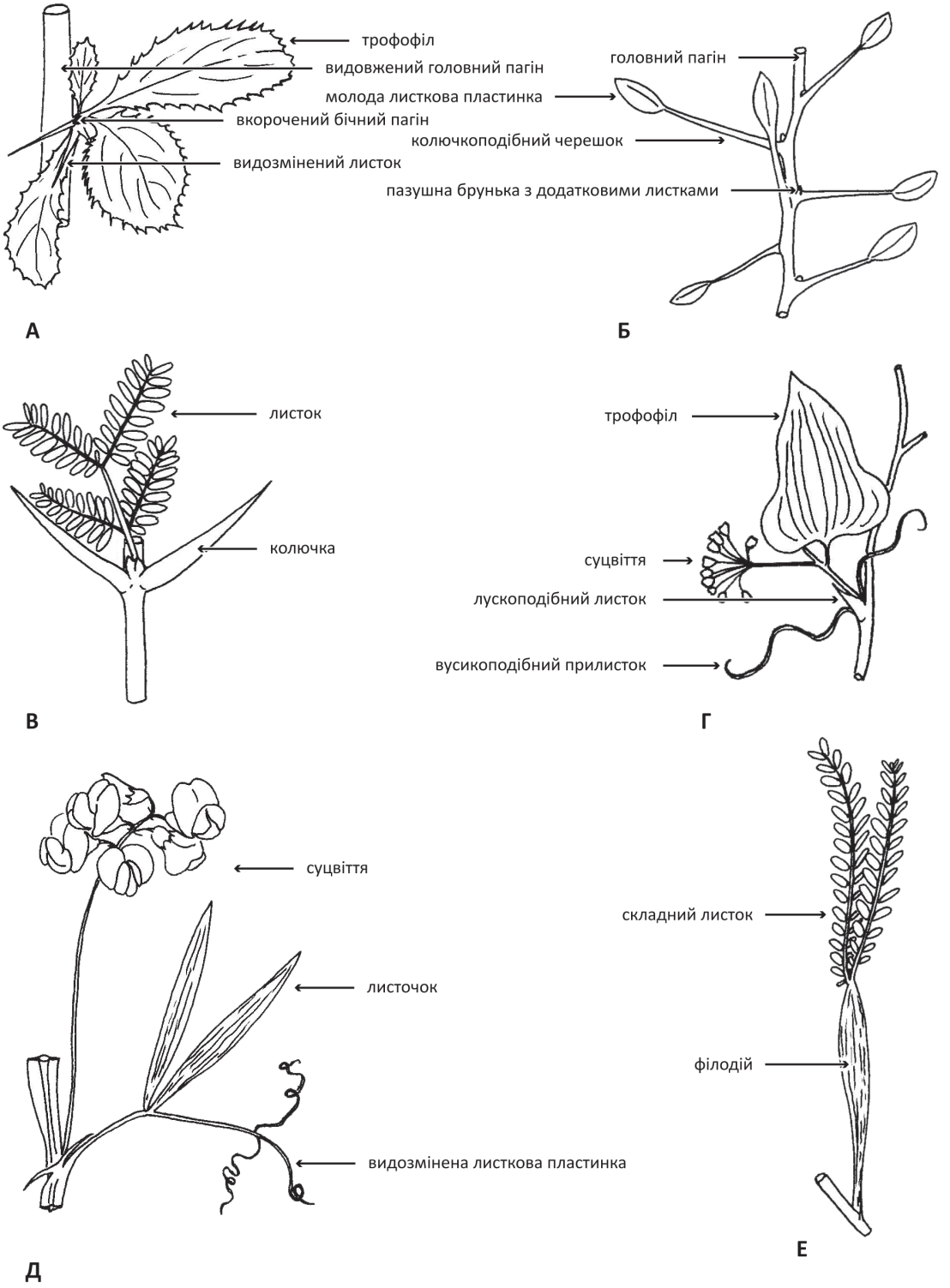
207. Метаморфози листка

Листки, як й інші вегетативні органи рослин, можуть видозмінюватися й набувати рис особливої спеціалізації. Змінюватися може як цілий листок, так і окремі його частини. Зазвичай такі метаморфози є видоспецифічними, однак часто навіть у межах однієї рослини можна простежити низку перехідних форм від типового листка до видозміненого.

Найбільш поширені метаморфози листка це:

1. **Колючки** – можуть бути представлені як видозмінами цілих листків (*Berberis* L.), так і лише їхніх частин, наприклад, прилистків (деякі *Acacia* Mill.) або черешків (у *Idria columnaris* Kellogg черешки перетворюються на шипи після опадання листкових пластинок і розвитку додаткових листків із пазушних бруньок);
2. **Вусики** – також можуть бути представлені видозмінами різних частин листка (наприклад, цілого листка чи лише верхньої його ділянки – у *Lathyrus* L., або ж прилистків – у *Smilax* L.);
3. **Філодії** – листкоподібно розширені черешки деяких рослин, що переймають на себе функцію фотосинтезу, тоді як листкові пластинки частково або повністю редуковані (наприклад, у деяких *Acacia* sp.);
4. **Сукулентні** (**водозапасаючі**) **листки** – спеціалізовані на запасанні вологи листки листкових сукулентів (наприклад, в *Aloe* L. та *Agave* L.)
5. **Запасаючі листки** – спеціалізовані на запасанні поживних рослин листки цибулин у цибулинних рослин (наприклад, в *Allium* L.).

Рис. 173. Метаморфози листків: **А** – колючки *Berberis vulgaris* L.; **Б** – колючки *Idria columnaris* Kellogg; **В** – колючки *Acacia ehrenbergiana* Hayne; **Г** – вусики *Smilax pseudochina* L.; **Д** – вусики *Lathyrus sylvestris* L.; **Е** – філодій *Acacia koa* A. Gray. ▸


трофофіл
видовжений головний пагін
молода листкова пластинка
вкорочений бічний пагін
видозмінений листок
А
головний пагін
колючкоподібний черешок
пазушна брунька з додатковими листками
Б
листок
колючка
В
трофофіл
суцвіття
лускоподібний листок
вусикоподібний прилисток
Г
суцвіття
листочок
видозмінена листкова пластинка
Д
складний листок
філодій
Е

208. Метаморфози листка рослин-хижаків

У міксотрофних рослин-хижаків є видозмінені листки, що виконують як роль вловлювання й утримування жертви, так і роль її перетравлення й поглинання отриманих поживних речовин. Такі спеціалізовані листки можуть бути кількох основних типів:

1. **Асцидіатні листки** – мішкоподібні листки, які в хижих рослин слугують для вловлювання комах і дрібних гризунів (*Nepenthes* L., *Darlingtonia* DC., *Sarracenia* L.).

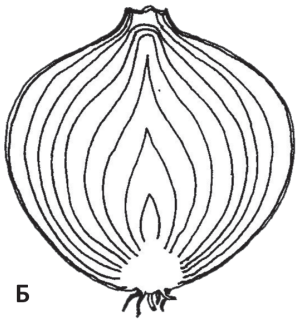
Асцидіатні листки також розвиваються в автотрофних рослин *Dischidia major* (Vahl) Merr., де мають більш екзотичне застосування – вони слугують резервуарами для накопичення води з опадів, що згодом всмоктується за допомогою врослих додаткових коренів;

2. **Ловчі листки** – особливі високочутливі листки хижих рослин, спеціалізовані на активному захопленні й утримуванні жертв за рахунок різкого змикання двох лопатей (*Aldrovanda vesiculosa* L., *Dionaea muscipula* J. Ellis);

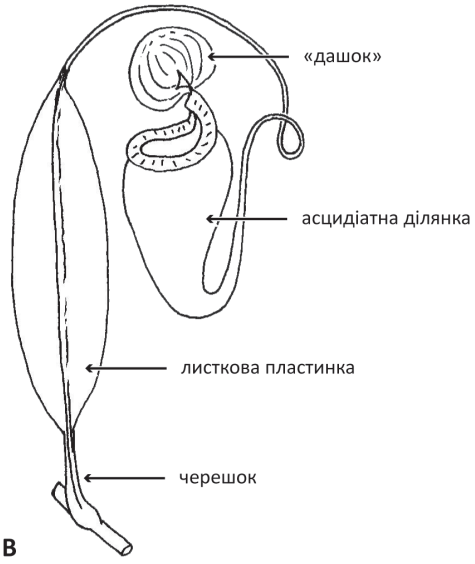
3. **Клейкі листки** (різновид ловчих листків) – видозмінені листки деяких комахоїдних рослин, які також здатні скручуватися, проте не так швидко, й утримують комах в основному за рахунок клейкого секрету (*Drosera* L.).

Рис. 174. Метаморфози листків (закінчення): **А** – сукуленізовані листки *Aloe vera* (L.) Burm. f.; **Б** – запасаючі листки (луски) у цибулині *Allium cepa* L.; **В** – асцидіатний листок *Nepenthes pilosa* Danser; **Г** – асцидіатні водонакопичувальні листки *Dischidia major* (Vahl) Merr.; **Д** – ловчий листок *Aldrovanda vesiculosa* L.; **Е** – ловчий листок *Drosera rotundifolia* L. ▸

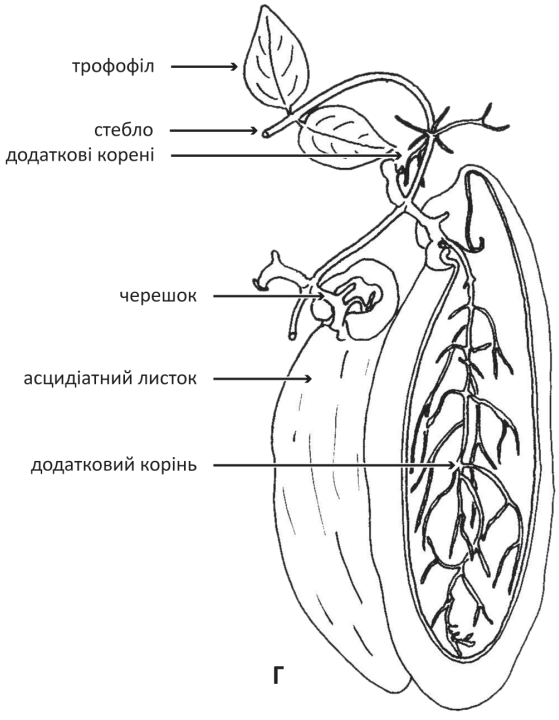
А



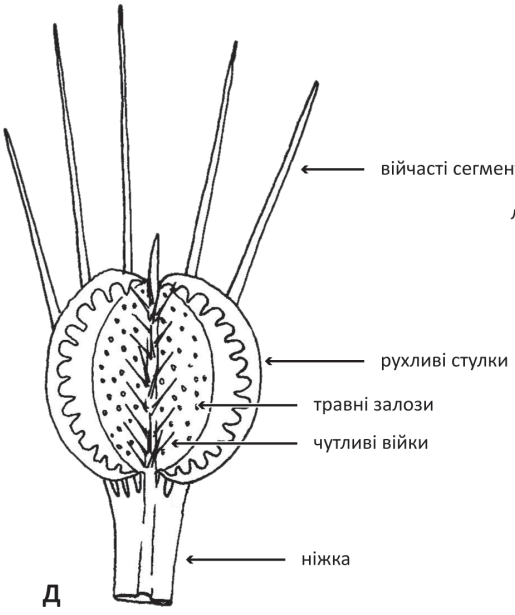
Б


«дашок»
асцидіатна ділянка
листкова пластинка
черешок

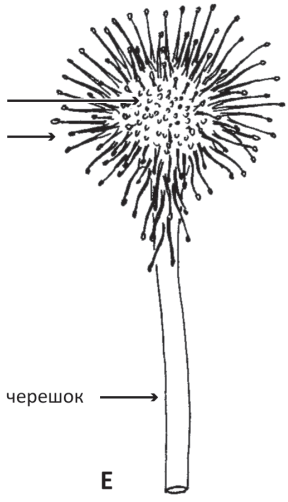
В


трофофіл
стебло
додаткові корені
черешок
асцидіатний листок
додатковий корінь

Г


війчасті сегменти
рухливі стулки
травні залози
чутливі війки
ніжка

Д


листкова пластинка
залозисті трихоми
черешок

Е

209. Пагін

Пагін із коренем часто називають основними органами рослини. Проте таке визначення не зовсім правильне, адже **пагін** – це комплексна структура, що сформувалася за рахунок діяльності однієї апікальної меристеми (розгорнулася з однієї бруньки) і складається з осі (**стебла**), апендикулярних органів (**листків**) та **бруньок**, за рахунок яких здатний наростати й формувати нові пагони або завершуватися квітками.

Попри те, що основні елементи пагона було розглянуто вище поокремо, разом вони здатні проявляти нові особливості організації.

Зокрема, **за функцією** пагони покритонасінних поділяють на **вегетативні** (основна спеціалізація – фотосинтез, несуть листки) і **репродуктивні**, або **генеративні** (основна спеціалізація – відтворення, несуть квітки).

За розташуванням листків пагони поділяють на: **розеткові** (несуть базальну розетку листків, із вкороченими міжвузлями), **напіврозеткові** (несуть при основі розетку листків, а вище листки розподілені рівномірно) та **безрозеткові** (листки розподілені рівномірно вздовж пагона, з видовженими міжвузлями).

У деревних рослин розрізняють два типи пагонів **за щільністю розташування вузлів**: **брахібласти** (міжвузля вкорочені) й **ауксибласти** (міжвузля видовжені).

За навантаженням пагони можна, однак не завжди, поділити на **головний** (виконує основну несучу функцію) та **бічні** (виконують функцію збільшення об'єму рослини).

В умовах помірного клімату з вираженою сезонністю розвиток пагона є ритмічним і припиняється на час несприятливого періоду (зими). Пагін або його ділянку, що сформувалася за один вегетаційний сезон у таких умовах, прийнято називати **річним пагоном**. Натомість у субтропічних й тропічних широтах за один рік пагін може мати кілька циклів розвитку, впродовж яких формуються **елементарні пагони**.

За циклічністю розвитку пагони поділяють на: а) **моноциклічні** – від моменту розгортання з бруньки до моменту плодоношення або відмирання минають лише один цикл, в умовах помірного клімату – один рік; б) **дициклічні** – минають два цикли, після чого формують термінальне суцвіття/квітку або відмирають; в) **поліциклічні** – до моменту плодоношення або відмирання минають кілька циклів.

Найчастіше **за напрямком росту й розташуванням у просторі** пагони поділяють на **ортотропні** (вертикальні) і **плагіотропні** (горизонтальні).

Проте існує й більш докладна класифікація: а) **апогеотропні** – ростуть та розташовуються вертикально вверх (відповідає типовому ортотропному пагону); б) **кліноапогеотропні** – ростуть і розташовуються під кутом вверх; в) **діагеотропні** – ростуть і розташовуються горизонтально (відповідає типовому плагіотропному пагону); г) **кліногеотропні** – ростуть та розташовуються під кутом униз; д) **геотропні** – ростуть і розташовуються вертикально вниз.

Якщо пагін росте, не змінюючи напрямку й положення, його називають **ізотропним**, а якщо змінює напрямок росту – **анізотропним**.

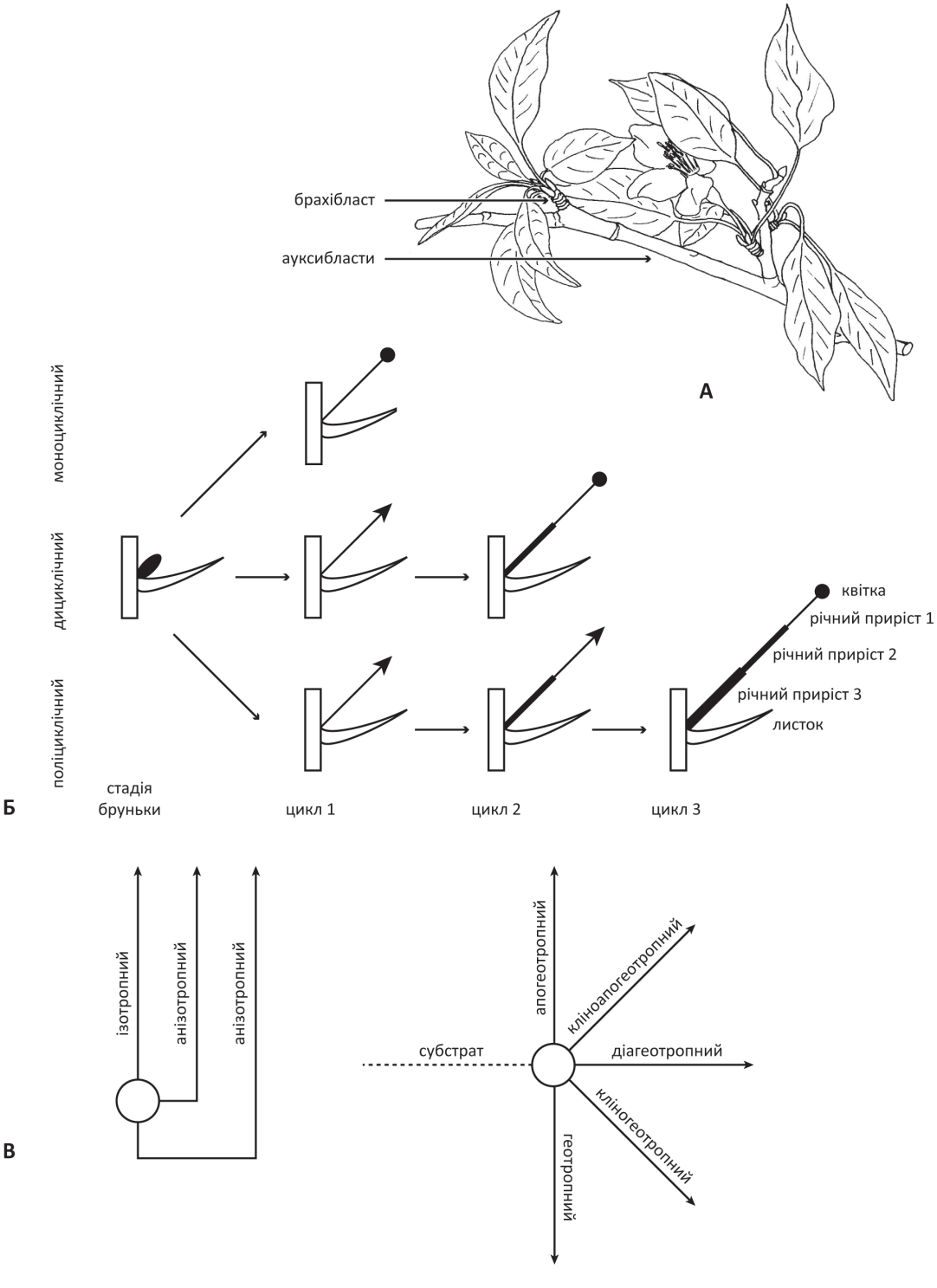


Рис. 175. Основні типи пагонів: **А** – за довжиною міжвузль на прикладі *Malus domestica* Borkh.; **Б** – за циклічністю наростання; **В** – за напрямком росту й положенням у просторі.

210. Ріст і галуження пагона

Розрізняють два основні **типи росту**:

1. **Апікальний** – унаслідок діяльності апікальних меристем;

2. **Інтеркалярний** (**вставковий**) – унаслідок діяльності інтеркалярних меристем.

Розрізняють два основні **типи галуження**:

1. **Апікальне** (**верхівкове**) – характерне здебільшого для нижчих рослин і лише для небагатьох вищих:

а) **Дихотомічне** – одночасно формуються дві рівноцінні дочірні осі:

- **рівнодихотомічне** (**ізодихотомічне**) – обидві дочірні осі є однаковими;

- **нерівнодихотомічне** (**анізодихотомічне**) – дочірні осі неоднакові, у найбільш крайньому прояві формується псевдомоноподіальний пагін – **дихоподій**;

б) **Політомічне** – одночасно формується кілька рівноцінних дочірніх осей;

2. **Латеральне** (**бічне**) – характерне для більшості вищих рослин і реалізується здебільшого за рахунок функціонування бруньок, що дає підстави говорити не стільки про типи галуження, скільки про **типи наростання пагонів**:

а) **Моноподіальне** – головна вісь формується внаслідок діяльності однієї апікальної меристеми й називається моноподієм;

б) **Симподіальне** – головна вісь сформована внаслідок послідовного перевершинювання кількох осей, що разом формують симподій;

б) **Псевдодихотомічне** – апікальна меристема головної осі припиняє діяльність, унаслідок чого формується дві бічні, які її заміщують.

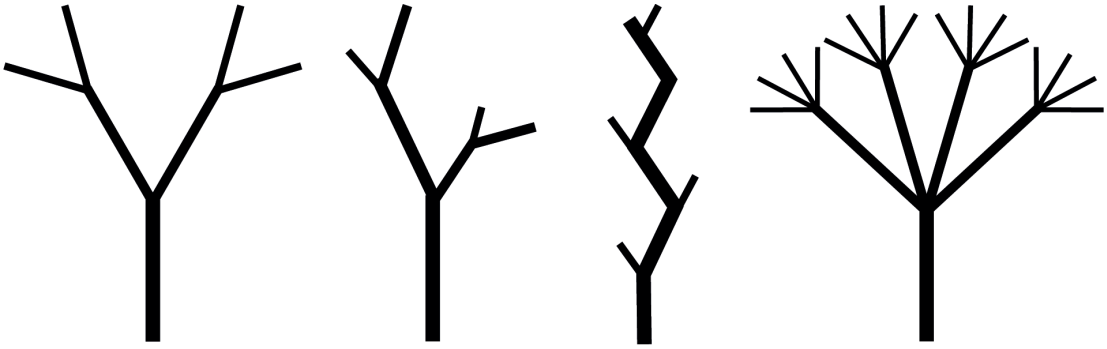
За інтенсивністю розвитку бічних осей розрізняють наступні типи галуження:

1. **Базитонічне** – найбільш інтенсивно рослина галузиться при основі, де формує потужні бічні осі;

2. **Мезотонічне** – найбільше розвиваються бічні осі середньої ділянки;

3. **Акротонічне** – найбільше розвиваються бічні осі верхівкової ділянки.

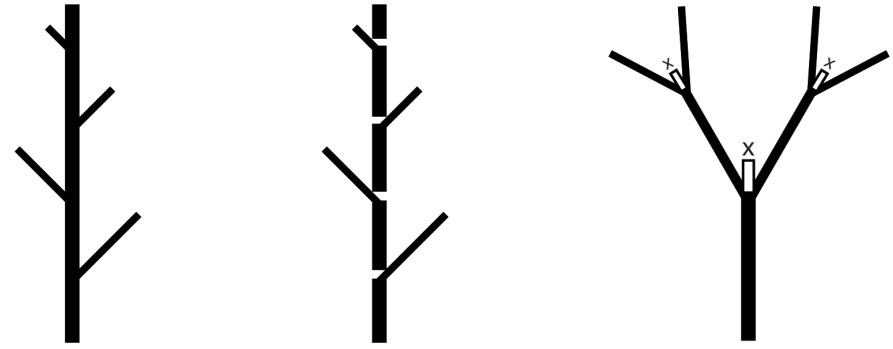
Рис. 176. Основні типи галуження й наростання пагонів (**А**) та основні типи пагонів за інтенсивністю розвитку бічних осей (**Б**). ▸



ізодихотомічне анізодихотомічне дихоподіальне

дихотомічне політомічне

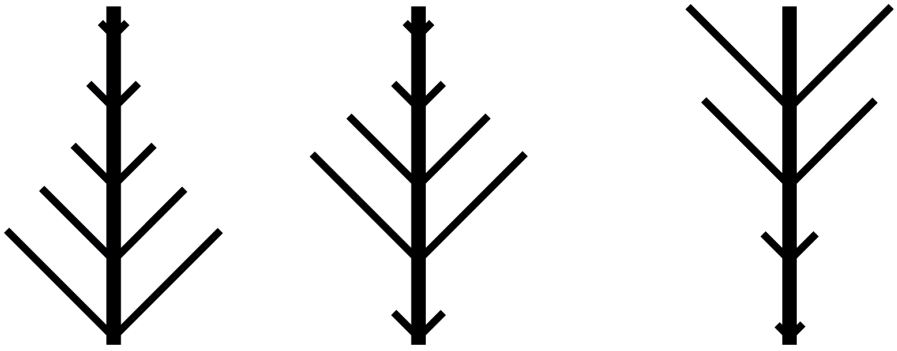
апікальне



моноподіальне симподіальне псевдодихотомічне

латеральне

А



Б базитонічне мезотонічне акротонічне

211. Метаморфози пагона

Найбільш відомими метаморфозами пагона є:

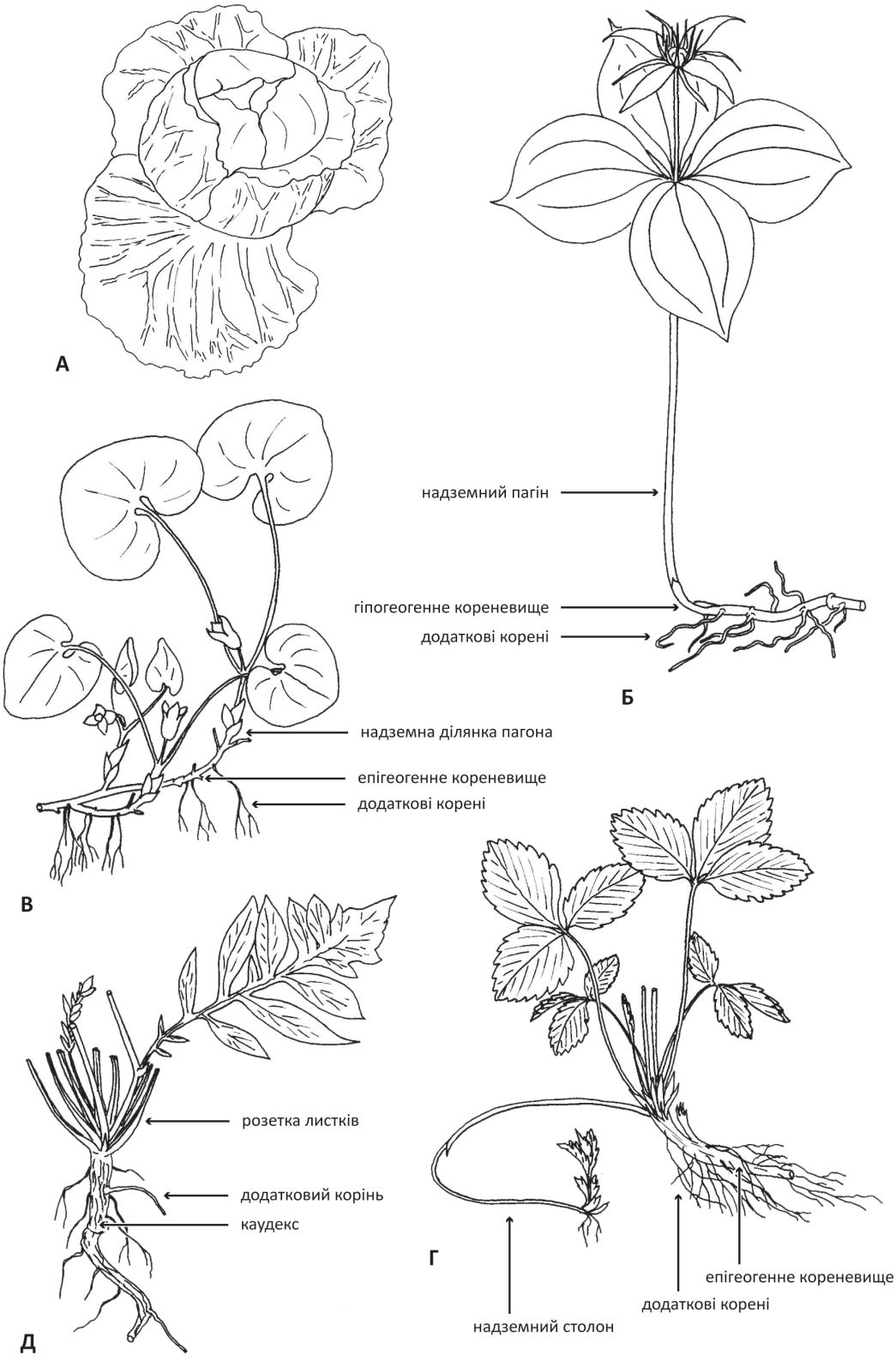
1. **Голівка** – велика відкрита брунька із вкороченою і потовщеною віссю (**качаном**), яка спеціалізована на запасанні поживних речовин і води і відрізняється розвитком генеративних структур лише на 2 рік вегетації у деяких представників роду *Brassica* L.;

2. **Кореневище** – підземний видозмінений багаторічний пагін, спеціалізований на запасанні поживних речовин і поновленні надземних пагонів. Якщо кореневище формується одразу під землею з підземної бруньки, говорять про **гіпогеогенне** кореневище (наприклад, у *Paris quadrifolia* L.), а якщо формується з надземної бруньки і лише згодом занурюється у ґрунт – про **епігеогенне** кореневище (наприклад, у *Fragaria vesca* L. або *Asarum europaeum* L.). Якщо довжина міжвузль кореневища є меншою за його діаметр, говорять про морфологічно **короткі** кореневища і, відповідно, **короткокореневищні** рослини. Кількість міжвузль у таких кореневищах зазвичай незначна, тому вони дійсно короткі за загальною довжиною. Проте існує багато короткокореневищних рослин із доволі довгими за загальною довжиною кореневищами. Якщо довжина міжвузль перевищує діаметр кореневища, говорять про морфологічно **довгі** кореневища і, відповідно, **довгокореневищні** рослини;

3. **Каудекс** – складна структура (система пагонів багаторічних рослин), подібна на вертикальне вкорочене кореневище, але відрізняється тим, що має виражений головний корінь, а межа між стебловою і кореневою ділянками практично не простежується. Іншою особливістю каудекса є те, що він руйнується й відмирає, починаючи від центру і до периферії (наприклад, у *Centaurea scabiosa* L. або *Lupinus polyphyllus* Lindl.);

4. **Столони** – недовговічні сланкі оголені (наприклад, у *Rubus saxatilis* L. або *Ajuga reptans* L.) або безлисті (наприклад, вуса у *Fragaria vesca*) пагони з видовженими міжвузлями, основною функцією яких є розселення та вегетативне розмноження;

Рис. 177. Метаморфози пагона: **А** – голівка *Brassica oleracea* L.; **Б** – гіпогеогенне кореневище *Paris quadrifolia* L.; **В** – епігеогенне кореневище *Asarum europaeum* L.; **Г** – епігеогенне кореневище та надземний столон *Fragaria vesca* L.; **Д** – каудекс *Centaurea scabiosa* L. ▸


А
надземний пагін
гіпогеогенне кореневище
додаткові корені
Б
надземна ділянка пагона
епігеогенне кореневище
додаткові корені
В
розетка листків
додатковий корінь
каудекс
Д
Г
надземний столон
додаткові корені
епігеогенне кореневище

212. Метаморфози пагона (продовження)

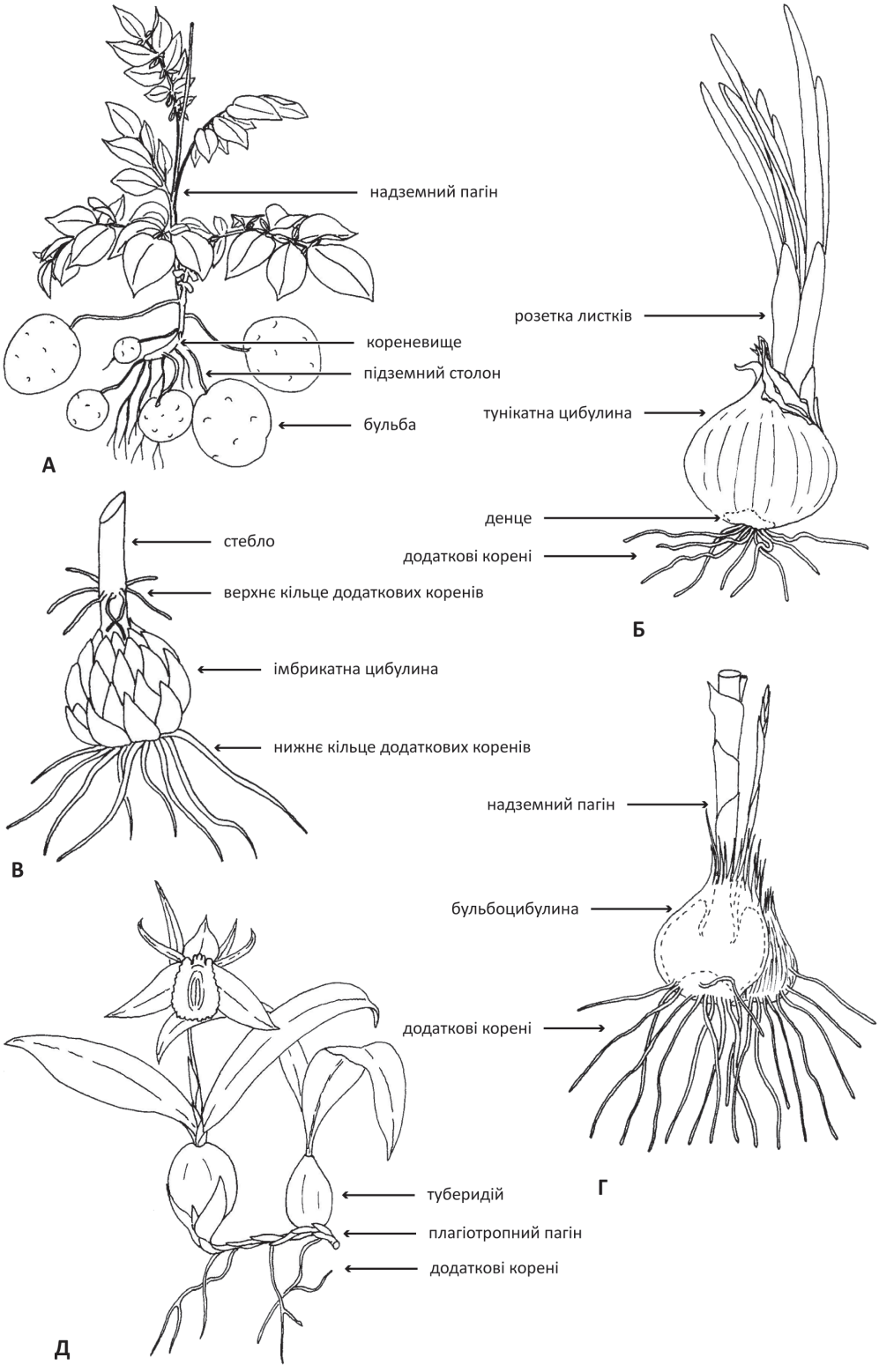
5. **Бульби** – видозмінені, сильно потовщені підземні ділянки пагона, спеціалізовані на запасанні поживних речовин у кортикальній ділянці (можуть складатися як з одного потовщеного міжвузля, так і з кількох), які часто розташовуються на видовжених тонких підземних пагонах із редукованими листками – підземних **столонах** (наприклад, у *Solanum tuberosum* L.);

6. **Цибулини** – вкорочені пагони (стебло формує дископодібну основу для листків – **денце**) із щільно розташованими соковитими листками, що накопичують поживні речовини й вологу, а також зовнішніми тонкими лускоподібними захисними листками. Розрізняють **тунікатні** цибулини, у яких захисні луски повністю охоплюють цибулину (наприклад, в *Allium cepa* L.), а також **імбрикатні** цибулини, у яких захисні луски вузькі і черепитчасто накладаються одна на одну (наприклад, у *Lilium martagon* L.);

7. **Бульбоцибулини** – вкорочені й розрослі запасні підземні пагони, оточені обгорткою з лускоподібних відмерлих листків (наприклад, у *Crocus vernus* (L.) Hill);

8. **Туберидії** – розрослі базальні ділянки надземного пагона, що мають одне або кілька міжвузль із лускоподібними або швидко опадаючими листками, спеціалізовані на накопиченні поживних речовин й вологи в деяких орхідних (наприклад, у *Coelogyne* Lindl.);

Рис. 178. Метаморфози пагона (продовження): **А** – бульби та підземні столони *Solanum tuberosum* L.; **Б** – тунікатна цибулина *Allium cepa* L.; **В** – імбрикатна цибулина *Lilium martagon* L.; **Г** – бульбоцибулини *Crocus vernus* (L.) Hill; **Д** – туберидії *Coelogyne fimbriata* Lindl. ▸


надземний пагін
кореневище
підземний столон
бульба
А
розетка листків
тунікатна цибулина
денце
додаткові корені
Б
стебло
верхнє кільце додаткових коренів
імбрикатна цибулина
нижнє кільце додаткових коренів
В
надземний пагін
бульбоцибулина
додаткові корені
Г
туберидій
плагіотропний пагін
додаткові корені
Д

213. Метаморфози пагона (закінчення)

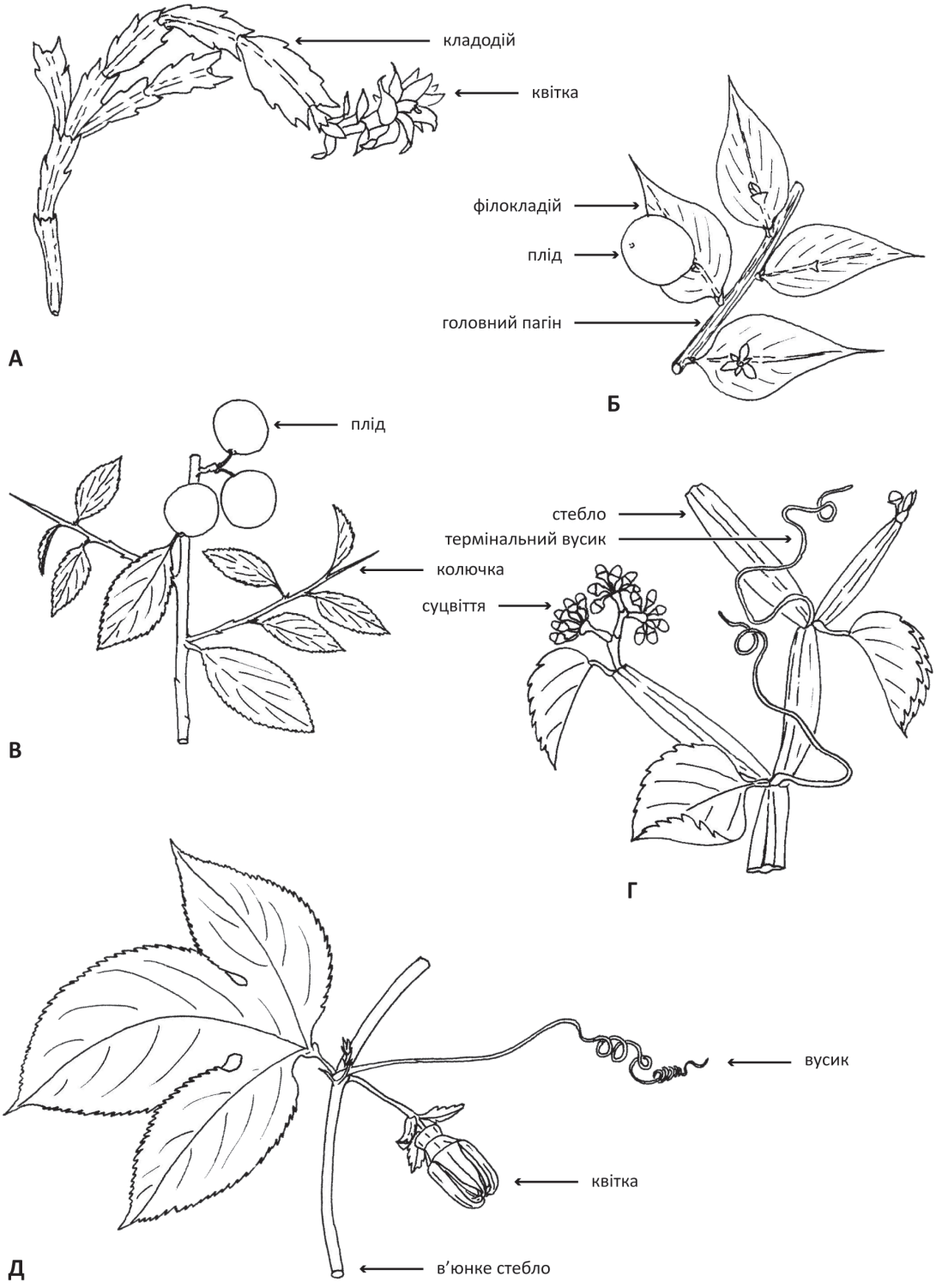
9. **Кладодії** – сплощені пагони, які переймають на себе функцію фотосинтезу, проте ще не втратили метамерної організації і здатності до необмеженого наростання (наприклад, у *Schlumbergera truncata* (Haw.) Moran);

10. **Філокладії** – цілковито листкоподібні пагони, що втратили здатність до необмеженого наростання (наприклад, у *Ruscus* L.);

11. **Колючки** – вкорочені безлисті (наприклад, у *Vella spinosa* Boiss.) або облиснені (наприклад, у *Prunus spinosa* L.) пагони з гострою верхівкою здерев'янілого стебла;

12. **Вусики** – тонкі та в'юнкі, видовжені розгалужені або нерозгалужені видозмінені пагони, які виконують опорну функцію в деяких рослин (наприклад, у *Passiflora edulis* Sims вусики розвиваються з пазушних бруньок (**аксилярні вусики**), а в *Cissus quadrangularis* L. та *Vitis vinifera* L. – із термінальних бруньок (**термінальні вусики**)).

Рис. 179. Метаморфози пагона (закінчення): **А** – кладодії *Schlumbergera truncata* (Haw.) Moran; **Б** – філокладії *Ruscus aculeatus* L.; **В** – облиснені колючки *Prunus spinosa* L.; **Г** – термінальні вусики *Cissus quadrangularis* L.; **Д** – аксилярні вусики *Passiflora edulis* Sims. ▸


кладодій
квітка
А
філокладій
плід
головний пагін
Б
плід
колючка
В
стебло
термінальний вусик
суцвіття
Г
вусик
квітка
в'юнке стебло
Д

214. Квітка

Квітка – складна генеративна структура покритонасінних, що являє собою високоспеціалізований вкорочений пагін, на якому розміщуються генеративні структури – тичинки й маточки (або лише одна маточка), а також оцвітина. Можна дати й інше визначення квітки як видозміненого двостатевого стробіла зі стерильними зовнішніми листочками.

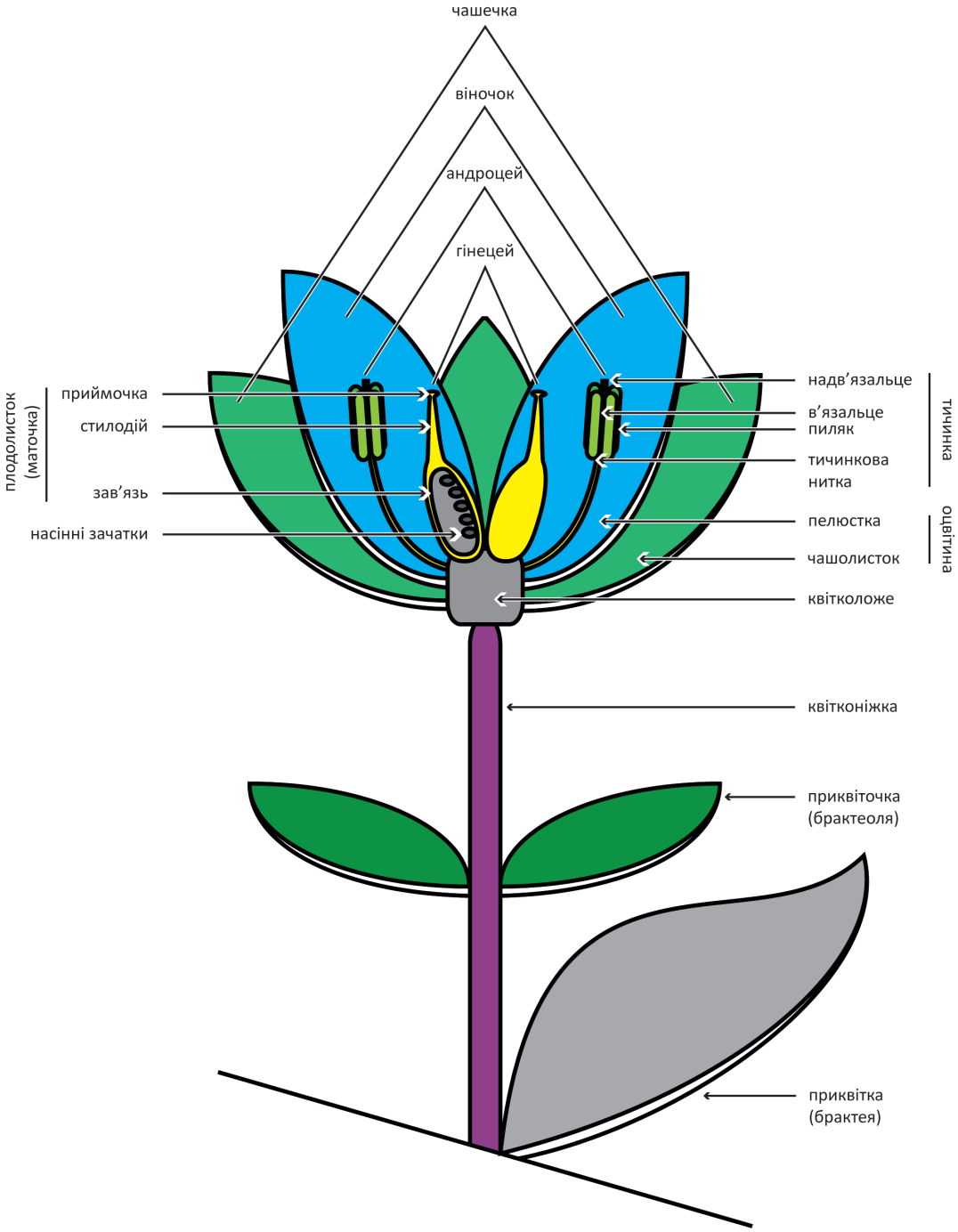
Квітки бувають дуже різні і за формою та забарвленням оцвітини, і за складом та структурою окремих їхніх елементів. А саме твердження про те, що квітка є видозміненим пагоном, ґрунтується на тому, що її вкорочена **вісь** представлена квітколожем, яке продовжує квітконіжку, а **апендикулярні органи** (плодолистки, тичинки й листочки оцвітини) є філомного (умовно кажучи, листкового) походження.

Квітка складається з таких основних елементів (структур): квітконіжки, квітколожа, оцвітини, андроцея та гінецея.

Квітка може містити інші, додаткові, елементи, такі як стамінодії, нектарники та ін.

Фактично **квітконіжка** і **квітколоже** представляють вісь стробіла, **оцвітина** – сукупність зовнішніх стерильних листків, **андроцей** – сукупність мікроспорофілів, а **гінецей** – сукупність мегаспорофілів. Кожну із цих частин квітки буде детально розглянуто далі.

Рис. 180. Будова елементарної двостатевої квітки. ▸


чашечка
віночок
андроцей
гінецей
плодолисток (маточка)
приймочка
стилодій
зав'язь
насінні зачатки
надв'язальце
в'язальце
пиляк
тичинкова нитка
тичинка
пелюстка
чашолисток
оцвітина
квітколоже
квітконіжка
приквіточка (брактеола)
приквітка (брактея)

215. Стать квітки

Квітки можуть бути **стерильними** (містять редуковані тичинки й маточки або ж не містять їх узагалі), **двостатевими** (мають андроцей і гінецей), **одностатевими** (чоловічими або жіночими, залежно від наявності андроцея або гінецея) або **функціонально одностатевими** (псевдогермафродитними, у випадку, якщо є і андроцей, і гінецей, проте один із них з певних причин недорозвивається і не виконує своїх функцій).

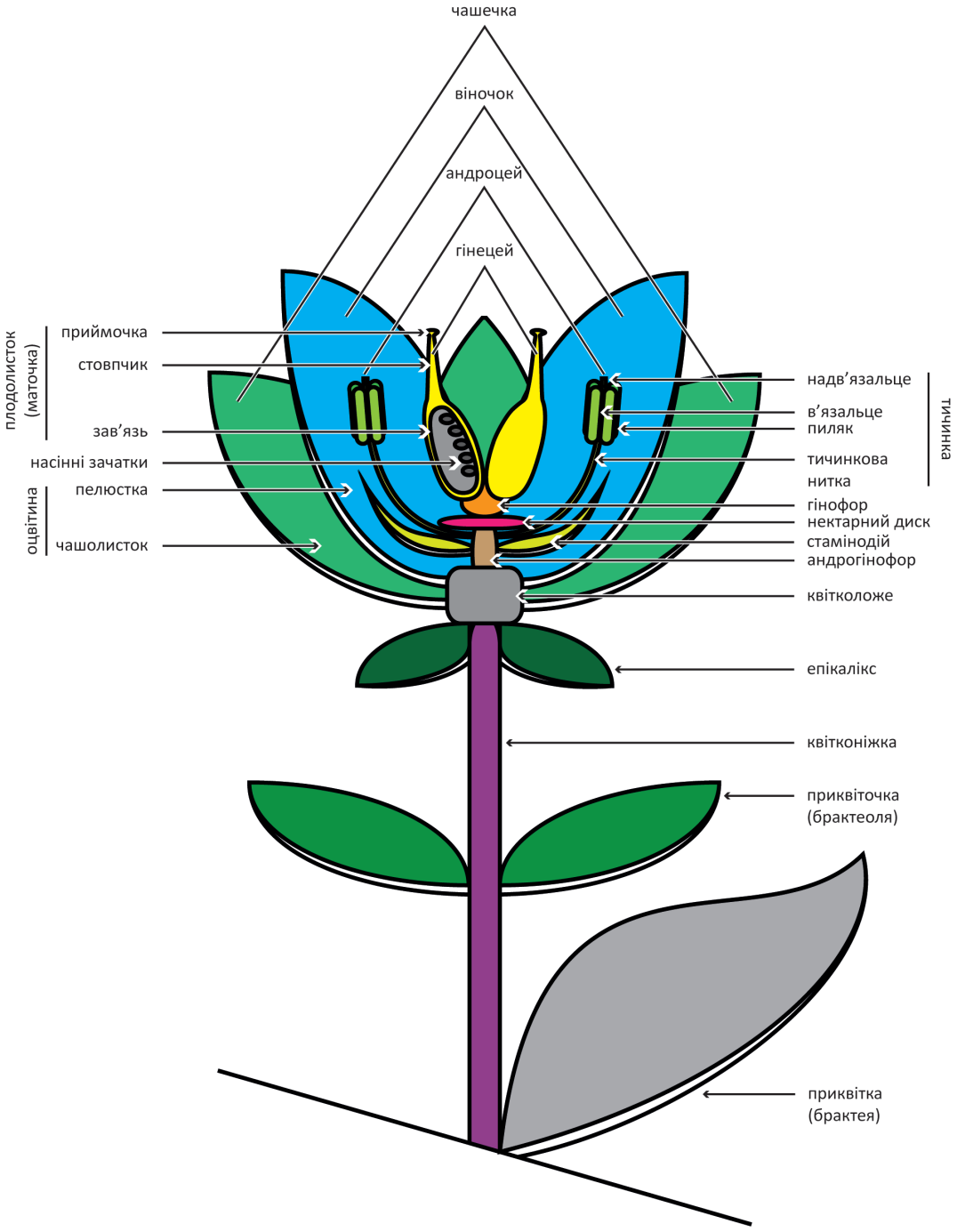
Псевдогермафродитизм (функціональна одностатевість) – це один із шляхів уникнути самозапилення і, ймовірно, проміжна ланка на шляху до одностатевої квітки. Інший шлях самоізоляції – це **дихогамія**, явище за якого андроцей та гінецей «дозрівають» у різний час. Якщо андроцей розвивається швидше і пилок вивільняється до моменту зрілості гінецея, говорять про **протандричні** (**протерандричні**) квітки, а якщо гінецей розвивається швидше – про **протогінічні** (**протерогінічні**).

Ще один приклад самоізоляції двостатевих квіток – **геркогамія**, явище за якого тичинки не можуть запилити маточку тієї самої квітки, оскільки вони розмежовані у просторі або фрагментами оцвітини (наприклад, у *Capparis spinosa* L. – приймочка винесена значно вище від рівня тичинок).

Іще одним прикладом більш просунутої самоізоляції може бути **гетеростилія**, явище за якого на різних рослинах формуються квітки зі стовпчиками маточок різної довжини (зазвичай відрізняється і розмір тичинок). У довгостовпчикових квіток приймочка винесена значно вище від рівня тичинок, що забезпечує самоізоляцію, проте в короткостовпчикових приймочка, навпаки, нижче, хоча це не призводить до самозапилення з кількох причин: тичинки цієї самої квітки продукують занадто крупні пилкові зерна або ж дозрівають пізніше. Гетеростилія проявляється, наприклад, у *Primula vulgaris* Huds. (**дистилія** – два типи квіток за довжиною стовпчиків), а також у *Lythrum salicaria* L. (**тристилія** – три типи квіток).

Проте найбільш просунутим способом самоізоляції є **самонесумісність** або **самостерильність** рослин.

Рис. 181. Розташування спеціалізованих структур у квітці. ▸


чашечка
віночок
андроцей
гінецей
плодолисток (маточка)
приймочка
стовпчик
зав'язь
насінні зачатки
оцвітина
пелюстка
чашолисток
тичинка
надв'язальце
в'язальце
пиляк
тичинкова нитка
гінофор
нектарний диск
стамінодій
андрогінофор
квітколоже
епікалікс
квітконіжка
приквіточка (брактеола)
приквітка (брактея)

216. Стать у рослин

За комбінаціями статі, тобто за характером розташування жіночих, чоловічих або двостатевих квіток, розрізняють кілька основних типів рослин:

1. **Однодомні** – на одній рослині є як чоловічі, так і жіночі, або ж двостатеві квітки:

а) **лише з двостатевими квітками**;

б) **моноеція** (**власне однодомні**) – на одній рослині розташовуються окремо жіночі і чоловічі квітки;

в) **андромоноеція** (**андрооднодомні**) – на одній рослині розташовуються двостатеві і, додатково, чоловічі квітки;

г) **гіномоноеція** (**гінооднодомні**) – на одній рослині розташовуються двостатеві і, додатково, жіночі квітки;

д) **тримоноеція** (**триоднодомні**) – на одній рослині наявні як двостатеві, так і чоловічі та жіночі квітки водночас;

2. **Дводомні** – чоловічі й жіночі квітки розташовуються на різних рослинах:

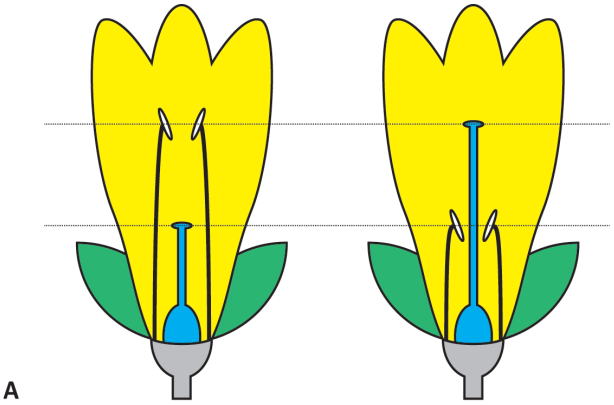
а) **діоеція** (**власне дводомні**) – на одній із рослин розташовуються лише чоловічі квітки, а на іншій – лише жіночі;

б) **андродіоеція** (**адродводомні**) – на одній рослині розташовуються двостатеві квітки, а на іншій – лише чоловічі;

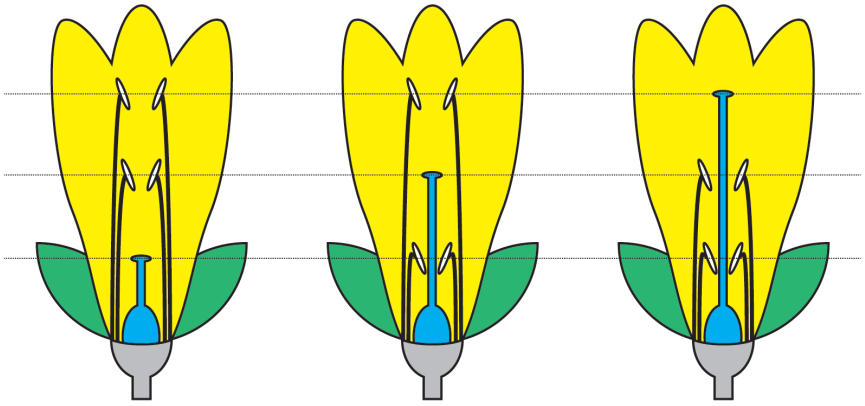
в) **гінодіоеція** (**гінодводомні**) – на одній рослині розташовуються двостатеві квітки, а на іншій – лише жіночі;

г) **тріоеція** (**умовно тридомні**) – на одній рослині розташовуються лише жіночі квітки, на другій – лише чоловічі, а на третій – двостатеві.

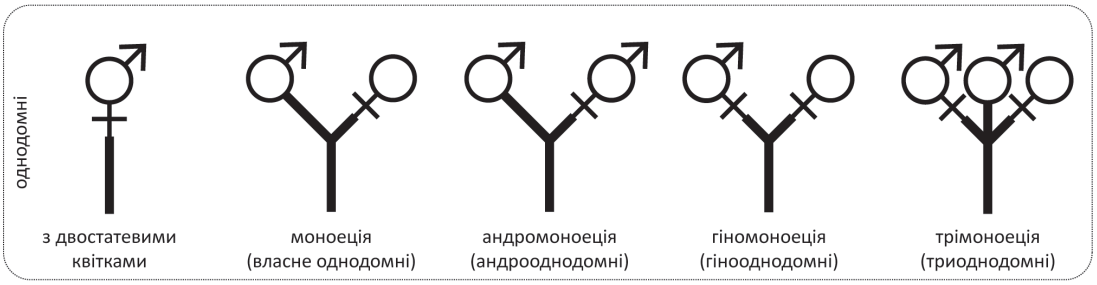
Рис. 182. А – дистилія; **Б** – тристилія; **В** – основні типи комбінацій статі в рослин за LEINS & ERBAR (2010) ▸ зі змінами.

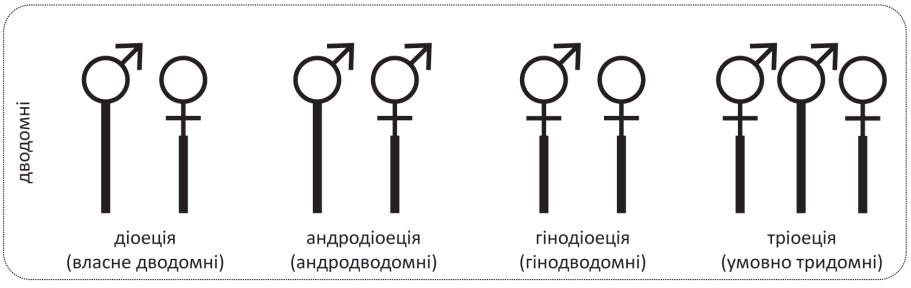


А



Б


однодомні
з двостатевими квітками
моноецію (власне однодомні)
андромоноецію (андрооднодомні)
гіномоноецію (гіноодномні)
трімоноецію (триоднодомні)


дводомні
діоецію (власне дводомні)
андродіоецію (андродводомні)
гінодіоецію (гінодводомні)
тріоецію (умовно тридомні)

В

217. Осьові елементи квітки

Квітконіжка – це вісь, на якій розташовується квітка. Квітконіжка може бути видовженою, вкороченою або нерозвинутою взагалі. Квітконіжки можуть розташовуватися в пазухах дрібних листків – **приквіток** (**брактей**), а також нести на собі ще дрібніші парні або непарні листки – **приквіточки** (**брактеолі**). У більшості Eudicots дві приквіточки, тоді як в однодольних – лише одна.

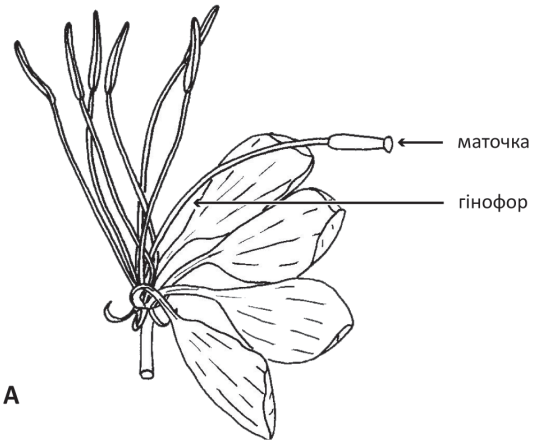
Квітколоже – це порівняно коротка та здебільшого розширена ділянка осі, до якої кріпляться апендикулярні органи квітки. Квітколоже найчастіше може бути видовженим циліндричним, вкороченим опуклим, плоским або увігнутим. Квітколоже може бути нерівномірно розрослим і формувати видовжену ділянку, що виносить уверх лише гінецей – **гінофор**, або ж одночасно андроцей і гінецей – **андрогінофор**. Розростання може відбуватися і в ще нижчій ділянці, внаслідок чого формується видовжене міжвузля між пелюстками й чашолистками – **антофор**.

Іншим типом розростання квітколожа може бути **гіпантій** – келихоподібний утвір, який виносить вверх оцвітину й інколи тичинки. Проте гіпантій може формуватися і внаслідок зростання оцвітини та тичинок.

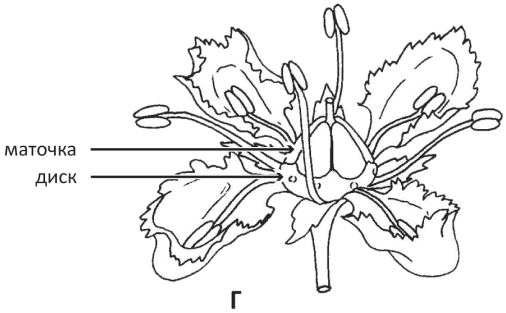
Інколи квітколоже може розростатися і в горизонтальній площині між тичинками й оцвітиною або ж між тичинками і гінецеєм, формуючи так званий **диск** або кілька дисків. Основною функцією таких дисків є секреція нектару.

Прикладом найбільш складної організації квітколожа може слугувати квітка *Passiflora edulis* Sims., у якої формується не лише андрогінофор, що виносить гінецей та андроцей над оцвітиною, а й короткий гінофор між тичинками і маточкою. При цьому, на андрогінофорі формується кілька дисків. Також у цій квітці квітколоже розростається, формуючи чашу (гіпантій), на якій, окрім пелюсток і чашолистків, розташовуються численні стрічкоподібні забарвлені вирости рецептакулярної природи. А на внутрішній поверхні гіпантія формуються численні поперечні вирости й горбки, які чергуються з дисками андрогінофора. Структура квітки *P. edulis* ускладнена ще й тим, що на зовнішній поверхні чашолистків формуються уніфаціальні гачкоподібні вирости. Насамкінець, оцвітина доповнюється додатковим колом із трьох листків **епікаліксу** (видозмінених приквіточок, які оточують квітку), що майже повністю вкривають бруньку.

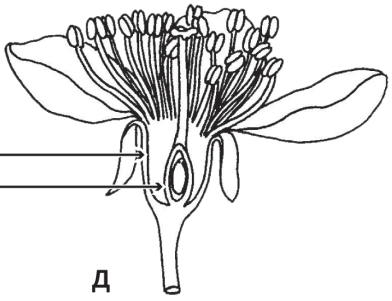
Рис. 183. Видозміни квітколожа: **А** – гінофор *Cleome spinosa* Jacq.; **Б** – андрогінофор *C. gynandra* L.; **В** – антофор *Silene flos-jovis* (L.) Greuter & Burdet; **Г** – дископодібне розростання квітколожа *Ruta graveolens* L.; **Д** – гіпантій *Prunus cerasus* L.; **Е** – структура квітки *Passiflora edulis* Sims. ▸


маточка
гінофор

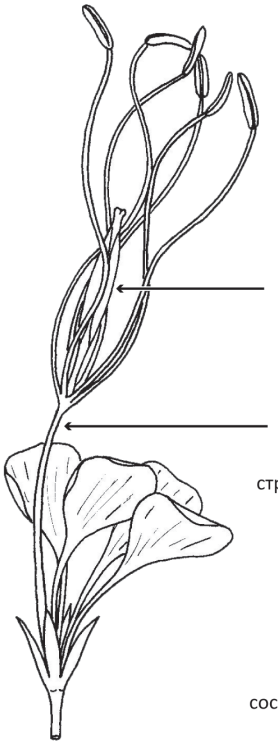
А


маточка
диск

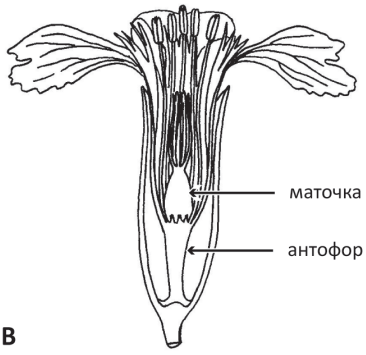
Г


гіпантій
маточка

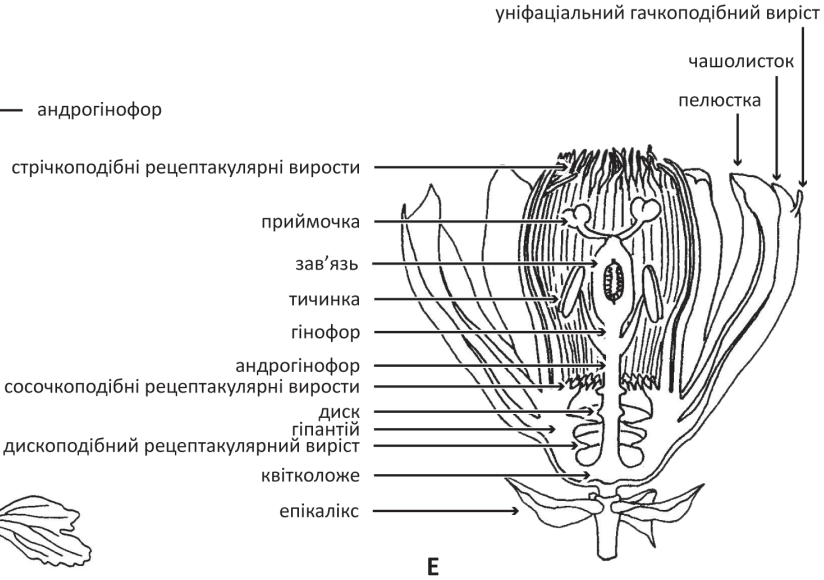
Д


маточка
андрогінофор

Б


маточка
антофор

В


уніфаціальний гачкоподібний виріст
чашолисток
пелюстка
стрічкоподібні рецептакулярні вирости
приймочка
зав'язь
тичинка
гінофор
андрогінофор
сосочкоподібні рецептакулярні вирости
диск
гіпантій
дископодібний рецептакулярний виріст
квітколоже
епікалікс

Е

218. Оцвітина

Оцвітина – це сукупність листкоподібних органів, які в основному виконують функції приваблення запилювачів та захисту репродуктивних органів, що розташовуються всередині квітки. Оцвітина може бути **подвійною** (**гетерохламідні квітки**; представлена **чашолистками** й **пелюстками**) або **простою** (**гомохламідні квітки**; представлена недиференційованими **листочками простої оцвітини** або, інакше, **тепаліями**).

Інколи оцвітини немає взагалі, тоді такі квітки називають **ахламідними**.

Просту оцвітину часом також називають **епігоном**.

Чашолистки – це зовнішні листочки подвійної оцвітини, які переважно є фотосинтезуючими або безбарвними і в основному виконують функцію захисту квітки на стадії бутона. Саме тому чашолистки зазвичай жорсткіші та дрібніші за пелюстки. Проте часто чашолистки повністю або частково переймають на себе функцію приваблення запилювачів і є яскраво забарвленими. Сукупність чашолистків називається **чашечкою**.

Пелюстки – це внутрішні листочки подвійної оцвітини, що в основному виконують функцію приваблення запилювачів і тому є тоншими, крупнішими і яскраво забарвленими, а також часто несуть на собі нектарники. Сукупність пелюсток називається **віночком**.

Чашолистки, пелюстки або тепалії можуть бути вільно розташовані на квітколожі або ж у різному степені зрослі між собою. Інколи у квітці формується і більш складна структура, **квіткова чаша** або **гіпантій**, яка може формуватися як внаслідок зростання елементів оцвітини і тичинок, так і в результаті сильного розростання квітколожа, внаслідок якого оцвітина й андроцей виносяться вверх.

Одразу під оцвітиною може формуватися додаткове кільце із зелених листочків, що називається **епікаліксом**. Епікалікс може бути представлений зближеними приквітками (наприклад, у *Dianthus* L. або у Malvaceae Juss.) – **профілами** (**передлистками** – першими двома листками бічного пагона або квітки; наприклад, у *Calystegia* R. Br.), або ж структурами, які вважають **прилистками чашолистків** (наприклад, у *Potentilla* L. або *Fragaria* L.).

Існує три основні **осі симетрії**, які можна провести через квітку – **вертикальна**, **діагональна** та **медіальна**.

За симетрією квітки поділяють на:

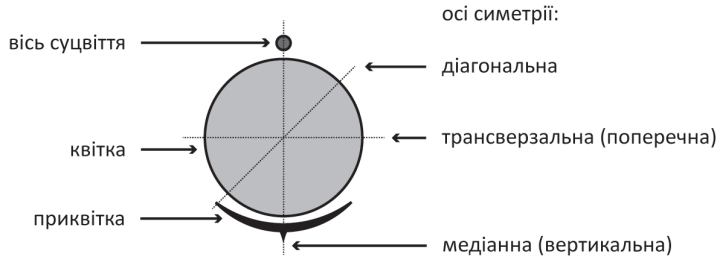
а) **радіальносиметричні** (**актиноморфні**) – через центр квітки можна провести більш як дві лінії симетрії;

б) **бірадіальносиметричні** – через квітку можна провести дві перпендикулярні осі симетрії;

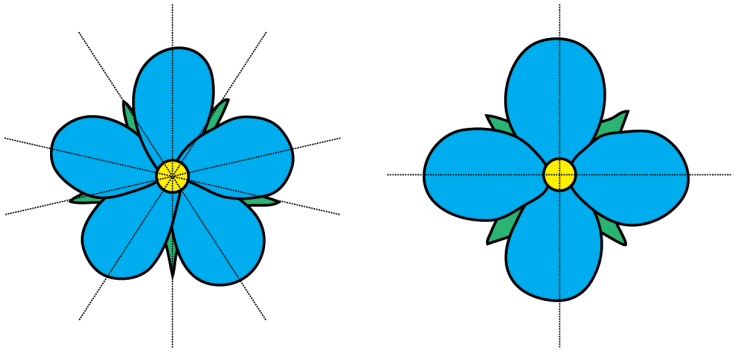
в) **білатеральносиметричні** (**диморфні**, **зигоморфні**) – через центр квітки можна провести лише одну лінію симетрії;

г) **асиметричні** – через центр квітки не можна провести жодної лінії симетрії.

Рис. 184. Оцвітина: **А** – розташування основних осей симетрії; **Б** – основні типи квіток за симетрією. ▸

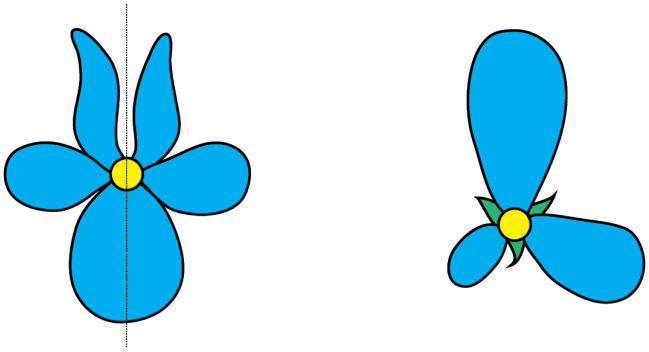


А



радіальносиметрична
(актиноморфна)

бірадіальносиметрична



білатеральносиметрична
(диморфна)

асиметрична
(зигоморфна)

Б

219. Брунькоскладення бутонів (естивація)

Виокремлюють кілька основних типів брунькоскладення квіткових бутонів або пуп'янків (типи **естивації**), що частково збігаються з типами вернації вегетативних листків:

1. **Апертний** (**відкритий**) – суміжні листочки оцвітини не дотикаються і не перекриваються;
2. **Вальватний** (**стулковий**) – суміжні листочки оцвітини лише дотикаються краями;
3. **Інволютний** – подібний до вальватного, листочки оцвітини лише доторкаються краями, проте сильно увігнуті (кондуплікатно складені) до центру квітки;
4. **Зім'ятий** – листочки оцвітини у бруньці складені несистематично, сильно «пожмакані»;
5. **Імбрикатний** – краї листочків оцвітини частково перекриваються:

а) **конволютний** (**згорнутий**) – листочки оцвітини накладаються краями так, що кожен із них находить одним із країв на суміжний;

б) **квінкунціальний** – два або більше зовнішніх листочків оцвітини мають обидва відкриті краї, частина внутрішніх – обидва прикриті, а частина – лише один прикритий;

в) **кохлеарно-висхідний** – один листочок оцвітини є повністю внутрішній, один – повністю зовнішній, а решта – напівприкриті, причому внутрішній листочок оцвітини розташований зі сторони осі пагона або суцвіття;

г) **кохлеарно-низхідний** – ідентичний кохлеарно-висхідному, але зі сторони осі пагона розташовується повністю зовнішній листочок оцвітини.

Окрім того, трапляються різні проміжні варіанти естивації.

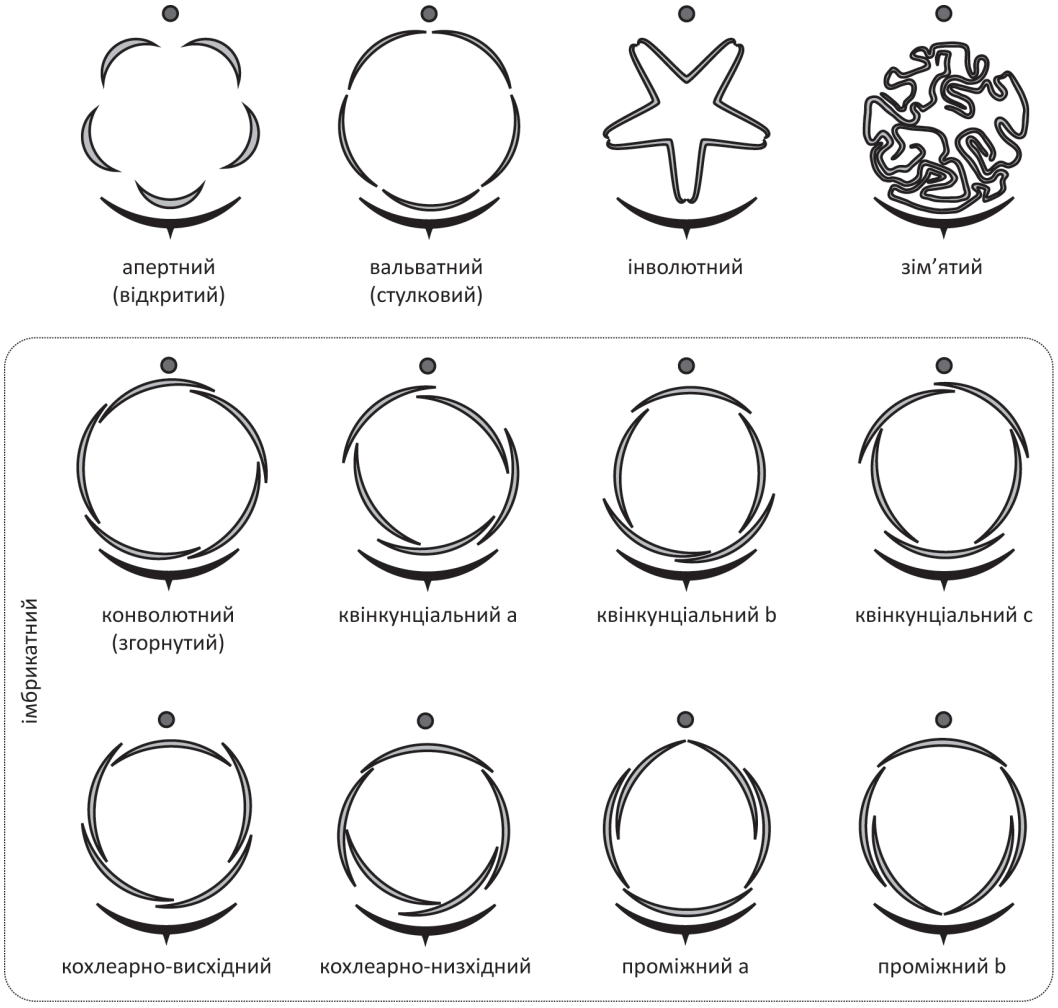


Рис. 185. Основні типи брунькоскладення бутонів.

220. Андроцей

Андроцей – це сукупність усіх тичинок у квітці. Якщо тичинка лише одна, тоді термін андроцей відповідає лише їй. **Тичинка** – це видозмінений мікроспорофіл, який несе мікроспорангії. У межах тичинки виділяють ніжку (зазвичай представлена **тичинковою ниткою**) та пилковмісну ділянку (**пиляк**). Ніжки тичинок не завжди ниткоподібні, адже можуть бути розширеними, складно диференційованими або ж нести різноманітні додаткові утвори.

Тичинки з тичинковими нитками називають **філаментними**, а з пластинчастою розширеною основою – **ламінарними**.

Пиляк складається з **тек** – попарно зрослих **гнізд пиляка** (пилкових камер, що відповідають мікроспорангіям). Тек зазвичай дві (**двотековий пиляк**), проте може бути і лише одна (**монотековий пиляк**). Відповідно, якщо гнізд пиляка чотири, тичинки називають **тетраспорангіатними**, якщо лише два – **біспорангіатними**.

Ділянку тичинкової нитки, до якої кріпляться гнізда пиляка, називають **в'язальцем**, а ділянку, що виступає над пиляком – **надв'язальцем**.

Пиляки можуть бути:

а) **приростілі** – приростілі вздовж усієї своєї довжини до в'язальця;

б) **базифіксні** – кріпляться базальною ділянкою до тичинкової нитки;

в) **суббазифіксні** – кріпляться до тичинкової нитки поблизу своєї основи;

г) **дорзифіксні** – точково кріпляться до тичинкової нитки дорзальною частиною;

д) **версатильні** (**рухомі**) – особливий тип пиляків, які кріпляться до нитки так, що можуть вільно коливатися.

Пилок вивільняється з гнізд пиляка внаслідок розтріскування їхніх стінок.

Розрізняють кілька основних **типів розкривання пиляків**:

а) **поздовжнє**;

б) **поперечне**;

в) **порицидне** – невеликим отвором на одному з кінців пиляка (наприклад, у деяких Ericaceae Juss.);

г) **вальвулярне** (**клапанне**) – кількома отворами, які залишаються прикриті рештками тканин стінки пиляка (наприклад, у деяких Lauraceae Juss.).

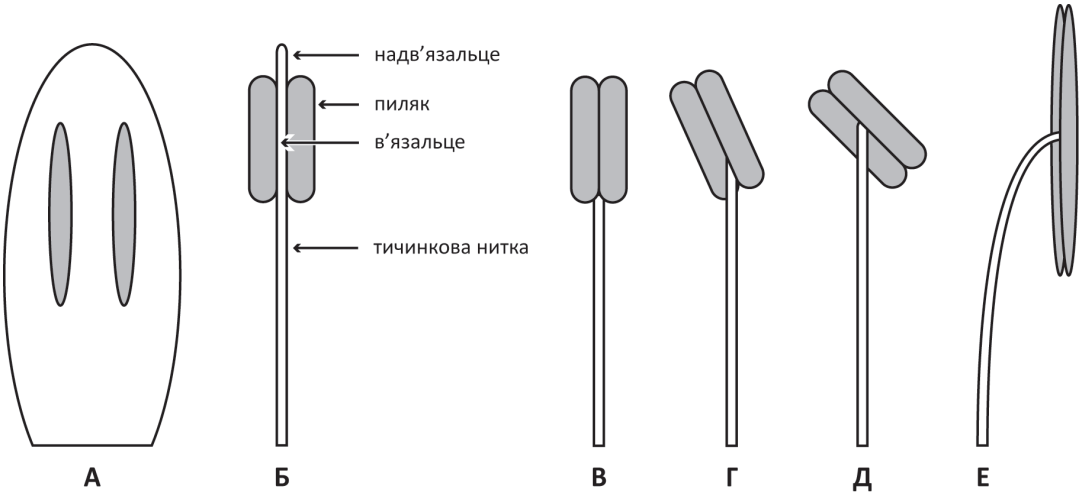
Пиляки за розташуванням відносно осі тичинки можуть бути:

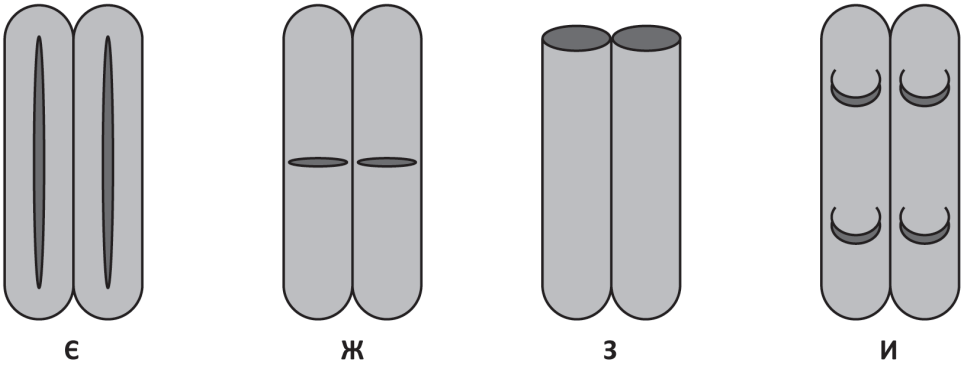
а) **латрорзні** – розташовуються по боках щодо осі тичинки в межах умовного квадрата;

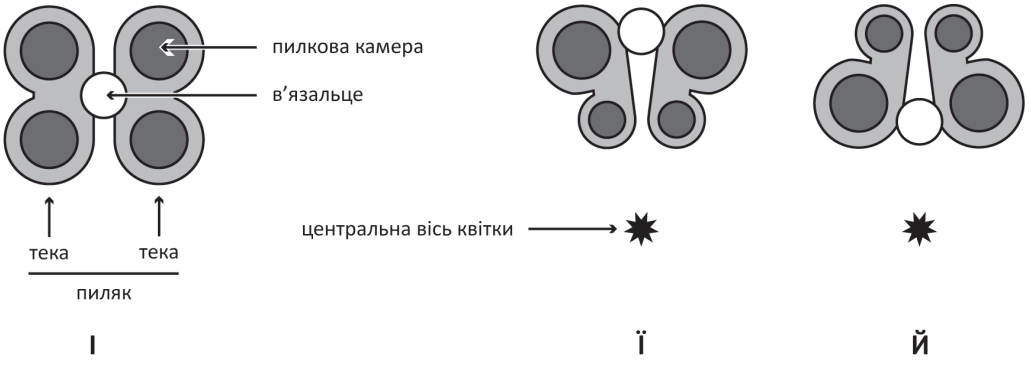
б) **інтрорзні** – зміщені на проксимальну щодо осі тичинки сторону;

в) **екстрорзні** – зміщені на дистальну щодо осі тичинки сторону.

Рис. 186. Типи тичинок: **А** – ламінарний; **Б-Е** – філаментний. **Типи пиляків**: **А-Б** – приростілі; **В** – базифіксний; **Г** – суббазифіксний; **Д** – дорзифіксний; **Е** – версатильний. **Типи розкривання пиляків**: **Є** – поздовжній; **Ж** – поперечний; **З** – порицидний; **И** – вальвулярний. **Типи розташування тек**: **І** – латрорзний; **Ї** – інтрорзний; **Й** – екстрорзний. ▸


надв’язальце
пиляк
в’язальце
тичинкова нитка
А
Б
В
Г
Д
Е


Є
Ж
З
И


пилкова камера
в’язальце
тека
тека
пиляк
центральна вісь квітки
І
Ї
Й

221. Андроцей (продовження)

Деякі тичинки можуть бути стерильні, без пиляків, і сильно змінені, тоді їх називають **стамінодіями**. Стамінодії можуть нести редуковані стерильні пиляки, що називаються **антеродіями**. Інколи тичинки, стамінодії й листочки оцвітини формують неперервний перехідний ряд, у якому представлені всі проміжні стадії.

Тичинки можуть безпосередньо кріпитися до квітколожа або ж відходити від пелюсток чи тепалій (у випадку простої оцвітини), тоді їх називають **епіпетальними** або **епітепальними** відповідно. Щобільше, тичинки можуть у тій чи іншій мірі зростатися між собою.

У багатьох орхідних тичинки повністю зрослі зі стовпчиком маточки у складну структуру, що називається **гіностегій**. При цьому, у цих рослин формується суцільна пилкова маса з усього вмісту гнізда пиляка, яка називається **полінієм**, або ж кілька таких пилкових мас у межах одного гнізда пиляка, що називаються **массулами**.

Поліній зазвичай має **прилипальце** й інколи **ніжку**, які разом формують складну діаспору для поширення за допомогою комах – **полінарій**. Полінії формуються також у деяких видів *Asclepias* L.

За напрямком вивільнення пилку розрізняють типи андроцея:

1. **Латрорзний** – пиляки розкриваються на латеральних ділянках і пилок вивільняється в бічному щодо осі тичинки напрямку;

2. **Інтрорзний** – пиляки розкриваються з проксимальної сторони і пилок вивільняється в доцентровому напрямку;

3. **Екстрорзний** – пиляки розкриваються з дистальної сторони і пилок вивільняється у відцентровому напрямку.

За складом андроцей може бути:

1. **Гомостамний** – представлений усіма однаковими тичинками;

2. **Гетеростамний** – представлений тичинками, які різко відрізняються за формою.

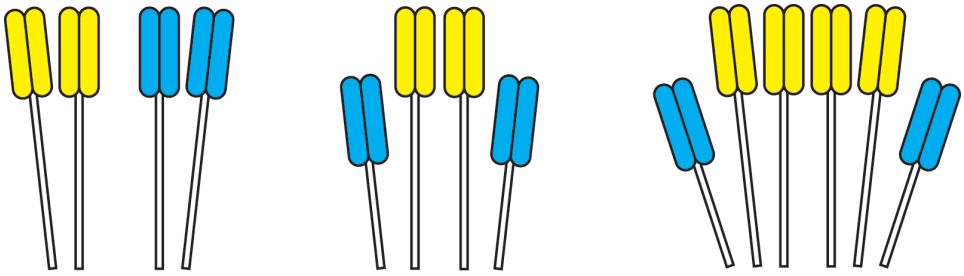
За довжиною тичинок андроцей може бути:

1. **Дидимний** – тичинки однакової довжини, зібрані у дві пари;

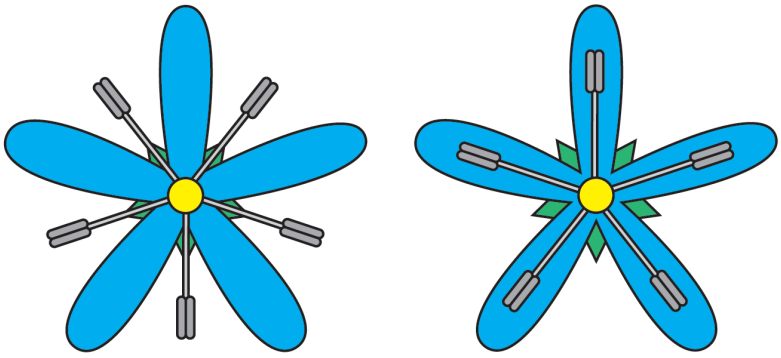
2. **Дидинамний** – тичинки різної довжини, зібрані у дві пари за розмірами (наприклад, у *Ocimum* L.);

3. **Тетрадинамний** – тичинки різної довжини, зібрані у дві групи із чотирьох довгих і двох коротких тичинок (у Brassicaceae Burnett).

Рис. 187. Типи андроцея за довжиною тичинок: **А** – дидимний; **Б** – дидинамний; **В** – тетрадинамний; **Г** – приклад класифікації серіатних андроцеїв. ▸



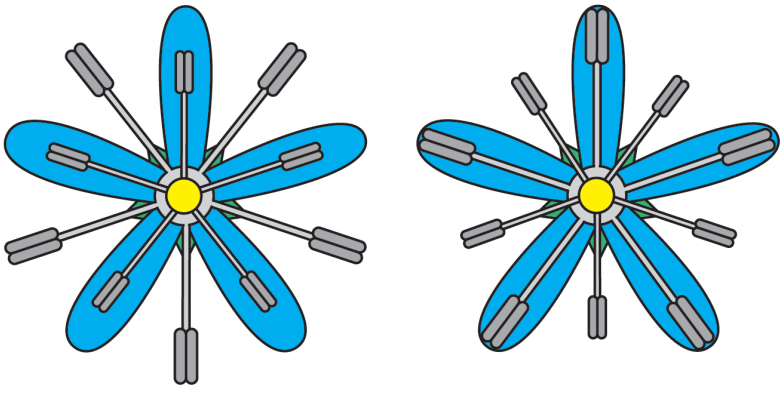
А Б В



антисепальний
(альтернопетальний)

антипетальний
(альтерносепальний)

унісеріатний



диплостемонний

обдиплостемонний

Г

бісеріатний

222. Андроцей (закінчення)

За розташуванням тичинок андроцей буває:

А. **Серіатний** – тичинки розташовані по колу:

1. **Унісеріатний** – тичинки розташовані в одному колі:

а) **антисепальний** (**альтернопетальний**) – тичинки розташовані на радіусах чашолистків;

б) **антипетальний** (**альтерносепальний**) – тичинки розташовані на радіусах пелюсток;

2. **Бісеріатний** – тичинки розташовані у двох колах:

а) **диплостемонний** – тичинки зовнішнього кола розташовуються на радіусах чашолистків, а тичинки внутрішнього кола – на радіусах пелюсток;

б) **обдиплостемонний** – тичинки зовнішнього кола розташовуються на радіусах пелюсток, а тичинки внутрішнього кола – на радіусах чашолистків;

3. **Мультисеріатний**;

Б. **Спіральний** – тичинки розташовані по спіралі.

За розташування відносно рівня оцвітини андроцей буває:

1. **Фанероантерний** (**виступаючий**) – із тичинками, розташованими вище від рівня краю оцвітини;

2. **Криптоантерний** (**занурений**) – із тичинками, що сховані всередині оцвітини і не виступають над її верхнім краєм.

За ступенем зростання тичинок андроцеї поділяють на:

А. **Поліандричний** – тичинки вільні, не зрослі:

1. **Апостемонний** – тичинки не лише не зрослі між собою, а й не приросліі до листочків оцвітини;

2. **Епітепальний** (**тепалостемонний**) – тичинки, кожна поокремо, приросліі до листочків оцвітини:

а) **епіпетальний** (**петалостемонний**) – тичинки приросліі до пелюсток;

б) **епісепальний** (**сепалостемонний**) – тичинки приросліі до чашолистків;

в) **власне епітепальний** (**власне тепалостемонний**) – тичинки приросліі до листочків простої оцвітини;

Б. **Адельфний** – тичинки зрослі повністю або частково своїми тичинковими нитками

1. **Монадельфний** – тичинкові нитки зрослі в єдиний суцільний циліндр (наприклад, у Malvaceae Juss.);

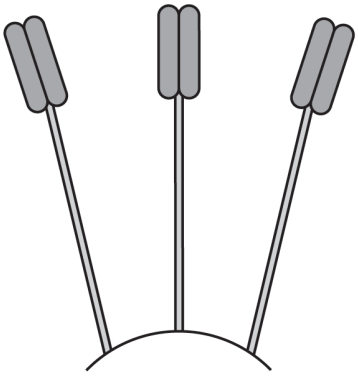
2. **Диадельфний** – тичинки представлені у двох групах (наприклад, у *Lathyrus* L.);

3. **Поліадельфний** – тичинки формують понад дві групи (наприклад, у *Citrus* L.);

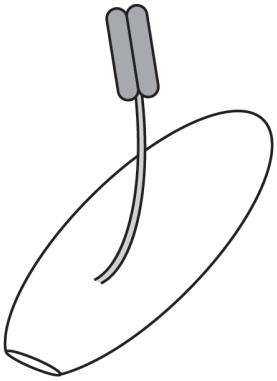
В. **Синантерний** (**сингенезний**) – тичинкові нитки вільні, але пиляки злиплися в суцільну трубку (наприклад, у Asteraceae Bercht. et J. Presl);

Г. **Синандричний** – тичинки повністю зрослі нитками й пиляками (наприклад, у *Cucurbita* L.).

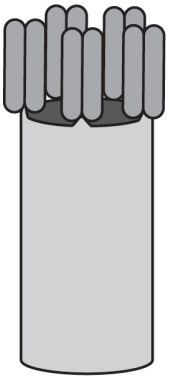
Рис. 188. Приклад класифікації андроцеїв за ступенем зростання тичинок. ▸



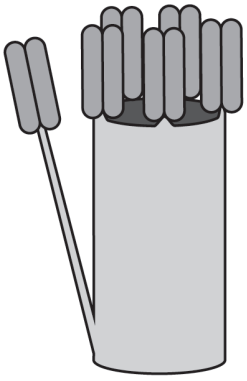
апостемонний



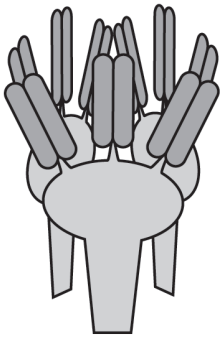
епітепальний
(тепалостемонний)



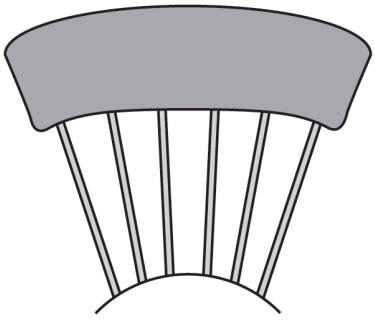
монадельфний



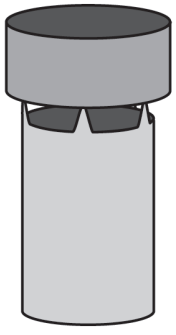
диадельфний



триадельфний



синантерний
(сингенезний)



синандричний

223. Гінецей

Маточка – жіночий репродуктивний орган квітки, що складається з одного або кількох плодолистків.

Плодолисток – це замкнутий або частково замкнутий мегаспорофіл, який несе на внутрішній поверхні один або більше насінних зачатків. Плодолистки можуть бути вільні, і тоді кожен із них відповідає окремій маточці, або ж зрослі, тоді вони в сукупності формують спільну маточку.

Окрім того, часто вживають термін **гінецей**, що означає сукупність усіх плодолистків квітки незалежно від їхнього зростання.

Отже, **гінецей може відповідати**:

а) єдиному плодолистку у квітці (тобто єдиній одноплодолистковій маточці);

б) сукупності всіх вільних плодолистків квітки (тобто кільком одноплодолистковим маточкам одночасно);

в) сукупності всіх зрослих плодолистків квітки (тобто єдиній зрослоплодолистковій маточці).

Як бачимо, термін гінецей не тотожний термінам маточка і плодолисток, хоча їхні семантичні поля можуть збігатися.

Гінецей, представлений єдиним плодолистком, називають **мономерним**, а складений із кількох плодолистків – **полімерним**. Полімерний гінецей, складений із вільних плодолистків, також часто називають **полімерно-апокарпним**, а складений зі зрослих плодолистків – **полімерно-синкарпним** у широкому сенсі.

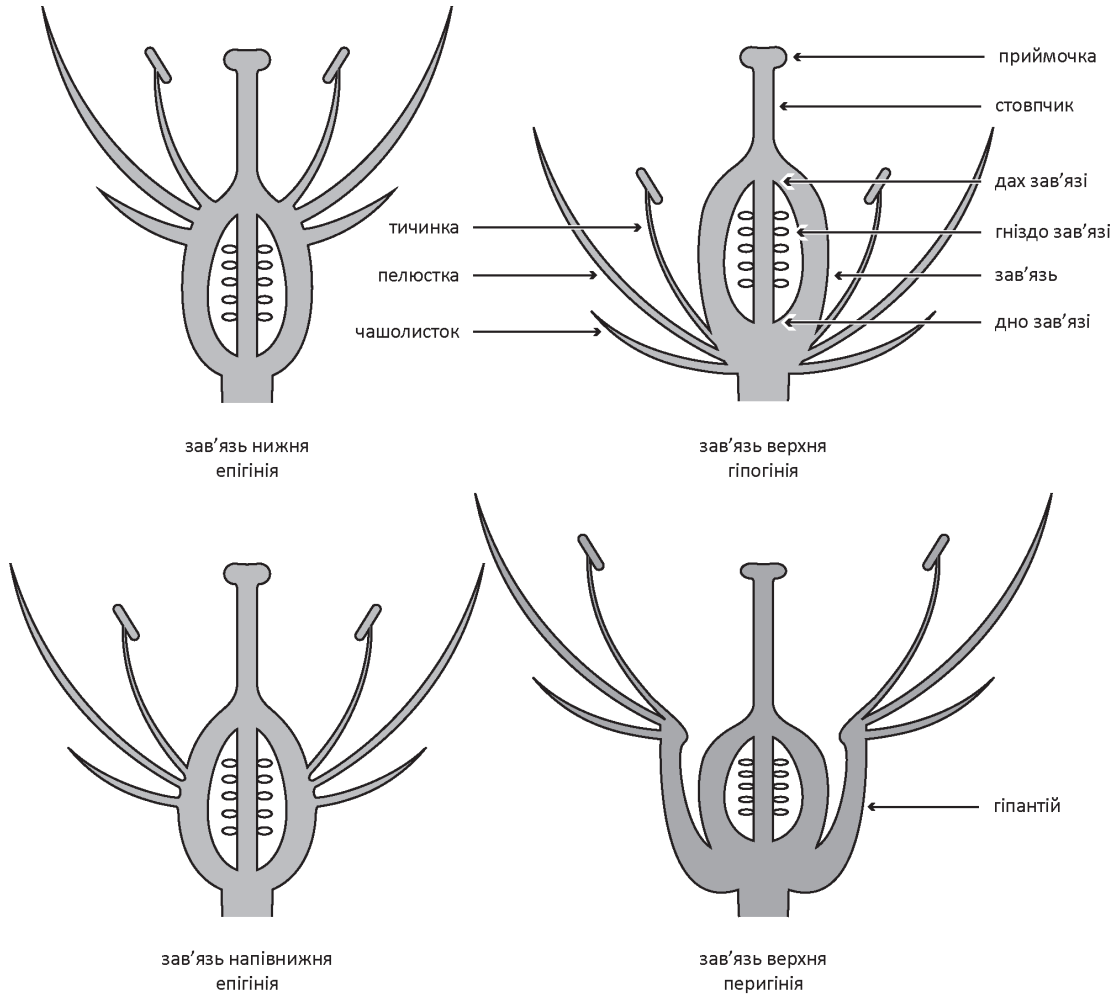
В особливу групу виділяють **псевдомономерний гінецей**, що представлений кількома зрослими плодолистками, із яких лише один функціональний, а решта редуковані або ж стерильні.

У межах маточки виділяють три частини – нижню, що містить насінні зачатки і називається **зав'яззю**, потоншену середню ділянку, яка містить лише стерильний канал – **стилодій** (у випадку апокарпного гінецея) або **стовпчик** (у випадку синкарпного гінецея), а також термінальну ділянку, що виконує функцію вловлювання пилку – **приймочку**. Ці ділянки можуть бути виражені різною мірою і відрізнятися за будовою.

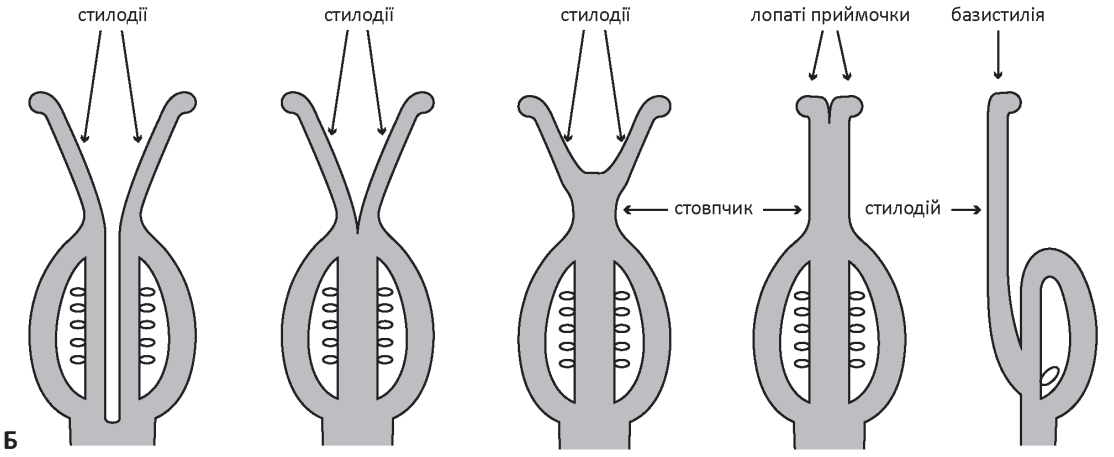
У зрослоплодолистковій маточці верхні стерильні потоншені ділянки можуть бути вільні, і тоді їх також називають **стилодіями**.

У квітці можуть бути окремі стерильні плодолистки – **карпелодії**. Або ж стерильною може бути ціла маточка, тоді її називають **пістілодієм**.

Рис. 189. Будова маточки: **А** – структурні елементи маточки й типи зав'язей залежно від рівня прикріплення апендикулярних органів; **Б** – ступені зростання плодолистків і явище базистилії. ▸


приймочка
стовпчик
дах зав'язі
гніздо зав'язі
зав'язь
дно зав'язі
тичинка
пелюстка
чашолисток
гіпантій
зав'язь нижня
епігінія
зав'язь верхня
гіпогінія
зав'язь напівнижня
епігінія
зав'язь верхня
перигінія

А


стилодії
стилодії
стилодії
лопаті приймочки
базистилія
стовпчик
стилодій

Б

224. Гінецей (продовження)

Зав'язь може розташовуватися вище від рівня оцвітини (**верхня зав'язь**), оцвітина може відходити від рівня середини зав'язі (**напівнижня зав'язь**), або ж оцвітина може відходити від рівня даху зав'язі (**нижня зав'язь**).

Якщо оцвітина й тичинки відходять вище від рівня прикріплення маточки від стінок або даху зав'язі, їх називають **епігінними**, а саме явище має назву **епігінії**. Якщо ж оцвітина і тичинки відходять нижче від рівня прикріплення зав'язі від квітколожа, їх називають **гіпогінними**, а саме явище має назву **гіпогінії**.

Окрім того, оцвітина й тичинки можуть бути винесені вверх за рахунок гіпантія і фактично відходити вище від рівня прикріплення маточки, проте не бути приростими до її стінок, тоді їх називають **перигінними**, а явище має назву **перигінії**.

Інколи випадок із напівнижньою зав'яззю називають **семі-епігінією**. Маточку, винесену на андрогінофорі або гінофорі, інколи називають **стіпітатною**.

Плодолистки можуть формувати окремі замкнуті **гнізда зав'язі** або ж бути зрослі у єдину спільну **порожнину зав'язі**. Перегородки між окремими гніздами зав'язі називаються **септами** або **перегородками** зав'язі.

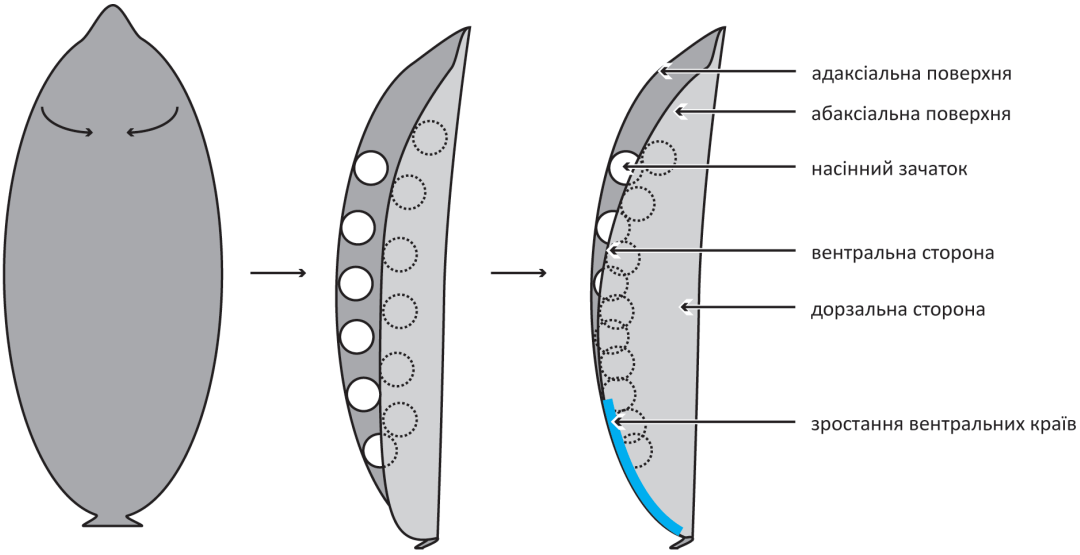
Зазвичай стовпчик розташовується зверху зав'язі, проте в деяких рослин стовпчик унаслідок нерівномірного розростання стінок зав'язі зміщується вниз. Таке явище називають **базистилією** або **анакростилією** (відомі й інші терміни – **базигінія** та **гінобазія**).

У самому плодолистку можна виокремити вентральну, дорзальну й дві латеральні ділянки. У плодолистку зазвичай є трубчаста **асцидіатна ділянка** з **конгенітально зрослими** (першопочатково злитими) вентральними краями й нетрубчаста **плікатна ділянка** з вільними або **постгенітально зрослими** (зрослими на пізніх етапах онтогенезу) краями. Ці ділянки можуть бути виражені в різному степені або навіть однієї з них може не бути.

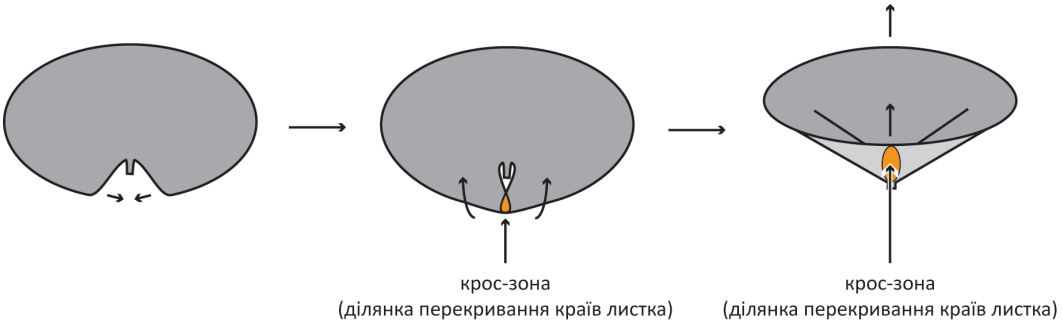
Вважають, що плодолисток першочергово був листкоподібною структурою, складеною вздовж дорзальної жилки (**кондуплікатний плодолисток**), а його дотичні вентральні краї могли зростатися (**асцидіатна ділянка**) або ж залишатися вільними (**плікатна ділянка**).

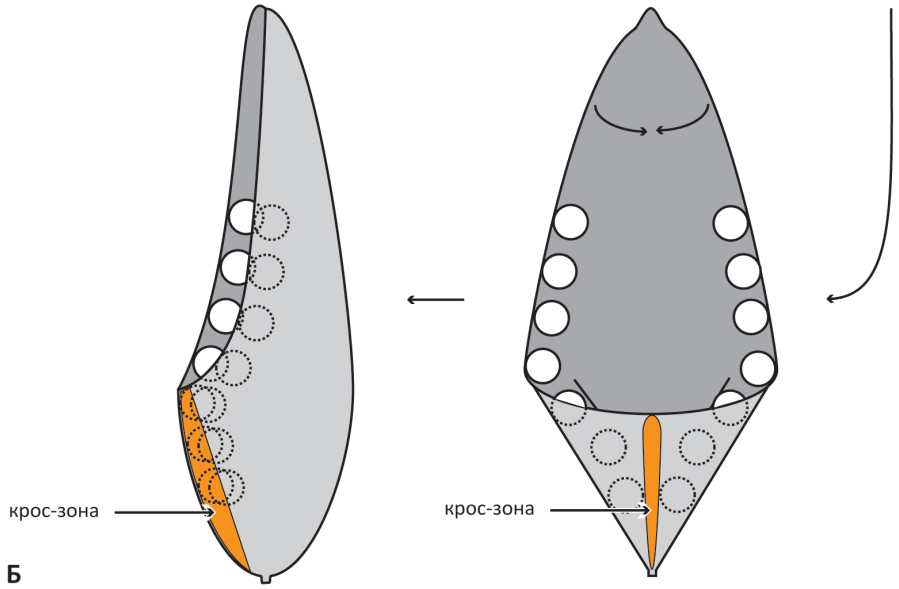
Проте доведено, що в деяких рослин плодолисток першопочатково мав щиткоподібну структуру (**пельтатний плодолисток**) із лінією умовного зростання вентральних країв, яку називають **крос-зоною** або **поперечною зоною** (зоною перетину).

Рис. 190. А – схема формування кондуплікатного плодолистка; **Б** – схема формування пельтатного плодолистка. ▸


адаксіальна поверхня
абаксіальна поверхня
насінний зачаток
вентральна сторона
дорзальна сторона
зростання вентральних країв

А


крос-зона
(ділянка перекривання країв листка)
крос-зона
(ділянка перекривання країв листка)


крос-зона
крос-зона

Б

225. Гінецей (закінчення)

Слід звернути також увагу на те, що Troll (1939) вважав вихідним структурним типом радіальносиметричний пельтатний плодолисток із крос-зоною, вздовж якої кріпилися насінні зачатки. Похідними від нього автор вважав **латентно-пельтатні** (**субпельтатні**) **плодолистки** із слабко вираженою крос-зоною, які, однак, зберігають радіальну симетрію принаймні при основі (хоча б в організації провідної системи). Найбільш просунутим типом Троль вважав **епельтатний плодолисток** без крос-зони і без ознак радіальної симетрії.

В окремому плодолистку **плаценти** (ділянки прикріплення насінних зачатків) зазвичай розташовуються вздовж його вентральних країв, і такий тип **плацентації** називається **маргінальним** (**крайовим**) **у широкому сенсі**. Слід звернути увагу, що інколи **маргінальними у вузькому сенсі** називають лише ті плаценти, що формуються безпосередньо на вентральних краях плодолистків. А плаценти, які розвиваються не з країв плодолистків, але в подальшому займають прикрайове положення, називають **субмаргінальними**. Окрім того, плаценти можуть бути вільно розташовані по внутрішній поверхні плодолистка, тоді такий тип плацентації називається **ламінальним** (або **дифузно-ламінальним**). Ще одним типом є так звана **U-подібна плацентація**, яка представлена двома плацентами вздовж країв плодолистка, що сходяться при основі вентрального шва і формують непарний центральний насінний зачаток.

Існує кілька **основних типів розташування плацент у зрослоплодолистковій маточці**:

1. **Центрально-кутова** або **пазушна** (**аксилярна**, від лат. *axilla* – пазуха) плацентація – плодолистки зрослі латеральними ділянками, а плаценти розташовуються вздовж вентральних країв плодолистків у центрі зав'язі;
2. **Паріетальна** плацентація – плодолистки зрослі вентральними краями, а плаценти розташовуються рядами вздовж місць зростання плодолистків на периферії зав'язі;
3. **Вільно-центральна** – плаценти розташовуються на центральній колонці, що може розвиватися внаслідок випинання квітколожа або внаслідок руйнування септ спершу зрослих латеральними ділянками плодолистків;
4. **Базальна** – аналогічна вільно-центральній, але колонка не формується, і плацента(и) розташовуються безпосередньо на дні зав'язі;
5. **Апікальна** – плацента або плаценти зміщені на рівень даху зав'язі.

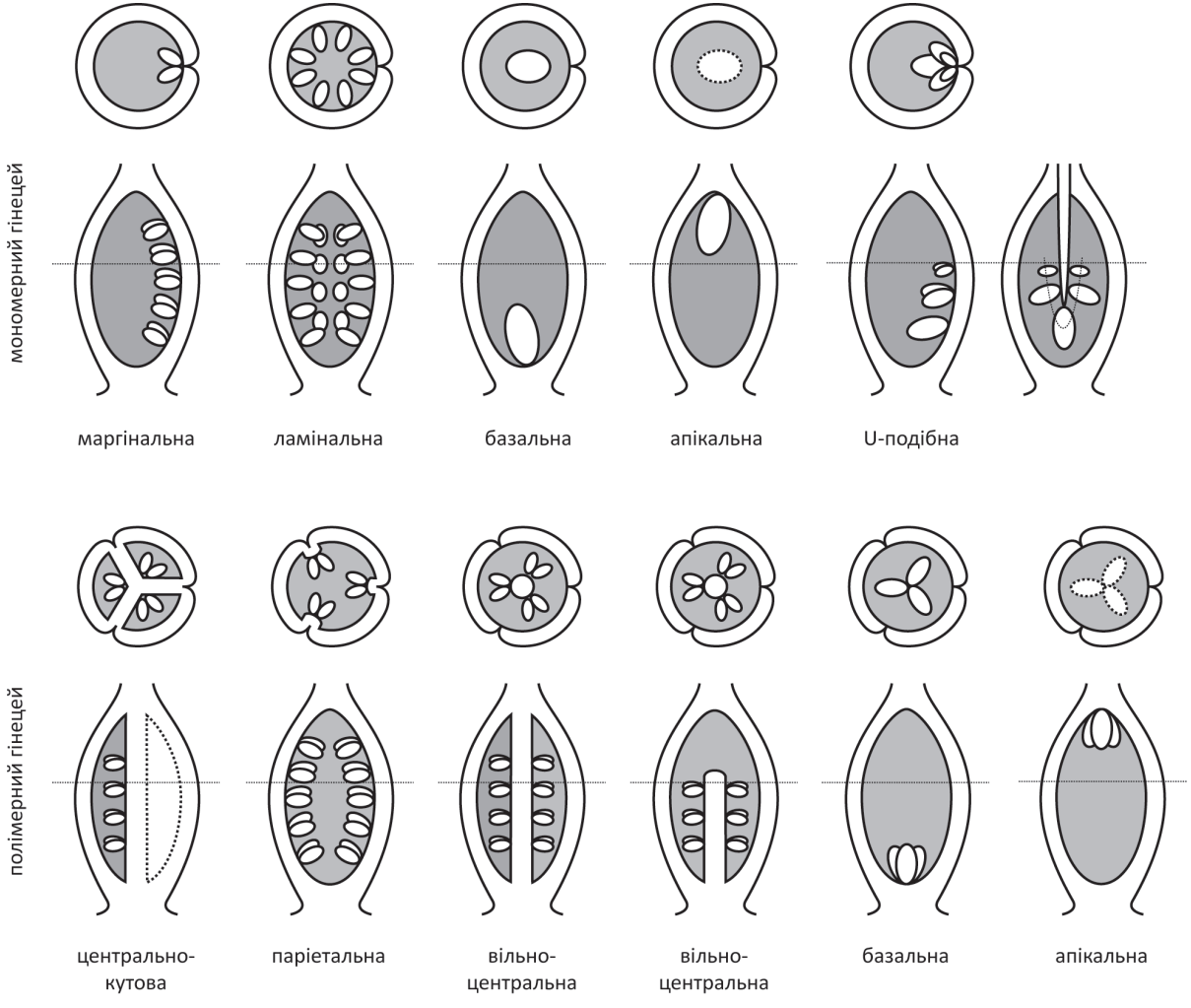


Рис. 191. Основні типи плацентації.

226. Структурні типи гінецея за А.Л. Тахтаджяном

Гінецей може бути представлений повністю вільними плодолистками, тоді його називають **апокарпним** або **хорікарпним**. Також гінецей може бути представлений в тій чи іншій мірі зрослими плодолистками, і тоді його називають **синкарпним у широкому розумінні** або **ценокарпним**.

Слід зважати на те, що терміни «синкарпний» і «ценокарпний» по-різному інтерпретують різні автори. Деякі дослідники надають перевагу узагальнюючому терміну ценокарпний, а синкарпний гінецей визначають як окремий різновид ценокарпного. Інші, навпаки, виокремлюють підтип ценокарпного гінецея в межах синкарпного узагальнюючого. Ми надаємо перевагу терміну синкарпний у широкому розумінні.

Дуже поширеною є класифікація структурних типів гінецеїв за А.Л. Тахтаджяном (Тахтаджян 1980), який виділяв два **основні типи – апокарпний** (вільноплодолистковий) і **ценокарпний** (зрослоплодолистковий).

У межах ценокарпного гінецея Тахтаджян розрізняв **синкарпний** (плодолистки зрослі латеральними частинами і змикаються в центрі, плацентація центрально-кутова), **паракарпний** (плодолистки зрослі вентральними ділянками або лише частково латеральними так, що не змикаються в центрі, плацентація парієтальна) та **лізікарпний** (плодолистки зрослі вентальними ділянками або лише частково латеральними і не змикаються в центрі, проте плацентація вільно-центральна) стуктурні типи.

Цю систему можна доповнити ще кількома структурними типами: а) **пседоценокарпним** (Troll 1934) – плодолистки полімерно-апокарпного гінецея зростаються при основі з опуклим квітколожем; б) **фрагмокарпним** – у паракарпному гінецеї у процесі онтогенезу формуються септи і гнізда стають ізольованими (Бобров *и др.* 2009); в) **монокарпним** – гінецей представлений єдиним плодолистком (відповідає поняттю мономерний).

Існують гінецеї, які тривалий час зберігають багатогніздність, і лише в момент дозрівання плода септи руйнуються, внаслідок чого виникає спільна порожнина. Такий тип гінецеїв називають **вторинно одногніздним** (Leins & Erbar 2010) або **вторинно лізікарпним**.

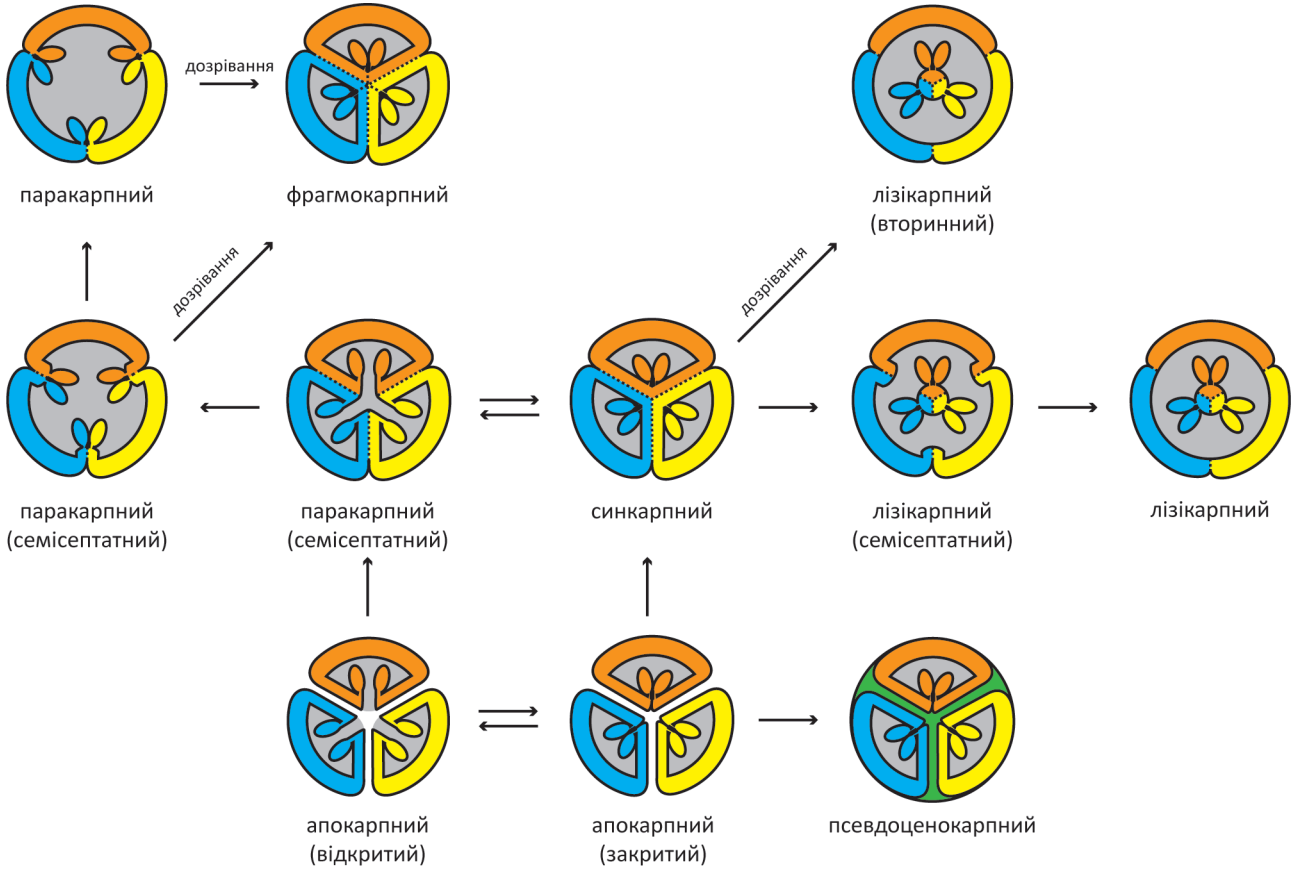


Рис. 192. Еволюція і морфогенез основних структурних типів гінецея за Тахтаджяном (1980) зі змінами згідно з Бобров *и др.* (2009), Leins & Erbar (2010) і Troll (1934), а також доповненнями.

227. Структурні типи гінецея за В. Ляйнфельнером

Як бачимо, класифікація Тахтаджяна (1942, 1948, 1964, 1980) опирається на аналіз поперечних перерізів і є корисною для вжитку при вивченні гінецеїв, структура яких є незмінною на всій висоті. Проте часто структура гінецея на різних рівнях відрізняється, і в межах одного гінецея може бути представлено одночасно кілька структурних типів.

Окрім того, у септах зрослоплодолисткового гінецея багатьох однодольних формуються додаткові нектароносні порожнини, що називаються **септальними нектарниками**. Такий зрослоплодолистковий гінецей із порожнинами септальних нектарників у перегородках називається **гемісинкарпним**.

На це звернув увагу В. Ляйнфельнер (Leinfellner 1950; Weberling 1989; Одінцова 2012; Шамров 2010, 2012, 2013), який запропонував виокремлювати три основні **структурні типи гінецеїв** – апокарпний, синкарпний (або еусинкарпний) і гемісинкарпний залежно від наявності й послідовності вертикального розташування окремих **структурних зон** – ділянок з різною взаємоорганізацією плодолистків.

Структурні зони за Ляйнфельнером частково або повністю відповідають структурним типам Тахтаджяна.

Зокрема, в **апокарпному гінецеї** є лише одна структурна зона – **асимплікатна** (**апокарпна**) з вільними плодолистками.

У **гемісинкарпному гінецеї** за Ляйнфельнером можуть бути наступні структурні зони:

а) **гемісинасцидіатна** – плодолистки зрослі, гнізда зав'язі ізольовані, але краї сусідніх плодолистків частково вільні, завдяки чому формується порожнина септального нектарника);

б) **гемісимплікатна** – плодолистки зрослі, гнізда зав'язі сполучені між собою або ж формують спільну порожнину, у септах за рахунок неповного зростання країв сусідніх плодолистків розташовуються порожнини нектарника;

в) **асимплікатна** – плодолистки вільні.

У **синкарпному** (**еусинкарпному**) **гінецеї** за Ляйнфельнером можуть бути наступні структурні зони:

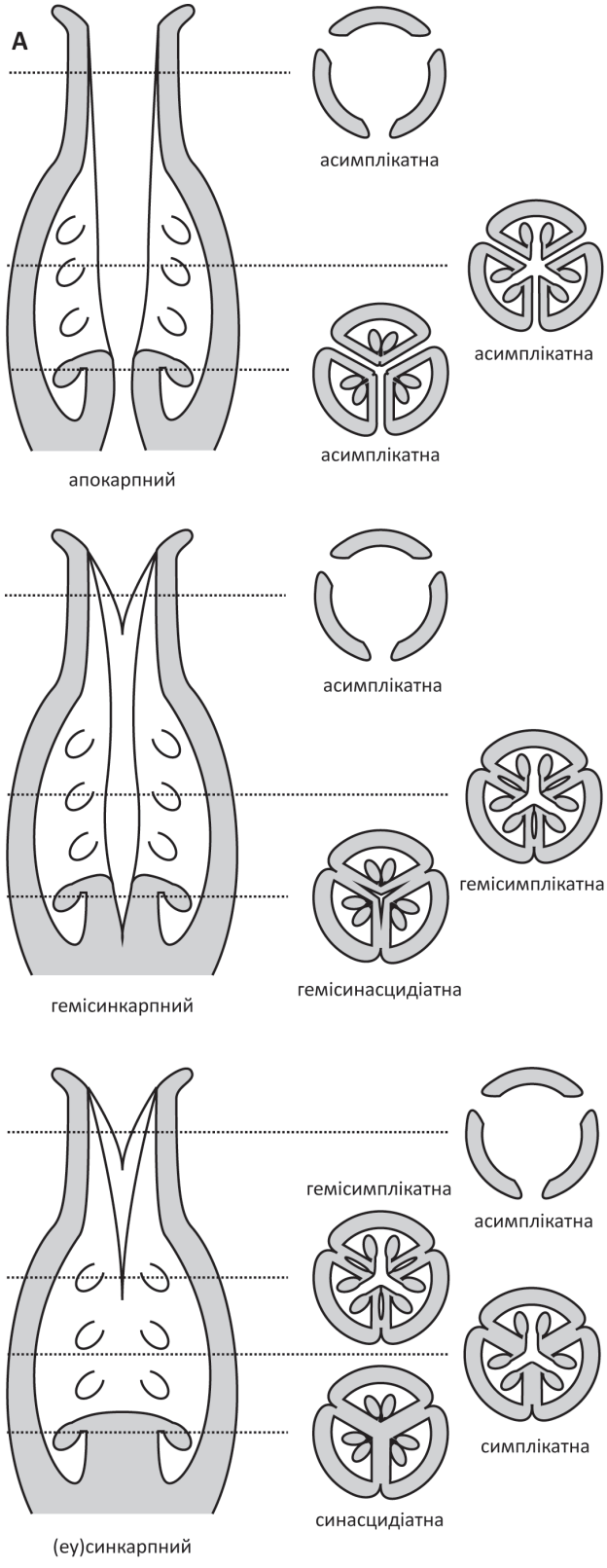
а) **синасцидіатна** – плодолистки зрослі, перегородки плодолистків (септи) повністю зрослі, гнізда зав'язі ізольовані);

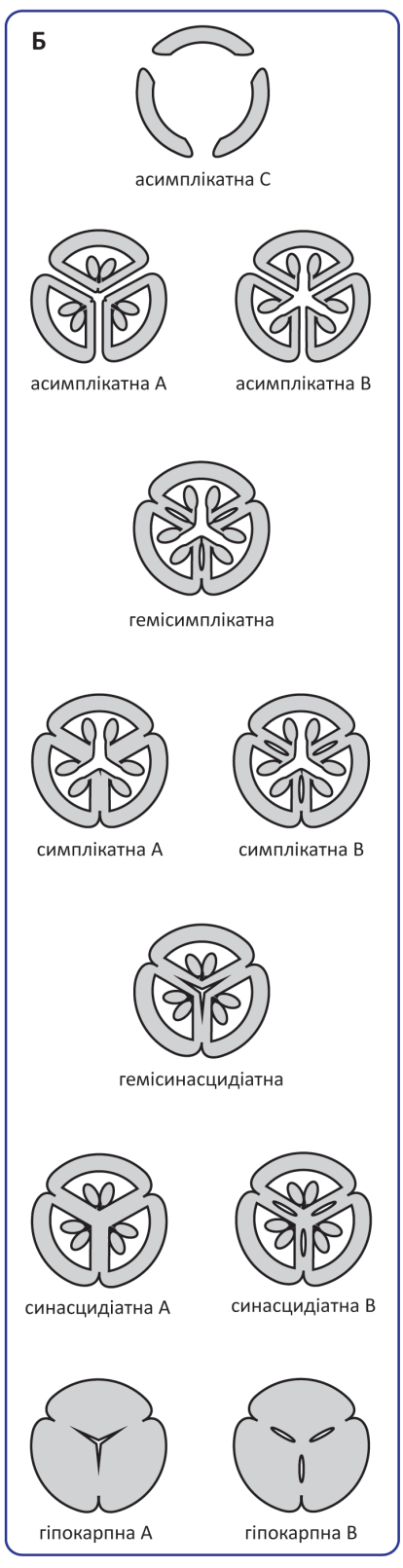
б) **симплікатна** – плодолистки зрослі, септи повністю зрослі, гнізда зав'язі сполучені між собою або ж формують спільну порожнину;

в) **гемісимплікатна** – плодолистки зрослі, гнізда зав'язі сполучені між собою або ж формують спільну порожнину, краї сусідніх плодолистків частково вільні в центрі зав'язі;

г) **асимплікатна** – плодолистки вільні.

Рис. 193. Вертикальна структура гінецея: **А** – основні структурні типи за Leinfellner (1950) зі змінами; **Б** – основні структурні зони. ▸


А
асимплікатна
асимплікатна
асимплікатна
апокарпний
асимплікатна
гемісимплікатна
гемісинасцидіатна
гемісинкарпний
гемісимплікатна
асимплікатна
симплікатна
синасцидіатна
(еу)синкарпний


Б
асимплікатна С
асимплікатна А
асимплікатна В
гемісимплікатна
симплікатна А
симплікатна В
гемісинасцидіатна
синасцидіатна А
синасцидіатна В
гіпокарпна А
гіпокарпна В

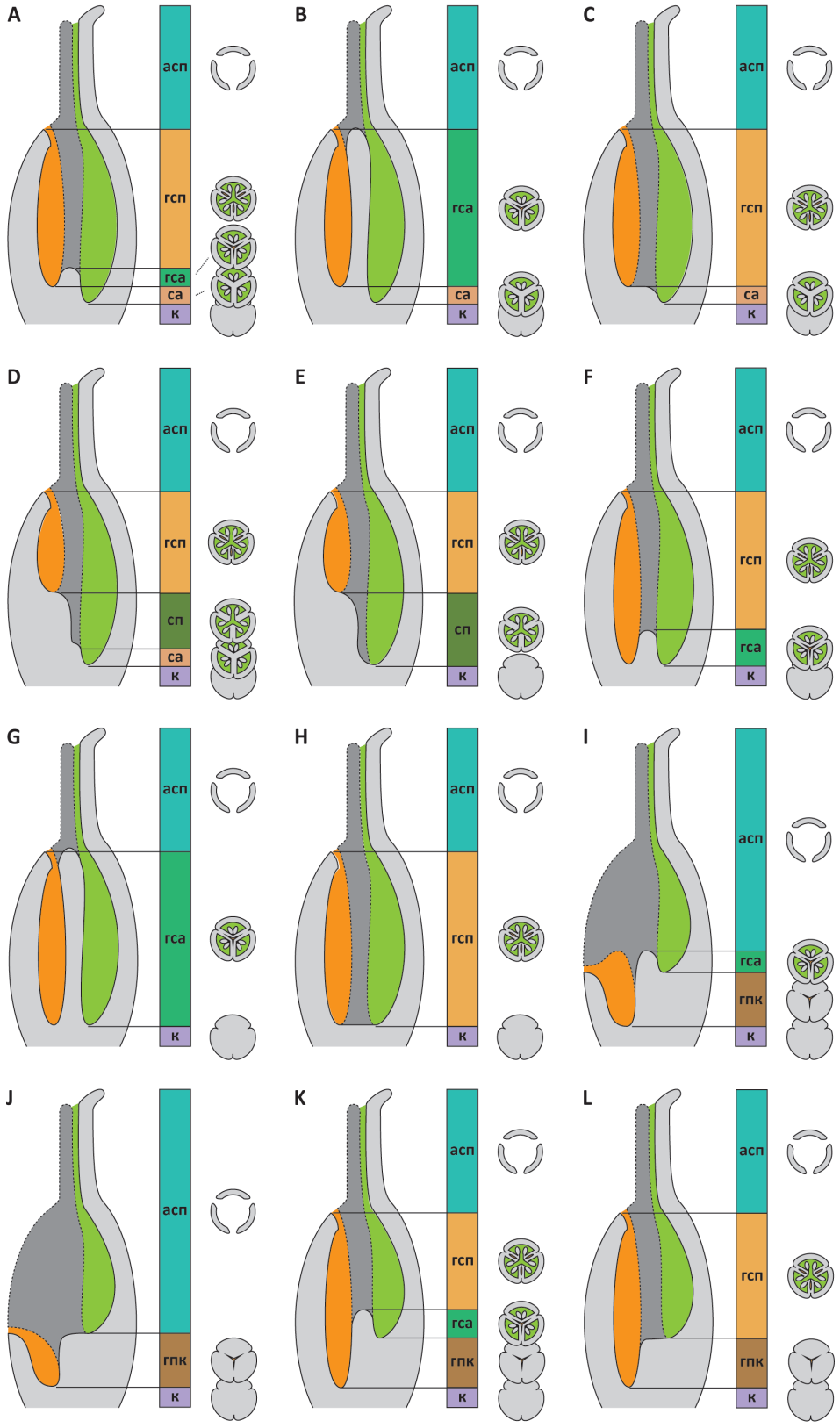
228. Структурні типи гінецея за В. Ляйнфельнером (закінчення)

Згодом гемісинкарпний гінецей було доповнено ще однією структурною зоною (**гіпокарпною**), яка може розвиватися нижче від рівня гнізд зав'язі і бути представленою виключно порожниною нектарника, сформованою внаслідок неповного зростання плодолистків (Novikoff & Odintsova 2008). Також слід звернути увагу на те, що в синасцидіатній зоні (наприклад, у *Ornithogalum caudatum* Aiton) можуть бути ізольовані септальні щілини (септальний нектарник), що ускладнюють її структуру.

Як зазначив сам Ляйнфельнер, його класифікацію розроблено для опису ценокарпних гінецеїв із конгенітально зрослими плодолистками, що викликало широку дискусію при спробі її екстарполяції на гінецеї з постгенітальним зростанням. Одінцова (2012) з огляду на це пропонує зазначати характер зростання в назві гінецея, додаючи епітет «постгенітально» або «конгенітально».

Різні зони гінецея можуть бути фертильними (містити насінні зачатки) або ж стерильними (не містити насінних зачатків), мати різну висоту щодо загальної висоти зав'язі. Комплексний аналіз наявності тих чи інших структурних зон, послідовності їх розташування, їх фертильності, відносної висоти, а також взаємовідношення з іншими структурами (наприклад, із септальним нектарником) є важливим і доволі складним завданням структурної ботаніки з можливістю безпосереднього використання в систематиці.

Рис. 194. Основні структурні типи (**A-L**) гемісинкарпного гінецея за Novikoff & Odintsova (2008) зі змінами: **асп** – асимлікатна зона; **гпк** – гіпокарпна зона; **гса** – гемісинасцидіатна зона; **гсп** – гемісимплікатна зона; **к** – квітколоже; **са** – синасцидіатна зона; **сп** – синасцидіатна зона; **зелений колір** – порожнина гнізд зав'язі; **оранжевий колір** – порожнина септального нектарника; **пунктиром** обведено ділянки постгенітального зростання. ▸

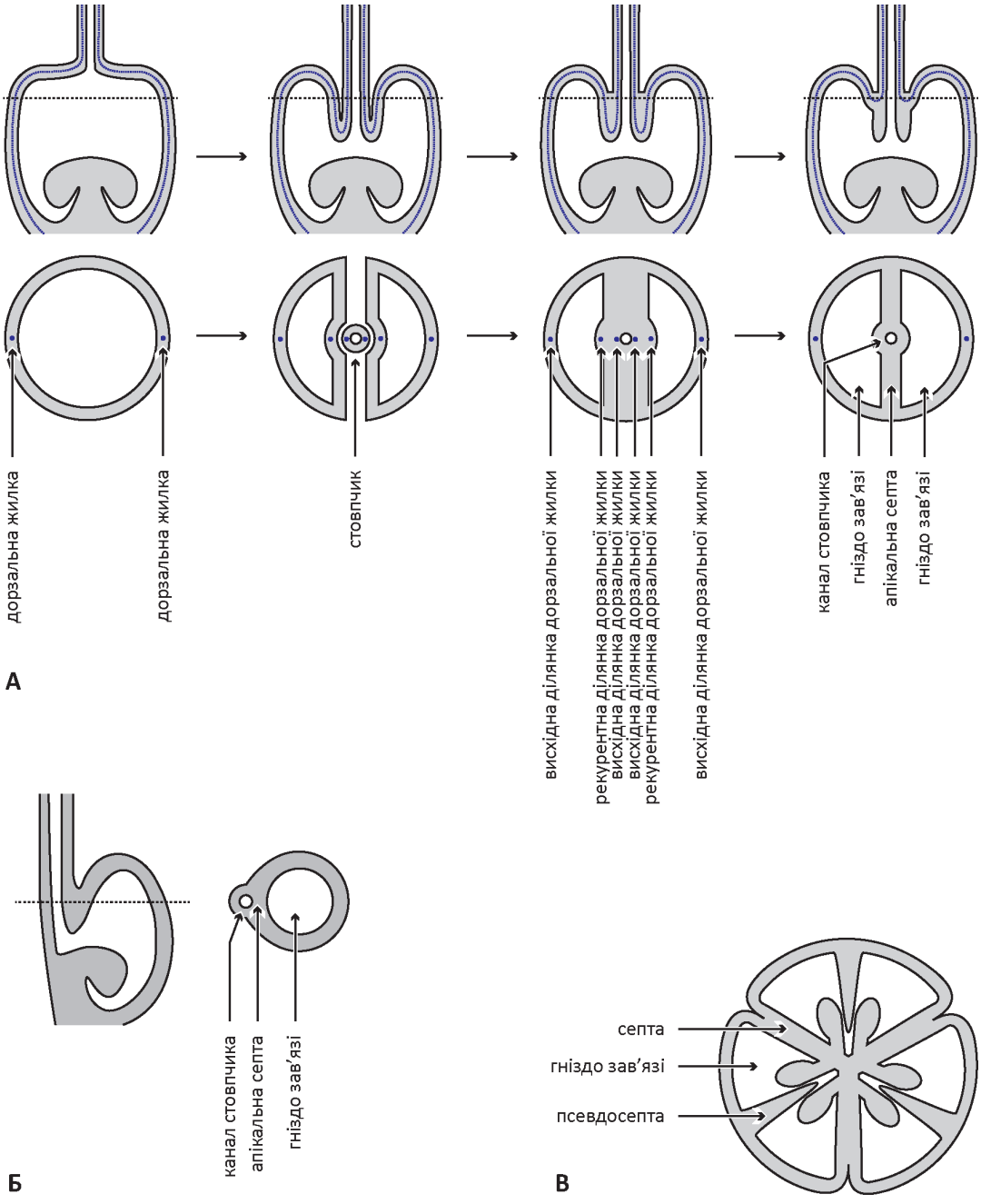

A
асп
гсп
гса
са
к
B
асп
гса
са
к
C
асп
гсп
са
к
D
асп
гсп
сп
са
к
E
асп
гсп
сп
к
F
асп
гсп
гса
к
G
асп
гса
к
H
асп
гсп
к
I
асп
гса
гпк
к
J
асп
гпк
к
K
асп
гсп
гса
гпк
к
L
асп
гсп
гпк
к

229. Додаткові септи гінецея

Структура гінецея може бути ускладнена різноманітними розростаннями, зростаннями або лізисом окремих його частин. Зокрема, часто формуються **несправжні перегородки** (**псевдосепти** або **псевдоперегородки**) – додаткові перегородки, утворені внаслідок доцентрового розростання внутрішніх тканин гнізда зав'язі, які розділяють гніздо зав'язі на кілька окремих, ізольованих сегментів. На відміну від справжніх перегородок зав'язі (септ), які сформовані зрослими латеральними ділянками двох сусідніх плодолистків, несправжні перегородки (псевдосепти) сформовані тканинами одного плодолистка.

Ще одне структурне ускладнення гінецея описав Хартль (Hartl 1962). **Апікальна септа** представляє собою перегородку, що розділяє гніздо зав'язі на дві частини – власне гніздо і канал стовпчика. Апікальні септи формуються в результаті розростання тканин даху зав'язі, внаслідок чого основа стовпчика опиняється нижче від рівня самого даху зав'язі і згодом приростає до прилеглих його тканин. Характерною рисою апікальних септ є наявність петлі дорзальної жилки з висхідною та рекурентною (обернутою) ділянками, яка, однак, може зникати на пізніших етапах морфогенезу або ж навіть не формуватися, якщо розростання не торкнуться ділянки з провідними тканинами.

Рис. 195. Додаткові септи: **А** – формування апікальних септ на прикладі двоплодолисткового гінецея за Weberling (1989) зі змінами; **Б** – апікальна септа на прикладі мономерного гінецея; **В** – будова гінецея із псевдосептами. ▸


дорзальна жилка
дорзальна жилка
стовпчик
висхідна ділянка дорзальної жилки
рекурентна ділянка дорзальної жилки
висхідна ділянка дорзальної жилки
висхідна ділянка дорзальної жилки
рекурентна ділянка дорзальної жилки
висхідна ділянка дорзальної жилки
канал стовпчика
гніздо зав'язі
апікальна септа
гніздо зав'язі
А
канал стовпчика
апікальна септа
гніздо зав'язі
Б
септа
гніздо зав'язі
псевдосепта
В

230. Нектарники

Нектарники – це спеціалізовані секреторні структури, які синтезують і виділяють назовні багатий на цукри рідкий секрет (**нектар**). Нектарники можуть бути представлені різноманітними структурами – від залозистих трихом до нектарпродукуючих структур складної форми й організації. Хімічний склад нектару різних рослин відрізняється, він може містити поліцукри – сахарозу, фруктозу, глюкозу, мальтозу, а також у незначній кількості інші речовини – аспартат і глютамат, протеїни, спирти, ферменти та навіть мінеральні солі.

Із позиції гістології, нектарники поділяють на: а) **мезофільні** – секреторну функцію виконують глибоко розташовані тканини, а нектар виділяється на поверхню через спеціальні вивідні отвори й канали; б) **епідермальні** – секреторну функцію виконує епідерма та субепідермальні шари тканин, нектар виділяється безпосередньо на поверхню секреторної тканини; в) **трихомні** – нектар продукується й вивільняється залозистими трихомами.

Розрізняють два основні типи нектарників **за розташуванням**: а) **екстрафлоральні** (**позаквіткові**) – розташовані за межами квітки, наприклад, на листках та осях суцвіття, і не беруть безпосередньої участі у приваблені запилювачів; б) **інтрафлоральні** (**флоральні**, **внутрішньоквіткові**) – розташовуються в межах квітки та беруть участь у приваблені запилювачів.

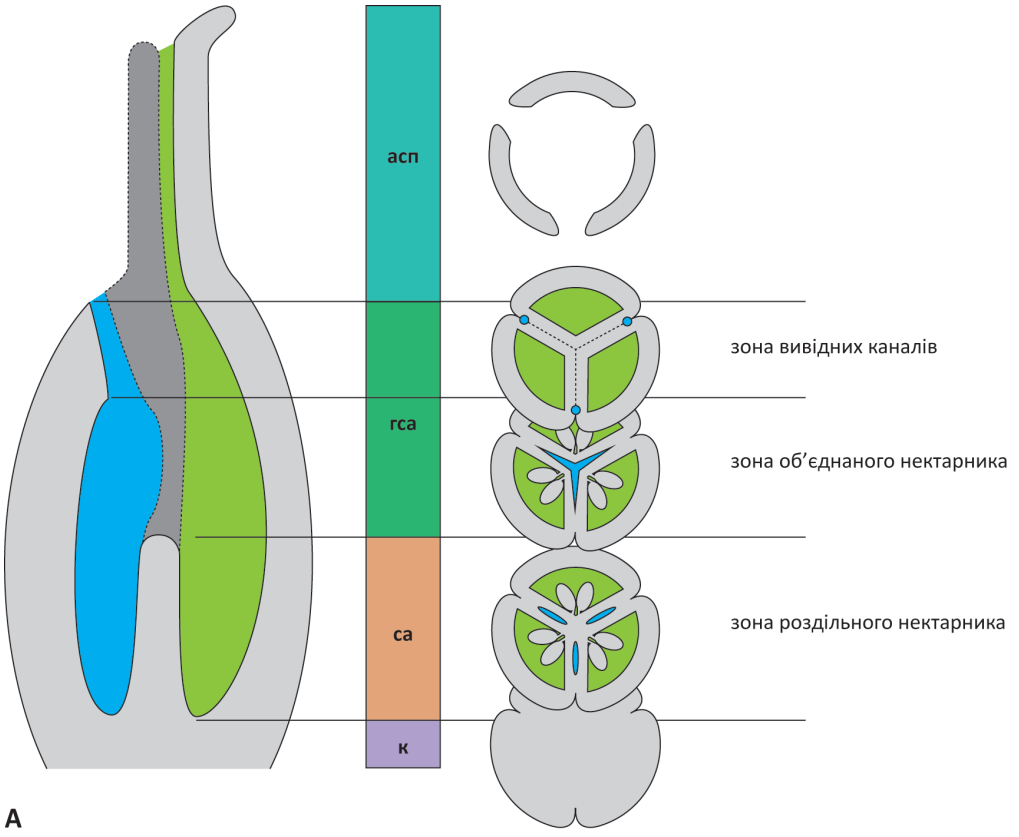
Серед екстрафлоральних нектарників окремо виділяють групу **листкових нектарників**, що розташовуються на черешках листків, уздовж країв листкових пластинок, на прилистках, сім'ядолях або приквітках. Більшість екстрафлоральних нектарників – це видозмінені черешки або черешечки, а основною їх задачею є приваблення комах-хижаків, які знищують шкідників і тим самим захищають рослину від них.

Не менш різноманітною є група інтрафлоральних нектарників. Більшість інтрафлоральних нектарників приваблюють запилювачів і називаються **нуптіальними**. Проте в деяких випадках нектарники не приваблюють запилювачів, хоча й розташовані в межах квітки (наприклад, у багатьох Bignoniaceae Juss.), і тоді називаються **екстрануптіальними**.

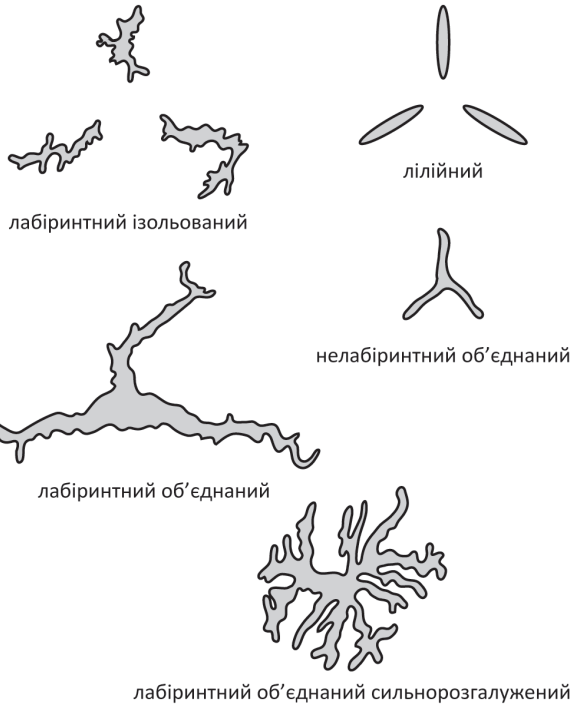
Цікаво, що в одній квітці можуть бути одночасно нуптіальні й екстрануптіальні нектарники (наприклад, у *Iris* L.), а в окремих випадках екстрануптіальні нектарники можуть вторинно набувати атрактантних функцій.

Серед інтрафлоральних нектарників вирізняють **рецептакулярні** нектарники, які найчастіше представлені диском, трихомами або різноманітними виростами. Іншою групою інтрафлоральних нектарників є так звані **філомні** нектарники, що розташовуються на листочках оцвітини або походять з оцвітини.

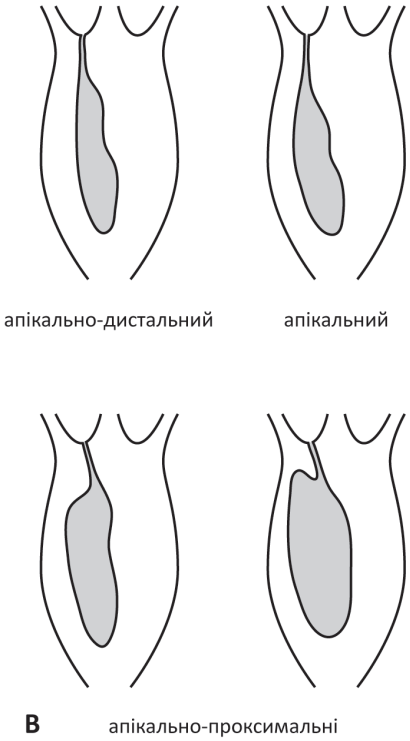
Рис. 196. Класифікація септальних нектарників: **А** – за положенням камер за Одінцовою (2013); **Б** – за структурою камер за Schmid (1985); **В** – за положенням вивідних каналів за Вöнме (1988). Для А: **асп** – асимплікатна зона; **к** – квітколоже; **гса** – гемісинасцидіатна зона; **са** – синасцидіатна зона; **пунктир** – ділянки постгенітального зростання. ▸


асп
гса
са
к
зона вивідних каналів
зона об’єднаного нектарника
зона роздільного нектарника

А


лабіринтний ізольований
лілійний
нелабіринтний об’єднаний
лабіринтний об’єднаний
лабіринтний об’єднаний сильнорозгалужений

Б


апікально-дистальний
апікальний
апікально-проксимальні

В

231. Нектарники (закінчення)

Інколи серед інтрафлоральних нектарників розрізняють **nectaria caduca** (нектарники, що сполучені з опадаючими елементами квітки або ж гомологічні до них) та **nectaria persistentia** (нектарники, що сполучені з неопадаючими елементами квітки або ж гомологічні до них) (Smets 1986; Smets *et al.* 2000).

Окремо слід відзначити **септальні нектарники** – нектарники деяких однодольних рослин, що представлені екзогенними порожнинами (камерами), розташованими в перегородках (септах) зав'язі зрослоплодолисткової маточки. При цьому нектар може виділяти лише внутрішня поверхня камер септальних нектарників, де він накопичується та вивільняється назовні через канали. Або ж секреторну функцію можуть виконувати також ділянки, які розташовані назовні.

Simpson (1993) виокремлює три типи септальних нектарників **за положенням відносно гнізд зав'язі**: а) **інфралокулярні** – розташовуються нижче від гнізд зав'язі; б) **інтерлокулярні** – розташовуються на рівні гнізд зав'язі; в) **супралокулярні** – розташовуються вище від рівня гнізд зав'язі.

У структурі септальних нектарників Одінцова (2013) виділяє три **основні структурні зони**:

а) **зону роздільного септального нектарника** – представлена ізольованими одна від одної камерами в перегородках зав'язі, що можуть розміщуватися нижче від рівня гнізд зав'язі, у синасцидіатній або симплікатній структурних зонах гінецея;

б) **зону об'єднаного септального нектарника** – представлена сполученими в центрі зав'язі камерами у єдину спільну порожнину, яка може розміщуватися в гемісинасцидіатній або гемісимплікатній структурних зонах гінецея;

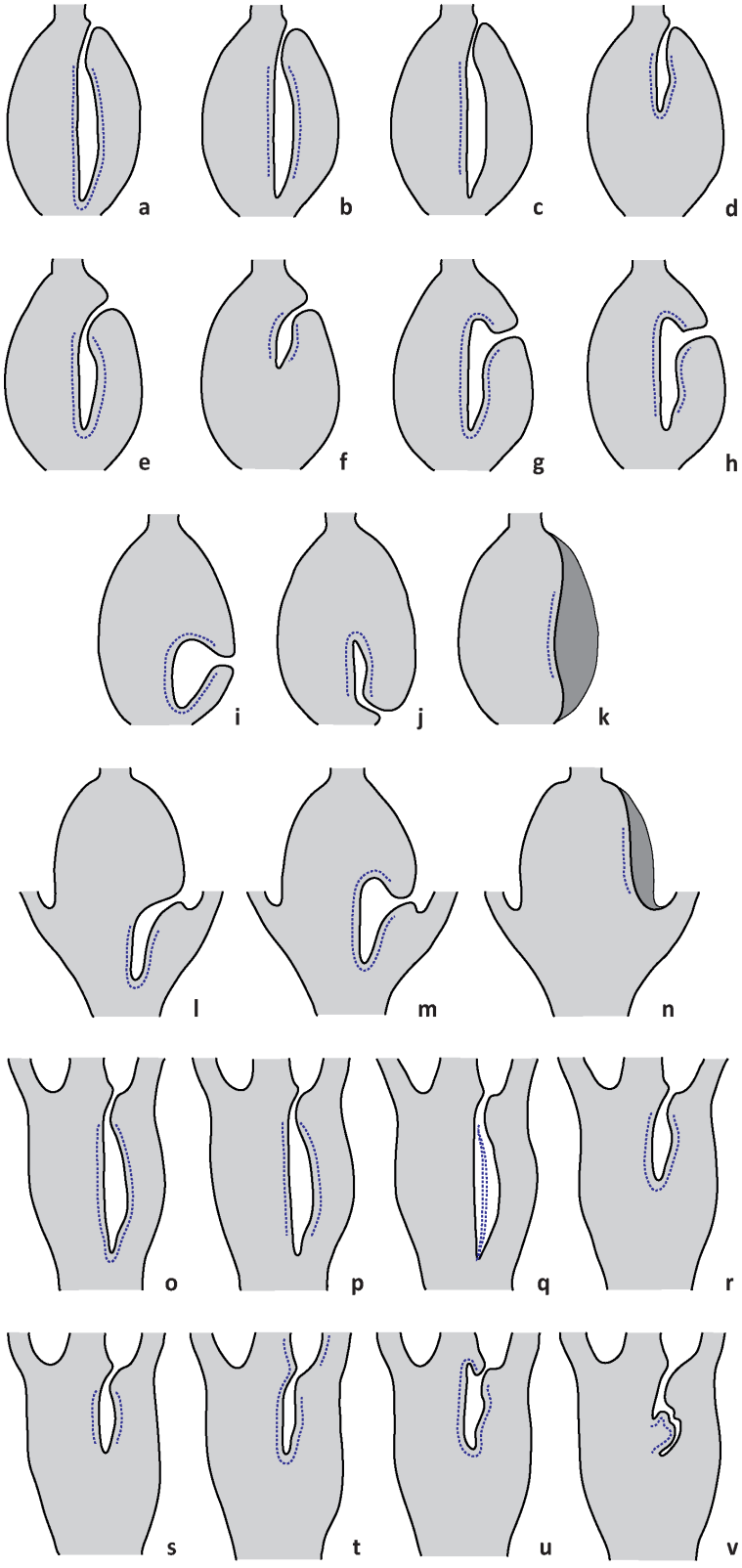
в) **зону вивідних каналів нектарника** – представлена ізольованими каналами, що виконують функцію виведення нектару на поверхню зав'язі і, залежно від форми нектарника, можуть розміщуватися в різних структурних зонах гінецея.

Існують й інші підходи до класифікації інтрафлоральних і септальних нектарників (Daumann 1970; Schmid 1985; Böhme 1988).

Smets & Cresens (1988) пропонують вживати замість вузького терміну септальні нектарники більш широкий термін **гіноплевральні нектарники**, що охоплює всі типи септальних нектарників, зокрема і так звані зовнішні, які розташовуються на зовнішніх стінках зав'язі в деяких Magnoliidae, що додатково доводить спорідненість цієї групи рослин з однодольними.

Насамкінець, нектар-продукуючу функцію можуть переймати на себе й інші структури: а) **гідатоди** (наприклад, у *Fritillaria* L.), що зазвичай виконують функцію виведення надлишку води з рослини; б) **елайофори** (наприклад, у деяких Malpighiaceae Juss.), які зазвичай продукують олії.

Рис. 197. Класифікація інтрафлоральних нектарників за розмірами, положенням у зав'язі, розташуванням вивідного каналу, а також структурою та розташуванням секреторної тканини (**пунктир**) за Daumann (1970). **a-k** – при гіпогінії; **l-n** – при семі-епігінії; **o-v** – при епігінії. ▸


a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
n
o
p
q
r
s
t
u
v

232. Квіткові формули

Існує багато різних способів для опису різноманіття квіток. Зокрема, це можуть бути текстові описи й ілюстрації, але окрім них широко застосовують квіткові формули та діаграми.

Квіткова формула (**формула квітки**) – це чисельно-літерна лінійна формула, яка описує симетрію квітки, а також кількість, послідовність і характер розташування елементів у квітці.

Квіткові формули можуть бути традиційними **текстовими** (використовують виключно текстові й математичні символи) або **напівграфічними** (окрім текстових і математичних символів, використовують різні графічні елементи, в основному для позначення характеру зростання елементів квітки). Одні з найкращих напівграфічних квіткових формул подано в книзі «Plant systematics: A phylogenetic approach» (Judd *et al.* 1999).

Порядок розташування позначень у квітковій формулі: а) стать квітки (якщо потрібно); б) симетрія квітки; в) кількість, співвідношення і зростання елементів оцвітини; г) кількість, співвідношення та зростання тичинок; д) тип зав'язі, кількість, співвідношення і зростання плодолистків; е) тип плода.

Кожен з елементів квітки у квітковій формулі позначають за допомогою унікальної абревіатури або символу. Після кожної абревіатури зазначають число відповідних елементів і характер їх зростання.

Також позначають усі можливі або принаймні основні варіанти у варіабельності числа елементів квітки та їх редукції. Наприклад, фрагмент формули A6-∞ означає, що тичинок може бути від 6 до багатьох. А фрагмент формули A2+2/Sto2+A2 означає, що у квітці може міститися чотири тичинки по дві у двох колах, або ж дві з них можуть бути представлені стерильними стамінодіями.

Для прикладу можна навести порівняно просту формулу ® K5 [C(5) A5] G(2), що описує радіальносиметричну квітку представників родини Boraginaceae з 5 вільними чашолистками, 5 зрослими пелюстками, до яких приросло 5 вільних тичинок, а також верхньою зав'язю з 2 зрослих плодолистків (Leins & Erbar 2010).

Більш складний приклад – формула ® K(2):1↓ C1:2↓ [A30+10:2↓ Ĝ(3)*]Vp∞, що описує резупіновану квітку орхідеї *Cypripedium calceolus* L. з двома зрослими й одним вільним чашолисткоми, що формують зигоморфну чашечку; 1 вільною губою і 2 вільними бічними пелюстками, що формують також зигоморфний віночок; трьома повністю редукованими тичинками одного кола, а також однією повністю редукованою тичинкою і двома видозміненими тичинками другого кола, які формують зигоморфний андроцей; нижньою радіальносиметричною зав'яззю з трьох зрослих плодолистків, що містять численні насінні зачатки з парієтальною плацентацією (Prenner *et al.* 2010). Зверніть увагу, що символи, які описують симетрію, стоять після числа елементів окремих груп, а не перед їхніми абревіатурами. Цю саму формулу можна записати у спрощеному вигляді: ↓ K(2):1 C1:2 [A2 Ĝ(3)].

Детальніше з принципами і проблемами ужитку квіткових формул можна ознайомитися в статтях Prenner *et al.* (2010) та Ronse De Craene *et al.* (2014).

Символ	Значення
*	квітка актиноморфна (радіальносиметрична)
x або †	квітка диморфна (білатеральносиметрична)
↓	квітка зигоморфна
ð, $ або ↯	квітка асиметрична
↙ або ø	квітка косо-зигоморфна
← або →	квітка латерально зигоморфна
® (resupination)	квітка обернуто-симетрична
♂	чоловіча квітка
♀	жіноча квітка
P (perigonium)	проста оцвітина
K (calyx)	чашечка
C (corolla)	віночок
A (androecium)	андроцей
G (gynoecium)	гінецей
Sto (St або A^0)	стамінодії
G^0	пістілодії
V (ovuli)	насінні зачатки (плацентація)
Va	плацентація апікальна
Vb	плацентація базальна
Vc	плацентація вільно-центральна
Vl	плацентація дифузно-ламінальна
Vm	плацентація маргінальна
Vp	плацентація парієтальна
Vu	плацентація U-подібна
Vx	плацентація центрально-кутова (пазушна)
o	кільцеве розташування елементів квітки
σ	спіральне розташування елементів квітки
∞	елементів квітки багато
+	елементи квітки розташовуються в кількох колах
:	в одному колі розміщуються різні елементи (наприклад, тичинки і стилодії)
()	однотипні елементи квітки зрослі між собою
[]	різнотипні елементи квітки зрослі між собою
{}	різнотипні елементи квітки зрослі між собою
x-y	число елементів квітки варіює від мінімального (x) до максимального (y) значення
x/y	число елементів квітки може дорівнювати x або y, або ж можливе розташування елементів квітки у варіанті x та варіанті y
x↔y	андроцей обдиплостемонний, x – кількість тичинок у першому колі, y – кількість тичинок у другому (внутрішньому) колі
x↔	андроцей обгаплостемонний, x – кількість тичинок у єдиному колі
G	зав'язь верхня
-G-	зав'язь напівнижня
Ĝ	зав'язь нижня
^{r} (reduction)	елементи квітки частково редуковані
^{0} (нуль)	елементи квітки повністю редуковані

Табл. 49. Основні позначення, які використовують при побудові квіткових формул.

233. Квіткові діаграми

Квіткова діаграма (**діаграма квітки**) – це схематичне графічне зображення, на якому позначено основні елементи квітки, відзначено особливості їхнього взаємного розташування, а також розташування стосовно осі суцвіття. Як і у випадку з формулами, квіткові діаграми можуть бути деталізованими або спрощеними, залежно від необхідності.

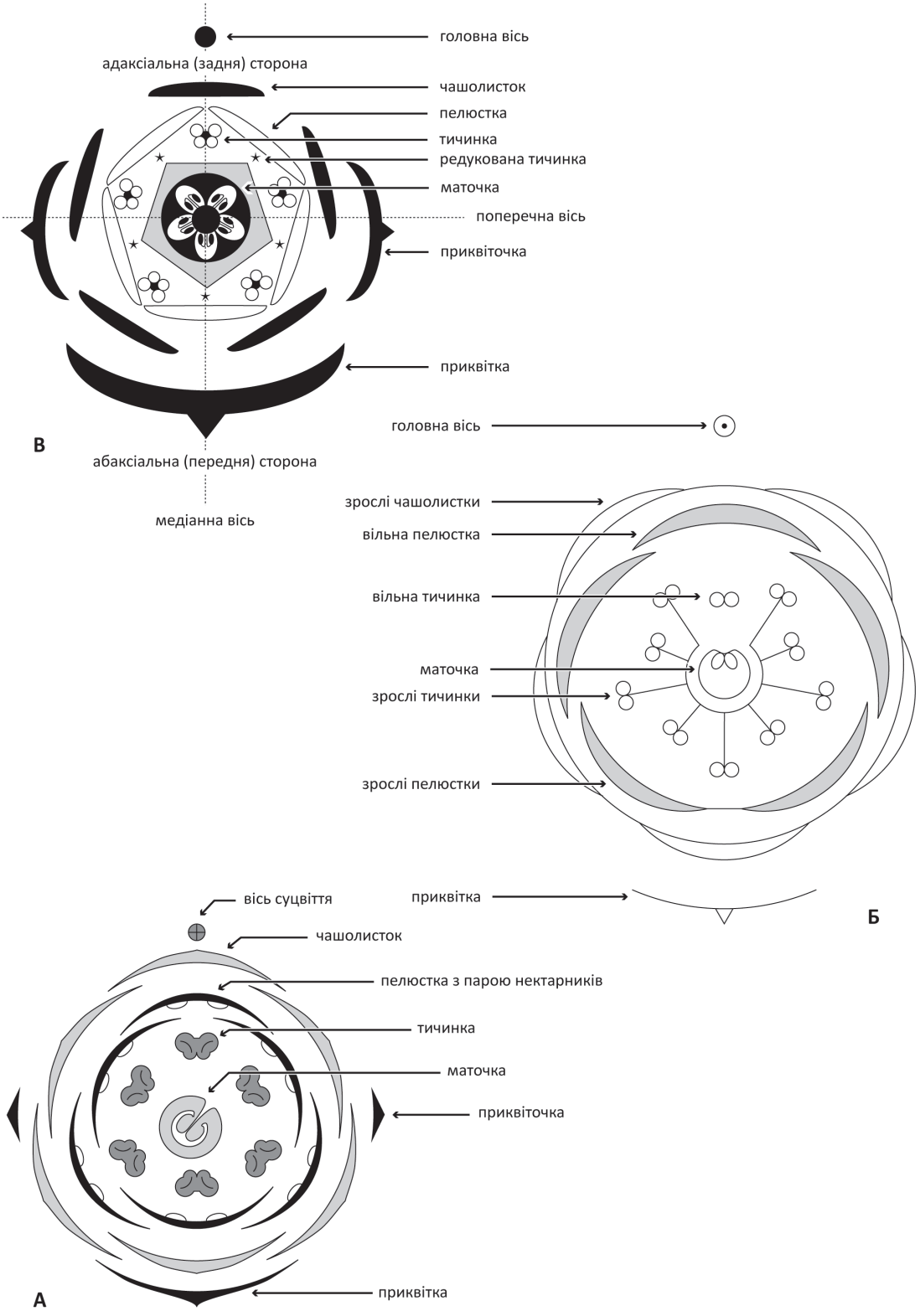
Метод квіткових діаграм уперше запропонував видатний німецький ботанік **Август Вільгельм Ейхлер** (*August Wilhelm Eichler*, 1839-1887) у монографії «Blüthendiagramme: Construirt und Erläutert» (Eichler 1875).

Існує чимало підходів до зображення квіткових діаграм. Різні автори використовують різні техніки та методи розмежування елементів квітки на діаграмі. Однак є й спільні правила, яких дотримуються. Зокрема, вісь суцвіття завжди зображують зверху, а саму діаграму розміщують, відповідно, знизу. Приквітки зазвичай позначають тонкою лінією або ж широкою повністю затушованою чорним дугою з килем по центрі. Приквіточки – дещо видовженими трикутниками. Чашолистки часто зображають також з кілем, тоді пелюстки – без киля, або ж навпаки. При цьому чашолистки заштриховують або затінюють сірим кольором. Пелюстки зазвичай зображають як дугу без киля, яку затушовують або залишають білою залежно від обраного методу.

Листочки простої оцвітини зображають так само, як пелюстки у випадку подвійної оцвітини. Тичинки зображають схематично у вигляді вісімки (8) або двох сполучених вісімок (88). Маточку розміщують зазвичай у центрі діаграми та зображають у вигляді кола, розділеного на відповідну кількість секцій – гнізд зав'язі. Часто в маточці схематично відзначають характер розташування насінних зачатків. Зрослі елементи на діаграмі сполучають тонкою суцільною лінією, а частково зрослі – штриховою.

Попри все, можна використовувати різноманітні допоміжні зображення та позначення на діаграмі, що залежить від складності побудови квітки й обсягу досліджуваної групи.

Рис. 198. Приклади квіткових діаграм: **А** – діаграма квітки *Berberis vulgaris* L. за Eichler (1875) зі змінами; **Б** – діаграма квітки *Astragalus* sp. за Leins & Erbar (2010) зі змінами; **В** – узагальнена діаграма за Ronse De Craene (2010) зі змінами. ▸


головна вісь
адаксіальна (задня) сторона
чашолисток
пелюстка
тичинка
редукована тичинка
маточка
поперечна вісь
приквіточка
приквітка
В
абаксіальна (передня) сторона
медіанна вісь
головна вісь
зрослі чашолистки
вільна пелюстка
вільна тичинка
маточка
зрослі тичинки
зрослі пелюстки
приквітка
Б
вісь суцвіття
чашолисток
пелюстка з парою нектарників
тичинка
маточка
приквіточка
приквітка
А

234. A-B-C-D-E модель ідентичності елементів квітки

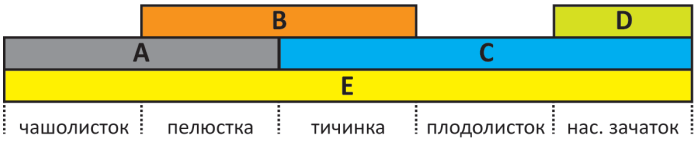
Молекулярно-генетичні дослідження є потужним підґрунтям для розвитку сучасної ботаніки, а їхні результати широко застосовують для вирішення найрізноманітніших проблем, які неможливо було розв'язати раніше. Зокрема, 1991 року на підставі дослідження *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. було запропоновано **A-B-C модель ідентичності елементів квітки** (Coen & Meyerowitz 1991), згідно з якою формування чашолистків, пелюсток, тичинок і плодолистків контролюється так званими **гомеотичними генами** (названі так, тому що можуть спричиняти **гомеозис** – заміщення одних елементів іншими, наприклад, коли на місці пелюсток розвиваються тичинки). Було запропоновано розділяти гомеотичні гени на три класи – A, B і C. Експресія лише генів класу A індукує розвиток чашолистків. Експресія генів **класів A** і **B** – розвиток пелюсток. Експресія генів **класів B** і **C** – розвиток тичинок. Експресія лише генів **класу C** – розвиток плодолистків.

Проте подальші дослідження на інших рослинах засвідчили, що участь у програмі формування елементів квітки беруть й інші два класи гомеотичних генів – D та E. Експресія генів **класу D** обумовлює формування насінних зачатків, тоді як гени **класу E** виступають як допоміжні. A-B-C модель була модифікована в **A-B-C-D-E модель ідентичності елементів квітки** (Theissen 2001; Theissen & Saedler 2001). Згодом було встановлено, що гомеотичні гени кодують фактори транскрипції (специфічні протеїни, що, у свою чергу, впливають на транскрипцію ДНК) класу **MADS**. Було запропоновано **квартерну модель**, згідно з якою **MADS-протеїни** формують тетрамерні **MADS-комплекси** п'яти основних типів. Саме MADS-комплекси регулюють експресію генів, які відповідають за розвиток тих чи інших елементів квітки.

A-B-C-D-E модель чудово виправдовувала себе для рослин із квітками, що мають подвійну оцвітину, а експресія гомеотичних генів має чіткі й визначені межі (**модель фіксованих меж**). Проте закономірно постало питання, як A-B-C-D-E модель реалізується в рослин із простою оцвітиною. Було встановлено, що в більшості однодольних експресія генів класу B відбувається в обох колах простої оцвітини, а також у тичинках. Водночас виявилося, що в *Rumex acetosa* L., який також має просту оцвітину, експресія генів класу B відбувається виключно в тичинках. Це дало поштовх для розвитку **моделі плаваючих (зміщених) меж** експресії гомеотичних генів. Щобільше, виявилося, що в базальних покритонасінних, які відрізняються значним різноманіттям організації квітки, експресія гомеотичних генів й інших класів (A і C) проявляється по-різному та в різному діапазоні (**модель згасаючих меж**). Ця гіпотеза пояснює, зокрема, наявність перехідних морфологічних рядів між тичинками й листочками оцвітини (Theissen *et al.* 2002; Zahn *et al.* 2005a, 2005b).

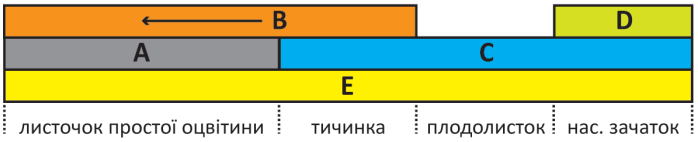
Цікаво, що у древніх покритонасінних, найімовірніше, гомеотичні гени класу B відповідали за визначення статі, тобто за розвиток чоловічих (експресія генів класу B відбувається) або жіночих (експресія не відбувається) квіток. Водночас генів класу A у цих рослин не було, що дає підстави відносити їх до **моделі B-C/D** (Erbar 2007, 2010).

A-B-C модель
(вихідна модель)
(приклад - *Arabidopsis thaliana*)

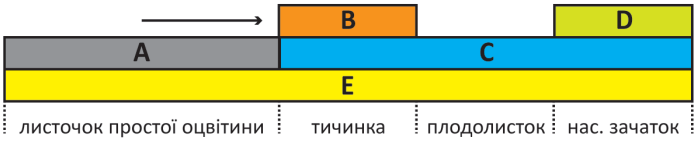


A-B-C-D-E модель
(класична модель фіксованих меж)
справедлива для core eudicots
(приклад - *Arabidopsis thaliana*)

A-B-C-D-E модель
(квартерна модель)
справедлива для core eudicots
(приклад - *Arabidopsis thaliana*)



A-B-C-D-E модель
(модель плаваючих меж)
справедлива для більшості
однодольних
(приклад - *Tulipa bakeri*)



A-B-C-D-E модель
(модель плаваючих меж)
справедлива для *Rumex acetosa*

A-B-C-D-E модель
(модель згасаючих меж)
справедлива для базальних
покритонасінних
(приклад - *Illicium anisatum*)

B-C/D модель
припускається для викопних
покритонасінних

Рис. 199. A-B-C-D-E модель ідентичності елементів квітки та приклади її реалізації за Erbar (2007, 2010) зі змінами.

235. Теорії походження квітки

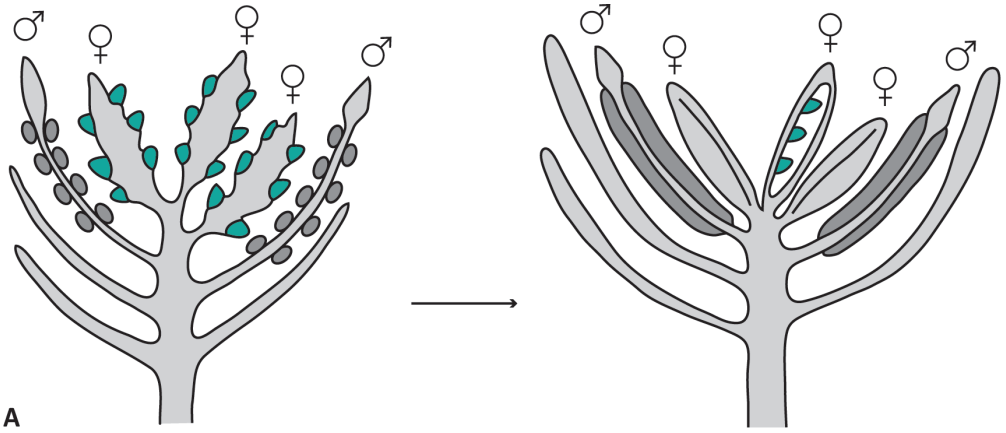
Існує чимало теорій походження квітки, частина з яких вказує на конкретні предкові групи, тоді як інші лише відзначають напрямок морфогенетичних змін, що призвели до виникнення квітки. Найбільш відомими є кілька теорій.

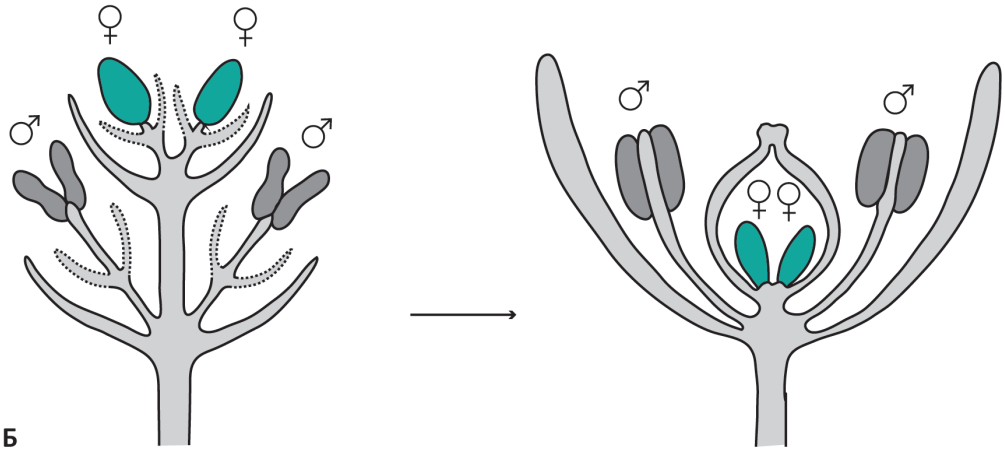
Евантова (**стробілярна**) **теорія походження квітки** (Arber & Parkin 1907) стверджує, що квітка (**антостробіл**) виникла з одноосьової двостатевої структури (**проантостробіла**), яка на довгій конічній осі несла спірально розташовані численні покривні листки, мікроспорофіли та мегаспорофіли. Згідно із цією теорією, предком квіткових рослин могли бути беннеттитові, а найбільш примітивно організовані квітки мали невизначене велике число спірально розташованих елементів і були ентомофільними (представлені в сучасних Magnoliales Juss. ex Bercht. et J. Presl та Nymphaeales Salisb. ex Bercht. et J. Presl). Еволюція квітки відбувалася шляхом зменшення числа елементів і набуття їх кільчастого розташування, тобто спрощення.

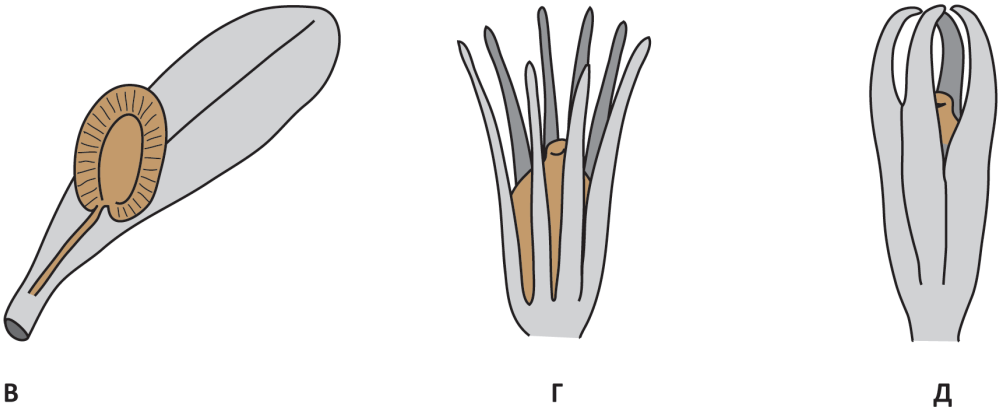
Псевдантова теорія походження квітки (von Wettstein 1907) займає протилежну позицію. Згідно із цією теорією, квітка виникла з багатоосьового зібрання (такого собі «суцвіття») із численними окремими одностатевими стробілами. При основі це зібрання осей було оточено спільною обгорткою листків. Таким чином, примітивні квітки були одностатевими, дрібними, вітрозапильними з визначеним числом елементів, а їх еволюція відбувалася шляхом об'єднання в більш складні двостатеві структури (**псевдантії**), тобто ускладнення. Згідно із цією теорією, покритонасінні виникли з гнетових, а найбільш примітивні квітки є в Casuarinaceae R.Br. in Flinders.

Евантову теорію ще інколи називають **фоліарною** або **філомною**, адже вона інтерпретує елементи квітки як органи філомного походження. При цьому **філом** розглядають скоріше як абстрактне поняття, як певну листкоподібну структуру, що не обов'язково має спільне походження з типовими листками рослин. До фоліарних також інколи зараховують псевдантову теорію, хоча в останньому випадку тичинки розглядаються як структури нефіломного походження.

Рис. 200. Теорії походження квітки: **А** – евантова теорія; **Б** – псевдантова теорія; **В** – гонофілоносна вайя *Glossopteris* Brongniart; **Г** – антокорм *Eurystoma* cf., **Д** – антокорм *Moresnetia zalesskyi* Stockmans. ▸


♂
♀
♀
♀
♂
♂
♀
♀
♂
А


♀
♀
♂
♂
♂
♂
♀
♀
Б


В
Г
Д

236. Теорії походження квітки (продовження)

На противагу фоліарним теоріям було висунуто й кілька альтернативних **аксилярних теорій** (з лат. *axis* –вісь), які припускали походження частин квітки з осьових структур, наприклад із теломів.

Однією з найвідоміших аксилярних теорій є **теломна теорія походження квітки** (Zimmermann 1930, 1952), яка стверджує, що елементи квітки, як і решта частин вищих рослин, виникли шляхом видозміни **теломів** (видовжених термінальних осьових органів циліндричних обрисів) і **мезомів** (поміжних циліндричних ділянок, які сполучали теломи). При цьому серед **основних змін теломів** розглядають **зростання**, **викривлення**, **перевершинення**, **планацію** і **редукцію**.Таким чином плодолистки й тичинки виникли зі спороносних, тоді як оцвітина – зі стерильних теломів. Згідно із цією теорією, наземні рослини пішли від невизначеної групи зелених водоростей (ймовірно, від викопних представників родин Codiaceae Kützing або Dasycladaceae Kützing). А вже згодом сформувалися три незалежні еволюційні гілки, одна з яких дала початок плауневим (ймовірні предки – Protolepidodendrales Kenrick et Crane), друга – хвощеподібним (ймовірні предки – Hyeniales Eames), а третя – папоротевим і насіннєвим рослинам (ймовірні предки – Aneurophytales Bonamo et H. Banks (= Protopteridiales Høeg)). Також припускали, що безпосереднім предком насіннєвих рослин могли бути представники відділу Sphenophyta (Wilson 1953), тобто класу Equisetopsida C. Agardh за сучасними уявленнями.

Гонофільна теорія походження квітки (Melville 1960, 1962, 1963) – плодолистки й тичинки виникли з вайєподібних листків зі стерильною ділянкою, до якої на адаксіальній поверхні кріпилася фертильна вісь (**гонофіл**). Оцвітина, таким чином, представляє собою стерильні гонофіли. Згідно із цією теорією, покритонасінні виникли з папоротеподібних, а прототипом гонофіла може служити вайя *Glossopteris* Brongniart або *Caytonia* H.H. Thomas.

Антокормова теорія походження квітки (Meeuse 1972, 1979) – квітка виникла з розгалужених вайєподібних органів, що несли купулятні насінні зачатки і мікросинангії на бічних відгалуженнях у пазухах приквіток. Згідно із цією теорією, плодолисток має купульне походження і не має нічого спільного з філомом. Приклад такої фертильної структури (**антокорма**) можна знайти в *Eurystoma angulare* Long.

Антофітна теорія походження квітки (Doyle 1978, 1994; Doyle & Donoghue 1986) стверджує, що примітивними покритонасінними можна вважати представників Gnetales Luersson (разом із Bennettitales J.H. Schaffen, за сучасними уявленнями Cycadeoideales Berry, формують так звану групу **антофітів**), у яких розвиваються квіткоподібні структури. Антофітна теорія також ґрунтувалася й на інших спільних ознаках гнетових і покритонасінних, таких як наявність судин, сітчасте жилкування листків, наявність коротких ініціалей апікальної меристеми, особливості мегаспорогенезу тощо. Ця теорія тривалий час мала широку підтримку, однак згодом її було спростовано.

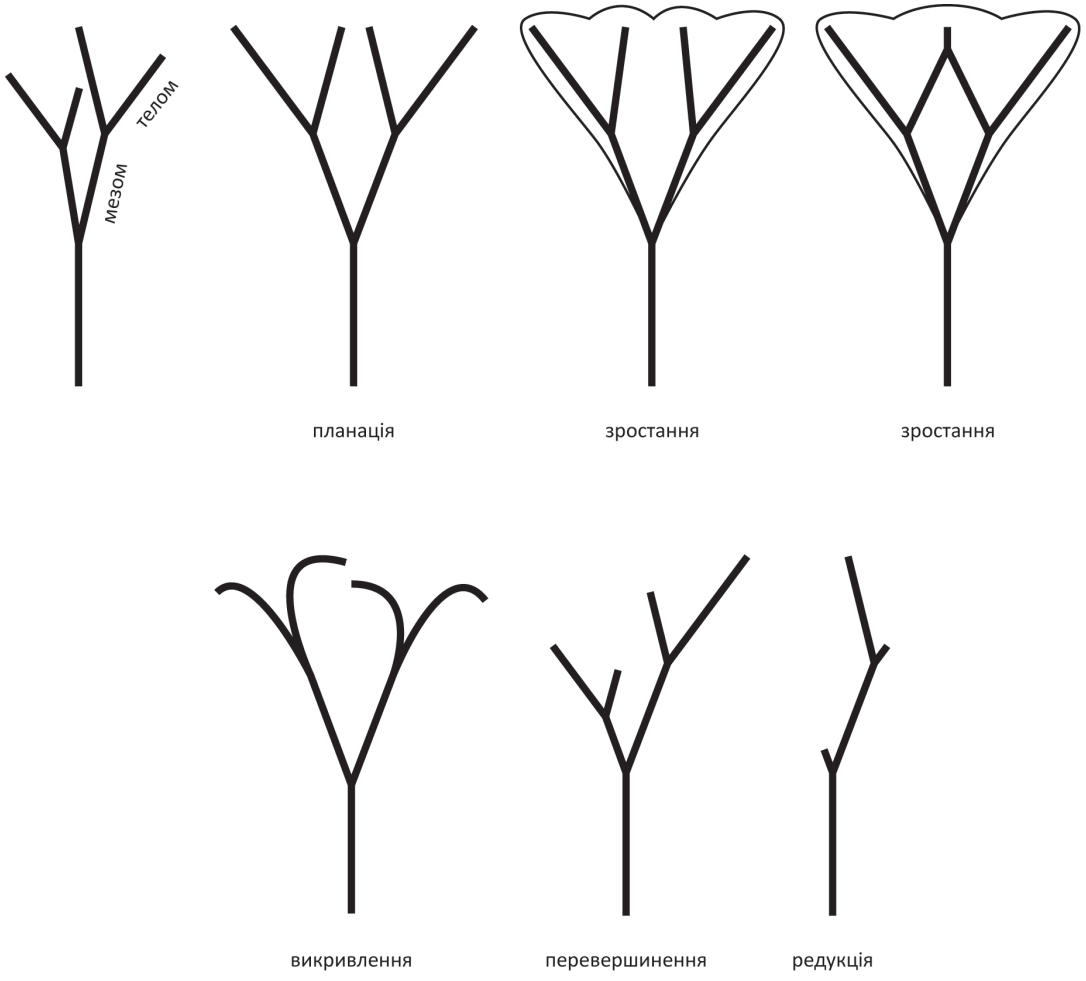


Рис. 201. Основні морфогенетичні зміни теломів згідно з теломною теорією Zimmermann (1930, 1952).

237. Теорії походження квітки (закінчення)

Неопсевдантова теорія походження квітки (*Theorie de l'Hedyosmum*) (Leroy 1983; Nixon *et al.* 1994) також стверджує, що типова квітка виникла з репродуктивних структур гнетових, але шляхом їх редукції. Згідно із цією теорією, кожна тичинка являє собою складну структуру, яка складається з осі (тичинкової нитки) і мікроспорангіїв (гнізд пиляка), і яка розміщена в пазусі редукованої приквітки. Примітивною вважається квітка представників родини Chloranthaceae R.Br. ex Sims.

Теорія гамогетеротопії (Мейен 1986; Соколов и Тимонин 2007). На початку XX ст. була популярна евантова теорія походження квітки з двостатевих стробілів беннеттитових. Проте ця теорія не могла пояснити виникнення плодолистка. Вирішення цієї проблеми запропонував С.В. Мейен, який припустив, що в окремих беннеттитових відбулися різкі фенетипічні зміни унаслідок мутацій генів (**сальтації**), які регулювали морфогенез стробілів. У результаті чого у програмі розвитку жіночих репродуктивних структур почала частково реалізовуватися програма морфогенезу чоловічих структур, тобто відбувся **гомеозис** (заміщення одних елементів іншими). Оскільки гомеозис стосувався репродуктивних структур, Мейен назвав його явищем **гамогетеротопії** (переносу ознак одної статі на іншу). Як наслідок, у центральній частині двостатевого стробіла беннеттитових почали формуватися структури, що нагадували за будовою мікроспорофіли, проте містили насінні зачатки замість мікроспорангіїв. Так виник кондуплікатний плодолисток із насінними зачатками, розташованими на адаксіальній його поверхні.

Подібною до попередньої і найбільш популярною на сьогодні є **Mostly male теорія** (Frohlich & Parker 2000; Frohlich 2003), що ґрунтується значною мірою на результатах молекулярно-генетичних досліджень. Виявилося, що в покритонасінних немає одного з паралогів гомеотичного гена ***Floricaula/ LEAFY*** (інакше – ***LFY***), який відповідає за синтез **фактора транскрипції LFY** (впливає на розвиток чоловічих або жіночих генеративних структур у квітці). Зникнення **паралогу «Needle»** (жіночо-специфічний паралог, який є в голонасінних і гнетових) спричинило те, що почали формуватися переважно чоловічі, а потім і виключно чоловічі квітки (оскільки переважала експресія чоловічого **паралогу «Leafy»**). Також з'ясувалося, що зникнення паралогу «Needle» збіглося в часі з виникненням квітки. Закономірно постало питання звідки могли взятися двостатеві квітки.

Згідно з Mostly male теорією, на чоловічій генеративній структурі шляхом **ектопії** (аномального формування органа в незвичному місці) міг сформуватися насінний зачаток, який спершу виконував виключно функцію приваблення запилювачів. А згодом зі стерильної тичинки формувалася обгортка насінного зачатка – плодолисток. Найцікавіше, що можливість ектопічного формування насінних зачатків було підтверджено експериментально. Згідно із цією теорією, предками покритонасінних могли бути представники Corystospermales Thomas.

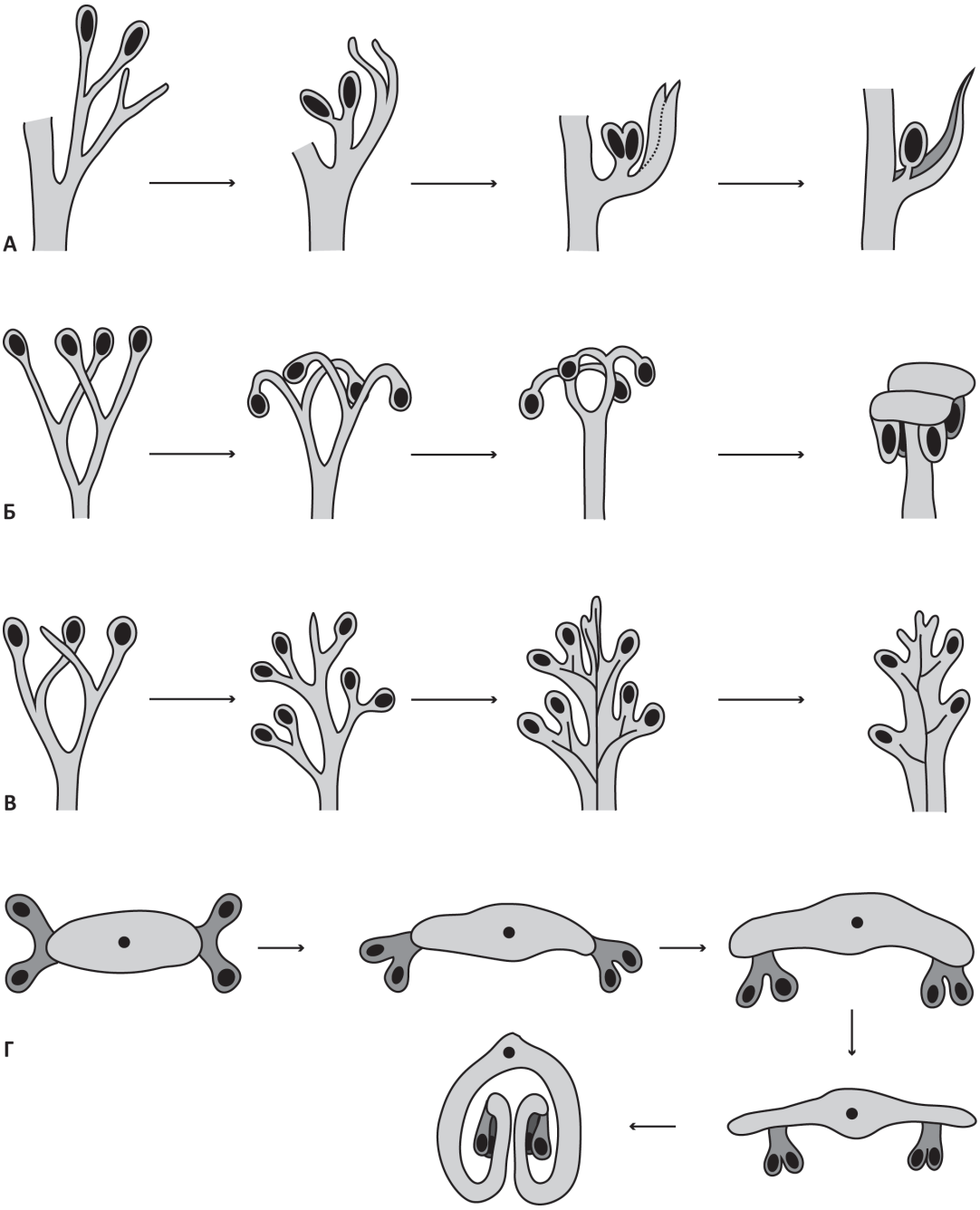


Рис. 202. Теломна теорія Zimmermann (1930, 1952): **А** – еволюція положення спорангіїв у групі плауноподібних; **Б** – еволюція положення спорангіїв у групі хвощеподібних; В – еволюція положення спорангіїв у групі папоротеподібних; **Г** – еволюція положення мегаспорангіїв у групі покритонасінних. **Б-Д** наведено за Wilson (1953) зі змінами.

238. Суцвіття

Рослини рідко мають одну термінальну квітку, зазвичай квіток більше, і вони зібрані в різного роду суцвіття. **Суцвіття** (**інфлоресценція**) – це пагін або система пагонів, що слугують для формування квіток і відповідно модифіковані (Troll 1964). Суцвіття – це складна структура, до вивчення якої існують різні, інколи навіть суперечливі, підходи.

Суцвіття складається з осі (**рахіса**), на якій можуть розташовуватися відгалуження (**бічні рахіси**) з квітками на квітконіжках або без (**флоретами**). Бічні відгалуження і квітки зазвичай розташовуються в пазухах **приквіток** (**брактей**). Ділянку пагона, що несе суцвіття, називають **квітконосом** (**педунклем**).

Суцвіття поділяють на дві основні групи **за наявністю термінальних квіток**: а) **відкриті** (**незавершені**) – не мають термінальних квіток і потенційно здатні до необмеженого наростання; б) **закриті** (**завершені**) – мають термінальні квітки, і тому не здатні продовжувати ріст. При цьому слід звернути увагу, що часто термінальне положення може займати латеральна квітка за рахунок зміщення, яку, в такому випадку, називають **псевдотермінальною**. Зазвичай таке зміщення візуально не простежується, проте інколи така квітка не займає безпосередньо термінального положення, а залишається дещо відхиленою вбік, і тоді її називають **субтермінальною**. Існують й різні проміжні варіанти між відкритими і закритими суцвіттями, наприклад, коли головна вісь відкрита, а бічні відгалуження закінчуються квітками.

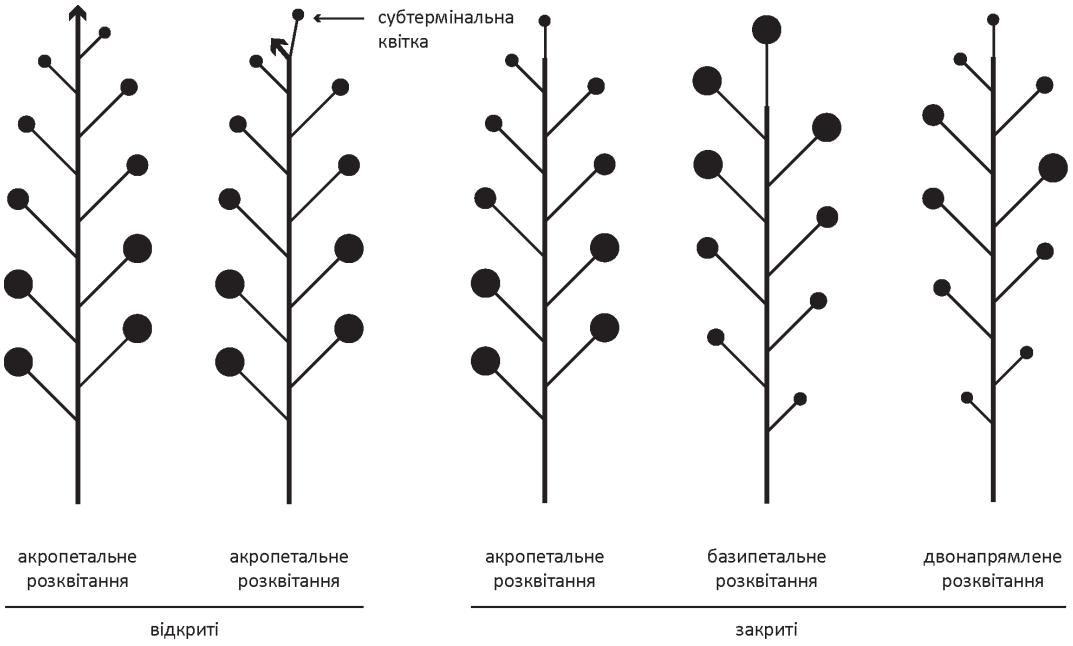
Цікаво, що в більшості закритих суцвіть **розквітання** бутонів відбувається в **базипетальному** напрямку, тоді як у більшості відкритих суцвіть – в **акропетальному**, хоча існує й проміжний варіант – **двонапрямленого (мезопетального)** типу.

За наявністю і типом листків суцвіття поділять на: а) **ебрактеозні** (**ебрактеатні**, **голі**) – у ділянці суцвіття немає жодних приквіток; б) **брактеозні** – суцвіття має приквітки (брактеї), які різко відрізняються від трофофілів; в) **фрондобрактеозні** – суцвіття у верхній ділянці має видозмінені приквітки, а в нижній – приквітки, подібні до трофофілів (ці листки функціонально й топологічно відповідають приквіткам); г) **фрондозні** – суцвіття має приквітки, що не відрізняються від трофофілів.

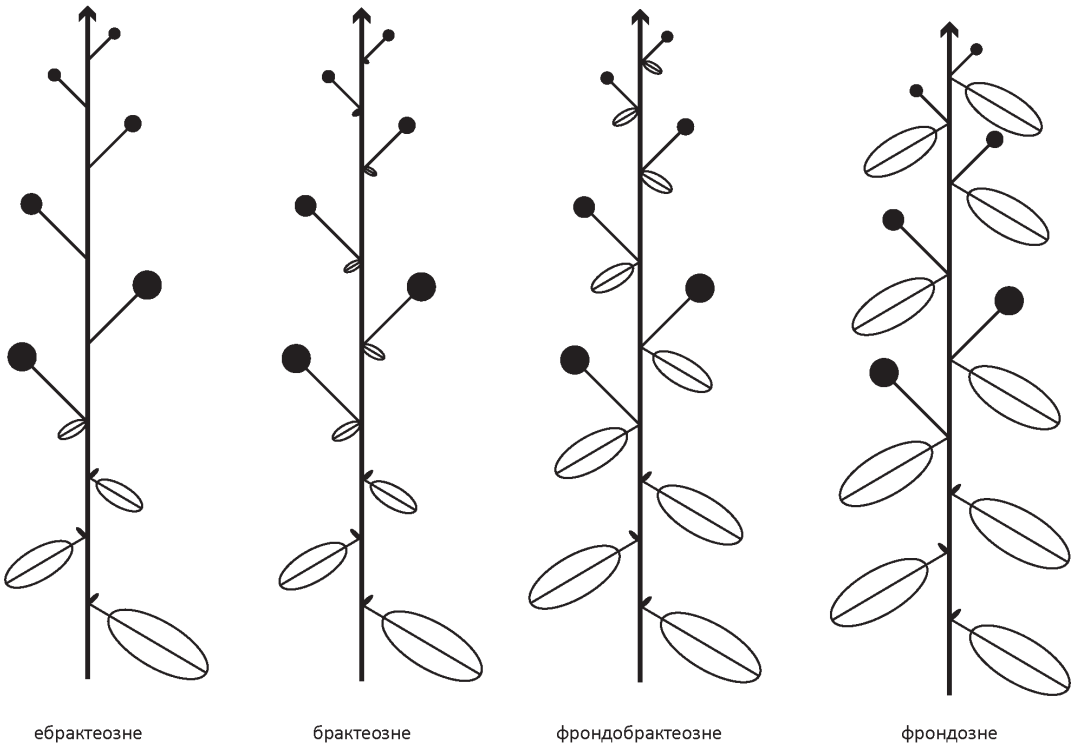
За характером галуження суцвіття поділяють на: а) **прості** – галузяться не далі першого порядку; б) **складні** – мають бічні відгалуження першого і вище порядків.

Інколи суцвіття поділяють на **рацемозні** (наростають моноподіально, здебільшого вверх, за рахунок головної осі) та **цимозні** (наростають симподіально, часто в латеральній площині, за рахунок бічних осей) (Hofmeister 1868).

Елементарною одиницею рацемозного суцвіття є **рацема** – відкрите суцвіття з бічними квітками на коротких квітконіжках, розташованими в пазухах приквіток (відповідає простому суцвіттю типу китиця). Цимозні суцвіття поділяють за кількістю бічних відгалужень в одному вузлі суцвіття на: а) **монохазії** – відгалуження лише одне (типове симподіальне наростання); б) **дихазій** – відгалужень два; в) **плейохазій** – відгалужень понад два.



А



Б

Рис. 203. Класифікація суцвіть: **А** – за наявністю термінальної бруньки й напрямком розкривання бутонів; **Б** – за наявністю і типом брактей.

239. Суцвіття (продовження)

Існує також **структурно-типологічний підхід** до класифікації складних суцвіть (Troll 1964, 1969; Weberling 1989), згідно з яким їх поділяють на монотелічні і політелічні. Цей підхід має багато спільного з класифікацією архітектурних моделей.

У **монотелічних суцвіть** головна вісь закінчується лише однією квіткою і, відповідно, є закритою. Міжвузля безпосередньо під термінальною квіткою називають **фінальним** (**термінальним**) **міжвузлям**, а всі розташовані нижче бічні відгалуження суцвіття вважають гомологічними елементами та називають **парокладами**. Відповідно, у складному суцвітті розрізняють параклади різних порядків. Параклади разом являють собою зону збагачення суцвіття.

У **політелічних суцвіть** головна вісь є відкритою, і її термінальна ділянка несе більш як одну латеральну квітку. Така термінальна ділянка називається **головною флоресценцією**. Аналогічні бічні відгалуження політелічного суцвіття називаються **кофлоресценціями**, які структурно відповідають парокладам і загалом також представляють зону збагачення. Окрім того, в межах кофлоресценцій виділяють **парціальні** (**часткові**) **флоресценції** – цимозно розгалужені елементи. Ділянку головної осі між головною флоресценцією і кофлоресценціями називають **базальним міжвузлям**. Сукупність головної флоресценції й усіх кофлоресценцій називають **синфлоресценцією**.

Структурно-типологічна класифікація дала поштовх для розробки **структурної зональності складних суцвіть**. Як вже було згадано, як у монотелічних, так і політелічних суцвіттях можна виділити **зону збагачення**, представлену парокладами.

Під зоною збагачення зазвичай розташовується ділянка, у якій параклади недорозвинуті або ж не розвиваються взагалі (залишаються у бруньках) – **зона інгібування** (**пригнічення**). Пригнічення розвитку парокладів може мати плавний характер, коли вони поступово вкорочуються в базипетальному порядку, а межа між зонами збагачення й інгібування є розмитою. Або ж пригнічення може бути різким, і межа між цими зонами чітко виражена.

У багаторічних рослин, під зоною інгібування розташовується **зона відновлення** – ділянка пагона, що несе бруньки відновлення, з яких наступного року розвиваються нові суцвіття. Усі три зони разом (збагачення, інгібування та відновлення) формують так звану **гіпотагму** (зазвичай відповідає всій надземній ділянці вегетативного пагона).

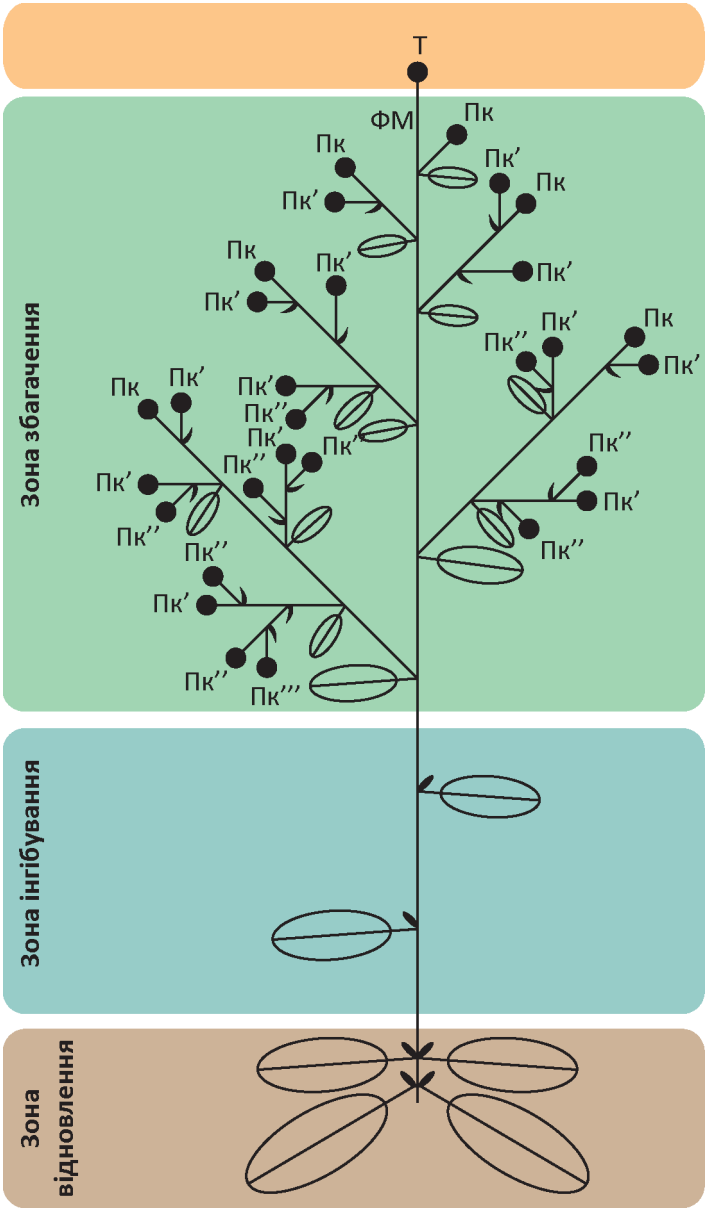


Рис. 204. Зональність монотелічного суцвіття за WEBERLING (1989) зі змінами: **Пк** – параклада; **Т** – термінальна квітка; **ФМ** – фінальне міжвузля.

240. Суцвіття (закінчення)

Часто рацемозні суцвіття ототожнюють із відкритими та політелічними, а цимозні – із закритими й монотелічними. Проте ці терміни не завжди є синонімами.

Інколи розрізняють так звані **псевдантії** (**псевдоквітки**) – суцвіття, що за своєю структурою нагадують одну суцільну квітку. Псевдантій може складатися з багатьох дрібних квіток, спеціалізованих на виконанні певних функцій залежно від їхнього розташування. Яскравим прикладом псевдантія може бути кошик *Helianthus annuus* L.

Особливим випадком псевдантія також можна вважати **циацій** – спеціалізоване суцвіття представників роду *Euphorbia* L., у якому квітки сильно редуковані, а функцію оцвітини виконують приквітки. Зокрема, кожна із чоловічих квіток представлена лише однією тичинкою, а єдина жіноча квітка – однією маточкою. Іншим цікавим прикладом є **сиконій** – особливий тип суцвіття (і супліддя) у фікусів (зокрема, в інжиру), представлений глечикоподібним утвором із невеликим отвором на верхівці (розросла вісь суцвіття), у середині якого розташовуються окремі квітки.

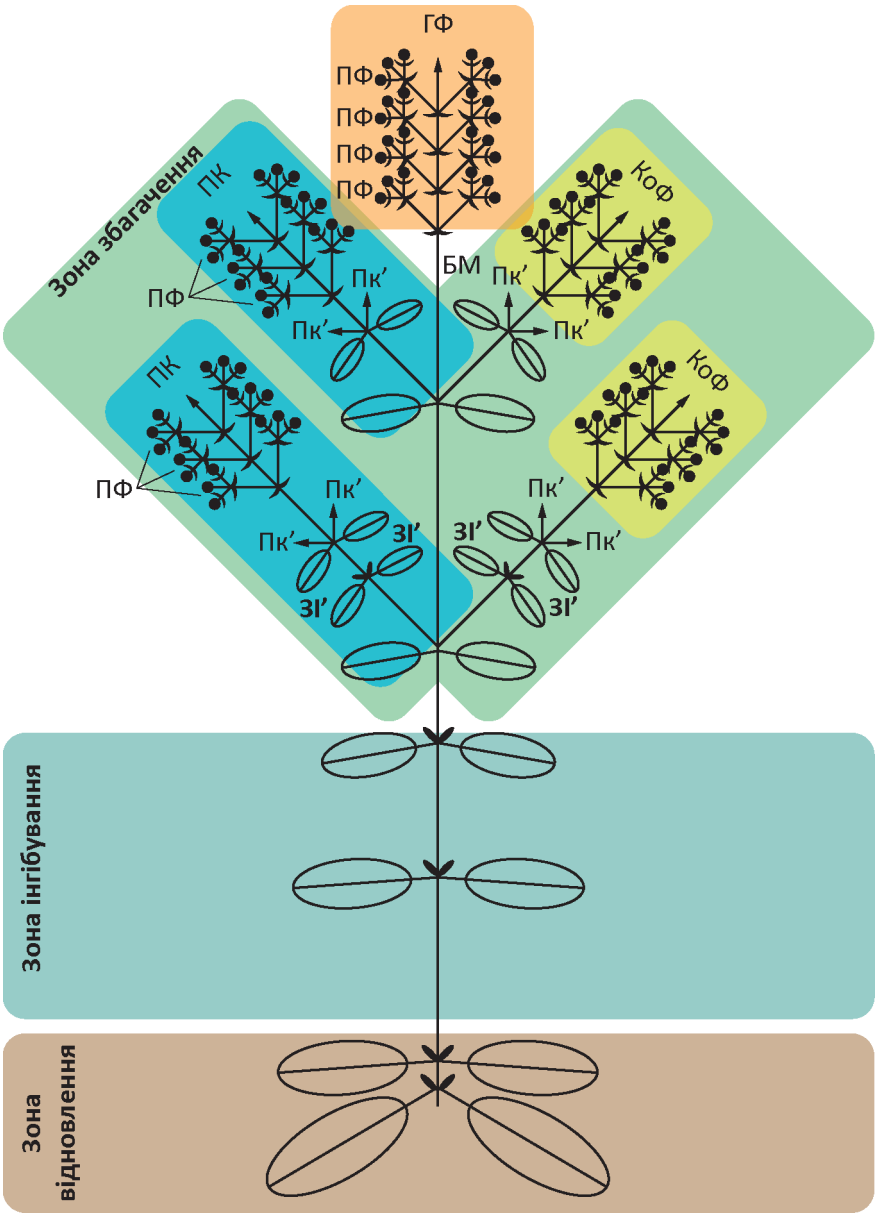


Рис. 205. Зональність політелічного суцвіття за WEBERLING (1989) зі змінами: **БМ** – базальне міжвузля; **ГФ** – головна флоресценція; **ЗІ** – зона інгібування; **КоФ** – кофлоресценція; **Пк** – параклада; **ПФ** – партіальна флоресценція.

241. Основні типи простих суцвіть

Розрізняють **відкриті** (без термінальної бруньки) і **закриті** (з термінальною брунькою) суцвіття.

Серед простих відкритих суцвіть розрізняють наступні типи:

1. **Китиця** (*raceme*) – просте суцвіття з видовженою головною віссю, на якій почергово розташовуються бічні квітки на більш-менш виражених квітконіжках;

2. **Колос** (*spike*) – просте суцвіття з видовженою головною віссю, на якій почергово розташовуються сидячі бічні квітки;

3. **Щиток** (*corymb*) – просте суцвіття з видовженою головною віссю, на якій почергово розташовуються бічні квітки на квітконіжках, довжина яких поступово зменшується в акропетальному напрямку (за рахунок чого всі квітки розміщуються більш-менш в одній горизонтальній площині);

4. **Зонтик** (*umbel*) – просте суцвіття із вкороченою головною віссю, на якій щільно розташовуються бічні квітки на довгих квітконіжках;

5. **Початок** (*spadix*) – просте суцвіття з видовженою й розрослою головною віссю, на якій щільно розташовуються сидячі бічні квітки;

6. **Голівка** (*head, capitulum*) – просте суцвіття з дещо вкороченою і розрослою головною віссю, на якій щільно розташовуються сидячі бічні квітки;

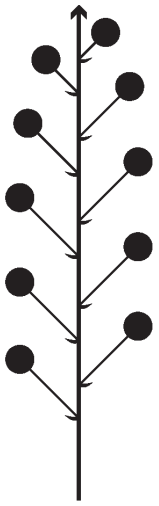
7. **Кошик** (*calathidium, calathium, anthodium*) – просте суцвіття з вкороченою й дископодібно розрослою головною віссю, на якій щільно розташовуються сидячі бічні квітки (інколи не виділяють в окремий тип, зводячи до єдиного типу голівки);

8. **Сережка** (*catkin, ament*) – просте повисле суцвіття типу колоса або китиці (часто не виділяється як окремий тип);

Перераховані вище суцвіття можуть бути також закритими, тоді їх називають **закритою китицею** або **ботриоїдом** (*botryoid, raceme-like cyme*), **закритим колосом** (*spike-like cyme*), **закритим щитком** (*corymb-like cyme*), **закритим зонтиком** (*umbelliform cyme*) і т.д.

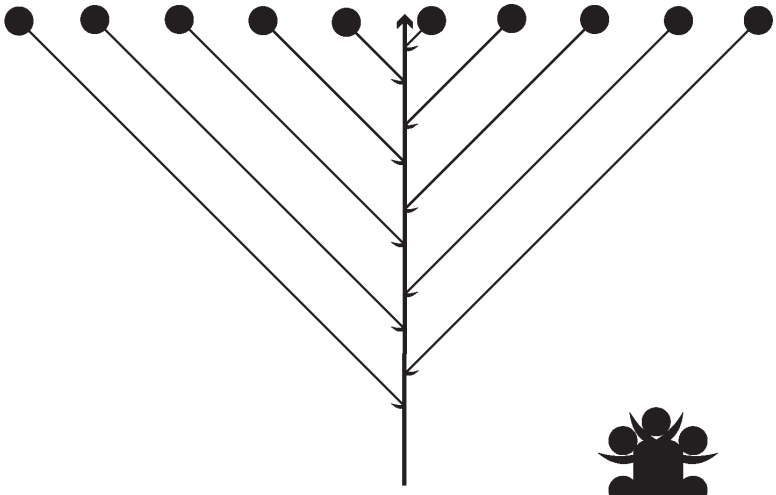
Інколи до закритих простих суцвіть відносять також монохазій, дихазій і плейохазій, що не зовсім вірно. Адже цимозність – це явище симподіального наростання, при якому формуються бічні відгалуження більш як першого порядку. Хоча візуально таке суцвіття може виглядати як просте, але за своєю структурою воно є складним.

Рис. 206. Основні типи простих суцвіть.



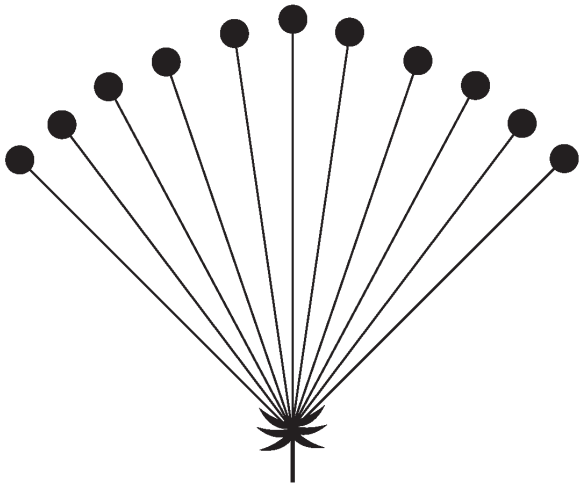
китиця

колос

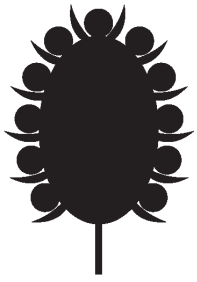


щиток

початок

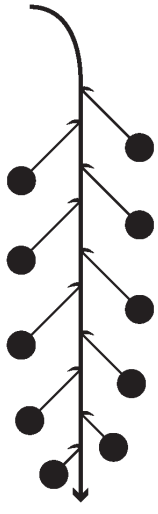


зонтик



голівка

кошик



китицеподібна сережка

колосоподібна сережка

242. Основні типи складних суцвіть

Складні суцвіття зазвичай складаються з головної осі, на якій розташовуються бічні відгалуження, що за своєю структурою повторюють прості суцвіття. Складні суцвіття часто також називають **подвійними**. Класифікація складних суцвіть дуже нетривіальна, а їх дослідження потребує неабиякої прискіпливості, тому часто вживають приблизну назву, наприклад, волотеподібне або китицеподібне суцвіття.

Серед складних суцвіть розрізняють наступні типи:

1. **Закриті**:

а) **закрита волоть** (*panicle-like cyme*) – аналогічне до відкритого, але закрите суцвіття;

б) **складний щиток** або **щиткоподібна волоть** (*cymose corymb, corymb-like panicle*) – складне суцвіття, яке за структурою відповідає закритій волоті, проте квітконіжки нерівномірно видовжені таким чином, що квітки розташовуються в більш-менш одній площині;

в) **антела** (*anthela*) – закрита волоть, у якої бічні квітки перевершинюють термінальні квітки, а бічні параклади – усю розташовану вище ділянку суцвіття;

г) **тирсоїд** або **закритий тирс** (*thyrsoid, determinate thyrse*) – аналогічне до відкритого, але закрите суцвіття;

д) **монохазіальні суцвіття** (*monochasium*) – із базального вузла відходить лише один параклад:

- **гелікоїдний монохазій** або **бострикс** (*helicoid cyme, bostryx*) – монохазіальне суцвіття, закручене навколо вертикальної осі на кшталт гвинтової драбини;

- **завитковий монохазій** або **дрепаній** (*drepanium*) – монохазіальне суцвіття, закручене не лише в одному напрямку, а й в одній площині (інколи розглядають як різновид гвинтового монохазія);

- **скорпіоїдний монохазій** або **цинциннус** (*scorpioid cyme, cincinnus*) – монохазіальне суцвіття з почерговим розвитком бічних параклад, загалом закручене в одному напрямку;

- **зигзагоподібний монохазій** або **ріпідій** (*rhipidum*) – монохазіальне суцвіття з почерговим розвитком бічних параклад, що розміщуються почергово у одній площині (інколи розглядають як різновид скорпіоїдного монохазія);

е) **дихазіальні суцвіття** – принаймні з базального вузла відходить два параклади:

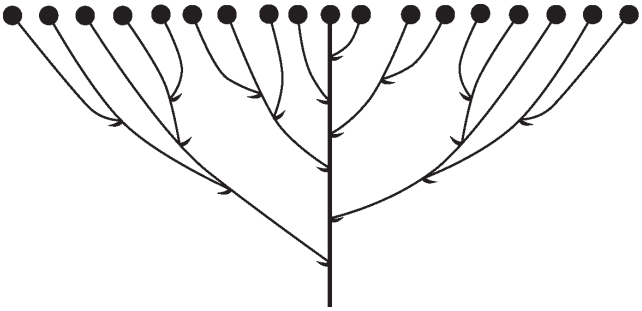
- **дихазій** (*dichasium*) – із кожного вузла відходить пара парокладів, що рівномірно розташовуються у просторі;

- **скорпіоїдний дихазій** (*scorpioid dichasium, double scorpioid cyme*) – із кожного вузла відходить пара парокладів, представлених скорпіоїдними монохазіями;

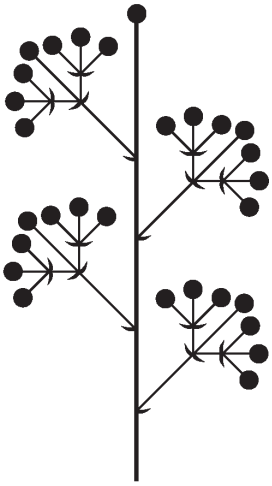
- **гелікоїдний дихазій** (*helicoid dichasium, double helicoid cyme*) – із кожного вузла відходить пара парокладів, представлених гелікоїдними монохазіями;

є) **плейохазіальні суцвіття** (*pleiochasium*) – із кожного вузла відходить більше ніж дві параклади, які можуть мати різноманітну структуру;

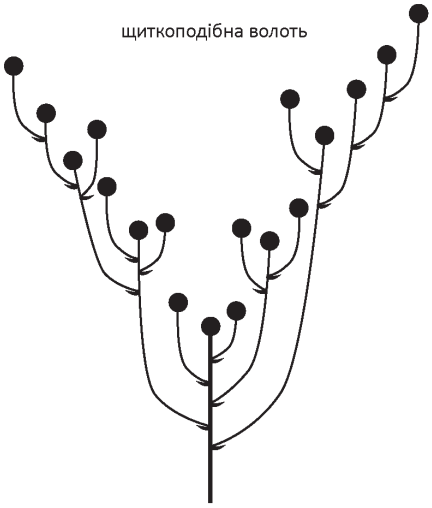
Рис. 207. Основні типи закритих складних суцвіть. ▸



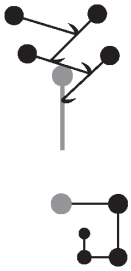
щиткоподібна волоть



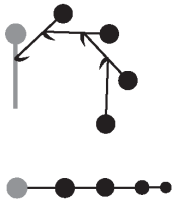
тирсоїд



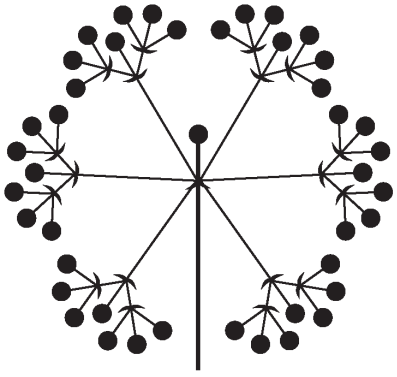
антела



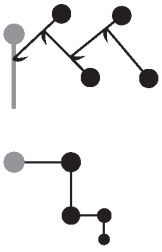
гелікоїдний монохазій
(бострикс)



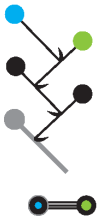
завитковий монохазій
(дрепаній)



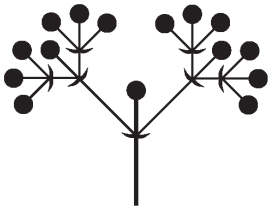
плейохазій



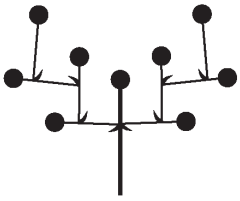
скорпіоїдний монохазій
(цинциннус)



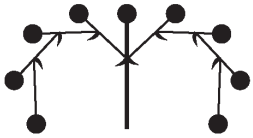
зигзагоподібний монохазій
(ріпідій)



дихазій



скорпіоїдний дихазій



гелікоїдний дихазій

243. Основні типи складних суцвіть (закінчення)

2. **Відкриті**:

а) **волоть** (*panicle*) – відкрите складне суцвіття, структура параклад якого ускладнюється в базипетальному напрямку так, що кожна параклада повторює всю розташовану вище ділянку суцвіття;

б) **складна китиця** (*compound raceme*) – відкрите складне суцвіття, парокладами якого є прості китиці;

- **гетеротетична волоть** (*heterothetic compound raceme*) – термінальна ділянка представлена головною флоресценцією;

- **гомотетична волоть** (*homeothetic compound raceme*) – термінальна ділянка невиражена, а суцвіття сформоване з бічних кофлоресценцій;

в) **відкритий тирс** (*indeterminate thyrse*) – відкрите складне суцвіття, парокладами якого є дихазії;

3. Суцвіття, які можуть бути **як відкритими так і закритими**:

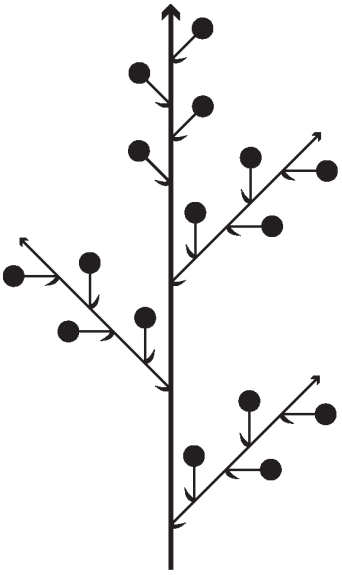
в) **складний колос** (*compound spike*) – складне суцвіття, парокладами якого є колоси;

д) **складний зонтик** (*compound umbel*) – складне суцвіття, парокладами якого є зонтики;

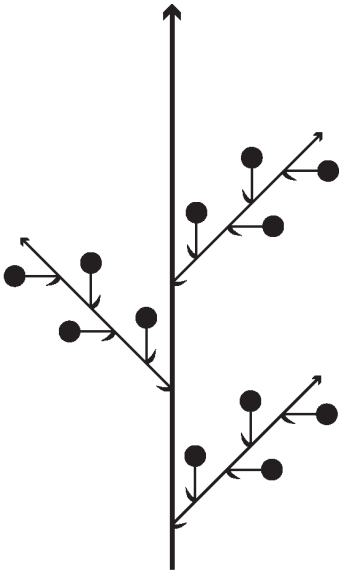
е) **складна голівка** (*compound capitulum*) – складне суцвіття, парокладами якого є голівки.

Слід звернути увагу на те, що моно-, ди- і плейохазіальні суцвіття є цимозними у вузькому сенсі, тоді як усі закриті суцвіття також часто називають цимозними в широкому сенсі. Моно-, ди- і плейохазії також інколи називають **профільними суцвіттями** (від англ. *prophyll* – приквітка або передлисток), оскільки вони формуються в пазухах приквіток (або однієї приквітки) термінальної квітки.

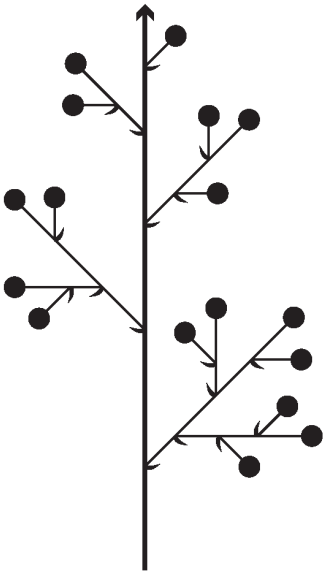
Рис. 208. Основні типи відкритих складних суцвіть. ▸



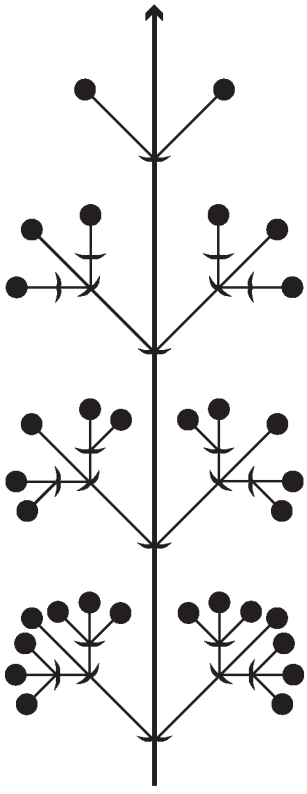
гетеротетична
складна китиця



гомотетична
складна китиця



волоть



тирс

244. Особливі випадки розвитку суцвіть

Суцвіття, особливо складні, у природі рідко відповідають формалізованим схемам. Інколи це пов'язано з впливом навколишнього середовища, що спричиняє нерівномірний ріст суцвіття, його викривлення або ж навіть неповноцінний розвиток. Однак часто особливості розвитку суцвіть зафіксовані генетично та мають вагоме таксономічне значення.

Розвиток суцвіть інколи супроводжується складними процесами зміщення окремих його елементів, яке називають **метатопією** (*metatopy*) або **метатопічним зміщенням** (*metatopic displacement*). Найбільш поширеними зміщеннями є конкаулесценція, рекаулесценція й анафісіс. Метатопія є наслідком нерівномірного розростання, що відбувається ще під час закладання елементів суцвіття.

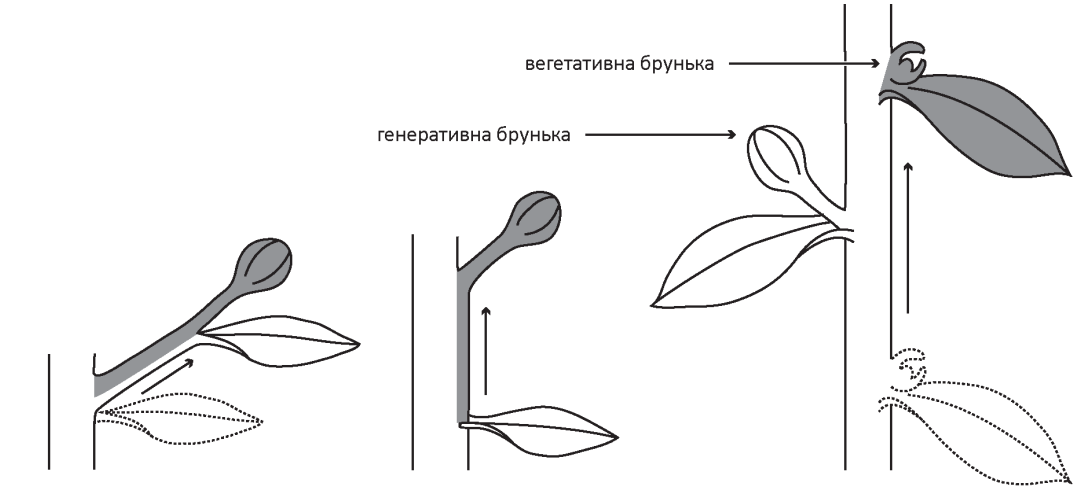
Рекаулесценція (*recaulescence*) – зміщення квіткової бруньки на листковий примордій (зародок на конусі наростання), у наслідок чого розвивається приквітка з приростою до неї квітконіжкою (наприклад, у *Tilia cordata* Mill.).

Особливим випадком рекаулесценції є **епіфільні суцвіття** – суцвіття, які розвиваються на адаксіальній поверхні приквіток, часто поблизу або й навіть на самій листковій пластинці (наприклад, у *Phyllonorna integerrika* (Turcz.) Loes. (Dickinson & Sattler 1974) або *Helwingia japonica* (Thunb.) Dietr. (Dickinson & Sattler 1975)).

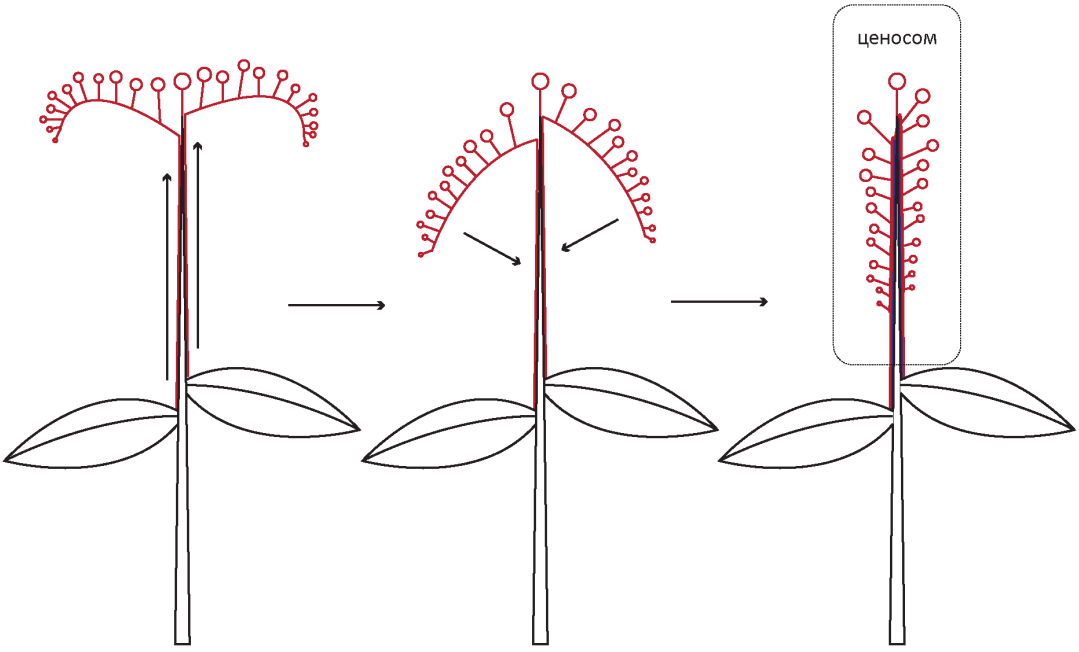
Конкаулесценція (*concaulescence*) – зміщення квіткової бруньки вверх по осі таким чином, що приквітка залишається значно нижче (наприклад, у *Solanum lycopersicum* L.).

Анафісіс (*anaphysis*) – зміщення старшої бруньки вище від рівня молодшої, за рахунок чого над квітковою брунькою може опинятися вегетативна брунька (наприклад, у Brassicaceae Burnett).

Ще більш складним випадком метатопії є так звана **синдезмія** (*syndesmy*) – процес, під час якого спочатку відбувається умовне «зміщення» елементів, а згодом – їх умовне «приростання» до головної осі. При цьому головна вісь лише формально є однорідною, тоді як структурно складена з кількох поздовжніх сегментів (власне головної осі і «приростих» ділянок, а також конкаулесцентних ділянок у випадку **конкаулесцентної синдезмії**) і тому називається **ценосомом** (*coenosome*). Процеси «зміщення» і «приростання» є умовними, оскільки не простежуються у процесі морфогенезу, а відбуваються у стислому проміжку часу в межах конуса наростання. Прикладом синдезмії може бути розвиток суцвіття в рослин роду *Cordia* L. (Troll 1964; Hagemann 1975; Weberling 1989).



рекаулесценція конкаулесценція анафісіс



конкаулесцентна синдезмія

Рис. 209. Особливі випадки розвитку суцвіть.

245. Плід

Плід – це складна структура, що утворюється після запліднення із цілої квітки або ж з її частин (інколи включає також фрагменти суцвіття) і здебільшого містить зрілі насінини, яку також можна охарактеризувати як зрілу квітку. Оскільки плід формується з квітки, тому закономірно, що він є характерною особливістю покритонасінних і не представлений в інших групах рослин.

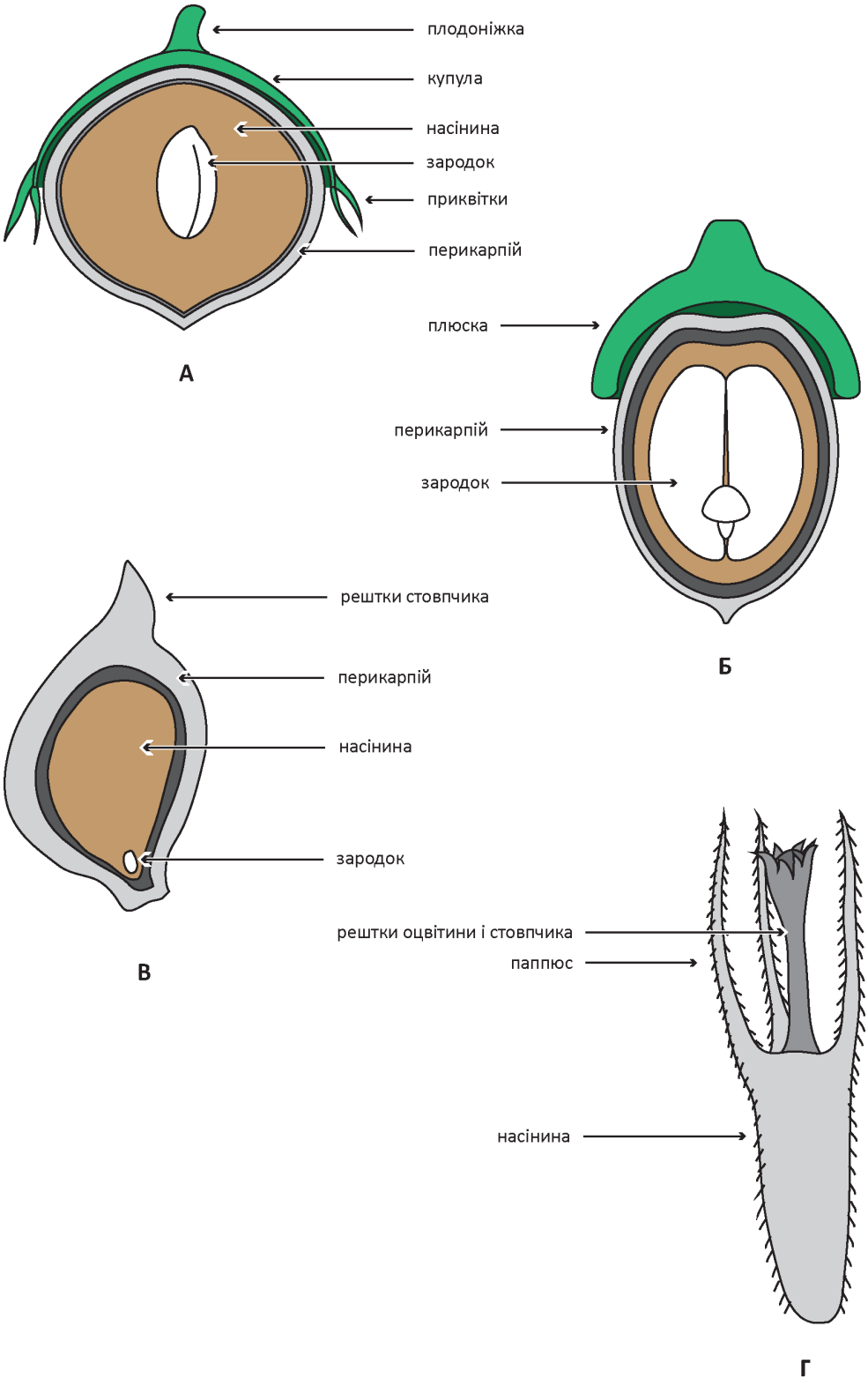
Дослідженнями плодів займається окрема галузь ботаніки – **карпологія**.

Вважають, що плід складається з **перикарпія** (оболонки, утвореної із зав'язі та інших фрагментів квітки) і заключених у нього насінин. Проте це не зовсім вірно. Spjut (1994) справедливо зауважив, що **перикарпієм** (**оплоднем**) слід називати виключно ту частину плода, що формується зі стінок зав'язі, у той час як складну структуру, утворену перикарпієм та іншими частинами квітки слід називати **антокарпієм**. Інколи також розмежовують відповідні типи плодів – перикарпії й антокарпії. Тому слід звертати увагу на те, у якому розумінні застосовано ці терміни.

Водночас, найпростіший плід дійсно може складатися лише з перикарпія (стінки багатоплодолисткової зав'язі або навіть стінки одного плодолистка) та насінин.

У перикарпії виділяють три шари: а) **екзокарпій** або **епікарпій** (зовнішній); б) **мезокарпій** (середній); в) **ендокарпій** (внутрішній). Ці шари не завжди чітко розмежовані, проте часто відрізняються за консистенцією – можуть бути соковитими, плівчастими, твердими тощо.

Рис. 210. Будова деяких сухих плодів: **А** – диклезій *Corylus avellana* L.; **Б** – жолудь *Quercus robur* L.; **В** – горішок *Ranunculus acris* L.; **Г** – ципселя *Bidens tripartita* L. ▸


плодоніжка
купула
насінина
зародок
приквітки
перикарпій
А
плюска
перикарпій
зародок
Б
решткі стовпчика
перикарпій
насінина
зародок
В
решткі оцвітини і стовпчика
паппюс
насінина
Г

246. Класифікація антокарпіїв і перикарпіїв за Р. Сп'ютом

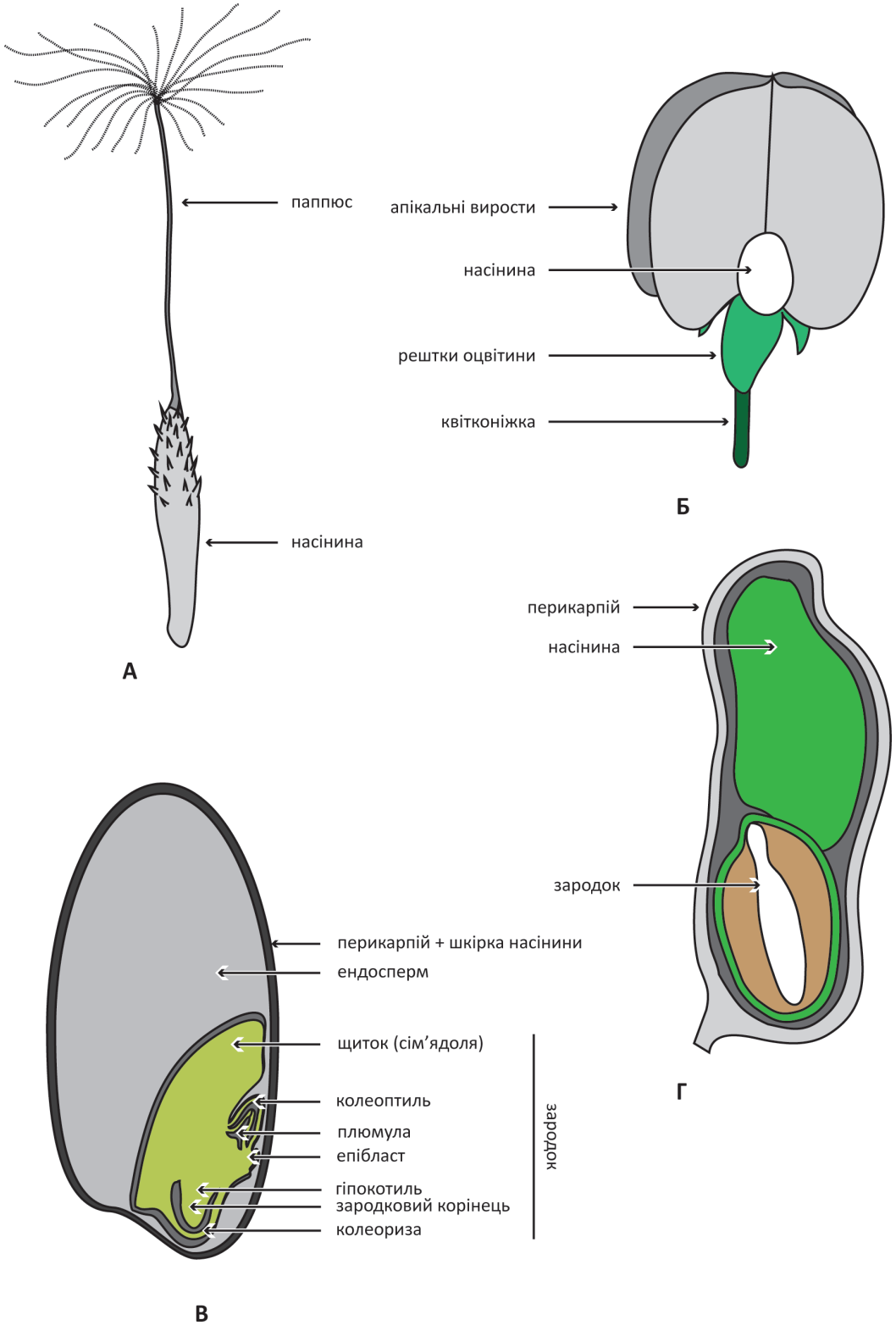
До **основних типів перикарпіїв** Spjut (1994, 2012) відносить:

1. **Камару** (*camara*) – сухий нерозкривний або нерегулярно розкривний одноплодолистковий перикарпій;
2. **Листянку** (*follicle*) – сухий розкривний уздовж вентрального шва одноплодолистковий перикарпій;
3. **Біб** (*coccum, legume, pod*) – сухий одноплодолистковий розкривний перикарпій, що розкривається поздовжньо вздовж вентрального шва та дорзальної жилки плодолистка, внаслідок чого розділяється на дві половинки;
4. **Горішок** або **сім'янку** s.l. (*achene*) – нерозкривний сухий перикарпій, який щільно прилягає до єдиної насінини;
5. **Карцерулю** (*carcerulus*) – багатоплодолистковий сухий нерозкривний або нерегулярно розкривний твердий перикарпій;
6. **Ягоду** (*bacca, berry*) – нерозкривний перикарпій із соковитим мезо- й ендокарпієм;
7. **Кістянку** (*drupe*) – нерозкривний перикарпій із соковитим мезокарпієм і твердим ендокарпієм;
8. **Коробочку** (*capsule*) – багатоплодолистковий сухий розкривний перикарпій;
9. **Крилатку** (*samara*) – сухий нерозкривний перикарпій, що щільно прилягає до насінини й формує одне крило або більше;
10. **Колінчатку** (*loment*) – перикарпій, який формує **псевдоперегородки** (**псевдосепти**) між насінинами і розпадається на фрагменти.

До **основних типів антокарпіїв** Spjut (1994, 2012) відносить:

1. **Жолудь** (*glans*) – має виражено розросле квітколоже і/або квітконіжку;
2. **Диклезій** (*diclesium*) – має розрослу оцвітину, гіпантій або інші елементи квітки, що формують нерозкривну суху або напівсуху оболонку;
3. **Яблуко** (*pome*) – має розрослу оцвітину або гіпантій, які формують нерозкривну соковиту оболонку;
4. **Триму** або **несправжню кістянку** (*tryma*) – має розкривну оболонку, сформовану оцвітиною, гіпантієм або іншими елементами квітки;
5. **Ципселю** або **сім'янку** s.str. (*cypsela*) – має гіпантій або оцвітину, диференційовану в термінальні крила, гачки або щетинки (**паппюс**);
6. **Антецій** або **зернівку** (*anthecium*) – плід оточений **верхньою** (*palea*) та **нижньою** (*lemma*) **квітковими лусками**, а також частково **віссю колоска** (*rachilla*).

Рис. 211. Будова деяких сухих плодів: **А** – ципселя *Taraxacum officinale* (L.) Weber ex F.H. Wigg.; **Б** – ципселя *Rumex acetosa* L.; **В** – зернівка *Secale cereale* L.; **Г** – амфізарцій *Arachis hypogaea* L. ▸


паппюс
насінина
А
апікальні вирости
насінина
рештки оцвітини
квітконіжка
Б
перикарпій
насінина
зародок
Г
перикарпій + шкірка насінини
ендосперм
щиток (сім'ядоля)
колеоптиль
плюмула
епібласт
гіпокотиль
зародковий корінець
колеориза
зародок
В

247. Загальна класифікація плодів

За характером розкривання й розпадання плоди поділяють на: а) **розкривні** – після дозрівання плоди самовільно розкриваються та вивільняють насінини; б) **нерозкривні** – насінини не вивільняються, допоки перикарпій не буде зруйновано природним шляхом; в) **дробні** або **схізокарпні** (*schizocarpic fruits*) – плоди розпадаються на кілька фрагментів по місцях зростання плодолистків, унаслідок чого формуються окремі мерикарпії (наприклад, в Apiaceae Lindl.); г) **членисті** (*lomentum*) – плоди розпадаються в перпендикулярній площині щодо осі зав'язі, внаслідок чого формуються окремі сегменти (інколи також називаються **мерикарпіями**), зазвичай ізольовані за рахунок псевдоперегородок (наприклад, у *Raphanus raphanistrum* L.). Дробні і членисті плоди інколи об'єднують у групу **розпадних**.

За конституцією плоди поділяють на: а) **прості** – сформовані з єдиної маточки квітки; б) **складні** – сформовані з кількох маточок однієї квітки (здебільшого складаються з кількох простих плодів, тому, формуючи їхні назви, на початку додають префікс багато-, наприклад, багатолистянка, багатогорішок і т.д.); в) **суплідді** – складні структури, сформовані з кількох квіток, об'єднаних спільним суцвіттям (наприклад, в *Ananas comosus* (L.) Merr., *Ficus carica* L., *Artocarpus altilis* (Parkinson) Fosberg тощо).

За типом гінецея плоди поділяють на: а) **апокарпні** (**хорикарпні**) – сформовані з апокарпного гінецея (відповідають складним плодам); б) **одноплодолисткові** (**монокарпелятні**) – сформовані з єдиного плодолистка (відповідають простим плодам); в) **синкарпні** (**ценокарпні**) – сформовані із синкарпного гінецея (відповідають простим плодам); г) **схізокарпні** – сформовані з кількох (зазвичай двох) об'єднаних або частково об'єднаних плодолистків, які під час дозрівання розпадаються на окремі сегменти – **мерикарпії**.

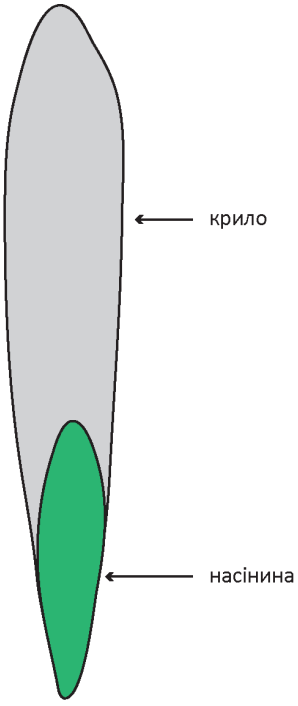
За положенням зав'язі плоди поділяють на: а) **верхні** – зав'язь верхня; б) **нижні** – зав'язь нижня; в) **напівнижні** – зав'язь напівнижня.

За кількістю насінин плоди поділяють на: а) **однонасіннєві**; б) **багатонасіннєві**.

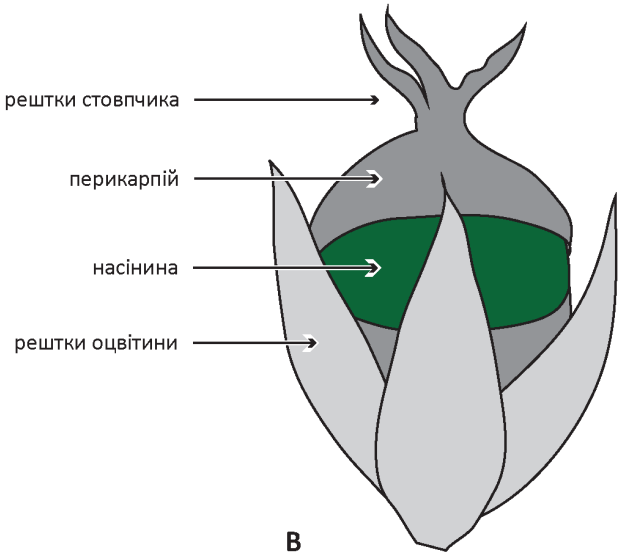
За соковитістю перикарпія плоди поділяють на: а) **соковиті** – хоча б один із шарів перикарпія або ж спільне квітколоже в суплідь соковиті; б) **сухі** – усі шари перикарпія на момент дозрівання плода сухі.

Інколи плоди відрізняються в межах однієї рослини, тоді говорять про явище **гетерокарпії** (наприклад, у кошику *Calendula* L.).

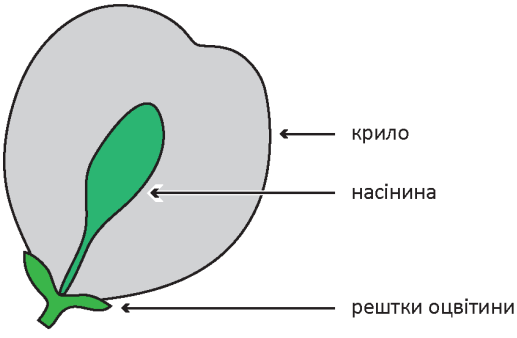
Рис. 212. Будова деяких сухих плодів: **А** – крилатка *Fraxinus excelsior* L.; **Б** – крилатка *Ulmus glabra* Huds.; **В** – мішечок *Amaranthus retroflexus* L.; **Г** – лом ент *Desmodium illinoense* A. Gray. ▸


крило
насінина

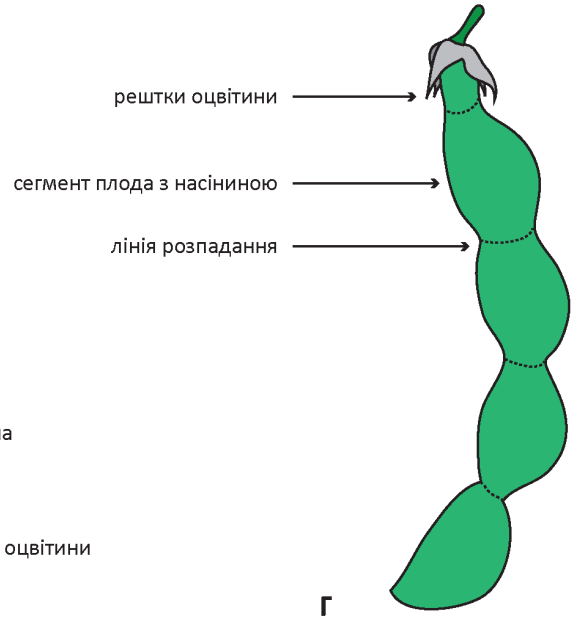
А


решткистовпчика
перикарпій
насінина
решткиоцвітини

В


крило
насінина
решткиоцвітини

Б


решткиоцвітини
сегмент плода з насіниною
лінія розпадання

Г

248. Основні типи сухих плодів

Класифікація плодів, як і суцвіть, доволі складна і враховує різні підходи. В основному враховується кількість і тип зростання плодолистків, кількість і характер розміщення насінин, положення зав'язі, соковитість шарів перикарпія, характер розкривання й вивільнення насінин, особливості поширення тощо.

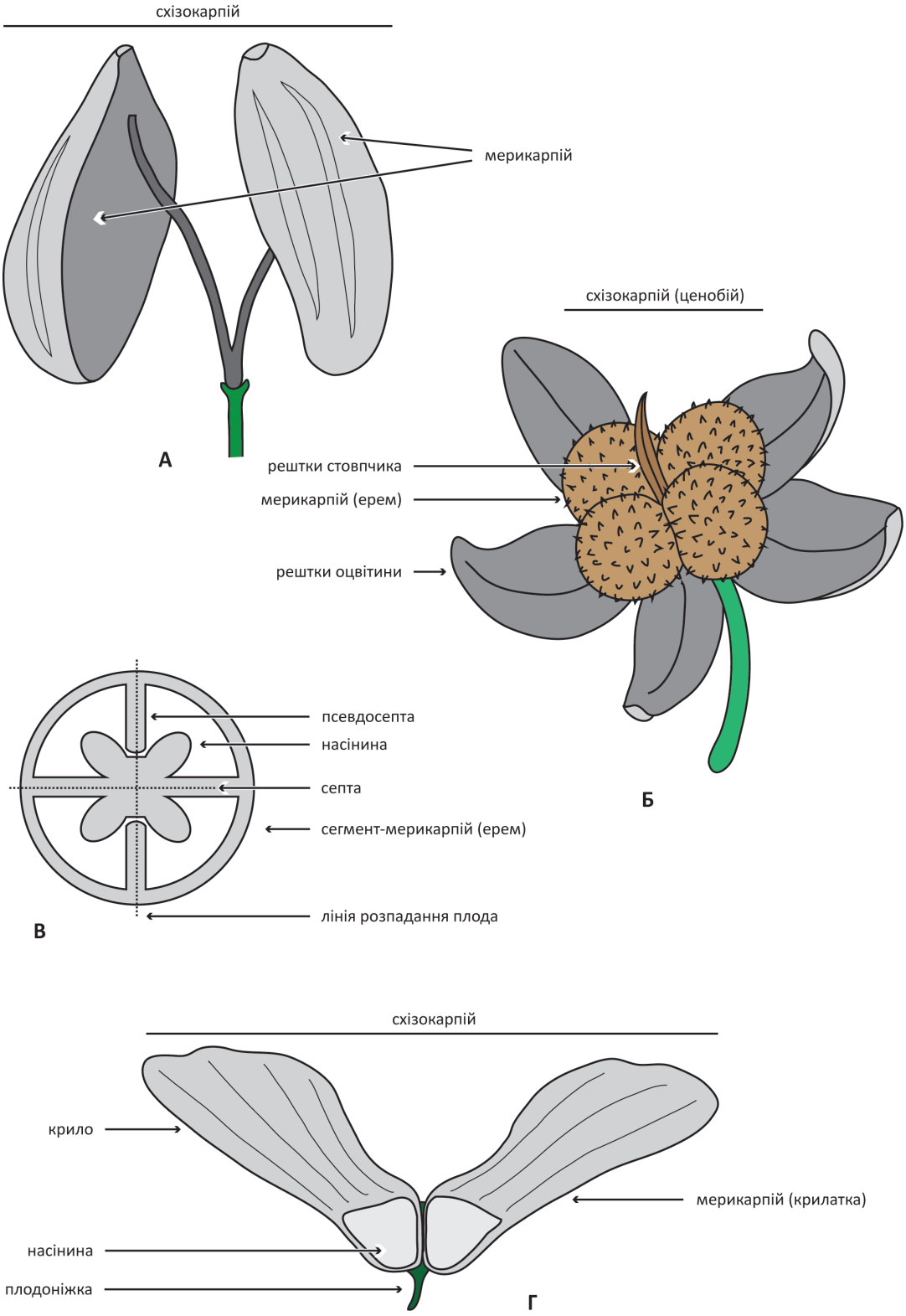
З різноманітними класифікаціями плодів можна ознайомитися в низці праць (Judd 1985; Левина 1987; Weberling 1989; Barroso *et al*. 1999; Judd *et al.* 1999; Бобров *и др.* 2009; Leins & Erbar 2010).

Проте найбільш докладною є класифікація плодів Spjut (1994, 2012), який виокремив 95 основних типів. Нижче наведено спрощений перелік і коротку характеристику простих сухих плодів.

1. **Горіх** (nut) – зазвичай крупний нерозкривний плід із товстим сухим перикарпієм, що оточує єдину насінину (наприклад, у *Corylus* L., *Fagus* L., *Nelumbo* Adans., *Quercus* L.). Доволі умовний тип, під яким часто розуміють зовсім різні плоди. Тому деякі автори взагалі відмовляються від вживання терміну «горіх», надаючи перевагу більш вірним спеціалізованим термінам. Зокрема, плід *Corylus* та *Fagus* називають **нуксом** (*nux*) або ж, більш справедливо, відносять до типу **диклезій** (*diclesium*), оскільки вони оточені додатковою волокнистою або напівтвердою оболонкою (**купулою**). В той час як плід *Quercus* визначають як **жолудь** (*glans, acorn*), оскільки він додатково має при основі розросле квітколоже, яке формує коротку тверду обгортку – **плюску**. Слід враховувати, що в побуті горіхом прийнято називати більшість порівняно крупних плодів із сухою і твердою оболонкою, зокрема «горіх» *Juglans regia* L. насправді представляє триму.

2. **Горішок** або **сім'янка** s.l. (*achene*) – дрібний нерозкривний сухий плід із тонким і щільно прилягаючим до єдиної насінини перикарпієм (наприклад, у *Ranunculus* L., *Polygonum* L., *Fragaria* L.). Сюди також належить **ципселя** (*cypsela*), що відрізняється нявністю додаткових апікальних виростів (антокарпієм) у вигляді гачків, ворсинок або лопатей **паппюса** (видозміненої чашечки у вигляді корони, кільця волосків або парашюта) в Asteraceae (наприклад, у *Clematis* L., *Taraxacum* F.H. Wigg., *Bidens* L., *Rumex* L. або *Carex* L.).

Рис. 213. Будова деяких сухих плодів (схізокарпіїв): **А** – вислоплодник *Zizia aurea* Koch; **Б** – ценобій *Cynoglossum officinale* L.; **В** – схема будови ценобію згідно з Leins & Erbar (2010); **Г** – самарій *Acer platanoides* L. **Пунктиром** вказано лінії розтріскування зрілого плода. ▸


схізокарпій
меріка рпій
А
схізокарпій (ценобій)
решт ки стовпчика
меріка рпій (ерем)
решт ки оцвітини
Б
псевдосепта
насінина
септа
сегмент-меріка рпій (ерем)
лінія розпадання плода
В
схізокарпій
крило
меріка рпій (крилатка)
насінина
плодоніжка
Г

249. Основні типи сухих плодів (продовження)

3. **Зернівка** (*caryopsis, grain*) – дрібний нерозкривний сухий плід із тонким перикарпієм, який щільно прилягає або навіть частково приріслий до єдиної насінини (наприклад, у більшості Poaceae Barnhart).

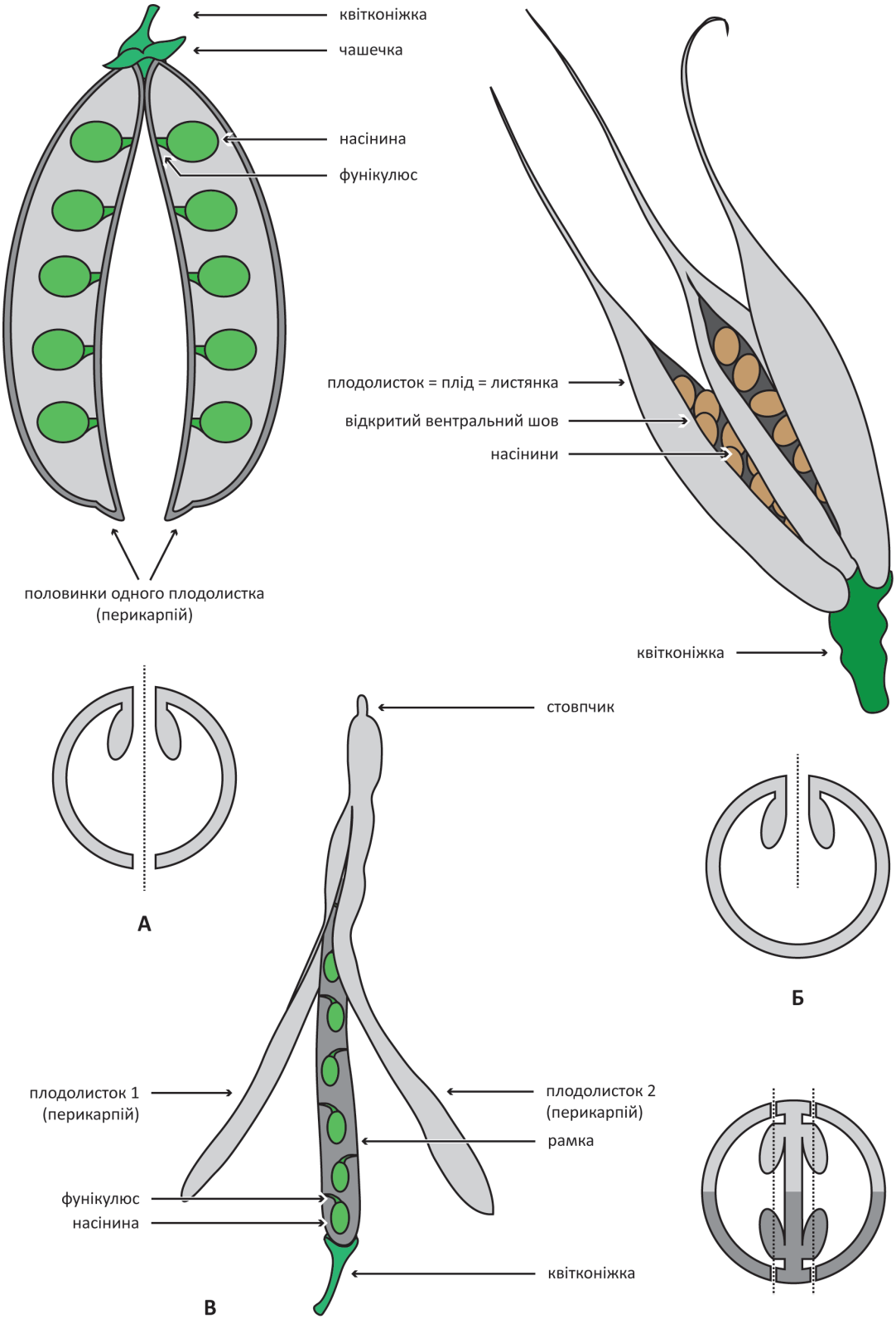
4. **Амфізарцій** або **нерозкривний біб** (*indehiscent pod, amphisarcum*) – нерозкривний, зазвичай сухий (інколи перикарпій соковитий або волокнистий), одноплодолистковий плід з однією або багатьма насінинами (наприклад, в *Adansonia* L. та *Arachis* L.).

5. **Крилатка** (*samara*) – сухий нерозкривний плід із сильно розрослим у вигляді крила або кількох крил перикарпієм (наприклад, у *Betula* L., *Fraxinus* L., *Liriodendron* L., *Ulmus* L.).

6. **Мішечок** (*utricle*) – сухий нерозкривний плід із дуже тонким (інколи плівчастим) перикарпієм, що відстає від єдиної насінини й легко руйнується (наприклад, в *Amaranthus* L., *Chenopodium* L., *Lemna* L.).

7. **Ломент** або **членистий плід** (*loment*) – сухий нерозкривний одноплодолистковий багатонасінний плід, який, однак, розпадається на окремі поперечні однонасінні сегменти, відмежовані **псевдосептами** (несправжніми перегородками). Наприклад, у *Desmodium* Desv., *Sophora* L., *Aeschynomene* L. Деякі автори розглядають ломент як одноплодолистковий поперечний схізокарпій.

Рис. 214. Будова і схеми розкривання деяких сухих плодів: **А** – біб *Pisum sativum* L.; **Б** – багатолистянка, складена з трьох листянок *Aquilegia canadensis* L.; **В** – стручок *Cardamine* sp. **Пунктиром** вказано лінії розтріскування зрілого плода. **Відтінками сірого** вказано різні плодолистки. ▸


квітконіжка
чашечка
насінина
фунікулюс
половинки одного плодолистка
(перикарпій)
плодолисток = плід = листянка
відкритий вентральний шов
насінини
квітконіжка
А
стовпчик
Б
плодолисток 1
(перикарпій)
плодолисток 2
(перикарпій)
рамка
фунікулюс
насінина
квітконіжка
В

250. Основні типи сухих плодів (продовження)

8. **Схізокарпій** (*schizocarp*) – сухий нерозкривний плід, що, однак, розпадається на кілька поздовжніх сегментів – **мерикарпіїв** (*mericarp*), кожен із яких відповідає окремому плодолистку із заключеною всередині однією насіниною (наприклад, в *Apium* L. або *Daucus* L.). Деякі автори визначають схізокарпії більш широко, відносячи сюди також ломенти (членисті плоди) або ж будь-які плоди, що поздовжньо розпадаються на сегменти-плодолистки (наприклад, плоди *Acer* L., *Salvia* L., *Euphorbia* L.). Серед схізокарпіїв слід відзначити кілька особливих підтипів:

а) **вислоплодник** (*polachenarium*) – зазвичай двоплодолистковий схізокарпій, який після дозрівання розпадається на поздовжні мерикарпії (сегменти схізокарпія), що залишаються прикріпленими до центральної осі завдяки тонким жилкам – волокнисто-провідним пучкам (наприклад, у представників Apiaceae Lindl., а також в *Geranium* L.);

б) **ценобій** (*cenobium, microbasarium*) – двоплодолистковий схізокарпій, у кожному плодолистку якого формується вертикальна псевдосепта, внаслідок чого після дозрівання плід розпадається не на два, а на чотири поздовжні однонасіннєві сегменти, які називають **еремами** (*erem*) (наприклад, у більшості Boraginaceae Juss., а також у деяких Lamiaceae Martinov);

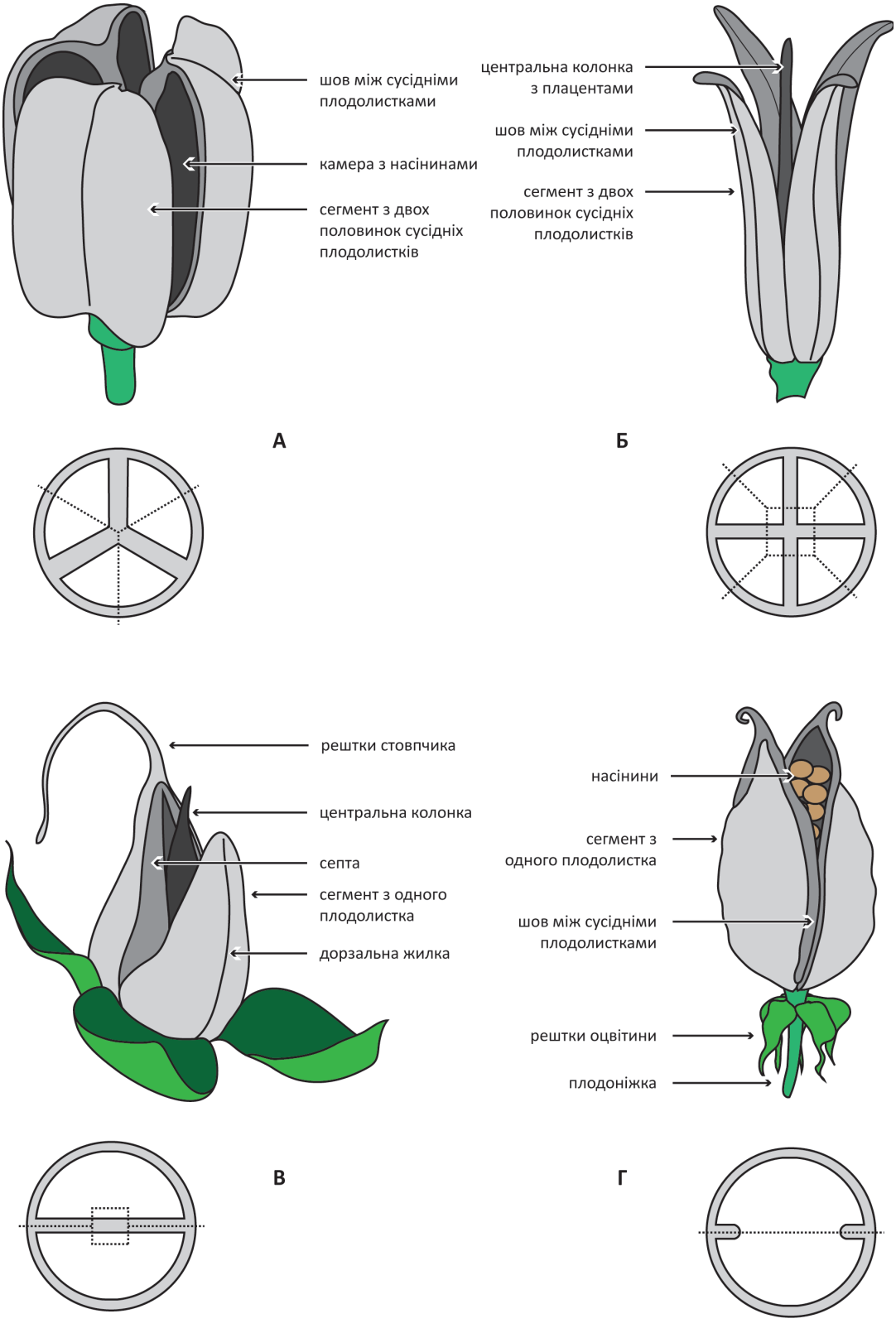
в) **самарій** (*samarium*) – схізокарпій, що розпадається на поздовжні мерикарпії з вираженими крилами (кожен окремий мерикарпій відповідає крилатці), які можуть залишатися прикріпленими до спільної основи за рахунок тонких жилок – волокнисто-провідних пучків (наприклад, в *Acer*, а також у деяких представників низки родин – Malpighiaceae Juss., Sapindaceae Juss., Simaroubaceae DC., Trigoniaceae Juss.).

Існують й інші різновиди схізокарпіїв.

9. **Біб** (*pod, legume*) – розкривний одноплодолистковий сухий плід, що розкривається як вздовж вентрального шва, так і вздовж дорзальної жилки плодолистка, внаслідок чого формуються дві лопаті, прикріплені лише при основі плода, а насінні зачатки залишаються прикріплені вздовж одного з країв кожної лопаті (наприклад, у більшості Fabaceae Lindl.).

10. **Листянка** (*follicle*) – одноплодолистковий сухий (інколи соковитий) плід, який розкривається лише вздовж вентрального шва плодолистка, а насінини (часто з арилусами або ж соковитою тестою) залишаються прикріплені вздовж його країв (наприклад, в *Aquilegia* L., *Caltha* L., *Aconitum* L., *Magnolia* L., *Paeonia* L.).

Рис. 215. Будова деяких сухих плодів (коробочок): **А** – локуліцидна коробочка *Lilium pyrenaicum* Gouan, сформована трьома плодолистками; **Б** – локуліцидно-септифрагальна коробочка *Oenothera biennis* L., сформована чотирма плодолистками; **В** – септицидна коробочка *Gentiana lutea* L., сформована двома плодолистками (паракарпний плід); **Г** – септицидно-септифрагальна коробочка *Digitalis purpurea* L., сформована двома плодолистками (синкарпний плід). **Пунктиром** вказано лінії розтріскування зрілого плода. ▸


шов між сусідніми плодолистками
камера з насінинами
сегмент з двох половинок сусідніх плодолистків
А
центральна колонка з плацентами
шов між сусідніми плодолистками
сегмент з двох половинок сусідніх плодолистків
Б
решетки стовпчика
центральна колонка
септа
сегмент з одного плодолистка
дорзальна жилка
В
насінини
сегмент з одного плодолистка
шов між сусідніми плодолистками
решетки оцвітини
плодоніжка
Г

251. Основні типи сухих плодів (закінчення)

11. **Стручок** (*silique*) – розкривний сухий плід, складений із двох плодолистків, який розкривається двома повздовжніми щілинами, що сполучаються при основі плода, внаслідок чого формується дві лопаті перикарпія й центральна **рамка** (*replum*), на якій розміщуються насінини. Стручок фактично є двоплодолистковим різновидом порицидної коробочки із сильно вираженими порами (наприклад, у Brassicaceae Burnett).

12. **Коробочка** (*capsule*) – розкривний сухий (інколи соковитий) плід, складений з одного або багатьох зрослих плодолистків. Розрізняють кілька типів коробочок за способом розкривання:

а) **локуліцидна коробочка** (*loculicide capsule*) – розтріскується вздовж дорзальних жилок плодолистків (наприклад, у *Lilium* L. та *Iris* L.);

б) **локуліцидно-септифрагальна коробочка** (*loculicide-septifragal capsule*) – розтріскується вздовж дорзальних жилок плодолистків, але розтріскування не заторкає центральної частини плода, внаслідок чого формується центральна колонка з прикріпленими до неї насінинами (наприклад, в *Epilobium* L. або *Oenothera* L.);

в) **септицидна коробочка** (*septicidal capsule*) – розтріскується вздовж септ (перегородок) зав'язі (наприклад, у *Gentiana* L.);

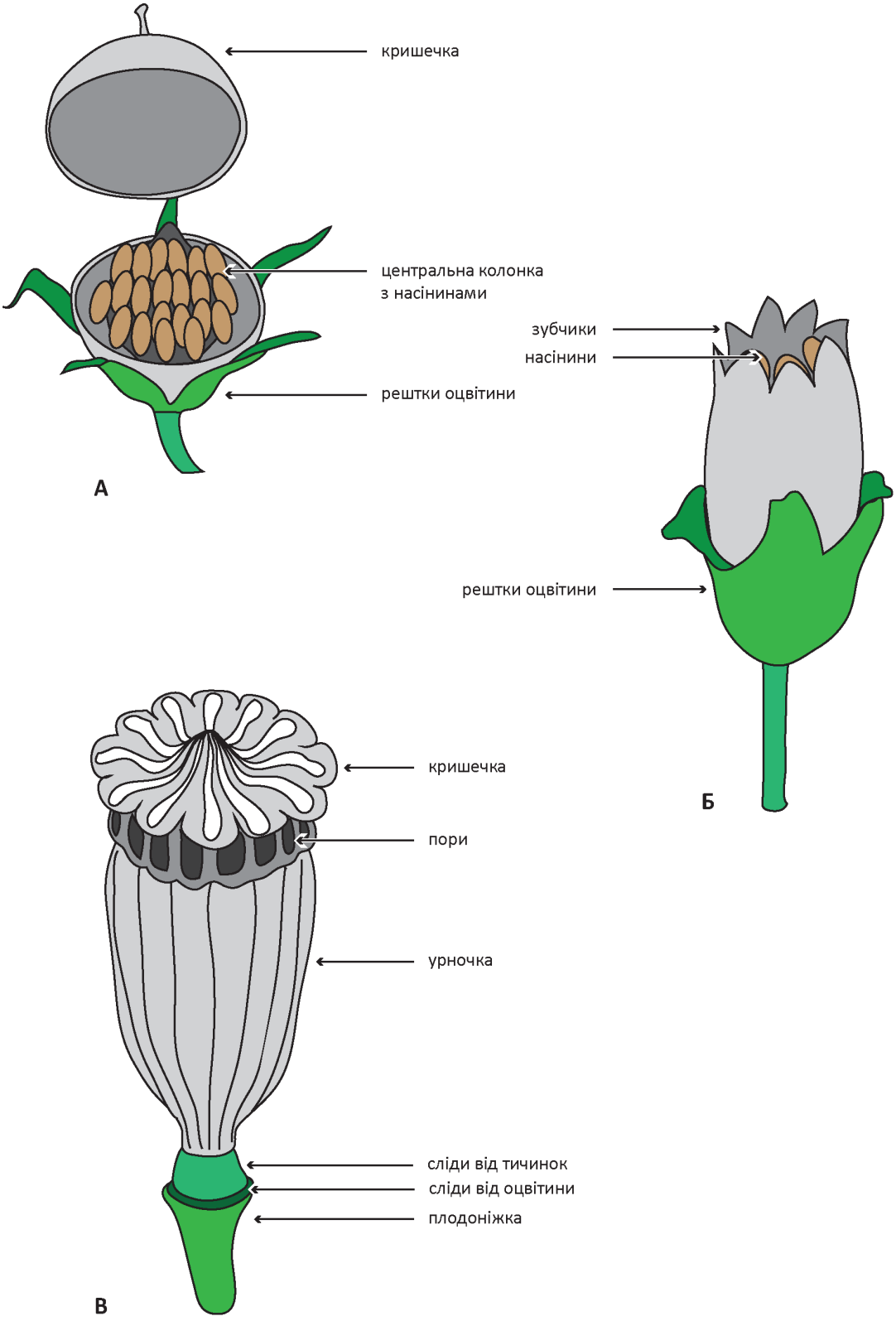
г) **септицидно-септифрагальна коробочка** (*septicidal-septifragal capsule*) – розтріскується вздовж септ, але розтріскування не заторкає центральної частини плода, внаслідок чого формується центральна колонка з прикріпленими до неї насінинами (наприклад, у *Digitalis purpurea* L. та *Hypericum perforatum* L.);

д) **циркумсцисильна** або **кришечкова коробочка** (*circumscissile capsule, lid capsule*) – розкривається внаслідок відділення апікальної ділянки – кришечки (наприклад, у *Plantago* L. або *Anagallis* L.);

е) **дентицидна коробочка** (*denticidal capsule*) – коробочка відкривається у верхній ділянці дрібними зубчиками, які відгинаються (наприклад, у *Primula* L. або *Silene* L.);

є) **порицидна коробочка** (*poricidal capsule*) – коробочка відкривається дрібними отворами, що можуть розміщуватися в різних ділянках перикарпія, але найчастіше – в апікальній його ділянці (наприклад, у *Papaver* L. та *Campanula* L.).

Рис. 216. Будова деяких сухих плодів (коробочок): **А** – циркумсцисильна коробочка *Anagallis arvensis* L., сформована п'ятьма плодолистками (лізікарпний плід); **Б** – дентицидна коробочка *Primula laurentiana* Fernald; **В** – порицидна коробочка *Papaver rhoeas* L. ▸


кришечка
центральна колонка
з насінинами
рештки оцвітини
А
зубчики
насінини
рештки оцвітини
Б
кришечка
пори
урночка
сліди від тичинок
сліди від оцвітини
плодоніжка
В

252. Основні типи соковитих плодів

До соковитих належать плоди, у яких хоча б один із шарів перикарпія або ж спільне квітколоже суплідля соковиті. Нижче наведено спрощену класифікацію простих соковитих плодів (Артюшенко и Федоров 1986; Левина 1987; Бобров *и др.* 2009; Spjut 1994, 2012).

1. **Ягода** (*berry*) – нерозкривний плід з однією або кількома насінинами, соковитими мезо- й ендокарпієм, інколи також із соковитим, проте частіше шкірястим або твердим екзокарпієм (наприклад, у *Solanum* L., *Vaccinium* L., *Citrus* L., *Cucurbita* L.). Інколи серед ягід виокремлюють кілька різновидів:

а) **гарбузина** (*pepo*) – ягода з твердим товстим екзокарпієм і соковитими ендо- й мезокарпіями (наприклад, у *Cucurbita*);

б) **бакка** (*bacca*) – власне ягода, плід зі шкірястим тонким екзокарпієм і соковитими ендо- й мезокарпіями (наприклад, у *Solanum* або *Vaccinium*);

в) **гесперидій** (*hesperidium*) – ягода з товстим шкірястим екзокарпієм, пухким волокнистим мезокарпієм і соковитим едокарпієм, який формує численні соковмісні мішечки (наприклад, у *Citrus*).

Слід зазначити, що Левина (1987) розрізняє **верхню ягоду** або **уву** (*uva*) та **нижню ягоду** або **бакку** (*bacca*) залежно від типу зав'язі.

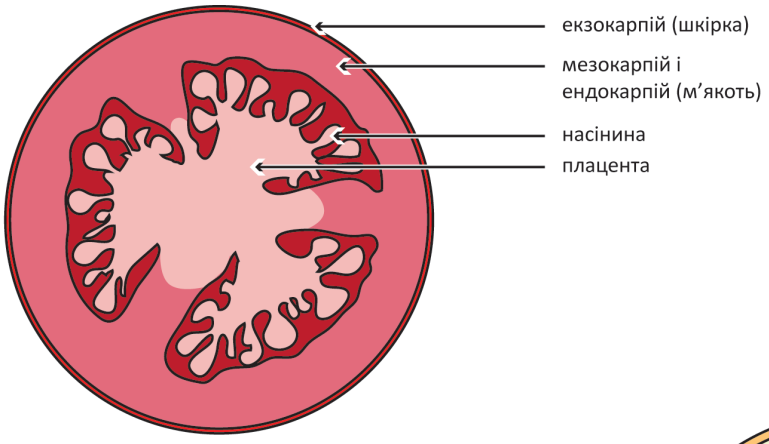
2. **Пиренарій** (*pyrenarium*) – сикарпна кістянка з твердим тонким ендокарпієм, що оточує всі одразу або кожну поокремо насінини (інколи сюди відносять плоди *Malus* Mill. і *Pyrus* L.);

3. **Кістянка** (*drupe*) – нерозкривний соковитий плід із зазвичай шкірястим екзокарпієм, соковитим мезокарпієм і твердим ендокарпієм (**кісточка**, *pyrene*), який містить одну або більше насінин (наприклад, у *Cornus* L., *Cocos* L., *Cordia* L., *Prunus* L., **багатокістянка** у *Rubus* L.).

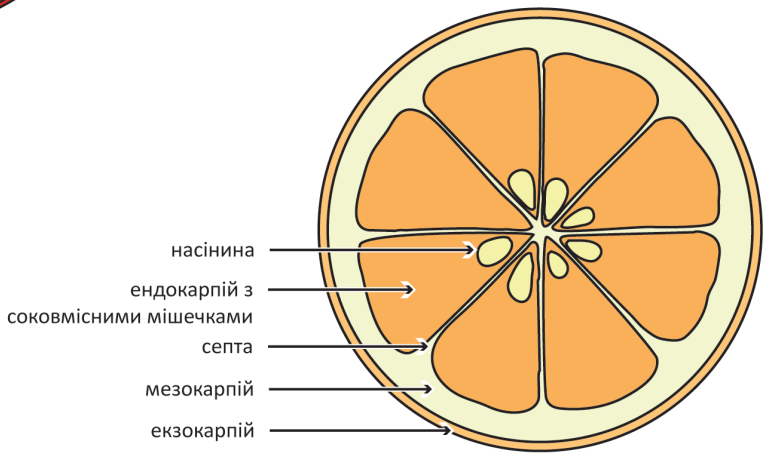
4. **Яблуко** (*pome*) – виокремлюють як самостійний тип плода, представлений багатолистянкою (перикарпій, тонкий шкірястий), оточеною сильно розрослим гіпантієм (антокарпій, тришаровий, зовнішній шар шкірястий, внутрішні – соковиті). Наприклад, у *Malus* Mill. або *Pyrus* L.

Слід зауважити, що яблуко – доволі спірний тип плода, стосовно якого позиції різних авторів відрізняються. Дослідники розходяться у висновках щодо походження соковитої частини яблука. Зокрема, Leins & Erbar (2010) визначають його як особливий різновид кістянки.

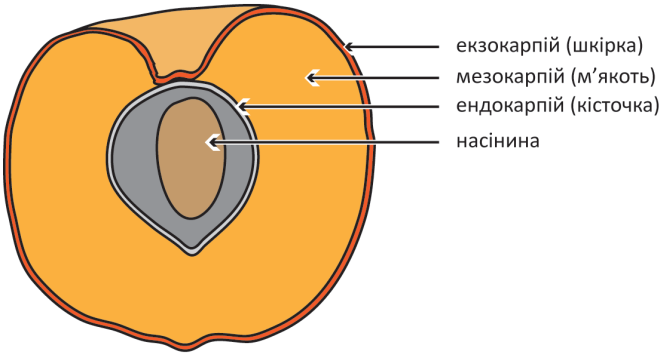
Рис. 217. Будова деяких соковитих плодів: **А** – бакка (ягода) *Solanum lycopersicum* L.; **Б** – гесперидій *Citrus sinensis* (L.) Osbeck; **В** – кістянка *Prunus persica* (L.) Batsch . ▸


екзокарпій (шкірка)
мезокарпій і
ендокарпій (м’якоть)
насінина
плацента

А


насінина
ендокарпій з
соковмісними мішечками
септа
мезокарпій
екзокарпій

Б


екзокарпій (шкірка)
мезокарпій (м’якоть)
ендокарпій (кісточка)
насінина

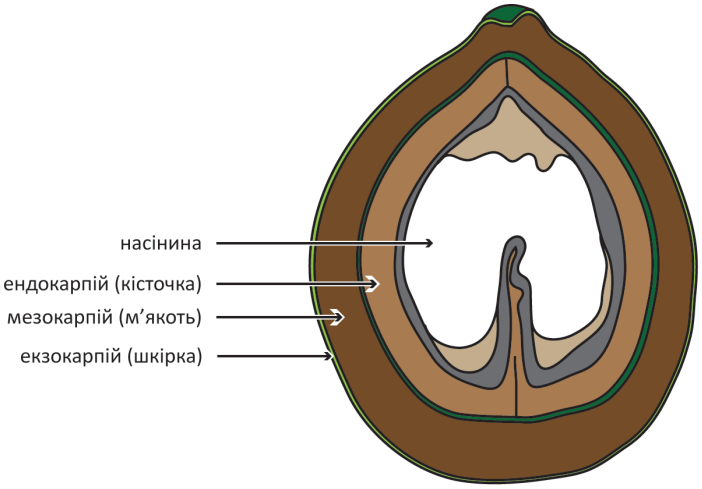
В

253. Основні типи соковитих плодів (закінчення)

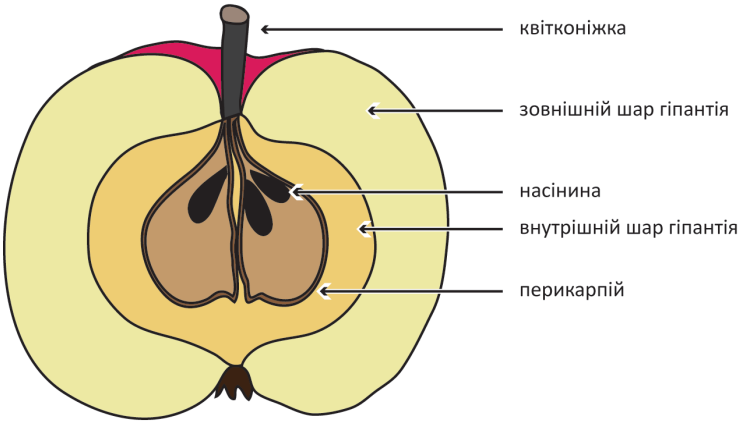
5. **Трима** або **розкривна кістянка** (*tryma, dehiscent drupe*) – плід із соковитою або більш-менш сухою оболонкою (антокарпієм), яка розкривається або опадає на момент достигання, вивільняючи один або кілька твердих горіхоподібних перикарпів із насінинами всередині (наприклад, у *Carya* Nutt., *Juglans* L., *Rhamnus* L., *Sageretia* Brongn.). Слід зазначити, що Spjut (2012) розглядає плід *Juglans* як **псевдокістянку** (*pseudodrupe*).

6. **Гранатина** (*balausta*) – особливий тип нижнього плода, який має грубу шкірясту оболонку (антокарпій), що оточує перикарпій із численними камерами, які містять насінини з соковитою тестою. Оболонка плода нерівномірно розтріскується в міру дозрівання, вивільняючи насінини. Інколи розглядають як особливий тип ягоди. Цей тип представлений лише в *Punica* L.

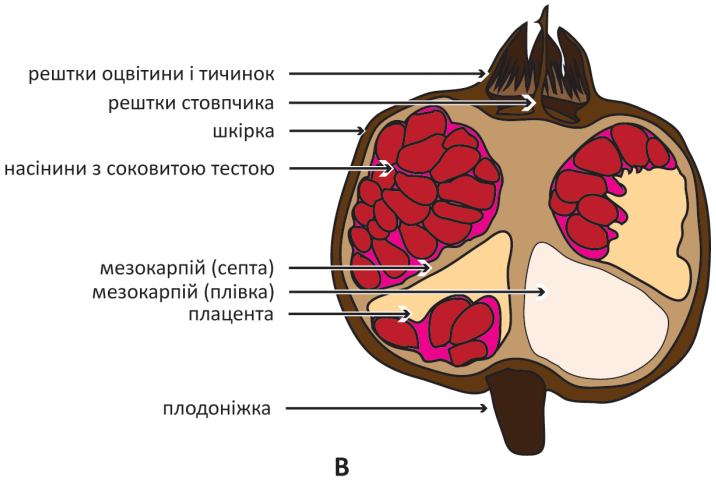
Рис. 218. Будова деяких соковитих плодів: **А** – трима *Juglans regia* L.; **Б** – яблуко *Malus pumila* Mill.; **В** – гранатина *Punica granatum* L. ▸


насінина
ендокарпій (кісточка)
мезокарпій (м'якоть)
екзокарпій (шкірка)

А


квітконіжка
зовнішній шар гіпантія
насінина
внутрішній шар гіпантія
перикарпій

Б


решткі оцвітини і тичинок
решткі стовпчика
шкірка
насінини з соковитою тестою
мезокарпій (септа)
мезокарпій (плівка)
плацента
плодоніжка

В

254. Способи поширення діаспор

Діаспори – це будь-які структури, спеціалізовані для поширення рослин (зокрема й плоди, шишки, фруктифікації, насінини тощо) і пристосовані для цього відповідним способом.

Існує чимало різних способів поширення діаспор, серед яких розрізняють основні: а) **автохорію** – самостійне поширення діаспор без особливого впливу зовнішніх чинників; б) **анемохорію** – поширення повітряними потоками (у тому числі **перекотиполя** – рослини або їх фрагменти, які пересуваються по поверхні грунту внаслідок дії поривів вітру); в) **гідрохорію** – поширення за допомогою води, у том числі водними течіями; г) зоохорію – поширення з допомогою тварин; д) **антропохорію** – поширення людиною (різновид зоохорії); е) **поліхорію** (**диплохорію**) – можливість поширення кількома агентами.

Окремо розглядають **рослини-катапульти** (**рослини-балісти**), які зазвичай вистрелюють діаспори на значну відстань за рахунок тургору або гігроскопічних скорочень.

Серед гідрохорії розрізняють **наутохорію** – поширення діаспор течіями водойм, а також **омброхорію** – поширення діаспор за допомогою дощової води (наприклад, розкриття плодів і вимивання насінин під час дощу). У тому числі розрізняють **омбробалісти** – рослини, адаптовані до інтенсивного поглинання дощової води частинами тіла, що несуть діаспори, їх наступного набрякання і відпружинювання з одночасним виштовхуванням діаспор за рахунок надлишкового тиску (**гігроскопічна реакція**).

Виділяють кілька **різновидів зоохорії за носіями**: а) **орнітохорія** – поширення птахами; б) **мамаліохорія** – поширення ссавцями; в) **хіроптерохорія** – поширення кажанами (різновид мамаліохорії); г) **заурохорія** – поширення рептиліями; д) **іхтіохорія** – поширення рибами; е) **мірмекохорія** – поширення мурахами.

Також розрізняють **різновиди зоохорії за способом перенесення**: а) **епізоохорія** (**екзозоохорія**) – діаспори переносяться на поверхні тварин; б) **ендозоохорія** – діаспори поглинаються тваринами і вивільняються згодом разом із фекаліями або погадками тощо; в) **стоматохорія** – перенесення діаспор «на зубах», тобто за рахунок їх поглинання без проковтування і з наступним випльовуванням, оскільки поживну цінність має лише їхня оболонка або елайосоми, а не самі діаспори.

Окремо також розрізняють **зообалісти** – рослини, які накопичують стиглі діаспори у відкритих контейнерах і можуть мати чіпку поверхню пагона. Під час контакту з такою рослиною тварина зачіпляється за неї й нахиляє її до землі, після чого рослина відпружинює та вистрелює діаспори. Також вирізняють **анемобалісти** – рослини, які розсіюють діаспори під час розхитування поривами вітру.

Табл. 50. Способи поширення діаспор й адаптації за Leins & Erbar (2010) зі змінами. ▸

Спосіб поширення	Адаптації діаспор	Адаптації рослини	Приклади рослин
I. Анемохорія			
1. Повітроплавні діаспори	мала вага, максимально сухі, розвинуте довге опушення, чубчики, парашути, крила	діаспори вивільняються безпосередньо в повітряне середовище, зазвичай розвиваються на висоті	*Epilobium angustifolium* L., *Carpinus betulus* L., *Eriophorum* L., *Tragopogon* L., *Taraxacum* F.H. Wigg., *Pulsatilla* Mill., *Clematis* L., *Acer* L., *Tilia* L.
2. Перекотиполя	порівняно мала вага, куляста форма, стійкість до зношування завдяки розвинутим механічним тканинам	зазвичай немає особливих пристосувань, окрім випадку, коли ціла рослина виконує роль перекотиполя і на цей час припиняє вегетацію	*Eryngium campestre* L., *Salvia aethiopis* L., *Pancratium maritimum* L., *Medicago* L., *Spinifex* L.
3. Анемобалісти	діаспори зазвичай дрібні і часто з розвинутою скульптурою покриву	контейнери часто з єдиною термінальною ділянкою для розкривання й вивільнення діаспор, а також пружною ніжкою, діаспори вистрелюються внаслідок нахиляння і відпружинювання контейнера	*Daucus carota* L., *Trollius* L., *Aquilegia* L., *Papaver* L.
II. Гідрохорія			
1. Водоплавні діаспори (наутохори)	повітроносні порожнини, незмочувана поверхня, стійкість до гниття	без особливих пристосувань	*Cocos nucifera* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Nelumbo nucifera* Gaertn., *Carex* L.
2. Дощозалежні діаспори (омброхори)	мала вага, малі розміри, незмочувані стінки	розкривання контейнерів під час намокання, чашоподібна форма контейнерів для накопичення невеликого об'єму води, об яку вдаряються краплі дощу й розбризкуються навкруги разом із діаспорами	*Eranthis hyemalis* Salisb., *Primula* L.
3. Дощові балісти (омбробалісти)	без особливих пристосувань	механізми вловлювання дощової води, здатність швидко набрякати та відпружинювати, виштовхуючи діаспори	*Prunella vulgaris* L., *Scutellaria* L.
III. Зоохорія			
1. Епізоохорні діаспори	чіпка або клейка поверхня	діаспори виступають назовні так, що можуть вільно зачіпатися за тварину, або ж вивільняються з контейнера при дотику	*Juncus* L., *Carex* L., *Alisma* L., *Drosera* L., *Hippuris* L., *Lepidium* L., *Desmodium* Desv., *Medicago* L., *Geum* L., *Bidens* L., *Arctium* L., *Uncarina* Stapf
2. Зообалісти	зазвичай без особливих пристосувань, інколи діаспори мають клиноподібну форму	чіпкий і пружній пагін, відкриті контейнери з діаспорами	*Dipsacus sylvestris* L., *Daucus carota* L.
3. Ендозоохорні діаспори	здебільшого м'ясисті і яскраво забарвлені (у випадку орнітохорії забарвлення зазвичай пістряве, червоно-чорне)	діаспори вільно представлені так, що можуть бути виявлені й поглинуті тваринами	*Acacia cyclops* A. Cunn. ex G. Don, *Gleditsia triacanthos* L., *Magnolia* L., *Paeonia* L., *Euonymus* L., *Morus* L., *Musa* L., *Ficus* L.
4. Стоматохорні діаспори	соковиті придатки, тверда поверхня самої діаспори	діаспори вільно представлені так, що можуть бути виявлені і поглинуті тваринами	*Asarum canadense* L., *Viola nuttallii* Pursh, *Carduus nutans* L., *Knautia drymeia* Heuff., *Ficaria verna* Huds., *Galanthus nivalis* L., *Corydalis* DC., *Melampyrum* L.
IV. Автохорія	діаспори зазвичай дископодібної форми або кулясті	розвинутий механізм вивільнення діаспор, наприклад, підвищення тургору в контейнерах діаспор, або ж механізми винесення частин із діаспорами на значну відстань	*Cymbalaria muralis* P. Gaertn., B. Mey. et Scherb., *Arachis hypogaea* L., *Cyclanthera brachystachya* (DC.) Cogn., *Geranium* L., *Lathyrus* L., *Impatiens* L.

255. Мікроморфологія поверхні: текстура

Поверхня органів рослин є важливим джерелом таксономічної інформації. Її зазвичай вивчають за допомогою світлових та електронних мікроскопів, тому такі дослідження вважають **мікроморфологічними**. Поверхня рослин може бути голою або ж вкритою різноманітними утворами.

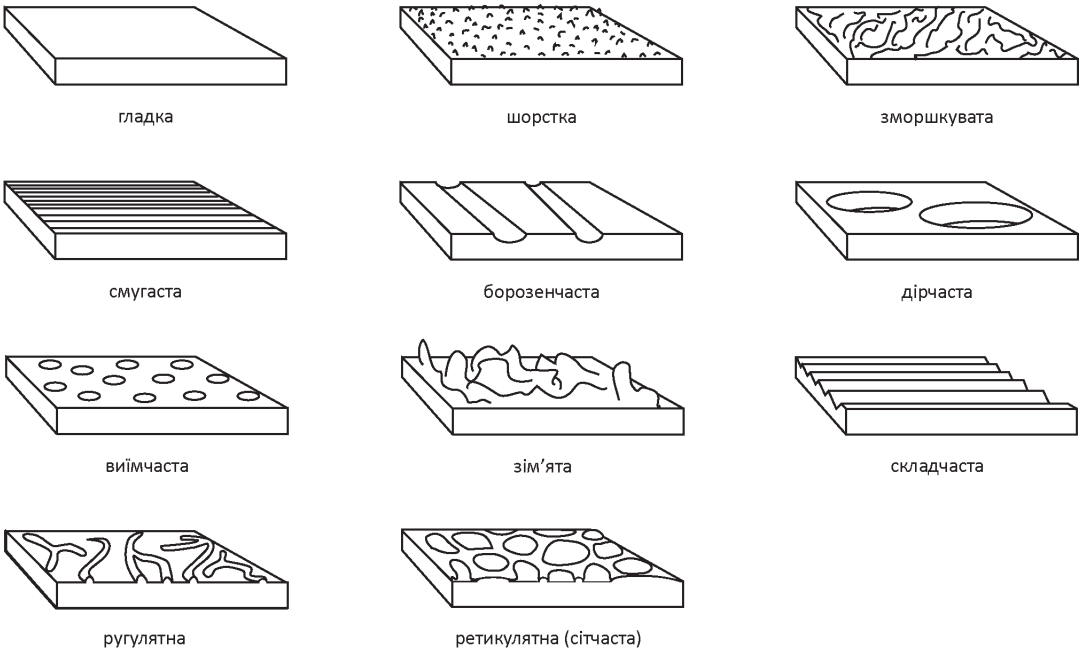
Наявність і характер **опушення** (*indumentum*) є одними з найважливіших таксономічних характеристик. Часто саме на підставі відмінності в опушенні виокремлюють таксони видового й нижчих рангів. Опушення може розвиватися на різних частинах тіла та відрізнятися в межах не лише однієї рослини, а й навіть на різних поверхнях одного органа.

Нижче ми наводимо перелік типів поверхонь, які часто можна зустріти у спеціалізованих працях. Цей перелік не претендує на повноту, але у більшості випадків дозволить читачеві зрозуміти, про що саме йдеться у тій чи іншій науковій публікації, зокрема англомовній. З огляду на це, додатково наводимо відповідники цих термінів англійською мовою.

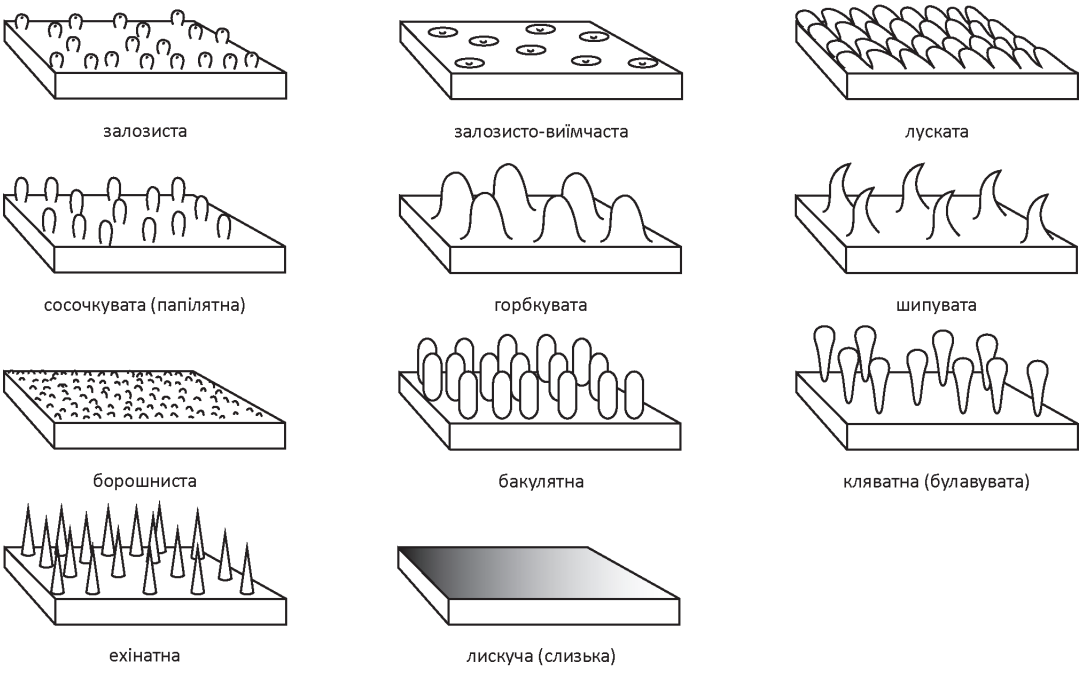
Розмежування типів поверхонь в межах трьох основних категорій (за текстурою, за додатковим покривом та за опушенням) є вельми умовним, проте дозволяє краще зрозуміти засади опису мікроморфології поверхні.

Основні типи поверхонь **за текстурою** або **конфігурацією** (*texture, configuration*):

1. **Гладка** (*smooth, plane*) – поверхня цілковито гладка;
2. **Шорстка** (*scabrous*) – поверхня нерівна з дрібними шорсткими випинаннями;
3. **Зморшкувата** (*rugose, bullate*) – поверхня нерівна із численними зморшками;
4. **Смугаста** (*striate*) – поверхня з вираженими продовгастими лініями або широкими неглибокими борозенками;
5. **Борозенчаста** (*canaliculate*) – поверхня з продовгастими борозенками;
6. **Дірчаста** (*fenestrate*) – поверхня із численними отворами (наприклад, у листка *Monstera deliciosa* Liebm.);
7. **Виїмчаста** (*punctate*) – поверхня із численними дрібними, зазвичай округлими виїмками;
8. **Зім'ята** (*ruminate, wrinkled*) – поверхня із численними згинами й нерівностями, наче пожована або пом'ята;
9. **Складчаста** (*plicate*) – поверхня із численними більш-менш рівними паралельними складками;
10. **Ругулятна** (*rugulate*) – поверхня з короткими хаотично розташованими смужками та випинаннями;
11. **Ретикулятна** або **сітчаста** (*reticulate*) – поверхня вкрита численними продовгастими випинаннями, що перетинаються, формуючи сітку.



А



Б

Рис. 219. Основні типи поверхонь за текстурою (**А**) і додатковим покривом (**Б**).

256. Мікроморфологія поверхні: додатковий покрив і опушення

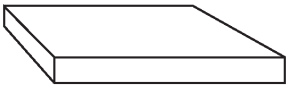
Основні типи поверхонь **за додатковим покривом** або **рельєфом** (*excrescence*):

1. **Залозиста** (*glandular*) – поверхня вкрита залозками;
2. **Залозисто-виїмчаста** (*glandular-punctate*) – поверхня вкрита точковими зануреними залозками;
3. **Луската** (*scurfy*) – поверхня вкрита дрібними лусочками воскових або іншої природи відкладів;
4. **Сосочкувата** або **папілятна** (*papillate, tuberculate, verrucate*) – поверхня вкрита дрібними папілами (сосочкоподібними виростами).
5. **Горбкувата** (*muricate*) – поверхня вкрита більш-менш вираженими грубими, радіально розрослими протуберанцями;
6. **Шипувата** (*aculeate, prickly*) – поверхня вкрита дрібними шипастими протуберанцями);
7. **Борошниста** (*farinaceous*) – поверхня вкрита дуже дрібними численними гранулами;
8. **Бакулятна** (*baculate*) – поверхня вкрита циліндричними випиннями більш-менш правильної форми;
9. **Кляватна** або **булавувата** (*clavate*) – поверхня вкрита булавоподібними випиннями;
10. **Ехінатна** (*echinate*) – поверхня вкрита голкоподібними або загостреними випиннями;
11. **Лискуча** або **слизька** (*nitid, laevigate, viscid, glutinous*) – поверхня вкрита щільним і гладким шаром воску або кутикули, внаслідок чого блистить.

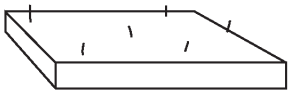
Основні типи поверхонь **за опушенням** (*vestiture*, *pubescence*):

1. **Гола** (*glabrouse*) – поверхня не несе жодних додаткових утворів;
2. **Оголена** (*glabrate, subglabrous*) – поверхня майже гола, на ній можуть траплятися поодинокі трихоми, або ж поверхня стає голою з віком;
3. **Павутинчаста** (*arachnoid, arachnose*) – поверхня опушена сплутаними, довгими, тонкими й сивими трихомами;
4. **Сизоопушена** (*canescent, incanous*) – поверхня щільно вкрита світло-сірими або білуватими трихомами;
5. **Повстиста** (*tomentose*) – поверхня дуже щільно вкрита м'якими сплутаними трихомами;
6. **Короткоповстиста** (*tomentellous*) – поверхня щільно вкрита короткими, м'якими, щільно сплутаними трихомами;
7. **Колючоопушена** (*hispid*) – поверхня вкрита довгими, зазвичай жорсткими, відстовбурченими, гострими волосками;
8. **Жалка** (*urent*) – поверхня вкрита зазвичай довгими, жорсткими, відстовбурченими жалкими волосками;
9. **Щетиниста** (*hirsute*) – поверхня вкрита порівняно короткими, жорсткими й відстовбурченими волосками;
10. **Косощетиниста** (*strigose*) – поверхня вкрита порівняно короткими жорсткими волосками, похиленими в одному напрямку;

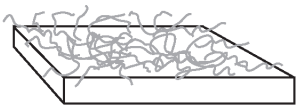
Рис. 220. Основні типи поверхонь за опушенням.



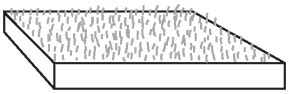
гола



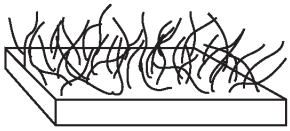
оголена



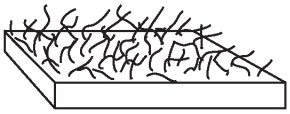
павутинчаста



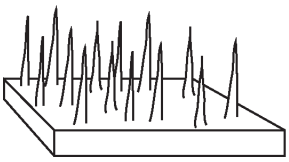
сизоопушена



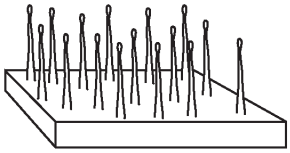
повстиста



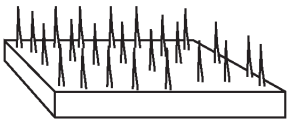
короткоповстиста



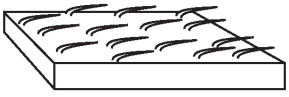
колючоопушена



жалка

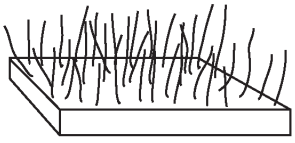


щетиниста

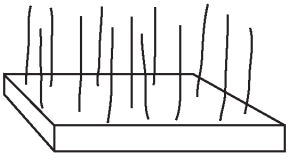


косощетиниста

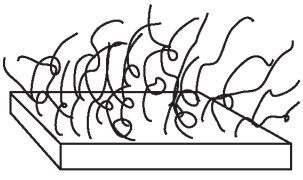
короткокосощетиниста



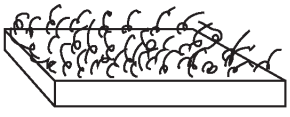
шерстиста



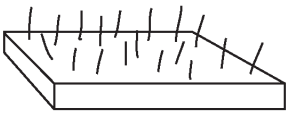
волосиста



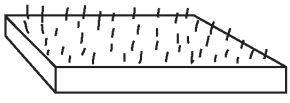
кошлата



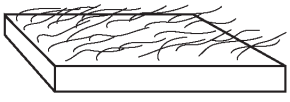
короткокошлата



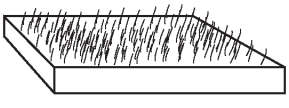
опушена



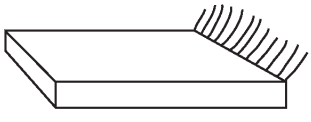
короткоопушена



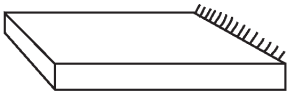
шовковистоопушена



оксамитова



війчаста



коротковійчаста

257. Мікроморфологія поверхні: опушення (закінчення)

11. **К о р о т к о к о с о щ е т и н и с т а** (*strigillose*) – поверхня вкрита дуже короткими жорсткими волосками, похиленими в одному напрямку;

12. **Шерстиста** (*lanate, wooly*) – поверхня щільно вкрита тонкими й дещо кучерявими волосками;

13. **Волосиста** (*pilose*) – поверхня нещільно вкрита порівняно довгими, більш-менш рівними й тонкими трихомами;

14. **Кошлата** (*villous*) – поверхня нещільно вкрита довгими, тонкими й дуже кудлатими трихомами;

15. **Короткокошлата** (*villosulous*) – поверхня нещільно вкрита порівняно короткими, тонкими, кудлатими трихомами;

16. **Опушена** або **пухнаста** (*pubescen*) – поверхня нещільно вкрита короткими волосками;

17. **Короткоопушена** або **короткопухнаста** (*puberulent*) – поверхня нещільно вкрита дуже короткими волосками;

18. **Шовковистоопушена** (*sericeous*) – поверхня щільно вкрита полеглими в одному напрямку, притиснутими до поверхні лискучими і дуже тонкими трихомами;

19. **Оксамитова** (*velutinous*) – поверхня щільно вкрита короткими лискучими трихомами;

20. **Війчаста** (*ciliate*) – поверхня вкрита трихомами виключно вздовж країв органа;

21. **Коротковійчаста** (*ciliolate*) – поверхня вкрита дуже короткими трихомами виключно вздовж країв органа;

22. **Кущиста** (*floccose*) – поверхня вкрита поодинокими пучками злегка сплутаних між собою трихом;

23. **Борідчаста** (*bearded*) – поверхня має одне щільне скупчення трихом у певній ділянці;

24. **Чубчаста** (*comose*) – поверхня має одне виражене й більш-менш щільне скупчення трихом на апікальній ділянці органа;

25. **Зірчастоопушена** (*stellate*) – поверхня вкрита зірчастими трихомами;

26. **Шорсткоопушена** (*scabrous*) – поверхня вкрита розрідженими, короткими, масивними і дуже жорсткими волосками;

27. **К о р о т к о ш о р с т к о о п у ш е н а** (*scaberulous*) – поверхня вкрита дуже дрібними, ледь помітними, розрідженими і жорсткими волосками;

28. **Щиткоопушена** (*lepidote*) – поверхня вкрита пельтатними волосками або лусками;

29. **Залозистоопушена** (*glandular pubescent, glandulose*) – поверхня вкрита залозистими трихомами, які за своєю структурою можуть значно відрізнятися, бути короткими, довгими, волосистими тощо.

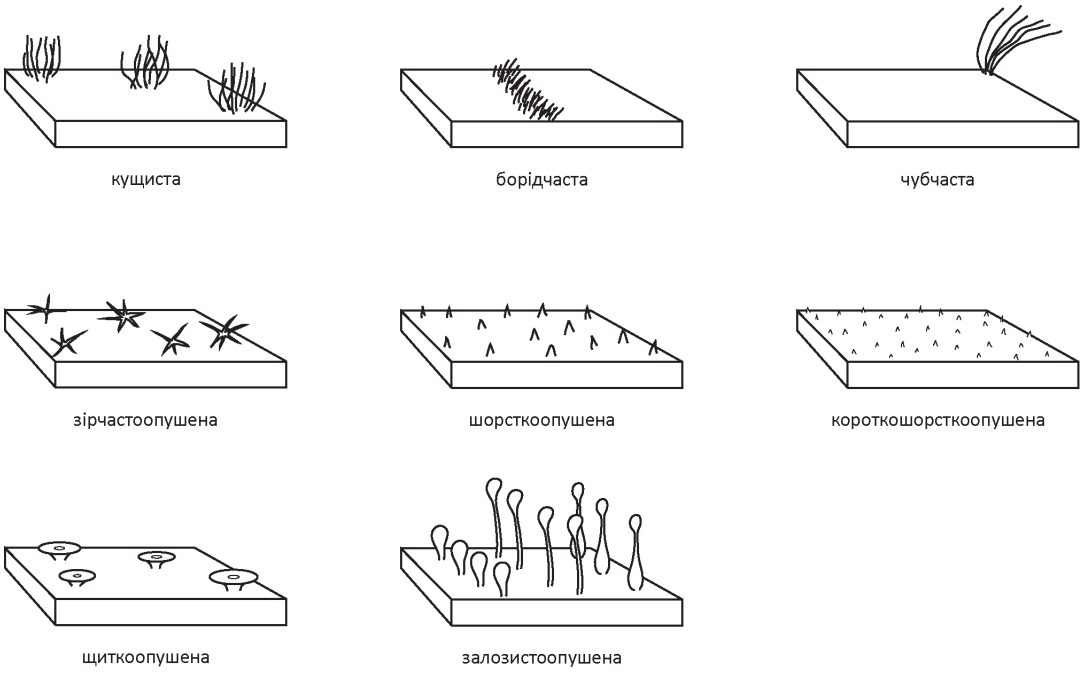


Рис. 221. Основні типи поверхонь за опушенням (закінчення).

258. Трихоми

Трихоми або **волоски** (*trichome*) – це спеціалізовані клітини епідерми, які зазвичай мають вигляд волосків або різноманітних утворів. Трихоми можуть бути **прості** (нерозгалужені) і **складні** (розгалужені); **одноклітинні** (складені з єдиної клітини) та **багатоклітинні** (складені більш як з однієї клітини); **залозисті** (зазвичай багатоклітинні й мають залозисту голівку) і **незалозисті** (криючі, можуть бути як одно-, так і багатоклітинними).

Серед простих одноклітинних трихом найчастіше трапляються **вкорочені**, проте інколи також є **продовгасті**, **закручені** та ін.

Серед складних одноклітинних трихом слід відмітити **Т-подібні двоплечові трихоми** (*2-armed T-shaped trichomes*), які часто називають **мальпігієвими**, оскільки вони характерні для Malpighiales Juss. ex Bercht. et J. Presl (Rao & Sarma 1992). Інший варіант складних одноклітинних трихом – **Y-подібні двоплечові трихоми** (*2-armed Y-shaped trichomes*), властиві, зокрема, для *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Утім, прості трихоми в *A. thaliana* можуть мати й більше апікальних розгалужень (пліч), аж до п'яти (Mathur & Chua 2000).

Серед багатоклітинних трихом розрізняють: а) **унісеріатні** (**однорядні**) – сформовані одним рядом клітин; б) **бісеріатні** (**дворядні**) – принаймні ніжка має лише два вертикальні ряди клітин; в) **мультисеріатні** (**багаторядні**) – мають більш ніж два вертикальні ряди клітин. Окрім того, серед простих багатоклітинних трихом окремо виділяють **загострені** трихоми, а серед складних багатоклітинних – **зірчасті** (із численними апікальними відгалуженнями), **галузисті** або **дендритні** (деревоподібно розгалужені трихоми), **пластинчасті** або **ламелятні** (сплющені багатоклітинні трихоми у вигляді пластинок або стрічок) і **пельтатні** (з апікальним щитком, що розташовується на центральній ніжці).

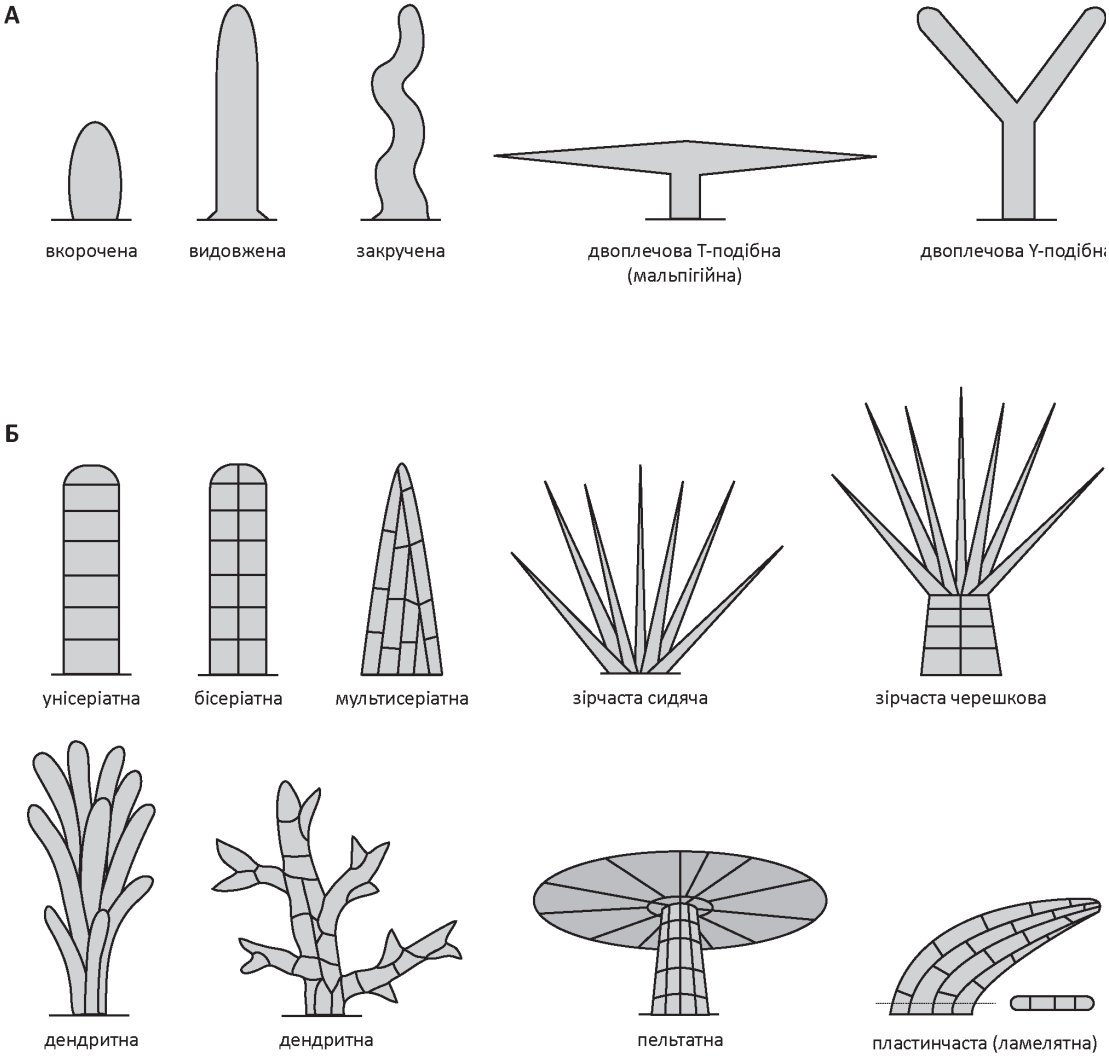
Зірчасті трихоми можуть мати коротку ніжку (**черешкові**) або ж бути без неї (**сидячі**).

Залозисті трихоми можуть мати довгу багатоклітинну ніжку, на якій розташовується термінальна залозиста голівка (**пілатні**), або ж можуть мати вкорочену одноклітинну ніжку чи навіть бути без неї і складатися з великої залозистої голівки (**капітатні**).

Залозисті трихоми можуть бути як багатоклітинними, так і одноклітинними. Сама **залозиста голівка** може бути одноклітинною або також багатоклітинною. Проте, цікаво, що залозистою може бути не термінальна клітина чи клітини, а одна лише базальна клітина (**базальнозалозисті** трихоми).

На поверхні можуть бути трихоми лише одного типу, тоді говорять про **просте опушення**. Або ж водночас можуть бути трихоми різних типів, тоді говорять про **змішане опушення**.

Рис. 222. Основні типи трихом: **А** – одноклітинні; **Б** – багатоклітинні; **В** – залозисті. ▸


А
вкорочена
видовжена
закручена
двоплечова Т-подібна
(мальпігійна)
двоплечова Y-подібна
Б
унісеріатна
бісеріатна
мультисеріатна
зірчаста сидяча
зірчаста черешкова
дендритна
дендритна
пельтатна
пластинчаста (ламелятна)
В
пілатна з
одноклітинною
залозистою голівкою
пілатна з
багатоклітинною
залозистою голівкою
капітатна
одноклітинна
капітатна з
двоклітинною голівкою
і одноклітинною ніжкою
капітатна з
багатоклітинною голівкою
і багатоклітинною ніжкою
базальнозалозиста

259. Щетинки

Щетинки (*bristles*) – зазвичай енації, які можуть бути сформовані як з епідермальних, так і з субепідермальних клітин, зазвичай крупніші та жорсткіші за трихоми. Окрім того, інколи щетинки, як у випадку глохидій кактусів, є вкрай видозміненими листками.

Щетинки бувають кількох основних типів залежно від форми і придатків:

а) **зубчасті** (*barbed, barbellate*) – несуть на своїй поверхні численні дрібні гострі зубчики;

б) **війчасті** (*plumose*) – вкриті численними довгими тонкими війчастими виростами;

в) **глохидіальні** (*glochidiate*) – з апікальним скупченням зубчастих виростів (у вигляді гарпуна);

г) **гачкуваті** (*uncinate, hooked*) – із гачкоподібною апікальною ділянкою.

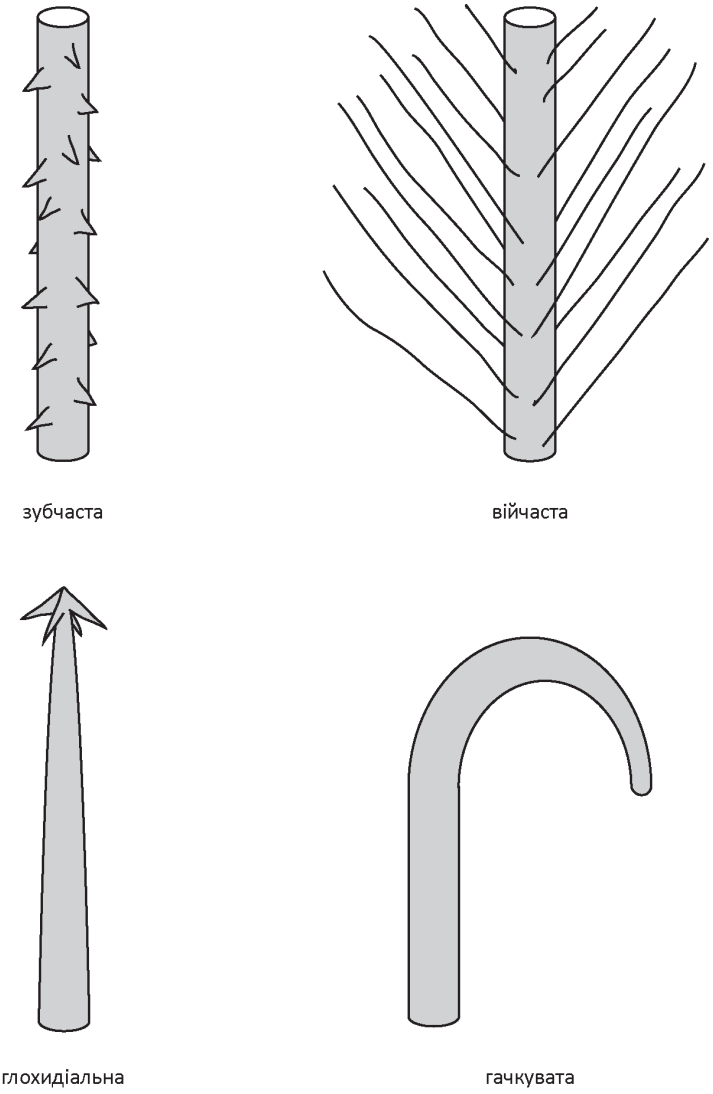


Рис. 223. Основні типи щетинок.

260. Будова продихів

Продихи – це спеціалізовані епідермальні структури, складені з двох **замикаючих клітин**, між якими розташовується **продихова щілина** (**пора**). Продихи, як і решта епідермальних клітин, також переважно вкриті кутикулою, що може формувати нависаючі виступи над і під порою, які називаються зовнішнім і внутрішнім продиховими виступами, відповідно. Між цими виступами й безпосередньо продиховою щілиною при цьому формуються розширені камери, що називаються **зовнішньою** (**передньою**) і **внутрішньою** (**задньою**) **камерами** (**заглибинами**) відповідно. Зовнішню камеру ще інколи називають **вестибюлем**.

Продихова щілина відкриває доступ до **підпродихової повітряної камери**, у якій відбувається газообмін.

Продихи зазвичай оточені особливими клітинами епідерми, які відрізняються від решти за формою, розмірами, забарвленням, вмістом та іншими параметрами й називаються **супровідними** (**побічними**) **клітинами продихів**.

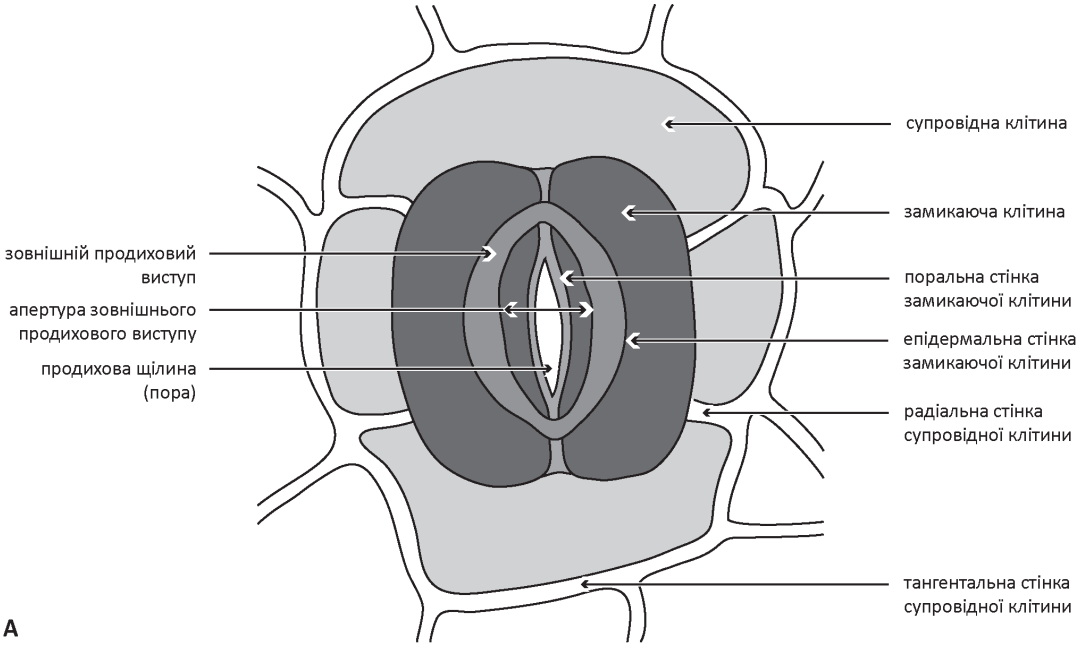
Продихи разом із супровідними клітинами формують комплекс, що називається **продиховим апаратом**. Як бачимо, продих і продиховий апарат – це різні поняття. Продиховий апарат загалом забезпечує газообмін та транспірацію в рослини.

Зазвичай продихи розташовуються більш-менш рівномірно по поверхні, проте інколи вони можуть бути зібрані у групи або ланцюжки. Продихи здебільшого орієнтовані своїми осями вздовж осі органа або жилок листка, але інколи трапляється нетипова перпендикулярна або косоперпендикулярна орієнтація. При цьому поблизу жилок і країв органа продихи зазвичай дрібніші, тому ці ділянки не рекомендують включати в дослідження. Також цікаво, що в поліплоїдних рослин продихи зазвичай більші порівняно з диплоїдними.

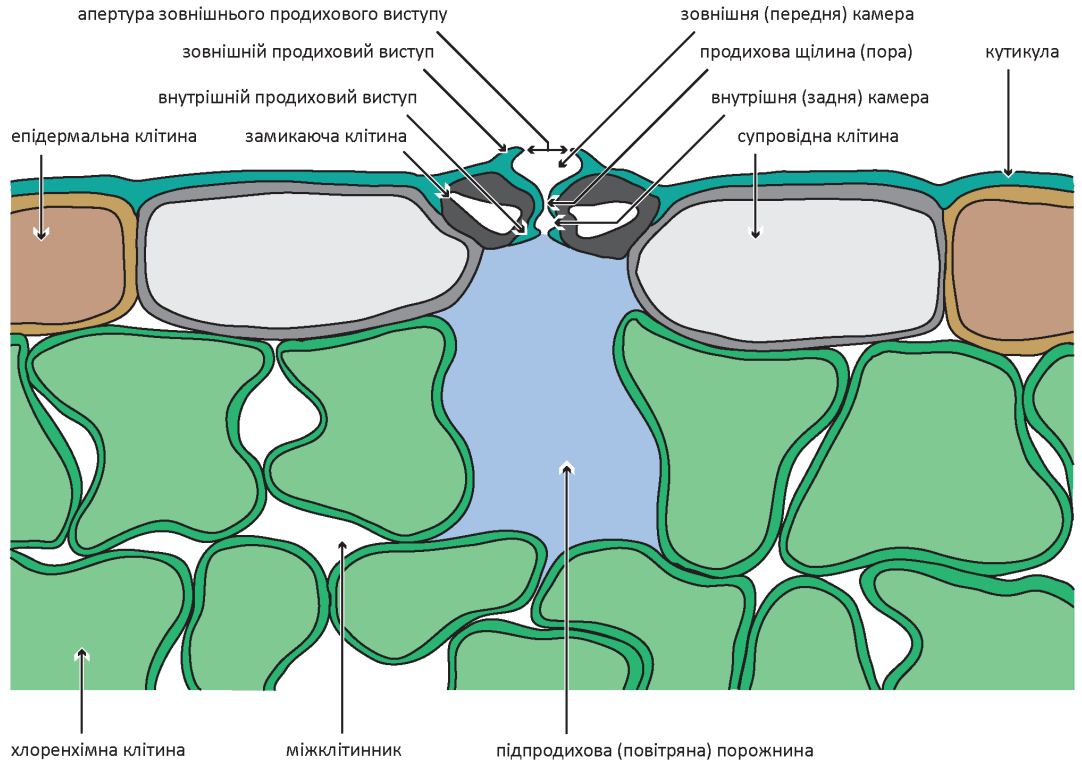
Продихи, хоча й можуть траплятися на інших частинах рослини, проте переважно найчисленніші на листках. Саме тому більшість досліджень продихів, які загалом називають **стоматографією**, стосуються саме листка. Онтогенетичні і структурні типи, а також характер розташування продихових апаратів часто є важливими діагностичними ознаками таксонів. Для вирішення таксономічних завдань використовують не лише описові, але також метричні й меристичні дослідження продихів.

Розрізняють три основні типи листків за характером розташування продихів: а) **гіпостоматичні** – продихи є виключно на абаксіальній поверхні; б) **епістоматичні** – продихи є виключно на адаксіальній поверхні; в) **амфістоматичні** – продихи є на всіх (зазвичай двох) поверхнях листка.

Рис. 224. Будова продихового апарату за Wilkinson (1979) зі змінами: **А** – вигляд поверхні; **Б** – у поперечному перерізі. ▸


супровідна клітина
замикаюча клітина
зовнішній продиховий виступ
апертура зовнішнього продихового виступу
продихова щілина (пора)
поральна стінка замикаючої клітини
епідермальна стінка замикаючої клітини
радіальна стінка супровідної клітини
тангентальна стінка супровідної клітини

А


апертура зовнішнього продихового виступу
зовнішній продиховий виступ
внутрішній продиховий виступ
епідермальна клітина
замикаюча клітина
зовнішня (передня) камера
продихова щілина (пора)
внутрішня (задня) камера
супровідна клітина
кутикула
хлоренхімна клітина
міжклітинник
підпродихова (повітряна) порожнина

Б

261. Онтогенетична класифікація продихових апаратів

Продихи розвиваються з **протодермальних клітин продихів**, які тривалий час зберігають меристематичну активність і називаються **продиховими меристемоїдами**. Продихові меристемоїди можна спостерігати на епідермі молодого листка у вигляді дрібних клітин із темнішим цитоплазматичним вмістом.

Встановлено, що **супровідні клітини продихів** за походженням бувають трьох основних типів (Fryns-Claessens & Van Cotthem 1973): а) **агенні** – розвиваються з прилеглих клітин (до протодермальної клітини продиху), що не змінюють свого положення і не діляться; б) **перигенні** – формуються внаслідок поділу прилеглих клітини, які, окрім того, можуть зміщуватися до моменту, коли меристемоїд розділиться на дві замикаючі; в) **мезогенні** – формуються безпосередньо з меристемоїда до того, як він розділиться на дві замикаючі.

Відповідно до цього, було встановлено кілька основних напрямків, за якими може відбуватися розвиток продихового апарату (**онтогенетична класифікація**) (Stevens & Martin 1978; Baranova 1987; Rasmussen 1981; Hejnowicz 2012):

1. **Аперигенний** – замикаючі клітини розвиваються з меристемоїда, а супровідні не розвиваються взагалі (тобто формується аномоцитний продих);

2. **Перигенний** – замикаючі клітини розвиваються з меристемоїда, а супровідні – із прилеглих протодермальних клітин:

а) **агенний** – продих оточений виключно агенними супровідними клітинами;

б) **геміперигенний** – продих оточений агенними й перигенними супровідними клітинами;

в) **еуперигенний** – продих оточений виключно перигенними супровідними клітинами;

3. **Мезоперигенний** – замикаючі та частина супровідних клітин розвиваються з меристемоїда, а решта супровідних клітин – із прилеглих клітин:

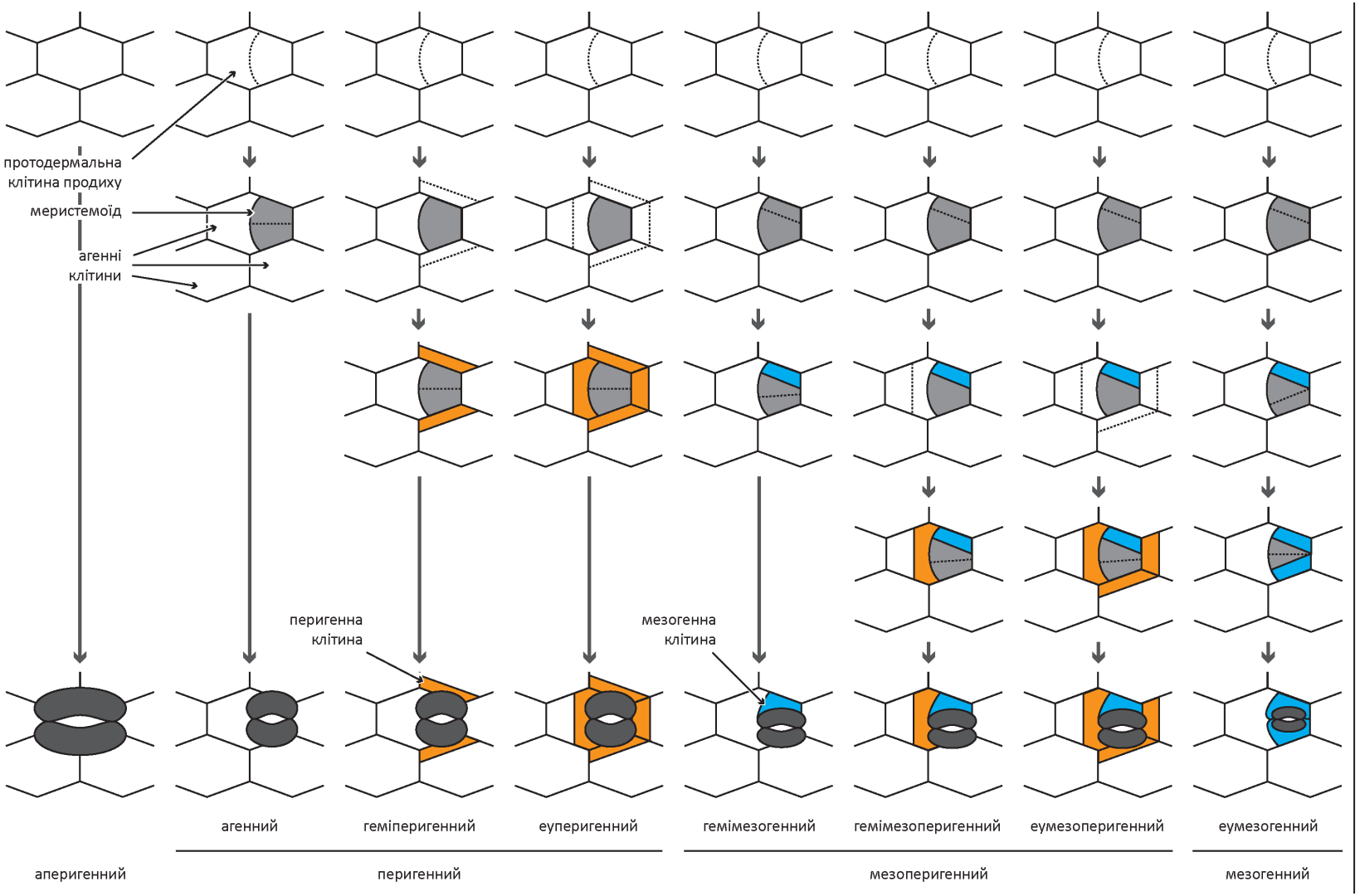
а) **гемімезогенний** – продих оточений агенними і мезогенними супровідними клітинами;

б) **гемімезоперигенний** – продих оточений агенними, перигенними та мезогенними супровідними клітинами;

в) **еумезоперигенний** – продих оточений перигенними й мезогенними супровідними клітинами;

4. **Мезогенний** (**еумезогенний**) – замикаючі і всі супровідні клітини розвиваються з продихового меристемоїда (продих оточений виключно мезогенними клітинами).

Рис. 225. Онтогенетична класифікація й етапи формування продихів за Rasmussen (1981) зі змінами. ▸


протодермальна клітина продиху
меристемоїд
агенні клітини
перигенна клітина
мезогенна клітина
агенний
геміперигенний
еуперигенний
гемімезогенний
гемімезоперигенний
еумезоперигенний
еумезогенний
аперигенний
перигенний
мезоперигенний
мезогенний

262. Морфологічна класифікація продихових апаратів

Metcalfe & Chalk (1950) виокремили чотири основні типи продихових апаратів за характером розташування супровідних клітин (**морфологічна класифікація**):

а) **аномоцитний** – продих не має супровідних клітин і оточений так званими прилеглими епідермальними клітинами, що не відрізняються від решти епідермальних;

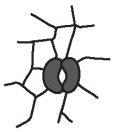
б) **анізоцитний** – продих оточений трьома супровідними клітинами, одна з яких суттєво менша за інші дві;

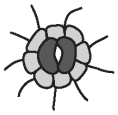
в) **діацитний** – продих оточений двома супровідними клітинами, перпендикулярними до осі продиху;

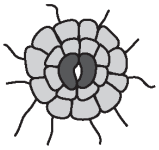
г) **парацитний** – продих оточений двома супровідними клітинами, паралельними до осі продиха.

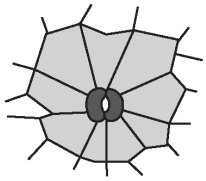
Згодом ці базові типи було доповнено низкою нових типів і підтипів, завдяки чому можна говорити про існування щонайменше 32 структурні типи продихів, серед яких: аномоцитний, циклоцитний, амфіциклоцитний, актиноцитний, анізоцитний, амфіанізоцитний, діацитний, амфідіацитний, парацитний, амфіпарацитний, брахіпарацитний, амфібрахіпарацитний, геміпарацитний, паратетрацитний, амфіпаратетрацитний, брахіпаратетрацитний, амфібрахіпаратетрацитний, ставроцитний, аномотетрацитний, парагексацитний монополярний, парагексацитний диполярний, брахіпарагексацитний монополярний, брахіпарагексацитний диполярний, полоцитний, кополоцитний, аксілоцитний, коаксілоцитний, десмоцитний, перицитний, коперецитний, амфіперицитний та гіпоцитний (van Cotthem 1970; Dilcher 1974; Satce 1984; Baranova 1992).

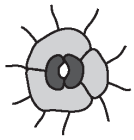
Рис. 226. Морфологічна класифікація продихів за Satce (1984) із доповненнями згідно з van Cotthem (1970). ▸


аномоцитний

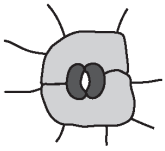

циклоцитний

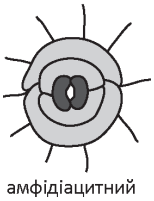

амфіциклоцитний


актиноцитний

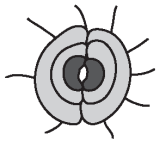

анізоцитний

амфіанізоцитний

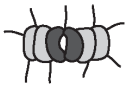

діацитний


амфідіацитний

парацитний


амфіпарацитний

брахіпарацитний


амфібрахіпарацитний

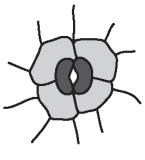
геміпарацитний

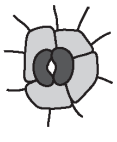
паратетрацитний

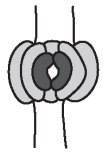
амфіпаратетрацитний

брахіпаратетрацитний

амфібрахіпаратетрацитний


ставроцитний


аномотетрацитний


парагексацитний-монополярний

парагексацитний-диполярний

брахіпарагексацитний-монополярний

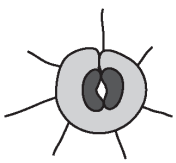
брахіпарагексацитний-диполярний

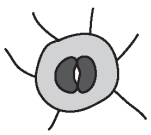
полоцитний

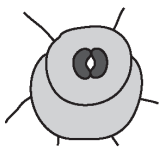
кополоцитний

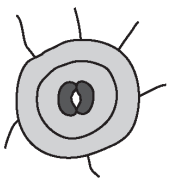
аксілоцитний

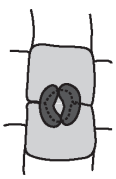
коаксілоцитний


десмоцитний


перицитний


коперицитний


амфіперицитний


гіпоцитний

263. Обрахунки продихів

Окрім **відносної площі** (*relative stomatal area, RSA*), яку вимірюють як відношення площі продихів до загальної площі епідерми, часто досліджують лінійні розміри продихів (довжину, ширину, а також відношення довжини до ширини).

Однак найважливішим показниками є **частота продихів** (*stomatal density, SD*) – кількість продихів на одиницю площі (зазвичай на 1 мм^2) та **продиховий індекс** (*stomatal index, SI*) – відношення кількості продихів до загальної кількості клітин епідерми. Продиховий індекс запровадив Salisbury (1927).

Частота подихів зростає в акропетальному напрямку пагона (на верхніх молодих листках продихів значно більше відносно одиниці площі) та може сильно відрізнятися в різних ділянках одного органа (зокрема, листкової пластинки). Окрім того, розміри, кількість і частота продихів сильно варіюють залежно від екологічних умов, що дає змогу ефективно застосовувати ці параметри у фізіологічних та екологічних дослідженнях, проте обмежує їх використання під час таксономічних дослідженнях.

Натомість, продиховий індекс проявляє вражаючу стабільність, що дає змогу ефективно використовувати його в таксономії проблемних груп. Зокрема, Rowson (1943a, 1943b; 1946) сформулював **основні постулати продихового індексу**: а) продиховий індекс майже не відрізняється на різних ділянках у межах однієї поверхні листка; б) продиховий індекс не залежить від віку, розмірів та умов зростання рослини; в) продиховий індекс однаковий (!) для різновидів одного виду; г) продихові індекси зазвичай відрізняються (!) у різних видів одного роду; д) продиховий індекс стабільніший на абаксіальній поверхні листка і більш варіабельний на адаксіальній (за винятком уніфаціальних та еквіфаціальних листків). Звісно, що ці постулати справджуються не завжди, але притаманні більшості груп покритонасінних.

Обрахунки здійснюють або безпосередньо під мікроскопом за допомогою об'єктив-мікрометра або предмет-мікрометра, у спеціальному програмному забезпечені на підключеному до мікроскопа комп'ютері, або ж спочатку роблять калібровані зображення за допомогою фотонасадки (достатньо один раз при визначеному збільшенні сфотографувати предмет-мікрометр і згодом відкалібрувати решту зображень), які пізніше аналізують у спеціалізованих програмах (наприклад, у безкоштовній програмі аналізу зображень із відкритим кодом **ImageJ** (http://imagej.nih.gov/ij/) або ж похідній, більш спеціалізованій програмі **Fiji** (http://fiji.sc/Fiji)).

$$SI = \frac{SD}{SD + ED} \times 100\%$$

або

$$SI = \frac{SN}{SN + EN} \times 100\%$$

де:

SI – продиховий індекс
SD – частота продихів
SN – число продихів (у полі зору)
ED – частота інших клітин епідерми
EN – число інших клітин епідерми (у полі зору)

Табл. 51. Формули для обрахунку продихового індексу.

264. Нодальна анатомія

Особливим напрямком **васкулярної анатомії** (вивчає структуру й організацію провідної системи) є **нодальна анатомія**, яка вивчає організацію провідної системи саме вузла. При цьому нодальна анатомія бере до уваги не лише структуру провідної системи безпосередньо у вузлі, а й у прилеглих до нього ділянках – міжвузлі та апендикулярному органі, завдяки чому часто говорять про так званий **васкулярний континуум стебло-вузол-листок** (*stem-node-leaf vascular continuum*). Ключовими ознаками для нодальної анатомії є кількість провідних пучків, що входять у листок (**листкових слідів**), а також кількість паренхімних проміжків у стелі стебла над листковими слідами (**листкових проривів** або **лакун**).

Засади нодальної анатомії розробив Е. Сіннот (Sinnott 1914), який і виокремив три **основні типи вузлів за кількістю листкових проривів** – **одно-**, **три-** та **багатолакунний**.

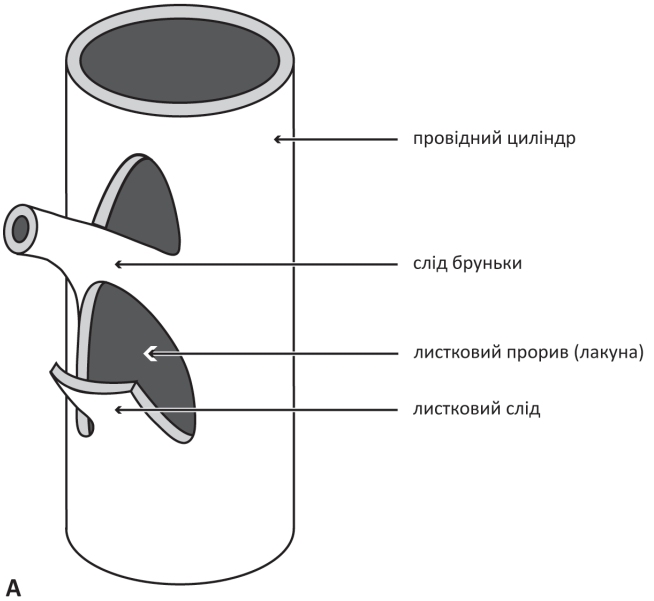
Згодом Pant & Mehra (1964) доповнили ці типи ще одним – **алакунним** (лакуни при відходженні листкових слідів не утворюються).

Ідеї Сіннота швидко знайшли відгук серед дослідників (Canright 1955; Bailey 1956; Carlquist 1961; Sugiyama 1979), і базову класифікацію вузлів було доповнено відомостями про кількість листкових слідів, що формують вузол. Почали говорити про вузол у більш широкому розумінні – як васкулярний континуум стебло-вузол-листок.

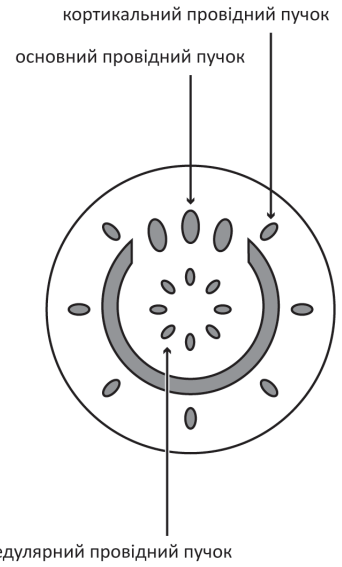
Кількість і співвідношення листкових слідів та лакун було запропоновано записувати у вигляді **формули вузла** (чисельного відношення загальної кількості слідів до кількості лакун). Наприклад, однолакунний однопучковий вузол слід записувати як 1:1, однолакунний трипучковий – як 3:1, трилакунний трипучковий – як 3:3. Комбінований тип інервації вузла з однією центральною трьохпучковою лакуною і двома латеральними однопучковими лакунами можна назвати п'ятипучковим трилакунним або ж записати як 1:1+2:1+1:1 (або спрощено – 4:3). На сьогодні описано чимало різних типів васкуляризації вузлів.

Листкові сліди можуть відходити від провідного циліндра стебла безпосередньо навпроти листка (**медіанні пучки**) або збоку і деякий час зміщуватися в напрямку листка в кортексі стебла (**латеральні пучки**). При цьому лівий латеральний листковий слід прийнято називати **катодним**, а правий – **анодним**.

Рис. 227. Будова провідної системи вузла: **А** – будова однолакунного однопучкового вузла за Evert (2006) зі змінами; **Б** – основні типи провідних пучків за положенням; **В** – приклади деяких типів іннервації вузлів. ▸

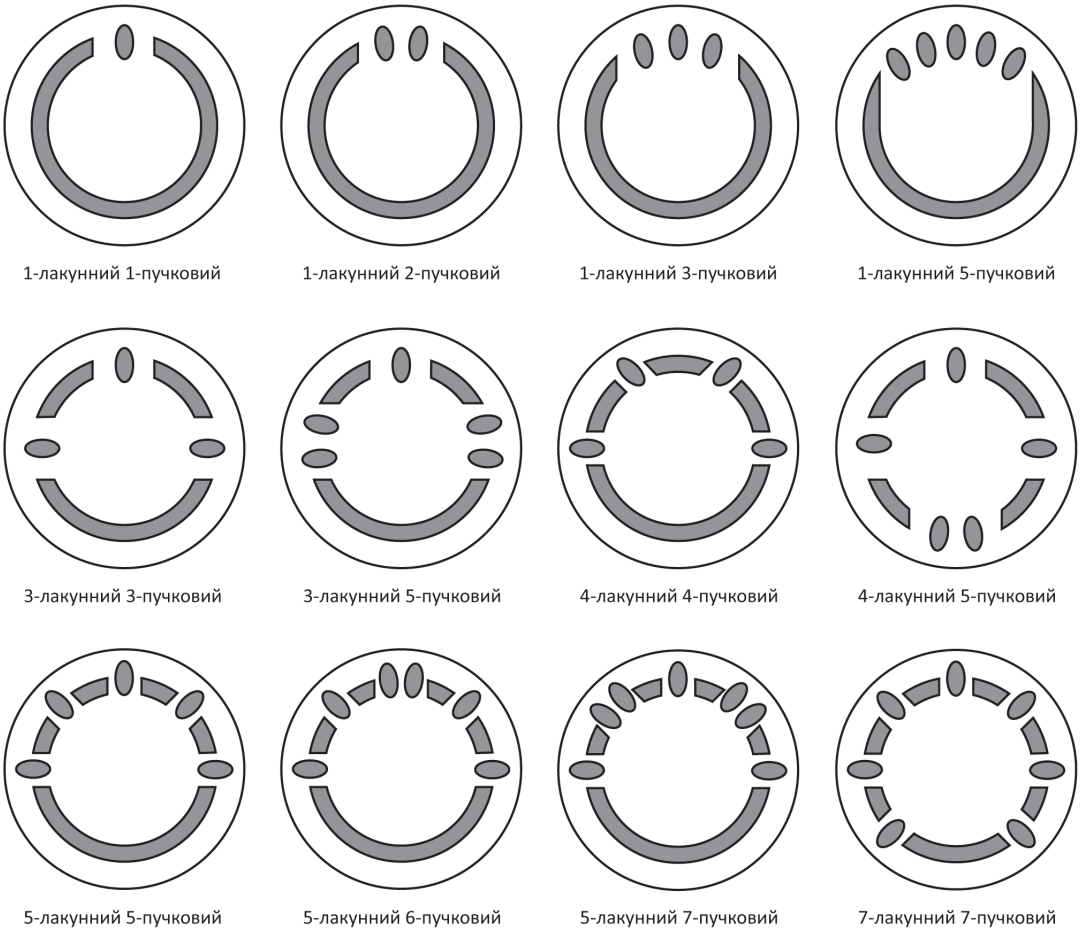

провідний циліндр
слід бруньки
листковий прорив (лакуна)
листковий слід

А


кортикальний провідний пучок
основний провідний пучок
медулярний провідний пучок

Б

В


1-лакунний 1-пучковий
1-лакунний 2-пучковий
1-лакунний 3-пучковий
1-лакунний 5-пучковий
3-лакунний 3-пучковий
3-лакунний 5-пучковий
4-лакунний 4-пучковий
4-лакунний 5-пучковий
5-лакунний 5-пучковий
5-лакунний 6-пучковий
5-лакунний 7-пучковий
7-лакунний 7-пучковий

265. Структура провідної системи черешка

Ще одним важливим напрямком досліджень, що має безпосереднє таксономічне значення, є організація провідної системи черешка. Вона залежить від типу вузла, на підставі чого було запропоновано наступну **класифікацію типів васкуляризації черешка** покритонасінних (Howard 1962, 1979):

I. Вузол 1:1, листковий слід один, плоский, дещо загнутий або U-подібний:

1. Слід продовжується вільно (I a-c):

а) без формування бічних слідів (I, a);

б) із формуванням бічних слідів (I b);

в) спочатку розпадається навпіл, а потім знову об'єднується (I c);

2. Слід формує незамкнуте або замкнуте кільце (I d-g):

а) кільце незамкнуте, з вираженими термінальними слідами (I d);

б) кільце незамкнуте, з вираженими латеральними слідами (I e);

в) кільце незамкнуте, без додаткових слідів (I f);

г) кільце замкнуте, без додаткових слідів (I g);

3. Слід рогоподібно закручується (I h-j):

а) кінці сліду закручуються й розпадаються на окремі сліди (I h);

б) кінці сліду закручуються, допоки не формується суцільний циліндр, а кінці зливаються в медулярний тяж (I i);

в) кінці сліду закручуються та відщеплюються, після чого зливаються в термінальний тяж (I j);

II. Вузол ≥2:1, листкових слідів 2 або більше з однієї лакуни:

1. Сліди два (II a-b):

а) розпадаютьсяв черешку (II a);

б) розпадаються ще до входження у черешок, а згодом зливаються у спільну арку (II b);

2. Слідів три або більше (II c-e):

а) сліди вільні, розташовані у вигляді дуги (II c);

б) сліди зливаються в суцільну арку (II d);

в) сліди діляться і формують коло з вільних пучків (II e);

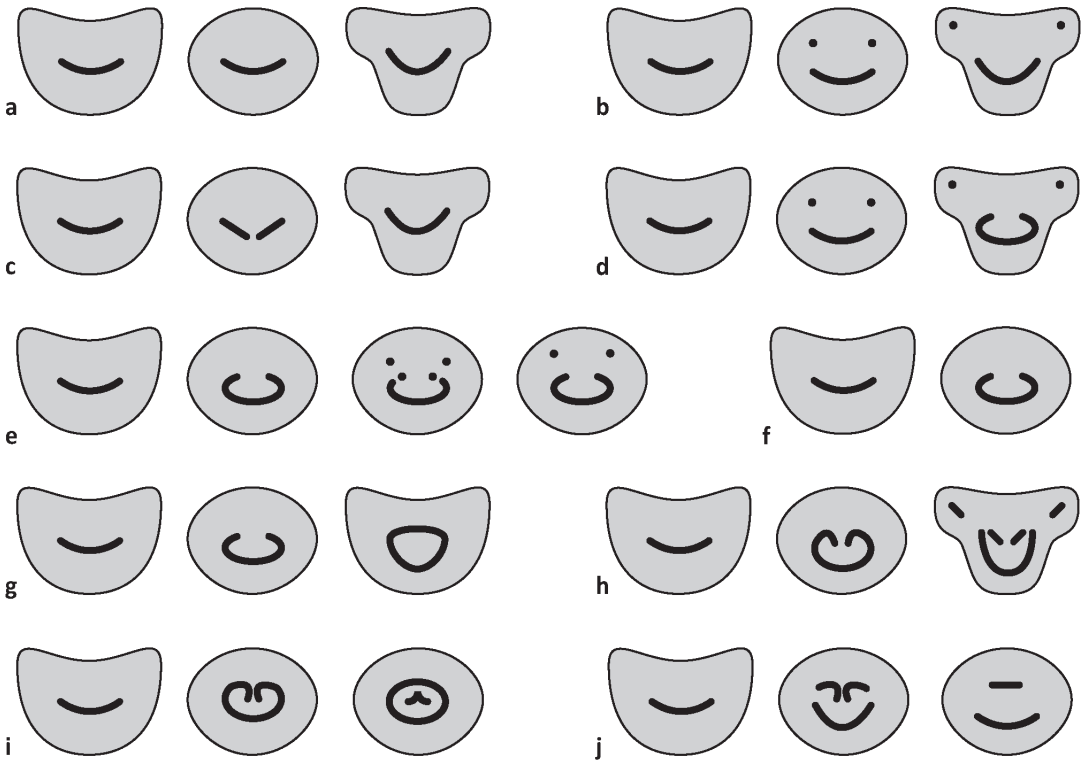


Рис. 228. Однолакунні типи васкуляризації черешка I (один пучок з одної лакуни) і II класів (два або більше пучків з однієї лакуни) за Howard (1979) зі змінами.

266. Структура провідної системи черешка (продовження)

III. Вузол 3:3, сліди вільні:

1. Три сліди незалежно продовжуються через весь черешок (III a);

2. Латеральні сліди діляться (III b-e):

а) формуючи по два пучки кожен, і, як наслідок, у черешку продовжується п'ять незалежних пучків (III b);

б) формуючи численні провідні пучки, розташовані U-подібно (III c);

в) формуючи кільце із численних пучків і групу медулярних пучків (III d);

г) формуючи кільце із численних пучків без групи медулярних пучків (III e);

3. Медіанний слід відщеплює два пучки, що займають латеральне положення, тобто формується 5-пучковий черешок (III f);

IV. Вузол 3:3, сліди зливаються в арку:

1. Сліди зливаються у суцільну дугу або арку (IV a);

2. Сліди зливаються у суцільну арку і додатково формують вільні дорзальні сліди (IV b);

3. Сліди зливаються у арку, кінці якої закручуються (IV c);

V. Вузол 3:3, сліди зливаються в кільце:

1. Сліди формують лише провідний циліндр (кільце на поперечному перерізі) (V a-b):

а) циліндр формується лише з основних пучків, медулярних пучків немає (V a);

б) циліндр формується за допомогою медулярних пучків, які займають дорзальне положення і зливаються з рештою пучків у суцільне кільце (V b);

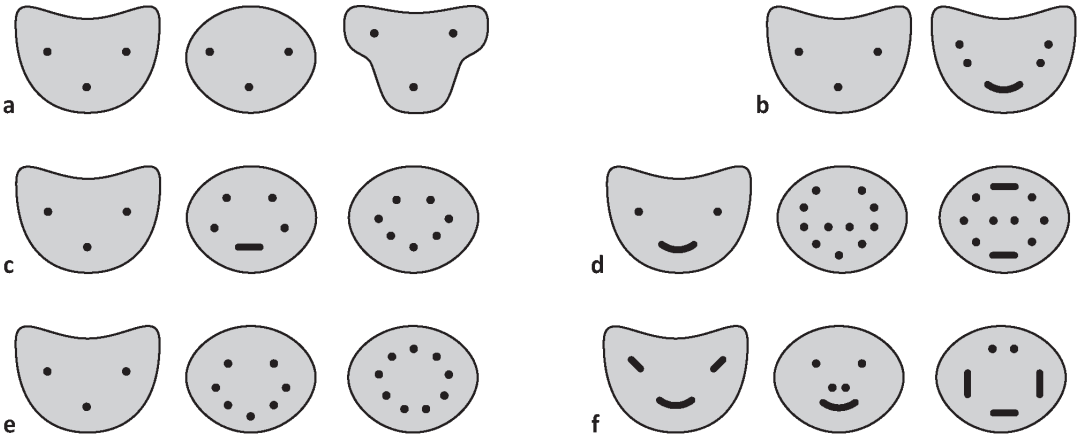
2. Сліди формують провідний циліндр та групи додаткових слідів (V c-e):

а) окрім циліндра формується один великий дорзальний слід (V c);

б) окрім циліндра формується дорзальна група з кількох дрібних провідних пучків (V d);

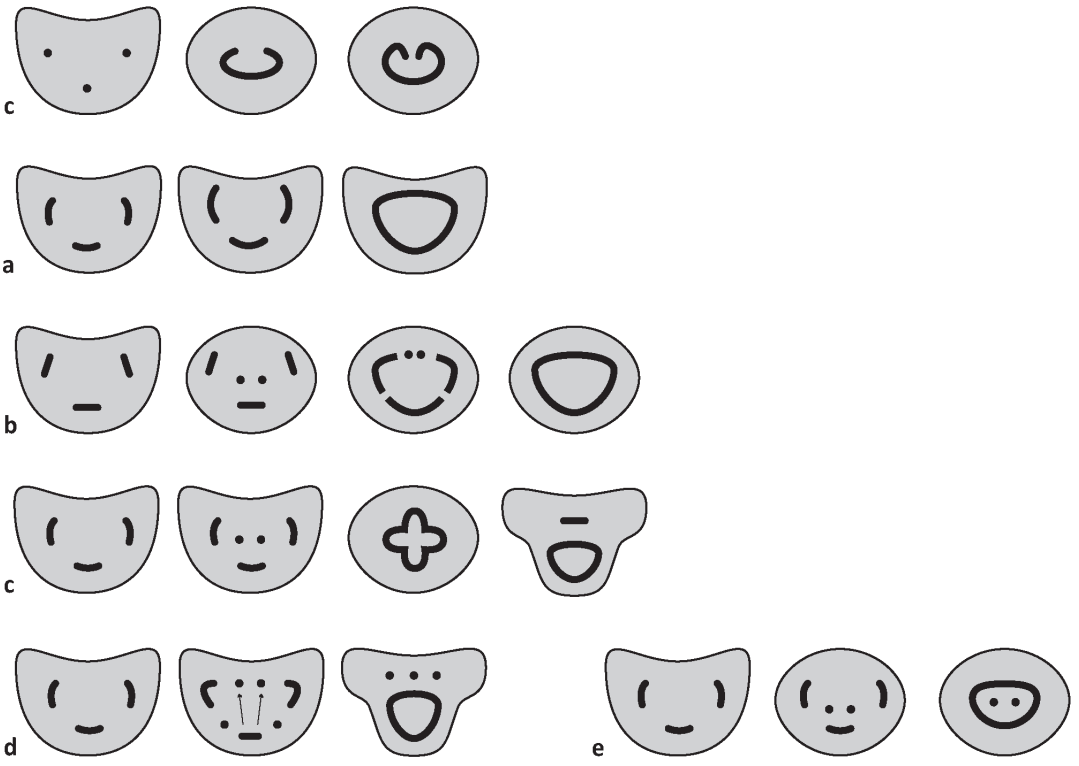
в) окрім циліндра формується медулярна група з вільних пучків (V e);

Рис. 229. Трилакунні трипучкові типи васкуляризації черешка III-V класів за Howard (1979) зі змінами. ▸



III

IV



V

267. Структура провідної системи черешка (закінчення)

VI. Вузол 3:3, сліди зливаються в більш складні структури:

1. Сліди внаслідок злиття й подальшої інвагінації формують відкрите або закрите кільце з групою медіальних пучків (VI a);

2. Сліди зливаються в замкнуте кільце, від якого відщеплюється менше кільце в медіальному напрямку (VI b);

3. Сліди зливаються в суцільне кільце, від якого відщеплюється менше кільце в дорзальному напрямку з можливим подальшим розпаданням основного кільця на дугу (VI c);

4. Сліди формують полістелічну структуру (VI d):

а) провідна система черешка ускладнена наявністю провідних пучків пазушної бруньки (не проілюстровано);

б) провідна система черешка незалежна, формує кілька провідних кілець і груп пучків (VI d);

VII. Вузол ∞:∞, кількість слідів відповідає кількості лакун:

1. Сліди продовжуються незалежно (VII a-c):

а) незалежні сліди формують U-подібну структуру (VII a);

б) незалежні сліди формують кільцеву або більш складну структуру (VII b);

в) пучки шляхом анастомозів перегруповуються в радіально або концентрично організовану структуру (VII c);

2. Сліди зливаються (VII d-e):

а) в одне просте кільце (VII d);

б) у кільце та формують групу медіальних слідів (VII e).

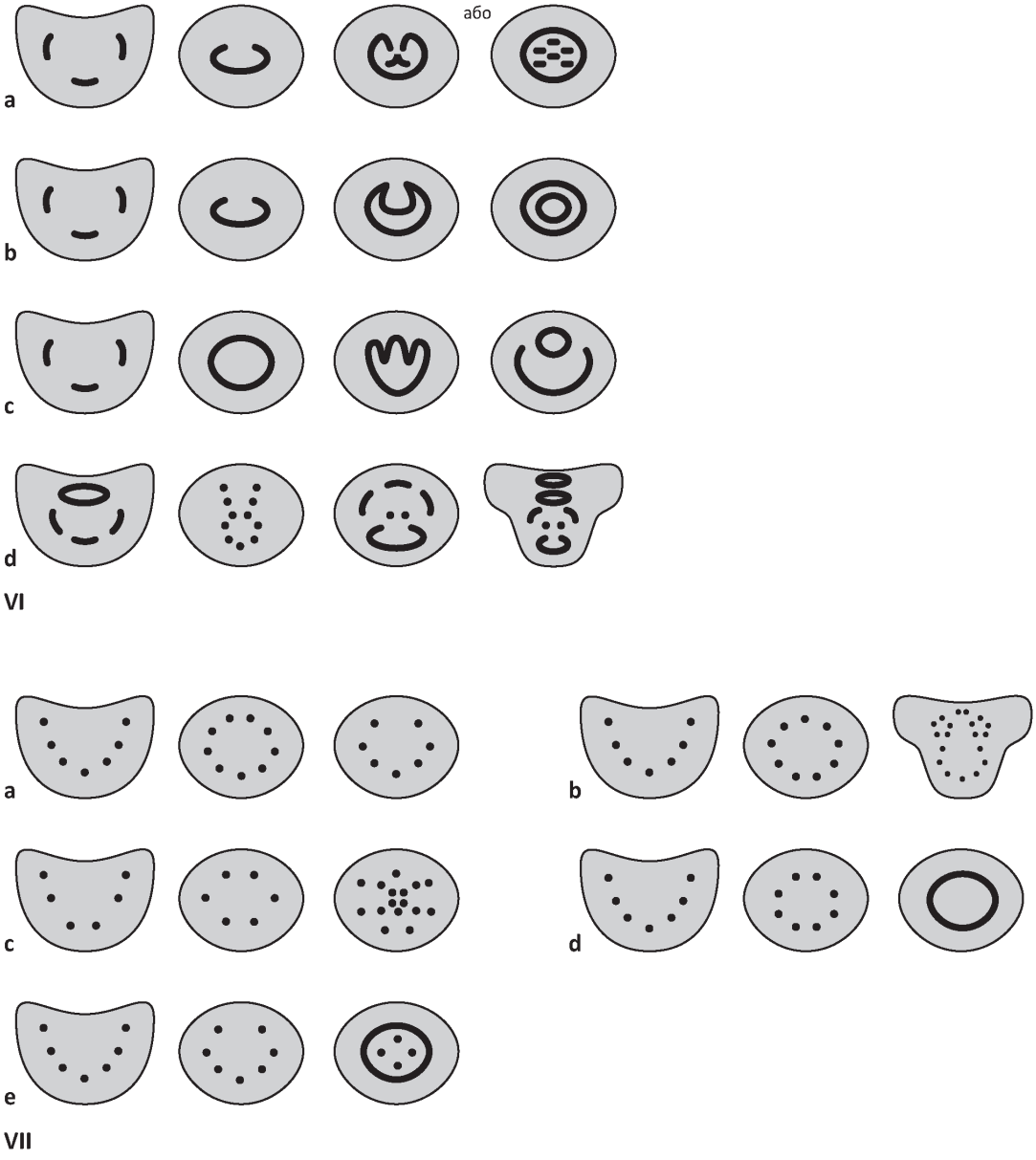


Рис. 230. Трилакунні трипучкові типи васкуляризації черешка VI класу та багатолакунні багатопучкові VII класу за HOWARD (1979) зі змінами.

268. Клітинні включення

Рослинні клітини можуть містити різноманітні включення, які інколи також використовують як таксономічні ознаки. За своєю природою включення можуть бути тимчасово вилученими з метаболізму й накопиченими речовинами, які згодом можуть бути повторно використані рослиною (наприклад, ліпідні краплі, крохмаль, білки), або ж кінцевими продуктами, що лише в рідкісних випадках включаються повторно в метаболізм (наприклад, кристали оксалату кальцію).

Найбільш поширеними клітинними включеннями є **крохмальні зерна** (α-1,4-глюкани). У стромі хлоропластів синтезуються та відкладаються зерна **первинного** (**асиміляційного**) **крохмалю**, які згодом розщеплюються і у вигляді моноцукрів транспортуються до амілопластів тих органів рослини, що не перебувають на світлі. В амілопластах накопичується **вторинний** (**запасний**) **крохмаль** у вигляді зерен, які мають один (**прості зерна**) або кілька незалежних (**складні зерна**) центрів формування (точок концентричного наростання). Існують також **напівскладні зерна**, які хоч і мають кілька першопочаткових центрів формування, проте відрізняються наявністю спільного зовнішнього шару або кількох шарів. Форма, розмір, кількість в одному амілопласті, а також тип крохмальних зерен часто є видоспецифічними ознаками.

Ліпідні краплі можуть траплятися в гіалоплазмі практично будь-яких живих клітин рослини, проте найбільше їх у насінинах та плодах. Ліпідні краплі є одними з основних запасних компонентів рослин. Зазвичай ліпідні краплі мають сферичну форму, за що їх часом називають **сферосомами**.

Білкові включення у вигляді аморфних або кристалічних структур можуть бути як в різних клітинах, так і в різних ділянках клітини. Найчастіше білкові відклади трапляються у ядрі, рідше – у гіалоплазмі, в ендоплазматичному ретикулюмі, стромі мітохондрій і пластид, а також у вакуолях. Найчастіше білки відкладаються у клітинах насінин у вигляді так званих **алейронових зерен** (**білкових тіл**).

Кристалічні включення найчастіше представлені оксалатом кальцію, карбонатом кальцію або ж силіцієм, які накопичуються виключно у вакуолях. Кристалічні включення можуть бути в кількох формах: а) у вигляді поодиноких ромбоедричних, тетраедричних або продовгастих **кристалів**; б) у вигляді **друз** – кулясто-шипастих структур, утворених зрослими численними дрібними кристалами; в) у вигляді **стилоїдів** – довгих голчастих поодиноких кристалів; г) у вигляді **рафід** – подовгастих скупчень зі зрослих поздовжньо тонких стилоїдів; д) у вигляді **кристалічного піску** – скупчення численних вільних дрібних кристалів, що заповнюють весь об'єм вакуолі.

Окрім того, карбонат кальцію може накопичуватися у вигляді так званих **цистолітів**, які часом наявні у спеціалізованих клітинах – **літоцистах**. Наявність, хімічна природа, а також форма кристалів цих включень здебільшого є видоспецифічними ознаками.

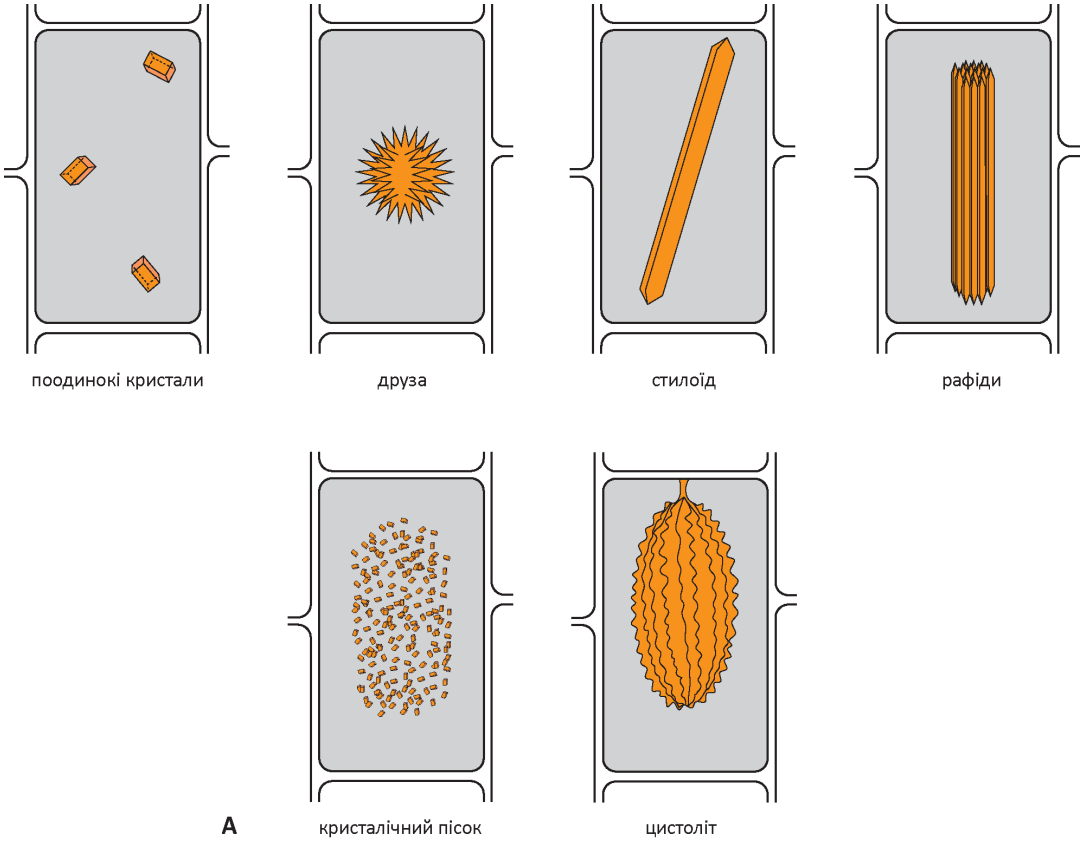


Рис. 231. Клітинні включення: **А** – типи кристалічних включень; **Б** – типи крохмальних зерен.

269. Вторинні метаболіти: алкалоїди

Біохімічні особливості рослин досліджують віддавна, проте лише наприкінці ХХ ст. їх почали інтенсивно застосовувати в таксономії рослин, що спричинило появу окремої галузі – **хемотаксономії**.

Вторинні метаболіти – це хімічні сполуки, що синтезуються ослиною, проте не беруть важливої участі в її рості, розвитку чи репродукції. Основною функцією, яку виконують вторинні метаболіти, є захист від хижаків та інфекційних уражень. Частково вони також виконують алелопатичну функцію (**алелопатія** – властивість організмів синтезувати й виділяти речовини, що пригнічують розвиток інших організмів), а інколи виступають у ролі атрактантів (приваблювачів) запилювачів. Вторинні метаболіти разом із ДНК і РНК на сьогодні є одними з найважливіших, з погляду таксономії, джерел інформації.

Основні групи вторинних метаболітів рослин:

1. **Алкалоїди** – група, що налічує близько 5000 азотовмісних сполук здебільшого гетероциклічної структури і з властивостями слабкого лугу (є і з властивостями слабкої кислоти). Алкалоїди є похідними амінокислот або ж мевалонової кислоти. Вони навіть у малих дозах проявляють високу фізіологічну активність в організмі тварин та людей, завдяки чому широко використовуються у медицині. Більшість алкалоїдів проявляють наркотичні властивості.

Алкалоїди поділяються на 5 **основних класів**:

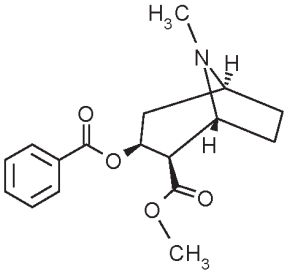
а) **металкалоїди** або **справжні алкалоїди** – похідні амінокислот, містять нітроген у гетероциклі (кокаїн, люпінін, папаверин, атропін, нікотин, морфін, берберин, коніїн, тропанові алкалоїди, бензилізоквінолінові алкалоїди);

б) **протоалкалоїди** – похідні амінокислот, містять нітроген у бічному ланцюзі (мескалін, колхіцин, тирамін, капсаіцин);

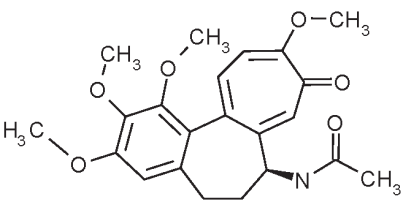
в) **поліамінні алкалоїди** – похідні спермідину або сперміну (лунарін, вербасценін);

г) **пептидні** й **циклопептидні алкалоїди** – група споріднених дрібних нециклічних або циклічних основ, складених із простих амінокислот (зізифін, діскарин, франганін, франгуланін);

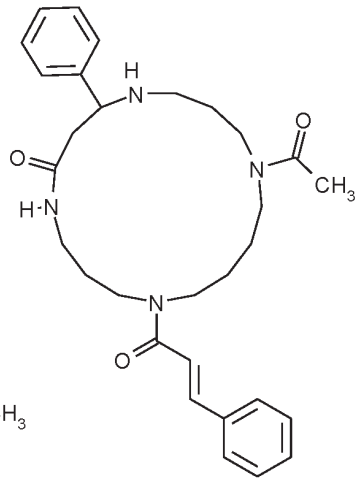
д) **псевдоалкалоїди** – терпеноподібні (аконітин, дельфінин, секологанін), стероїдоподібні (солянідин) або пуриноподібні (кофеїн) алкалоїдоподібні структури неамінокислотного походження. Секологанінподібні алкалоїди характерні лише для родин Apocynaceae Juss., Loganiaceae R. Br. ex Mart. та Rubiaceae Juss. Деякі тропанові алкалоїди трапляються лише в Solanaceae Juss. та Convolvulacea Juss. Бензилізоквінолінові алкалоїди трапляються у представників Magnoliales Juss. ex Bercht. et J. Presl, Laurales Juss. ex Bercht. et J. Presl, Ranunculales Juss. ex Bercht. et J. Presl та Nelumbonaceae A. Rich.



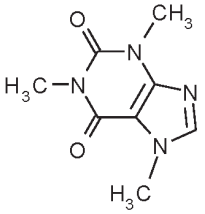
$C_{17}H_{21}NO_4$
кокаїн



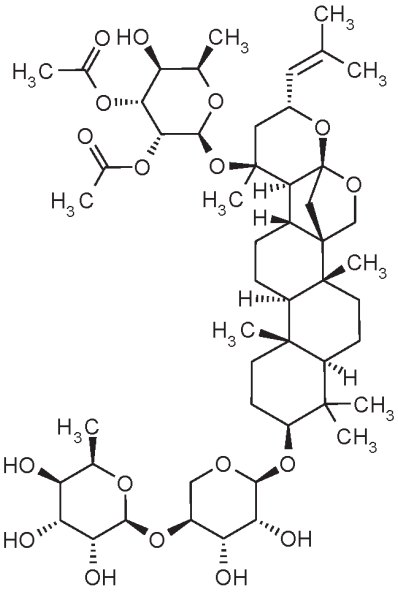
$C_{22}H_{25}NO_6$
колхіцин



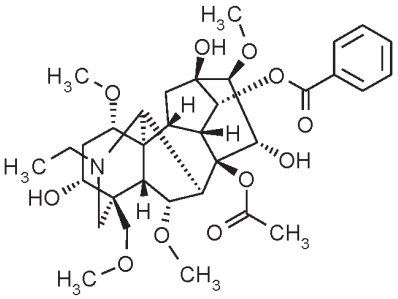
$C_{30}H_{40}N_4O_3$
вербасцеїн



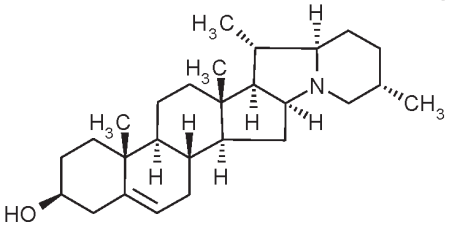
$C_8H_{10}N_4O_2$
кофеїн



$C_{51}H_{80}O_{18}$
зізифін



$C_{34}H_{47}NO_{11}$
аконітин



$C_{27}H_{43}NO$
солянідин

Рис. 232. Вторинні метаболіти рослин – алкалоїди (кокаїн, колхіцин, вербасцеїн, зізифін, аконітин, солянідин та кофеїн) згідно з http://www.chemspider.com/.

270. Вторинні метаболіти: пігменти, глюкозиноляти, цианогенні глікозиди, поліацетилени та флавоноїди

2. **Пігменти**:

а) **беталаїни** – клас жовтих та червоних індолпохідних пігментів, характерних для більшості Caryophyllales Juss. ex Bercht. et J. Presl (за винятком Caryophyllaceae Juss. та Molluginaceae Bartl.).

б) **антоціани** – клас червоних, пурпурних або синіх пігментів, похідних фенілпропаноїдів, які є в більшості рослин.

Беталаїни й антоціани ніколи не представлені водночас в одного виду.

3. **Глюкозиноляти** (**глюкозиди гірчичної олії**) – похідні глюкози та амінокислоти, що містять сірку й азот, обумовлюють пекучі властивості рослин (наприклад, у гірчиці). Наявність глюкозинолятів є синапоморфною ознакою порядку Brassicales Bromhead. Окрім того, їх виявлено лише у *Drypetes* Vahl. (Euphorbiaceae Juss.).

4. **Цианогенні глікозиди** – група захисних глікозидів, у яких **аглікон** (функціональна група) представлена цианідною групою і з'єднана з **гліконом** (цукровою групою) за допомогою особливих глікозидних зв'язків. Ціаногенні глікозиди зберігаються у вакуолі, проте під час ушкодження рослини вони вивільняються в гіалоплазму, де під дією ферментів розщеплюються до **синильної кислоти** (гідроген цианід, HCN). Це явище має назву **цианогенезис**.

Відомо декілька класів цианогенних глікозидів, однак лише клас циклопентеноїдних цианогенних глікозидів окреслює порівняно невелику групу рослин – родини Flacourtiaceae Rich. ex DC., Passifloraceae Juss. ex Roussel, Turneraceae Kunth ex DC. та Malesherbiaceae D. Don.

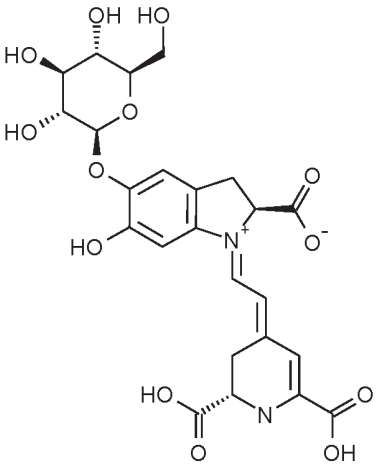
5. **Поліацетилени** – велика група полімерних безазотних сполук, утворених шляхом сполучення ацетатних груп та жирних кислот. Поліацетилени характерні низці споріднених родин – Asteraceae Bercht. et J. Presl, Apiaceae Lindl. (включаючи Araliaceae Juss.), Pittosporaceae R. Br., Campanulaceae Juss., Goodeniaceae R. Br. та Caprifoliaceae Juss. Серед них група фалкарінонових поліацетиленів ще більш специфічна і характеризує лише родини Apiaceae (включно з Araliaceae) та Pittosporaceae.

6. **Флавоноїди** – фенольні сполуки, складені з двох фенільних кілець та одного гетероциклічного кільця (C6-C3-C6), беруть участь у захисті від травоїдних тварин, а також у регуляції транспорту ауксинів. Флавоноїди поділяють на:

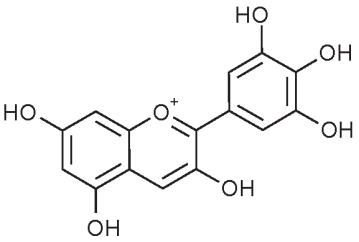
а) **біфлавоноїди** – власне флавоноїди, похідні 2-феніл-1,4-бензопірону;

б) **ізофлавоноїди** – похідні 3-феніл-1,4-бензопірону;

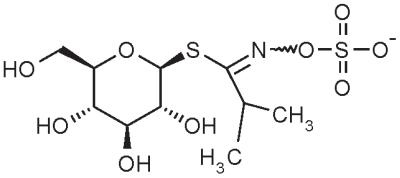
в) **неофлавоноїди** – похідні 4-феніл-1,2-бензопірону. Флавоноїди широко застосовують у хемотаксономії завдяки легкості їхнього екстрагування й ідентифікації. Використовують як для вирішення таксономії проблемних груп нижчих рівнів (наприклад, у межах роду), так і для філогенетичних досліджень вищих таксонів. Флавоноїди також підтвердили своє виняткове значення під час досліджень міжвидової гібридизації.



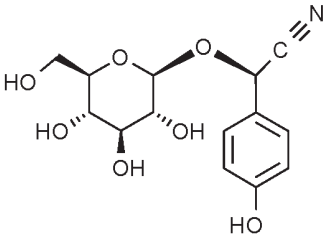
$C_{24}H_{26}N_2O_{13}$
бетанін



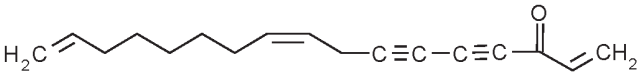
$C_{15}H_{11}O_7$
дельфінідин



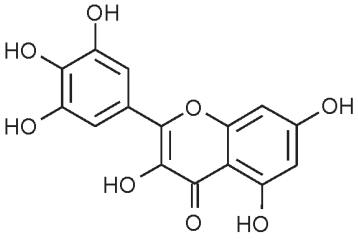
$C_{10}H_{18}NO_9S_2$
ізопропілглюкозинолят



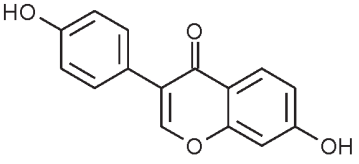
$C_{14}H_{17}NO_7$
таксіфилін



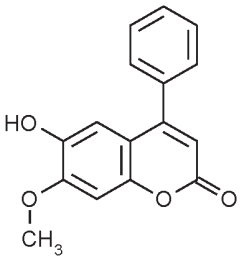
$C_{17}H_{20}O$
дегідрофалкарінон



$C_{15}H_{10}O_8$
мірицетин



$C_{15}H_{10}O_4$
даідзеїн



$C_{16}H_{12}O_4$
далбергіон

Рис. 233. Вторинні метаболіти рослин – беталаїновий пігмент (бетанін), антоціановий пігмент (дельфінідин), глюкозинолят (ізопропілглюкозинолят), цианогенний глікозид (таксіфилін), поліацетилен (дегідрофалкарінон), флавоноїди (біфлавоноїд – миріцетін, ізофлаваноїд – даідзеїн, та неофлавоноїд – далбергіон) згідно з http://www.chemspider.com/.

271. Вторинні метаболіти: терпеноїди

7. **Терпеноїди** (**ізопреноїди**) – велика група, представлена різноманітними сполуками, похідними терпенів. Вони формуються шляхом об'єднання **ізопренових ланок** (5С ізопентеноїд пірофосфатних одиниць) у **шляху мевалонової кислоти** (**MVA-шлях**) або в **безмевалоновому шляху** (**MEP/DOXP-шлях**).

Залежно від кількості ізопренових ланок терпеноїди поділяють на:

а) **гемітерпеноїди** – 1 ізопренова ланка (п'ять атомів вуглецю – 5С);

б) **монотерпеноїди** – 2 ізопренові ланки (10С);

в) **сесквітерпеноїди** – 3 ізопренові ланки (15С);

г) **дитерпеноїди** – 4 ізопренові ланки (20С);

д) **сестертерпеноїди** – 5 ізопренових ланок (25С);

е) **тритерпеноїди** – 6 ізопренових ланок (30С);

є) **тетратерпеноїди** – 8 ізопренових ланок (40С);

ж) **політерпеноїди** – понад 8 ізопренових ланок (>40С).

Терпеноїди відрізняються значною лабільністю, схильністю до циклізації, ізомеризації та полімеризації, що обумовлює їхнє різноманіття. Чимало терпеноїдів виступають у ролі первинних метаболітів, але частина може бути віднесена до вторинних метаболітів і має виняткове таксономічне значення.

Монотерпеноїди й сесквітерпеноїди – основні компоненти **ефірних олій** (концентрованих ароматних сумішей рідких гідрофобних летючих речовин), які характеризують такі родини, як Myrtaceae Juss., Rutaceae Juss., Lamiaceae Martinov, Verbenaceae J. St.-Hil., Asteraceae Bercht. et J. Presl, а також порядок Apiales Nakai.

Група тритерпен **сапонінів** властива родинам Apiaceae Lindl. та Pittosporaceae R. Br.

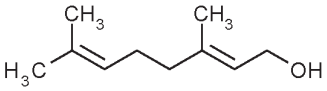
Групу сесквітерпен **лактонів** (сесквітерпеноїди з лактоновим кільцем) використовують для систематики в межах Asteraceae.

Деякі терпеноїди є видоспецифічними (наприклад, **бетулін** характерний лише для *Betula papyrifera* Marshall). Похідні тритерпеноїдів – **лімоноїди** (відрізняються заміщенням чотирьох вуглецівна фуранове кільце)–окреслюють родини Rutaceae і Meliaceae Juss.

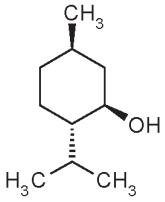
Квазіноїди (конденсовані тритерпеноїди з 18С, 19С, 20С, 22С або 25С) – властиві лише для Simaroubaceae DC.

Інші похідні, **карденоліди**, є високотоксичними серцезупиняючими глікозидами стероїдної природи, представленими в таких родинах як Ranunculaceae Juss., Euphorbiaceae Juss., Apocynaceae Juss., Liliaceae Juss. та Plantaginaceae Juss.

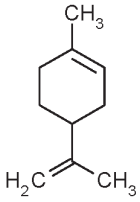
Ірідоїди – похідні монотерпеноїдів, зазвичай глікозиди, здебільшого представлені циклопентановим кільцем спареним із шестичленним оксигеновим гетероциклом. Ірідіоїди ефективно використовують у внутрішній таксономії клади астерид, зокрема, карбоциклічні ірідіоїди окреслюють Lamiales Bromhead.



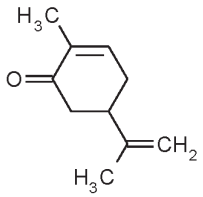
$C_{10}H_{18}O$
гераніол



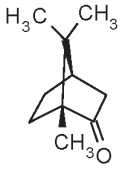
$C_{10}H_{20}O$
ментол



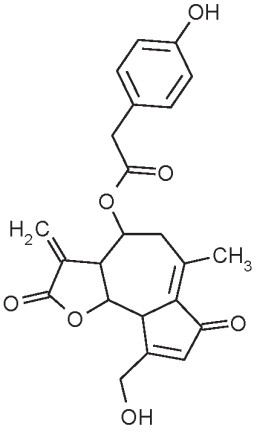
$C_{10}H_{16}$
лімонен



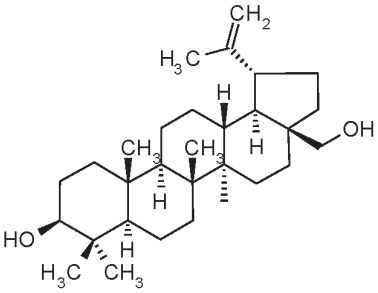
$C_{10}H_{14}O$
карвон



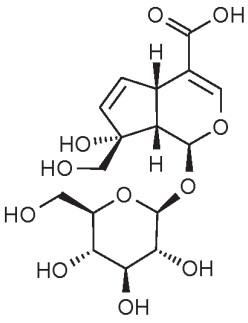
$C_{10}H_{16}O$
камфора



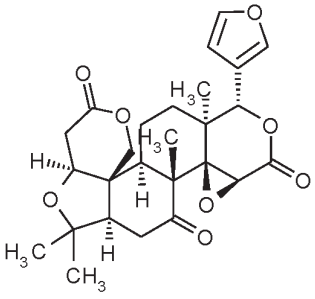
$C_{23}H_{22}O_7$
лактукопірцин



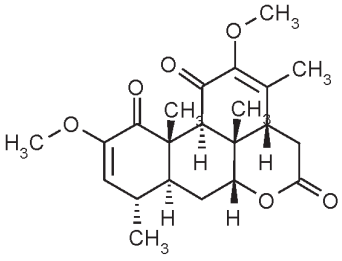
$C_{30}H_{50}O_2$
бетулін



$C_{16}H_{22}O_{11}$
монотропеїн



$C_{26}H_{30}O_8$
лімонін



$C_{22}H_{28}O_6$
кваззін

Рис. 234. Вторинні метаболіти рослин – монотерпеноїди та їхні похідні (гераніол, ментол, лімонен, карвон, камфора, монотропеїн), а також тритерпеноїди (лактукопірцин, бетулін, лімонін, кваззін) згідно з http://www.chemspider.com/.

Список цитованих джерел

Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.Б. 1990. *Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Т. 1.* Наука, Ленинград.

Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.Б. 1993. *Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Т. 2.* Наука, Санкт-Петербург.

Артюшенко З.Т., Федоров А.А. 1986. *Атлас по описательной морфологии высших растений: плод.* Наука, Ботанический ин-тут им. В.Л. Комарова, Ленинград.

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. *Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы.* Изд-во МГУ, Москва.

Бобров А.В., Меликян АП., Романов М.С. 2009. *Морфогенез плодов Magnoliophyta.* Либроком, Москва.

Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. 1978. *Ботаника. Анатомия и морфология растений.* Просвещение, Москва.

Грант В. 1984. *Видообразование у растений*. Мир, Москва.

Дідух Я.П. (ред.) 2000. *Екофлора України. Т. 1. Загальна частина. Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta.* Фітосоціоцентр, Київ.

Левина Р.Е. 1987. *Морфология и экология плодов.* Наука, Ленинград.

Мейен С.В. 1986. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой). *Журн. общ. биол.* **47 (3)**: 291–308.

Мейер К.И. 1922. Происхождение наземной растительности. Госиздат, Москва.

Мосякін С.Л., Тищенко О.В. 2010. Прагматична філогенетична класифікація спорових судинних рослин флори України. *Укр. ботан. журн*. **67 (6)**: 802–817.

Наугольных С.В. 2002. Гинкго – история в четверть миллиарда лет. *Природа* **12**: 62–71.

Наугольных С.В. 2012а. Особенности строения голосеменных класса войновскиевых. О спорных вопросах в изучении одной из самых своеобразных групп голосеменных растений, произраставших на Земле в конце палеозойской эры. *Постнаука (журнал).* http://postnauka.ru/longreads/467

Наугольных С.В. 2012в. Новый лагеностомовый птеридосперм *Serpentocarpus serpentae*, gen. et sp. n. из нижнекаменноугольных отложений Урала. *Новости палеонтологии и стратиграфии* **18**: 73–85.

Одінцова А.В. 2012. До питання про принципи класифікації синкарпних гінецеїв. *Mod. Phytomorphol.* **1**: 71–75.

Одінцова А.В. 2013. Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних. *Mod. Phytomorphol.* **4**: 317–318.

Одінцова А.В.. Ругузова Г.І. 2013. Особливості репродуктивних процесів у голонасінних. Розвиток гаметофітів, запилення та запліднення. *Studia Biologica* **7 (2)**: 217–238.

Прокудин Ю.Н. (ред.) 1987. *Определитель высших растений Украины.* Наук. думка, Киев.

Савиных Н.П. 2007. Модульная организация растений. В кн.: Жукова Л.А. (ред.), *Онтогенетический атлас растений. Т. 5*: 15–34. Изд-во МарГУ, Йошкар-Ола.

Савиных Н.П. 2013. Модульная организация цветковых растений и ее последствия. *Mod. Phytomorphol.* **3**: 139–145.

Савиных Н.П., Дегтерева О.П., Журавлева И.А., Чупракова Е.И., Шабалкина С.В. 2012. Структурная поливариантность растений с позиции модульной организации. *Mod. Phytomorphol.* **1**: 37–41.

Серебряков И.Г. 1962. *Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных.* Высшая школа, Москва.

Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. В кн.: Лавренко Е.М. (ред.), *Полевая геоботаника. Т. 3.* Издательство АН СССР, Москва – Ленинград.

Серебрякова Т.И. 1974. Жизненные формы растений. В кн.: Тахтаджян А.Л. (ред.), *Жизнь растений. Введение. Бактерии и актиномицеты. Т. 1*: 87–98. Знание, Москва – Ленинград.

Серебрякова Т.И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования. *Бюл. МОИП, Отд. биол.* **82 (5)**: 112–128.

Серебрякова Т.И. 1980. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений. *Бюл. МОИП, Отд. биол.* **85 (6)**: 75–86.

Серебрякова Т.И. 1981. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. В кн.: Вещикова Т.В., Гатцук Л.Е., Серебрякова Т.И. (ред.), *Жизненные формы: структура, спектры и эволюция*: 161–178. Наука, Москва.

Серебрякова Т.И. 1987. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав. В сб.: Серебрякова Т.И. (ред.), *Морфогенез и ритм развития высших растений*: 3–19. изд-во МГУ, Москва.

Соколов Д.Д., Тимонин А.К. 2007. Морфологические и молекулярно-генетические данные о происхождении цветка: на пути к синтезу. *Журн. общ. биол.* **68 (2)**: 83–97.

Тахтаджян А.Л. 1942. Структурные типы гинецея и плацентация семязачатков. *Изв. Арм. филиала АН СССР.* **3-4 (17–18)**: 91–112.

Тахтаджян А.Л. 1948. *Морфологическая эволюция покрытосеменных.* Изд-во Московского об-ва испытателей природы, Москва.

Тахтаджян А.Л. 1954. *Происхождение покрытосеменных растений.* Советская наука, Москва.

Тахтаджян А.Л. 1964. *Основы эволюционной морфологии покрытосеменных.* Наука, Москва – Ленинград.

Тахтаджян А.Л. 1966. *Система и филогения цветковых растений.* Наука, Москва – Ленинград.

Тахтаджян А.Л. 1978a. *Флористические области Земли.* Наука, Ленинград.

Тахтаджян А.Л. (ред.) 1978b. *Жизнь растений. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения.* Просвещение, Москва.

Тахтаджян А.Л. 1980. Плодолистики, или карпелли. В кн.: Тахтаджян А.Л. (ред.), *Жизнь растений.* **Т. 5, Ч. 1**: 31–33. Просвещение, Москва.

Тахтаджян А.Л. 1987. *Система магнолиофитов.* Наука, Ленинград.

Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. 2009. *Ботаника в 4 т. Т. 4. Кн. 2. Систематика высших растений.* Академия, Москва.

Тимонин А.К., Филин В.Р. 2009. *Ботаника в 4 т. Т. 4. Кн. 1. Систематика высших растений.* Академия, Москва.

Федоров А.А. (ред.) 1969. *Хромосомные числа цветковых растений.* Наука, Ленинград.

Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. 1962. *Атлас по описательной морфологии высших растений: стебель и корень.* Ботанический ин-тут им. В.Л.Комарова, Москва – Ленинград.

Шамров И.И. 2010. Особенности формирования синкарпного гинецея у некоторых однодольных растений. *Ботан. журн.* **95 (8)**: 1041–1070.

Шамров И.И. 2012. Типы гинецея покрытосеменных растений: терминология и проблемы интерпретации. *Ботан. журн.* **97 (4):** 417–451.

Шамров И.И. 2013. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений. *Ботан. журн.* **98 (5)**: 568–595.

Шипунов А.Б. 2003. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов. *Журн. общ. биол.* **64 (6)**: 499–507.

Шипунов А.Б. 2014. *Система цветковых растений [Электроный ресурс].* http://ashipunov.info/shipunov/ang/ang-ru.htm

Adanson M. 1763. *Familles des plantes par M. Adanson.* Chez Vincent, Paris.

APG 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Mo Bot. Gard.* **85 (4)**: 531–553. doi: 10.2307/2992015. JSTOR: 2992015.

APG 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* **141 (4)**: 399–436. doi: 10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x.

APG 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161 (2)**: 105–121. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x

Arber E.A.N., Parkin J. 1907. On the origin of the angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* **38**: 29–80.

Archangelsky S., Cuneo R. 1987. Feruglocladaceae, a new conifer family from the Permian of Gondwana. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **51 (1-3)**: 3–30.

Arnold C.A. 1947. *An introduction to paleobotany.* McGraw-Hill Book Company, Inc., New York.

Arnold C.A. 1948. Classification of Gymnosperms from the viewpoint of palaeobotany. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* **110**: 2–12.

Ash S.R. 1972. Late Triassic plants from the Chinle Formation in north-eastern Arizona. *Palaeontology* **15**: 598–618.

Aulenback K.R., LePage B.A. 1998. *Taxodium wallisii* sp. nov.: First occurrence of *Taxodium* from the Upper Cretaceous. *Int. J. Plant Sci.***159**: 367–390.

Bailey I.W. 1956. Nodal anatomy in retrospect. *J. Arnold Arboretrum.* **37**: 269–287.

Baldwin J.T. Jr., Speese B.M. 1957. *Phoradendron flavescens*: Chromosomes, seedlings, and hosts. *Am. J. Bot.* **44**: 136–140.

Baranova M.A. 1987. Historical development of the present classification of morphological types of stomata. *Bot. Rev.* **53 (1)**: 53–79.

Baranova M. 1992. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants. *Bot. Rev.* **58 (1)**: 49–99.

Barroso G.M., Morim M.P., Peixoto A.L., Ichaso C.L.F. 1999. *Frutos e sementes. Morfologia aplicada a sistemática de dicotiledôneas.* Editora UFV, Univesidade Federale de Viçosa, MG, Brasil.

Battaglia E. 1955. Chromosome morphology and terminology. *Caryologia* **8**: 179–187.

Bauhin C. 1596. *Phytopinax*. Per Sebastianum Henricpetri, Basileae.

Bauhin G. 1620. *Prodromus theatri botanici.* Typis Pauli Iacobi, Frankfurt.

Bauhin G. 1623. *Pinax theatri botanici, sive index in theophrasti dioscoridis, plinii et botanicorum qui a saeculo scripserunt opera.* Sumptibus & Typis Ludovici Regis, Basileae Helvet.

Baum D. 1992. Phylogenetic species concepts. *Trends Ecol. Evol.* **7 (1)**: 1–2.

Beck C.B. 1976. Current status of the Progymnospermopsida. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **21**: 5–23.

Becker B., Marin B. 2009. Streptophyte algae and the origin of embryophytes. *Ann. Bot.* **103 (7)**: 999–1004. doi: 10.1093/aob/mcp044, PMC 2707909, PMID 19273476

Bentham G., Hooker J.D. 1862-1883. *Genera plantarum: Ad exemplaria imprimis in Herberiis Kewensibus servata definita; Auctoribus G. Bentham et J.D. Hooker. Vol. 1-3.* A. Black, Hookerian Herbarium, Kew, Londini.

Bessey C.E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Mo Bot. Gard.* **2 (1/2)**: 109–164. doi: 10.2307/2990030. JSTOR 2990030

Billings F.H. 1932. Microsporogenesis in *Phoradendron*. *Ann. Bot.* **46**: 979–992.

Billings F.H. 1933. Development of embryo-sac in *Phoradendron*. *Ann. Bot.* **47**: 261–278.

Böhme S. 1988. Bromelienstudien. III. Vergleichende Untersuchungen zu Bau, Lage und systematischer Verwertbarkeit der Septalnektarien von Bromeliaceen. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* **62**: 1–154.

Bowe L.M., Coat C., dePamphilis C.W. 2000. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97 (8)**: 4092–4097. doi: 10.1073/pnas.97.8.4092. PMC: 18159. PMID: 10760278

Brongniart A. 1828. Essai d'une flore du grès bigarré. *Annales des sciences naturelles* **15**: 435–460, Pl. 20.

Canright J.E. 1955. The comparative morphology and relationships on the Magnoliaceae. IV. Wood and nodal anatomy. *J. Arnold Arb.* **36**: 119–140.

Cantino P.D. de Queiroz K. (eds) 2010. *International Code of Phylogenetic Nomenclature. Ver. 4.* http://www.ohio.edu/phylocode/

Cantino P.D., de Queiroz K. 2014. *International code of phylogenetic nomenclature. Ver. 4c.* http://www.ohio.edu/phylocode/art1-3.html

Cantino P.D., Doyle J.A., Graham S.W., Judd W.S., Olmstead R.G., Soltis D.E., Soltis P.S., Donoghue M.J. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* **56 (3)**: E1–E44.

Carlquist S. 1961. *Comparative plant anatomy*: 81–91. Holt Rinehart, N.Y.

Cave M.S. (ed.) 1958a. *Index to plant chromosome numbers for 1956.* California Botanical Society, Berkeley, CA, USA.

Cave M.S. (ed.) 1958b. *Index to plant chromosome numbers for 1957.* California Botanical Society, Berkeley, CA, USA.

Cave M.S. (ed.) 1959a. *Index to plant chromosome numbers. Supplement.* California Botanical Society, Berkeley, CA, USA.

Cave M.S. (ed.) 1959b. *Index to plant chromosome numbers for 1958.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1960. *Index to plant chromosome numbers for 1959.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1961. *Index to plant chromosome numbers for 1960.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1962. *Index to plant chromosome numbers for 1961.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1963. *Index to plant chromosome numbers for 1962.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1964. *Index to plant chromosome numbers for 1963.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cave M.S. (ed.) 1965. *Index to plant chromosome numbers for 1964.* University of North Carolina Press, Chapel Hill, NC, USA.

Cesalpino A. 1583. *De plantis libri XVI.* Apud Georgium Marescottum, Florentiae.

Chamberlain C.J. 1935. *Gymnosperms. Structure and evolution.* The University of Chicago Press, Chicago.

Charlesworth D. 2013. Plant sex chromosome evolution. *J. Exp. Bot.* **64 (2)**: 405–420. doi: 10.1093/jxb/ers322. PMID: 23125359

Chase M.W., Reveal J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161 (2)**: 122–127. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.01002.x

Chase M.W., Soltis D.E., Soltis P.S., Rudall P.J., Fay M.F., Hahn W.H., Sullivan S., Joseph J., Molvray M., Kores P.J., Givnish T.J., Sytsma K.J., Pires J.C. 2000. Higher-level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification. In: Wilson K., Morrison D. (eds), *Monocots: Systematics and evolution*: 3–16. CSIRO Press, Sydney.

Chaw S.M., Aharkikh A., Sung H.M., Lau T.C., Li W.H. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: Analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* **14 (1)**: 56–68. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025702. PMID: 9000754

Chen D., Chen H.W. 2013. Using the Köppen classification to quantify climate variation and change: An example for 1901–2010. *Env. Dev.* **6**: 69–79. doi: 10.1016/j.envdev.2013.03.007.

Christenhusz M.J.M., Schneider H. 2011. Corrections to Phytotaxa 19: Linear sequence of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* **28**: 50–52.

Christenhusz M.J.M., Zhang X.-C., Schneider H. 2011a. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* **19**: 7–54.

Christenhusz J.M.M., Reveal J.L., Martin F.G., Robert R.M., Chase W.M. 2011b. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa* **19**: 55–70.

Christenhusz J.M.M. 2013. Phylogenetic placement of the enigmatic fern genus *Dracoglossum*. Am. Fern J. **103 (2)**: 131–138. doi: http://dx.doi.org/10.1640/0002-8444-103.2.131

Coen E.S., Meyerowitz E.M. 1991. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353**: 31–37.

Cole T.C.H., Hilger H.H. 2014. *Tracheophyte phylogeny. Vascular plants – Systematics and characteristics. (poster).* http://www2.biologie.fu-berlin.de/sysbot/

Cook O.F. 1906. Factors of species-formation. *Science* **23 (587)**: 506–507. doi: 10.1126/science.23.587.506. PMID: 17789700

Cox B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *J. Biogeogr.* **28 (4)**: 511–523.

Cox C.J., Goffinet B., Shaw A.J., Wickett N.J., Boles S.B. 2010. Moss diversity: A molecular phylogenetic analysis of genera. *Phytotaxa* **9**: 175–195.

Crandall-Stotler B., Stotler R.E., Long D.G. 2009a. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: Goffinet B., Shaw A.J. (eds), *Bryophyte biology, 2nd ed.*: 1–54. Cambridge University Press, Cambridge.

Crandall-Stotler B., Stotler R.E., Long D.G. 2009b. Phylogeny and classification of the Marchantiophyta. *Edinb. J. Bot.* **66**: 155–198.

Crane P.R., Herendeen P., Friis E.M. 2004. Fossils and plant phylogeny. *Am. J. Bot.* **91 (10)**: 1683–1699. doi: 10.3732/ajb.91.10.1683, PMID: 21652317

Crane P.R., Upchurch G.R. Jr. 1987. *Drewria potomacensis* gen. et. sp. nov., an Early Cretaceous member of Gnetales from the Potomac Group of Virginia. *Am. J. Bot.* **74**: 1722–1736.

Cronquist A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York, NY.

Cronquist A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants.* New York Botanical Garden, New York, NY.

Cullen J. 1978. A preliminary survey of ptyxis (vernation) in the Angiosperms. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* **37 (1)**: 161–214.

Daghlian C.P., Taylor T.N. 1979. A new structurally preserved Pennsylvanian cordaitean pollen organ. *Am. J. Bot.* **66**: 290–300.

Dahlgren G. 1989. An updated Angiosperm classification. *Bot. J. Linn. Soc.* **100 (3)**: 197–203. doi: 10.1111/j.1095-8339.1989.tb01717.x.

Dahlgren R.M.T. 1975. A system of classification of angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Bot. Notiser* **128**: 119–147.

Dahlgren R.M.T. 1980. A revised system of classification of angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* **80 (2)**: 91–124. doi:10.1111/j.1095-8339.1980.tb01661.x.

Dahlgren R.M.T. 1983. General aspects of Angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic J. Bot.* **3**: 119–149. doi: 10.1111/j.1756-1051.1983.tb01448.x.

Dahlgren R.M.T., Clifford H.T., Yeo P.F. 1985. *The families of the Monocotyledons: Structure, evolution, and taxonomy.* Springer, Berlin.

Darlington P.J. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals.* J. Wiley & Sons, New York.

Darlington C.D., Janaki Amal E.K. 1945. *Chromosome atlas of cultivated plants.* George Allen & Unwin, London.

Darlington C.D., Wylie A.P. 1955. *Chromosome atlas of flowering plants.* George Allen & Unwin, London.

Darlington C.D., Wylie A.P. 1961. *Chromosome atlas of flowering plants.* Hafner, New York, NY, USA.

Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* John Murray, London.

Daumann E. 1970. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedentung. *Feddes Repert.* **80 (7-8)**: 463–590.

Davies E.H. 1985. The Anemiacean, Schizaeacean and related spores: An index to genera and species. *Canadian Technical Report of Hydrography and Ocean Sciences* **67**: 1–234.

Davis P.H., Heywood V.H. 1963. *Principles of angiosperm taxonomy.* University Press, Edinbergh.

Dawkins R. 1996. *The blind watchmaker.* W.W. Norton & Company, New York.

Dayrat B. 2004. Selecting a form of species names in the PhyloCode. In: Laurin M. (ed.), *Abstracts of the First International Phylogenetic Nomenclature Meeting, Paris, Mus´eum National d'Histoire Naturelle, July 6–9, 2004*: 3. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Dayrat B. 2005. Advantages of naming species under the PhyloCode: An example of how a new species of Discodorididae (*Mollusca, Gastropoda, Euthyneura, Nudibranchia, Doridina*) may be named. *Mar. Biol. Res.* **1**: 216–232.

Dayrat B., Cantino P.D., Clarke J.A., de Queiroz K. 2008. Species names in the PhyloCode: The approach adopted by the International Society for Phylogenetic Nomenclature. *Syst. Biol.* **57 (3)**: 507–514. doi: 10.1080/10635150802172176

Dayrat B., Gosliner T.M. 2005. Species names and metaphyly: A case study in Discodorididae (*Mollusca, Gastropoda, Euthyneura, Nudibranchia, Doridina*). *Zool. Scr.* **34**: 199–224.

Dayrat B., Schander C., Angielczyk K.D. 2004. Suggestions for a new species nomenclature. *Taxon* **53**: 485–491.

de Candólle A.P. 1813. *Théorie élémentaire de la botanique; Ou, exposition des prinicpes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux.* Chez Déterville, Paris.

de Candólle A.P. 1820. Essai élémentaire de Géographie botanique par A.P. de Candólle. *Dictionaire Des Sciences Naturelles* **18**: 359–422.

de Candólle A.P. 1844. *Théorie élémentaire de la botanique; Ou, exposition des prinicpes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux.* XII. Chez Déterville, Paris.

de Candólle A.P. 1824-1873. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive, Enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitarium, juxta methodi naturalis, normas digesta.* Sumptibus sociorum Treuttel et Würtz, Parisii.

de Jussieu A.L. 1759. *Antonii Laurentii de Jussieu Genera plantarum: Secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in horto regio Parisiensi exaratam, anno M.DCC.LXXIV.* Apud viduam Herissant et Theophilum Barrois, Parisiis.

de Lamarck J.-B.P.A. 1778. *Flore Françoise, ou, description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France: Disposée selon une nouvelle méthode d'analyse, & à laquelle on a joint la citation de leurs vertus les moins équivoques en médecine, & de leur utilité dans les arts par m. le Chevalier de Lamarck.* l'Imprimerie Royale, Paris.

de Lamarck J.-B.P.A. 1873. *Philosophie zoologique; ou, exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux. Nouv. éd., rev. et précédée d'une introd. biographique par Charles Martins.* F. Savy, Paris.

de Queiroz K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. In: Howard D.J., Berlocher S.H. (eds), *Species and speciation*: 57–75. Oxford University Press, Oxford, England.

De Storme N., Geelen D. 2013. Cytokinesis in plant male meiosis. *Plant Signal Behav.* **8(3)**: e23394. doi: 10.4161/psb.23394. PMID: 23333967

de Tournefort J.P. 1694. *Éléments de botanique ou méthode pour connaître les plantes. Th. 1-3.* De l'Imprimerie Royale, Paris.

Delay C. 1951. Nombres chromosomiques chez les phanérogames. In: Eichhorn A., Mangenot G., Plantefol L. (eds), *Revue de cytologie et de biologie végétales. vol. 12:* 121–131. Laboratoire de Biologie Végétale de la Sorbonne, Paris, France.

Dickinson T.A., Sattler R. 1974. Development of the epiphyllous inflorescence of *Phyllonoma integerrima* (Turcz.) Loes.: Implications for comparative morphology. *Bot. J. Linn. Soc.* **69 (1)**: 1–13.

Dickinson T.A., Sattler R. 1975. Development of the epiphyllous inflorescence of *Helwingia japonica* (Helwingiaceae). *Am. J. Bot.* **62 (9)**: 962–973.

Dilcher D.-L. 1974. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* **40 (1)**: 1–157.

Dilcher D.-L., Bernardes-De-Oliveira M.-E., Pons D., Lott T.A. 2005. Welwitschiaceae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil. *Am. J. Bot.* **92 (8)**: 1294–1310. doi: 10.3732/ajb.92.8.1294.

Dobzhansky T. 1935. A critique of the species concept in biology. *Phil. Sci.* **2 (3)**: 344–355.

Dobzhansky T. 1970. *Genetics of the evolutionary process.* Columbia University Press, New York.

Donoghue M.J., Doyle J.A. 2000. Seed plant phylogeny: Demise of the anthophyte hypothesis? *Curr. Biol.* **10 (3)**: R106–R109. doi: 10.1016/S0960-9822(00)00304-3. PMID: 10679315

Doweld A. 2001. *Prosyllabus Tracheophytorum. Tentamen systematis plantarum vascularium (Tracheophyta).* Geos, Moscow.

Doweld A.B. 2003. Re-classification of the Carboniferous genus *Eusphenopteris* (Lyginopteridaceae / Lagenostomataceae – Lyginopteridophyta. *Bot. Zhurn. (Russia)* **88 (6)**: 102–107.

Doyle J.A. 1978. Origin of Angiosperms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **9**: 365–392.

Doyle J.A. 1994. Origin of the Angiosperm flower: A phylogenetic perspective. *Plant Syst. Evol.* **8 (suppl.)**: 7–29.

Doyle J.A. 2006. Seed ferns and the origin of Angiosperms. *J. Torrey Bot. Soc.* **133 (1)**: 169–209.

Doyle J.A., Donoghue M.J. 1986. Seed plant phylogeny and the origin of Angiosperms: An experimental cladistic approach. *Bot. Rev.* **52**: 321–431.

Duff R.J., Villarreal J.C., Cargill D.C., Renzaglia K.S. 2007. Progress and challenges toward a phylogeny and classification of the hornworts. *Bryologist* **110 (2)**: 214–243. doi: 10.1639/0007-2745(2007)110[214:PACTDA]2.0.CO;2

Dybova-Jachowicz S., Sadowska A. (red) 2003. *Palinologia*. Wyd. Instytutu Botaniki PAN, Kraków.

Ebihara A., Dubuisson J.-Y., Iwatsuki K., Hennequin S., Ito M. 2006. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* **51 (2)**: 221–280.

Eichler A.W. 1875. *Blüthendiagramme: Construirt und Erläutert. Th. 1, 2.* W. Engelmann Verlag, Leipzig.

Eichler A.W. 1883. *Syllabus der Vorlesungen über Phanerogamenkunde. 3. Auflage*. Borntraeger, Berlin.

Eldredge N., Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology.* Columbia University Press, New York.

Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: Schopf T.J.M. (ed.), *Models in paleobiology*: 82–115. San Francisco: Freeman Cooper.

Engler A. 1879. ***V****ersuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, H. 1.* Leipzig.

Engler A. 1882. *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, H. 2.* Leipzig.

Engler A. 1892. *Syllabus der Pflanzenfamilien: Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen zum Gebrauch bei Vorlesungen und Studien ueber specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik.* Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlin.

Engler A. 1898. *Syllabus der Pflanzenfamilien: Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen zum Gebrauch bei Vorlesungen und Studien ueber specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik, 2. Auflage.* Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlin.

Engler A. 1903. *Syllabus der Pflanzenfamilien: Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen, nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde zum Gebrauch bei Vorlesungen und Studien über spezielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik, 3. Auflage.* Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlin.

Engler A., Prantl K. 1887-1909. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet von A. Engler und K. Prantl.* W. Engelmann, Leipzig.

Erbar C. 2007. Current opinions in flower development and the evo-devo approach in plant phylogeny. *Plant Syst. Evol.* **269**: 107–132.

Erbar C. 2010. Floral organ determination and ontogenetical patterns during Angiosperm evolution. *Int. J. Plant Dev. Biol.* **4 (special Issue)**: 1–16.

Erdtman G. (ed.) 1952. Palynology, aspects and prospects. *Svensk Bot. Tidskr.* **46 (3)**: 1–483.

Erdtman G., Straka H. 1961. Cormophyte spore classification. *Geol. Fören. Förenhandl.* **83 (1)**: 65–78.

Evert R.F. 2006. *Esau's plant anatomy: Meristems, cells, and tissues of the plant body. Their structure, function, and development. 3. Auflage.* John Wiley & Sons.

Farjon A. 2003. The remaining diversity of conifers. *Acta Hort. (ISHS)* **615**: 75–89. http://www.actahort.org/books/615/615_5.htm

Fay M. 2011. Book review: Index to plant chromosome numbers 2004–2006. *Bot. J. Linn. Soc.* **165**: 437–440.

Fernando D.D., Quinn C.R., Brenner E.D., Owens J.N. 2010. Male gametophyte development and evolution in extant Gymnosperms. *Int. J. Plant Dev. Biol. 4 (Special issue 1)*: 47–63.

Fishel F.M., Kendig J.A. 2003. *Vine weeds of Missouri.* MU Guide IPM 1021.

Foote M. 1996. On the probability of ancestors in the fossil record. *Paleobiol.* **22**: 141–151.

Forrest L.L., Davis E.C., Long D.G., Crandall-Stotler B.J., Clark A., Hollingsworth M.L. 2006. Unraveling the evolutionary history of the liverworts (Marchantiophyta): Multiple taxa, genomes and analyses. *Bryologist* **109 (3)**: 303–334. doi: http://dx.doi.org/10.1639/0007-2745(2006)109[303:UTEHOT]2.0.CO;2

Frey W., Fischer E., Stech M. 2009. Bryophytes and seedless vascular plants. In: Frey W. (ed.), *Syllabus of plant families – A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Auflage. Bd. 3*: 121–124. Borntraeger, Berlin – Stuttgart.

Frohlich M.W. 2003. An evolutionary scenario for the origin of flowers. *Nat. Rev. Genet*. **4 (7)**: 559–566.

Frohlich M.W., Parker D.S. 2000. The Mostly Male theory of flower evolutionary origins: From genes to fossils. *Syst. Bot.* **25**: 155–170.

Fryns-Claessens E., Van Cotthem W. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.* **39**: 71–138.

Fu D.-Z. 1992. Nageiaceae: A new gymnosperm family. *Acta Phytotax. Sin.* **30 (6)**: 515–528.

Fu D.-Z., Yang Q.-E. 1993a. A new morphological interpretation of the female reproductive organs in *Ginkgo biloba* L., with a phylogenetic consideration on gymnosperms. *Acta Phytotax. Sin.* **31 (3)**: 294–296.

Fu D.-Z., Yang Q.-E. 1993b. A new morphological interpretation of the female reproductive organs in *Ginkgo biloba* L., with a phylogenetic consideration on gymnosperms (Cont.). *Acta Phytotax. Sin.* **31 (4)**: 309–317.

Fu D.-Z., Yang Y., Zhu G.-H. 2004. A new scheme of classification of living Gymnosperms at family level. *Kew Bull.* **59**: 111–116. doi: 10.2307/4111081

Furness C.A., Rudall P.J., Sampson F.B. 2002. Evolution of microsporogenesis in Angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* **163(2)**: 235–260.

Galán de Mera A., Hagen M.A., Vicente Orellana J.A. 1999. Aerophyte, a new life form in Raunkiaer's classification? *J. Veg. Sci.* **10 (1)**: 65–68.

Ghiselin M.T. 1974. A radical solution to the species problem. *Syst. Zool.* **23**: 536–544.

Giacomin L.L., Stehmann J.R. 2014. Three new species of *Solanum* (*Brevantherum* clade) endemic to the Brazilian Atlantic Forest. *PhytoKeys* **38**: 69–87. doi: 10.3897/phytokeys.38.7055

Glime J.M. 2013a. Marchantiophyta. Chapt. 2-3. In: Glime J.M. *Bryophyte ecology. Vol. 1. Physiological ecology.* Last updated 11 May 2013. http://www.bryoecol.mtu.edu/

Glime J. M. 2013b. Anthocerotophyta. Chapts. 2-8. In: Glime J.M. *Bryophyte ecology. Vol. 1. Physiological ecology.* Last updated 11 May 2013. http://www.bryoecol.mtu.edu/

Goffinet B., Buck W.R. 2004. Systematics of the Bryophyta (Mosses): From molecules to a revised classification. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **98**: 1–448.

Goffinet B., Buck W.R., Shaw A.J. 2009. Morphology and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B., Shaw A.J. (eds), *Bryophyte Biology. 2nd ed.*: 55–138. Cambridge University Press, Cambridge.

Goffinet B., Buck W.R., Shaw A.J. 2013. *Classification of the Bryophyta.* http://www.eeb.uconn.edu/people/goffinet/Classificationmosses.html

Goffinet B., Buck W.R., Shaw A.J. 2014. Classification: Mosses. http://bryology.uconn.edu/classification-2/

Goffinet B., Villarreal J.C. 2014. Classification of the Phylum Anthocerotophyta Stotl. & Crand.-Stotl. http://bryology.uconn.edu/classification-hornworts/

Goldblatt P. (ed.) 1981. Index to plant chromosome numbers 1975–1978. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **5**: i–vii + 1–553.

Goldblatt P. (ed.) 1984. Index to plant chromosome numbers 1979–1981. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **8**: i–viii + 1–427.

Goldblatt P. (ed.) 1985. Index to plant chromosome numbers 1982–1983. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **13**: i–viii + 1–224.

Goldblatt P. (ed.) 1988. Index to plant chromosome numbers 1984–1985. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **23**: i–ix + 1–264.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1990. Index to plant chromosome numbers 1986–1987. M*onogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **30**: i–ix + 1–243.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1991. Index to plant chromosome numbers 1988–1989. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **40**: i–viii + 1–238.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1994. Index to plant chromosome numbers 1990–1991. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **51**: i–ixi + 1–267.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1996. Index to plant chromosome numbers 1992–1993. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **58**: i–x + 1–276.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 1998. Index to plant chromosome numbers 1994–1995. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **69**: i–ix + 1–208.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 2000. Index to plant chromosome numbers 1996–1997. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **81**: i–xi + 1–188.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 2003. Index to plant chromosome numbers 1998-2000. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **94**: i–ix + 1–296.

Goldblatt P., Johnson D.E. (eds) 2006. Index to plant chromosome numbers 2001–2003. *Monogr. Syst. Bot. Mo Bot. Gard.* **106**: 1–242.

Goldblatt P., Johnson D.E. 2010. Index to plant chromosome numbers 2004–2006. *Regnum Veg.* **106**: 1–242.

Goldblatt P., Lowry II P.P. 2011. The Index to plant chromosome numbers (IPCN): Three decades of publication by the Missouri Botanical Garden come to an end. *Ann. Mo Bot. Gard.* **98 (2)**: 226–227. doi: 10.3417/2011027

Gonez P., Gerrienne P. 2010. A new definition and a lectotypification of the genus *Cooksonia* Lang 1937. *Int. J. Plant Sci.* **171 (2)**: 199–215. doi: 10.1086/648988

Good R. 1947. *The geography of flowering plants.* Longmans, London.

Good R. 1974. *The geography of flowering plants. 3rd ed.* Longman, While Plains, NY.

Grant V. 1981. *Plant speciation. 2nd edition*. Columbia University Press, New York.

Grauvogel-Stamm L., Grauvogel L. 1975. *Aethophyllum* Brongniart 1828, conifère (non Équisétale) du Grès à Voltzia (Bundsandstein supérieur) des Vosges (France). Note préliminaire. *Géobios* **8**: 143–146.

Grewe F., Guo W., Gubbels E.A., Hansen A.K., Mower J.P. 2013. Complete plastid genomes from *Ophioglossum californicum, Psilotum nudum,* and *Equisetum hyemale* reveal an ancestral land plant genome structure and resolve the position of Equisetales among monilophytes. *BMC Evol. Biol.* **13 (1)**: 1–16. doi: 10.1186/1471-2148-13-8.

Hagemann W. 1975. Eine mögliche Strategie der vergleichenden Morphologie zur phylogenetischen Rekonstruktion. *Bot. Jahrb. Syst.* **96**: 107–124.

Hajibabaei M., Xia J., Drouin G. 2006. Seed plant phylogeny: Gnetophytes are derived conifers and a sister group to Pinaceae. *Mol. Phylogenet. Evol.* **40 (1)**: 208–217. doi: 10.1016/j.ympev.2006.03.006. PMID: 16621615

Hallasz P. 2007. Holdridge life zone classification scheme. http://en.wikipedia.org/wiki/File:Lifezones_Pengo.svg

Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Paris.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. *Tropical trees and forests – An architectural analysis.* Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York.

Harris S.A. 1973. Comments on the application of the Holdridge system for classification of world life zones as applied to Costa Rica. *Arctic Alpine Res.* **5 (3)**: A187–A191.

Hartl D. 1962. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums. Analyse einer bisher unbekannten Gestaltungsmöglichkeit des Gynoeceums. *Beitr. Biol. Pflanzen* **37**: 241–330.

Haston E., Richardson J.E., Stevens P.F., Chase M.W., Harris D.J. 2009. The Linear Angiosperm Phylogeny Group (LAPG) III: A linear sequence of the families in APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**: 128–131.

Hedge I.C., Lamond J.M. 1972. *Flora of Turkey. Vol. 4.* Edinburgh University Press, Edinburgh.

Hejnowicz Z. 2012. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. Organy wegetatywne.* PWN, Warszawa.

Hernandez-Castillo G.R., Rothwell G.W., Mapes G. 2001. Compound pollen cone in a Paleozoic conifer. *Am. J. Bot.* **88**: 1139–1142.

Hesse M., Halbritter H., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo A., Ulrich S. 2009. *Pollen terminology. An illustrated handbook.* Springer, Wien – New York.

Hickey L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Am. J. Bot.* **60 (1)**: 17–33.

Hickey L.J., Wolfe J.A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. *Ann. Mo Bot. Gard*. **62**: 538–589.

Hilton J. 1998. Spermatophyte preovules from the Basal Carboniferous of the Avon Gorge, Bristol. *Palaeontology* **41 (5)**: 1077–1091.

Hoen P. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. In: Snyder T.P., Chiantello J.L., Kjellmark E., Baumgardner K.B. (eds), *Key to the pollen of the Bahamas.* http://www.pollen.mtu.edu/

Hofmeister W. 1868. *Allgemeine Morphologie der Gewächse.* Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Hohenegger J. 2014. Species as the basic units in evolution and biodiversity: Recognition of species in the recent and geological past as exemplified by larger foraminifera. *Gondwana Res.* **25**: 707–728. http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2013.09.009

Holdridge L. R., Grenke W., Hatheway W.H., Liang T., Tosi J.A. 1971. *Forest environments in tropical life zones: A pilot study.* Pergamon Press, Oxford.

Holdridge L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* **105**: 367–368.

Holdridge L.R. 1967. *Life zone ecology.* Tropical Science Center, San Jose.

Holt J.R. 2013. Description of the phylum Progymnospermophyta† (Bold et al. 1987). In: Holt J.R., Iudica C.A. (eds), *Diversity of life*. http://comenius.susqu.edu/biol/202/archaeplastida/viridiplantae/vascular%20cryptogams/progymnospermophyta/default.htm

Holt B.G., Lessard J.P., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.H., Graham C.H., Graves G.R., Jønsson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldså J., Rahbek C. 2012. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science* **339**: 74–78.

Holtz T.R. 2014. Abominable mystery: The origin of flowers and the history of pollination (Week X). In: Holtz T.R. *GEOL 204. Dinosaurs, early humans, ancestors & evolution: The fossil record of vanished worlds of the prehistoric past (Course of lections).* http://www.geol.umd.edu/~tholtz/G204/lectures/204flowers.html

Howard R.A. 1962. The vascular structure of the petiole as a taxonomic character. In: Garnaud J.C. (ed.), *Advances in horticultural science and their applications. III*: 7–13. Pergamon Press, New York.

Howard R.A. 1979. The petiole. In: Metcalfe C.R., Chalk L. (eds), *Anatomy of the dicotyledons, 2nd ed. Vol. 1*: 88–96. Clarendon Press, Oxford.

Hutchinson J. 1973. *The families of flowering plants, arranged according to a new system based on their probable phylogeny. 3rd ed.* O. Koeltz Science Publishers, Koenigstein.

IPCN 2014. *Index to plant chromosome numbers.* Tropicos – Missouri Botanical Garden. http://www.tropicos.org/projectwebportal.aspx?pagename=Home&projectid=9

Jäger E.J. 2009. *Rothmaler. Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 3: Gefäßpflanzen: Atlasband.* Spektrum Akademischer Verlag.

Judd W.S. 1985. A revised traditional/descriptive classification of fruits for use in floristics and teaching. *Phytologia* **58**: 233–242.

Judd W.S., Campbell C.S., Kellog E.A., Stevens S.P.F. 1999. *Plant systematics: A phylogenetic approach.* Sinauer Assoc., Sunderland, MA.

Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.S., Donoghue M.J. 2007. *Plant systematics: A phylogenetic approach.* Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.

Kenrick P., Crane P.R. 1997a. *The origin and early diversification of land plants: A cladistic study.* Smithsonian Institute Press., Washington DC.

Kenrick P., Crane P.R. 1997b. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* **389**: 33–39.

Kerp H., Hass M.H., Mosbrugger V. 2001. New data on *Nothia aphylla* Lyon 1964 ex El-Saadawy et Lacey 1979, a poorly known plant from the Lower Devonian Rhynie chert. In: Gensel P.G., Edwards D. (eds), *Plants invade the land: Evolutionary & environmental perspectives*: 52–82. Columbia University Press, New York NY.

Kerp H., Trewin N.H., Hass H. 2003. New gametophytes from the Early Devonian Rhynie chert. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* **94 (4)**: 411–428.

Kerp J.H.F., Poort R.J., Swinkels h. A.J.M., Verwer R. 1990. Aspects of permian palaeobotany and palynology. IX. Conifer-dominated Rotliegend floras from the Saar-Nahe basin (? Late carboniferous-early permian; SW-Germany) with special reference to the reproductive biology of early conifers. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **62**: 205–248. doi: 10.1016/0034-6667(90)90090-6

Koistinen V. 2007. *Vegetation. The main biomes in the world.* http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Vegetation.png

Köppen W. 1884. Die Wärmezonen der Erde, nach der Dauer der heissen, gemässigten und kalten Zeit und nach der Wirkung der Wärme auf die organische Welt betrachtet. *Meteorol. Z.* **1**: 215–226.

Köppen W. 1918. Klassifikation der Klimate nach Temperatur, Niederschlag und Jahresablauf. *Petermanns Geogr. Mitt.* **64**: 193–203, 243–248.

Köppen W. 1919. Baumgrenze und Lufttemperatur. *Petermanns Geogr. Mitt.* **65**: 201–203.

Köppen W. 1931. *Grundriss der Klimakunde.* Walter de Gruyter, Berlin.

Köppen W., Geiger R. 1954. *Klima der Erde. Wall Map* **1**: 16. Mill. Klett-Perthes, Gotha.

Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., Rubel F. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* **15**: 259–263. doi: 10.1127/0941-2948/2006/0130.

Lanham U. 1965. *Uninominal nomenclature. Syst. Biol.* **14 (2)**: 144. doi: 10.2307/2411739

Laurin M. 2005. The advantages of Phylogenetic Nomenclature over Linnean Nomenclature. In: Minelli A., Ortalli G., Sanga G. (eds), *Animal names*: 67–97. Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, Venice.

Lee E.K., Cibrian-Jaramillo A., Kolokotronis S.O., Katari M.S., Stamatakis A., Ott M., Chiu J.C., Little D.P., Stevenson D.W., McCombie W.R., Martienssen R.A., Coruzzi G., Desalle R. 2011. A functional phylogenomic view of the seed plants. *PLoS Genet.* **7 (12)**: e1002411. doi: 10.1371/journal.pgen.1002411

Lehtonen S. 2011. Towards resolving the complete fern Tree of Life. *PLoS ONE* **6 (10)**: e24851. doi: 10.1371/journal.pone.0024851

Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österr. Bot. Zeitschr.* **97 (3-5)**: 403–436.

Leins P., Erbar C. 2010. *Flower and fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology.* Schweizerbart, Stuttgart.

Leloux J. 2010. *Early conifers*. http://earlyconifers.myspecies.info/

Leroy J.F. 1983. The origin of angiosperms: an unrecognized ancestral dicotyledon, *Hedyosmum* (Choranthales) with a strobiloid flower is living today. *Taxon* **32**: 169–175.

Lewis L.A., McCourt R.M. 2004. Green algae and the origin of land plants. *Am. J. Bot.* **91 (10)**: 1535–1556. doi: 10.3732/ajb.91.10.1535, PMID 21652308

Linné C. 1735. *Systema naturae: Per regna tria natura, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Ed. 1.* L. Lugduni Batavorum: Apud Theodorum Haak: Ex typographia Joannis Wilhelmi de Groot, Leiden.

Linné C. 1737. *Genera plantarum eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm et proportionem omnium fructificationis partium.* Lugduni Batavorum: Apud C. Wishoff, Leiden.

Linné C. 1738. *Classes plantarum seu systemata plantarum omnia a fructificatione desumta, quorum XVI universalia & XIII partialia, compendiose proposita secundum classes, ordines et nomina generica cum clave cujusvis methodi et synonymis genericis. Fundamentorum botanicorum pars II.* Lugduni Batavorum: Apud Conradum Wishoff, Leiden.

Linné C. 1751. *Philosophia botanica: In qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adiectis figuris aeneis.* Apud Godofr. Kiesewetter, Stockholmiæ.

Linné C. 1753. *Species plantarum: Exhibentes plantas rite cognitas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas.* Impensis Laurentii Salvii, Holmiæ.

Linné C. 1768. *Systema naturae: Per regna tria natura, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. III. Ed. 12. Tomus III.* Impensis direct. Laurentii Salvii, Holmiæ.

Loconte H., Stevenson D.W. 1990. Cladistics of the Spermatophyta. *Brittonia* **42 (3)**: 197–211. doi: 10.2307/2807216. JSTOR: 2807216

Looy C.V. 2007. Extending the range of derived Late Paleozoic conifers: *Lebowskia* gen. nov. (Majonicaceae). *Int. J. Plant Sci.* **168**: 957–972. doi: 10.1086/518256

Löve A., Löve D., Pichi-Sermolli R.E.G. 1977. *Cytotaxonomic atlas of Pteridophytes.* Cramer, Koenigstein.

Magallón S., Hilu K.W. 2009. Land plants (Embryophyta). In: Hedges S.B., Kumar S. (eds), *The timetree of life*: 133–137. Oxford University Press, Oxford.

Marhold K., Suda J. 2008. Š*tatistické spracovanie mnohorozmerných dát v taxonómii: Fenetické metódy.* Faunima, Bratislava.

Mathur J., Chua N.H. 2000. Microtubule stabilization leads to growth reorientation in *Arabidopsis thaliana* trichomes. *Plant Cell* **12**: 465–477.

Matthews S. 2009. Phylogenetic relationships among seed plants: Persistent questions and the limits of molecular data. *Am. J. Bot.* **96 (1)**: 228–236. doi: 10.3732/ajb.0800178

Mauseth J.D. 2014. *Botany: An introduction to plant.* Jones & Bartlett Publishers, Burlington, MA.

Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist.* Columbia University Press, New York.

McHenry M.A., Sundue M.A., Barrington D.S. 2013. The fern genus *Adenoderris* (family incertae sedis) is artificial. *Taxon* **62 (6)**: 1153–1160. doi: http://dx.doi.org/10.12705/626.13

McIver E.E. 2001. Cretaceous *Widdringtonia* Endl. (Cupressaceae) from North America. *Int. J. Plant Sci.* **162**: 937–961.

McIver E.E., Basinger J.F. 1987. *Mesocyparis borealis* gen. et sp. nov.: Fossil Cupressaceae from the early Tertiary of Saskatchewan, Canada. C*an. J. Bot.* **65**: 2338–2351.

McKeown M., Sundue M., Barrington D.S. 2012. Phylogenetic analyses place the Australian monotypic *Revwattsia* in *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *PhytoKeys* **14**: 43–56. doi: 10.3897/phytokeys.14.3446

McKnight T.L., Hess D. 2000. Climate zones and types: The Köppen system. In: McKnight T.L., Hess D. (eds), *Physical geography: A landscape appreciation.* Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.

McLoughlin S. 2012a. The status of *Jambadostrobus* Chandra and Surange (Glossopteridales). *Rev. Palaeobot. Palynol.* **171**: 1–8. doi: 10.1016/j.revpalbo.2011.11.011

McLoughlin S. 2012b. *Nogoa* nom. nov., a replacement name for *Cometia* McLoughlin. *Alcheringa* **36**: 279–281. doi: http://dx.doi.org/10.1080/03115518.2012.632671

McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme van Reine W.F., Smith G.F., Wiersema J.H., Turland N.J. 2011. International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Veg.* **154**: I–XXX + 1–240.

Meeuse A.D.J. 1972. Sixty-five years of theories of the multiaxial flower. *Acta Biotheor.* **21 (3-4)**: 167–202.

Meeuse A.D.J. 1979. *Anthocorm theory.* H. deVries Laboratorium, University of Amsterdam.

Melchior H. (ed.) 1964. *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien: Angiospermen, 12 ed., vol. 2.* Borntraeger, Berlin-Nikolassee.

Melville R. 1960. A new theory of angiosperm flower. *Nature* **188**: 14–18.

Melville R. 1962. A new theory of the Angiosperm flower. I. *Kew Bull.* **16**: 1–50.

Melville R. 1963. A new theory of the Angiosperm flower. II. *Kew Bull.* **17**: 1–63.

Metcalfe C.R., Chalk L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons. 2. vols.* Clarendon Press, Oxford, UK.

Meurman O. 1925. The chromosomee behavior of some dioecious plants and their relatives with special references to sex chromosomes. *Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol.* **2**: 1–104.

Mill R.R., Hill R.S. 2004. Validations of the names of seven Podocarpaceae macrofossils. *Taxon* **53 (4)**: 1043–1046. RMID: 0020042605, doi: 10.2307/4135571

Ming R., Bendahmane A., Renner S.S. 2011. Sex chromosomes in land plants. *Ann. Rev. Plant Biol.* **62**: 485–514. doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103914

Ming R., Wang J., Moore P.H., Paterson A.H. 2007. Sex chromosomes in flowering plants. *Am. J. Bot.* **94 (2)**: 141–150. doi: 10.3732/ajb.94.2.141. PMID: 21642216

Mishler B.D., Lewis L.A., Buchheim M.A., Renzaglia K.S., Garbary D.J., Delwiche C.F., Zechman F.W., Kantz T.S., Chapman R.L. 1994. Phylogenetic relationships of the «green algae: and «bryophytes.» *Ann. Mo. Bot. Gard.* **81 (3)**: 451–483.

Moar N.T. 1993. *Pollen grains of New Zealand dicotyledonous plants.* Maanaki Whenua Press, Lincoln, Canterbury, New Zealand.

Moore P.D., Webb J.A. 1978. *An illustrated guide to pollen analysis.* Hodder and Stoughton Pblishing, London.

Moore P.D., Webb J.A., Collinson M. 1991. *Pollen analysis.* Blackwell, London.

Moore R.J. (ed.) 1970. Index to plant chromosome numbers for 1968. *Regnum Veg.* **68**: 1–115.

Moore R.J. (ed.) 1971. Index to plant chromosome numbers for 1969. *Regnum Veg.* **77**: 1–116.

Moore R.J. (ed.) 1972. Index to plant chromosome numbers for 1970. *Regnum Veg.* **84**: 1–134.

Moore R.J. (ed.) 1973. Index to plant chromosome numbers 1967–1971. *Regnum Veg.* **90**: 1–539.

Moore R.J. (ed.) 1974. Index to plant chromosome numbers for 1972. *Regnum Veg.* **91**: 1–108.

Moore R.J. (ed.) 1977. Index to plant chromosome numbers for 1973/74. *Regnum Veg.* **96**: 1–257.

Moseley M.E Jr. 1967. The value of the vascular system in the study of the flower. *Phytomorphol*. **17**: 159–164.

Müller-Dombois D., Ellenberg H. 1974. *Aims and methoods in vegetation ecology.* John Wiley & Sons, New York.

Nadot S., Furness C.A., Sannier J., Penet L., Triki-Teurtroy S., Albert B., Ressayre A. 2008. Phylogenetic comparative analysis of microsporogenesis in Angiosperms with a focus on monocots. *Am. J. Bot.* **95(11)**: 1426–1436. doi: 10.3732/ajb.0800110. PMID: 21628150

Naugolnykh S.V. 2007. Foliar seed-bearing organs of Paleozoic Ginkgophytes and the early evolution of the Ginkgoales. *Paleontol. J.* **41 (8)**: 815–859.

Nixon K.C., Crepet W.L., Stevenson D., Friis E.M. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **81 (3)**: 494–533. doi: 10.2307/2399901. JSTOR: 2399901

Nixon K.C., Crepet W.L., Stevenson D., Friis E.M. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **81**: 484–533.

Northington D.K., Goodin J.R. 1984. *The botanical world.* Times Mirror/Mosby College Publishing, St. Louis.

Novikoff A.V., Odintsova A.V. 2008. Some aspects of gynoecium comparative morphology in the Bromeliad species. *Wulfenia* **15**: 13–24.

Ohana T., Kimura T. 1995. Further observations of *Cunninghamiostrobus yubariensis* Stopes and Fujii from the Upper Yezo Group (Upper Cretaceous), Hokkaido, Japan. *Transact. Proc. Palaeontol. Soc. Japan* **178**: 122–141.

Ôishi S., Yamasita K. 1936. On the fossil Dipteridaceae. *J. Faculty of Sc., Hokkaido Imperial Univ. Ser. 4, Geol. Mineral.* **3 (2)**: 135–184.

Ornduff R. (ed.) 1967. Index to plant chromosome numbers for 1965. *Regnum Veg.* **50**: 1–viii + 1–128.

Ornduff R. (ed.) 1968. Index to plant chromosome numbers for 1966. *Regnum Veg.* **55**: 1–126.

Ornduff R. (ed.) 1969. Index to plant chromosome numbers for 1967. *Regnum Veg.* **59**: 1–129.

Osborn J.M., Taylor T.N., Lima M.R. 1993. The ultrastructure of fossil ephedroid pollen with gnetalean affinities from the Lower Cretaceous of *Brazil. Rev. Paleobot. Palynol.* **77**: 171–184.

Page R., Holmes E. 1998. Molecular evolution: A phylogenetic approach. Blackwell Science. Online version is available on http://www.tok.ro/toksite/downloads/Bioinformatika/Konyvek/konyvek%20bioinfo%20fejezetekkel%20+%20bioinfo%20konyvek/halado/Molecular%20Evolution%20A%20Phylogenetic%20Approach.pdf

Palmer D., Lamb S., Gavira G. A., Frances P. 2009. *Prehistoric life: The definitive visual history of life on earth.* DK Publishing, Inc., New York NY.

Palmer J.D., Soltis D.E., Chase M.W. 2004. The plant tree of life: An overview and some points of view. *Am. J. Bot.* **91 (10)**: 1437–1445. doi: 10.3732/ajb.91.10.1437. PMID: 21652302

Pant D.D., Mehra B. 1964. Nodal anatomy in retrospect. *Phytomorphol*. **14**: 384–387.

Paterson H.E.H. 1985. The recognition concept of species. In: Vrba E.S. (ed.), Species and speciation. *Pretoria: Transvaal Museum Monograph* **4**: 21–29.

Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* **11**: 1633–1644. doi: 10.5194/hess-11-1633-2007.

Pfeil B.E., Crisp M.D. 2005. What to do with *Hibiscus*? A proposed nomenclatural resolution for a large and well known genus of Malvaceae and comments on paraphyly. *Aust. Syst. Bot.* **18**: 49–60.

Pirani J.R., Prado J. 2012. Embryopsida, a new name for the class of land plants. *Taxon* **61 (5)**: 1096–1098.

Prenner G., Bateman R.M., Rudall P.J. 2010. Floral formula updated for routine inclusion in formal taxonomic descriptions. *Taxon* **59**: 241–250.

Prichard J.C. 1826. *Researches into the physical history of mankind.* Sherwood, Gilbert & Piper, London.

Procheş Ş., Ramdhani S. 2012. The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses. *BioScience* **62 (3)**: 260–270. doi: 10.1525/bio.2012.62.3.7

Qiu Y.L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A., Chen Z., Savalainen V., Chase M.W. 1999. The earliest Angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* **402 (6760)**: 404–407. doi: 10.1038/46536. PMID: 10586879

Qiu Y.-L., Li L., Wang B., Chen Z., Knoop V., Groth-Malonek M., Dombrovska O., Lee J., Kent L., Rest J., Estabrook G.F., Hendry T.A., Taylor D.W., Testa C.M., Ambros M., Crandall-Stotler B., Duff R.J., Stech M., Frey W., Quandt D., Davis C.C. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. NAS USA* **103**: 15511–15516.

Quinn C.J., Price R.A. 2003. Phylogeny of the Southern Hemisphere conifers. *Acta Hort. (ISHS)* **615**: 129–136. http://www.actahort.org/books/615/615_10.htm

Rai H.S., Graham S.W. 2010. Utility of a large, multigene plastid data set in inferring higher-order relationships in ferns and relatives (Monilophytes). *Am. J. Bot.* **97 (9)**: 1444–1456. doi: 10.3732/ajb.0900305

Rai H.S., Reeves P.A., Peakall R., Olmstead R.G., Graham S.W. 2008. Inference of higher-order conifer relationships from a multi-locus plastid data set. *Botany* **86 (7)**: 658–669. doi: 10.1139/B08-062.

Ran J.-H., Gao H., Wang X.-Q. 2010. Fast evolution of the retroprocessed mitochondrial *rps3* gene in Conifer II and further evidence for the phylogeny of gymnosperms. *Mol. Phylogen. Evol.* **54**: 136–149.

Rao S.R.S., Sarma V. 1992. Morphology of two-armed trichomes in relation to taxonomy: Malpighiales. *Feddes Repert.* **103 (7-8)**: 559–565.

Rasmussen H. 1981. Terminology and classification of stomata and stomatal development – a critical survey. *Bot. J. Linn. Soc.* **83 (3)**: 199–212.

Raunkiær Ch. 1937. *Plant life forms.* Clarendon Press, Oxford.

Ray J. 1686-1704. *Historia plantarum, species hactenus editas aliasque insuper multas noviter inventas & descriptas complectens.* Typis Mariae Clark: Prostant apud Henricum Faithorne, Londini.

Reitsma T. 1970. Suggestions towards unification of descriptive terminology of Angiosperm pollen grains. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **10**: 39-60.

Renzaglia K.S., Schuette S., Duff R.J., Ligrone R., Shaw A.J., Mishler B.D., Duckett J.G. 2007. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *Bryologist* **110 (2)**: 179–213. doi: http://dx.doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[179:BPATMA]2.0.CO;2

Renzaglia K.S., Villareal J.C., Duff R.J. 2009. New insights into morphology, anatomy, and systematics of hornworts. In: Goffinet B., Shaw A.J. (eds), *Bryophyte biology. 2nd ed.*: 139–171. Cambridge University Press, Cambridge.

Reveal J.L. 2008. Classification of extant vascular plant families. An expanded family scheme. http://www.plantsystematics.org/reveal/pbio/fam/vascplfam.html

Reveal J.L. 2010. A checklist of familial and suprafamilial names for extant vascular plants. *Phytotaxa* **5**: 1–402. (electronic version is available on http://www.plantsystematics.org/reveal/pbio/fam/allspgnames.html)

Reveal J.L. 2011. Summary of recent systems of Angiosperm classification. *Kew Bull.* **66**: 5–48.

Reveal J.L. 2012a. An outline of a classification scheme for extant flowering plants. *Phytoneuron* **37**: 1–221.

Reveal J.L. 2012b. Newly required infrafamilial names mandated by changes in the Code of nomenclature for algae, fungi and plants. *Phytoneuron* **2012-33**: 1–31.

Reveal J.L., Chase M.W. 2011. APG III: Bibliographical information and synonymy of Magnoliidae. *Phytotaxa* **19**: 71–134.

Ricklefs R.E. 2000. *The economy of nature. 5th ed.* W.H. Freeman, New York.

Ridley M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Riesenberg L.R., Wendel J.F. 1993. Introgression and its consequences in plants. In: Harrison R.G. (ed.), *Hybrid zones and the evolutionary process*: 70–109. Oxford University Press, New York.

Ronse De Craene L.P. 2010. *Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution.* Cambridge University Press, Cambridge.

Ronse De Craene L., Iwamoto A., Bull-Hereñu K., Dos Santos P., Luna J.A., Farrar J. 2014. Understanding the structure of flowers – The wonderful tool of floral formulae: A response to Prenner & al. *Taxon* **63 (5)**: 1103–1111.

Rothwell G.W., Crepet W.L., Stockey R.A. 2009. Is the anthophyte hypothesis alive and well? New evidence from the reproductive structures of Bennettitales. *Am. J. Bot.* **96 (1)**: 296–322.

Rothwell G.W., Mapes G., Hernandez-Castillo G.R. 2005. *Hanskerpia* gen. nov. and phylogenetic relationships among the most ancient conifers (Voltziales). *Taxon* **54 (3)**: 733–750. doi: 10.2307/25065430

Rowson J.M. 1943a. The significance of the stomatal index as a differential character. I. Statistical investigation of the stomatal indices of *Senna* leaflets. *Q. J. Pharm. Pharmacol.* **16**: 24–31.

Rowson J.M. 1943b. The significance of the stomatal index as a differential character. II. The identification of the leaves of English and of Indian *Belladonna*: The characterisation of *Coca* B.P.C. *Q. J. Pharm. Pharmac.* **16**: 255–264.

Rowson. J.M. 1946. The significance of the stomatal index as a differential character. III. Studies on the genera *Atrooa, Datura, Digitalis, Phytolacca* and in polyploid leaves. *Q. J. Pharm. Pharmac.* **19**: 136–143.

Rubel F., Kottek M. 2010. Observed and projected climate shifts 1901-2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorol. Z.* **19**: 135–141. doi: 10.1127/0941-2948/2010/0430.

Rydin C., Friis E.M. 2010. A new early Cretaceous relative of Gnetales: *Siphonospermum simplex* gen. et sp. nov. from the Yixian formation of northeast China. *BMC Evol. Biol.* **10**: 183. doi: 10.1186/1471-2148-10-183.

Rydin C., Wu S.Q., Friis E.M. 2006. *Liaoxia* Cao et S.Q. Wu (Gnetales) ephedroids from the Early Cretaceous Yixian Formation in Liaoning, Northeastern China. *Plant Syst. Evol.* **262**: 239–265.

Saas J.E. 1958. *Botanical microtechnique.* Iowa State College Press, Iowa.

Salisbury E.J. 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency with special reference to woodland flora. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond, Ser B* **216**: 1–65.

Sanderson M.J., Wojciechowski M.F., Hu J.M., Sher Khan T., Brady S.G. 2000. Error, bias, and long-branch attraction in data for two chloroplast photosystem genes in seed plants. *Mol. Biol. Evol.* **17 (5)**: 782–797. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026357. PMID: 10779539

Satce C.A. 1984. *Plant taxonomy and biosystematics.* Cambridge University Press, Cambridge.

Schmid R. 1985. Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries. *Acta Bot. Neerl.* **34 (1)**: 125–128.

Schuettpelz E., Pryer K.M. 2007. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. *Taxon* **56 (4)**: 1037–1050.

Schultz J. 1995. *The ecozones of the world, the ecological divisions of the geosphere*. Springer Verlag, Berlin, Germany.

Sclater P.L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Zool. J. Proc. Linn. Soc.* **2**: 130–145.

Shaw A.J., Goffinet B. (eds) 2000. *Bryophyte biology.* Cambridge University Press, Cambridge.

Shimwell D.W. 1971. *The description and classification of vegetation.* Sidgwick & Jackson, London.

Shipunov A.B. 2014. *Systema Angiospermarum. v. 5.13 (June 12, 2014).* http://ashipunov.info/shipunov/ang/current/syang.pdf

Simpson G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution.* Columbia University Press, New York.

Simpson G.G. 1953. *Evolution and geography.* Oregon System of Higher Education, Eugene.

Simpson G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy.* Columbia University Press, New York.

Simpson G.G. 1977. Too many lines: The limits of the Oriental and Australian zoogeographic regions. *Proc. Am. Phil. Soc.* **121**: 107–120.

Simpson M.G. 1993. Septal nectary anatomy and phylogeny of the Haemodoraceae. *Syst. Bot.* **18 (4)**: 593–613.

Simpson M.G. 2011. *Plant systematics. 2nd ed.* Elsevier, Academic Press. Amsterdam.

Singh G. 2010. *Plant systematics: An integrated approach. 3rd ed.* Science Publishers, Enfield (NH) – Jersey – Plymouth.

Singh R.J. 2002. *Plant cytogenetics. 2nd ed.* CRC Press, Boca Raton, Florida.

Sinnott E.W. 1914. Investigations on the phylogeny of the Angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of Angiosperms. *Am. J. Bot.* **1**: 303–321.

Smets E. 1986. Localization and systematic importance of the floral nectaries in the Magnoliatae (Dicotyledons). *Bull. Jard. Bot. Natn. Belg.* **56**: 51–76.

Smets E.F., Cresens E.M. 1988. Types of floral nectaries and the concept of 'character' and 'character state' – a reconsideration. *Acta Bot. Neerl.* **37**: 121–128.

Smets E.F., Ronse De Craene L.-P., Caris P., Rudall P.J. 2000. Floral nectaries in Monocotyledons: Distribution and evolution. In: Wilson K.L., Morrison D.A. (eds), *Monocots: Systematics and evolution*: 230–240. CSIRO, Melbourne.

Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* **55 (3)**: 705–731.

Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. 2008. Fern classification. In: Ranker T.A., Haufler C.H. (eds), *Biology and evolution of ferns and lycophytes*: 417–467. Cambridge University Press, Cambridge.

Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification.* W. H. Freeman, San Francisco.

Sokal R.R., Crovello T. 1970. The biological species concept: A critical evaluation. *Amer. Natur.* **104**: 127–153.

Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M.J. 2002a. Phylogeny of seed plants based on evidence from eight genes. *Am. J. Bot.* **89 (10)**: 1670–1681. doi: 10.3732/ajb.89.10.1670. PMID 21665594

Soltis P.S., Soltis D.E., Savolainen V., Crane P.R., Barraclough T. 2002b. Rate heterogeneity among lineages of land plants: integration of molecular and fossil data and evidence for molecular living fossils. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**: 4430–4435.

Spjut R.W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Mem. New York Bot. Gard.* **70**: 1–182.

Spjut R.W. 2012. *A systematic treatment of fruit types.* http://www.worldbotanical.com/fruit_types.htm#Classification

Stech M., Frey W. 2008. A morpho-molecular classification of the mosses (Bryophyta). *Nova Hedwigia* **86**: 1–21.

Stevens P.F. 2006. An end to all things? – Plants and their names. *Aust. Syst. Bot.* **19**: 115–133.

Stevens P.F. 2014. *Angiosperm Phylogeny Website. Ver. 12, July 2012. Last updated: 06/12/2014 22:07:33.* http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/.

Stevens R.A., Martin E.S. 1978. A new ontogenetic classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* **77 (1)**: 53–64.

Stevenson D. 2004. Nomenclatural use and abuse: comments on the PhyloCode. *Cladistics* **20**: 606.

Stotler R.E., Crandall-Stotler B.J. 2005. A revised classification of the Anthocerotophyta and a checklist of the hornworts of North America, north of Mexico. *Bryologist* **108**: 16–26.

Stotler R.E., Crandall-Stotler B.J. 2014. Bryophyte classification. Board of Trustees, Southern Illinois University. http://bryophytes.plant.siu.edu/class.html

Stubblefield S.P., Rothwell G.W. 1989. *Cecropsis luculentum* gen. et sp. nov.: Evidence for heterosporous Progymnosperms in the Upper Pennsylvanian of North America. *Am. J. Bot.* **76 (10)**: 1415–1428.

Stuessy T.F. 2013. *Plant taxonomy: The systematic evaluation of comparative data.* Columbia University Press, New York.

Stuessy T.F., Lack H.W. (eds). 2011. *Monographic plant systematics: Fundamental assessment of plant biodiversity.* A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggell.

Sugiyama M. 1979. Nodal anatomy in the Magnoliales. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo.* **3 (12)**: 199–279.

Swainson W. 1835. *A Treatise on the geography and classification of animals.* Longman, London.

Takhtajan A.L. 1969. *Flowering plants: Origin and dispersal.* Oliver and Boyd, Edinburgh.

Takhtajan A.L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophya). *Bot. Rev.* **46 (3)**: 225–359. doi: 10.1007/BF02861558.

Takhtajan A.L. 1986. *The floristic regions of the world*. UC Press, Berkeley.

Takhtajan A.L. 1997. *Diversity and classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York, NY.

Takhtajan A.L. 2009. *Flowering plants. 2nd ed.* Springer, Berlin.

Takhtajan A.L. 2013. Higher taxa of vascular plants except flowering. *Takhtajania* **2**: 4–8.

Talent J.A. (ed.) 2012. *Earth and life: Global biodiversity, extinction Intervals and biogeographic perturbations through time.* Springer, Berlin.

Taylor T.N., Taylor E.L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants.* Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. 2009. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. 2nd ed.* Elsevier, Academic Press Inc., Burlington MA, London, San Diego CA, New York NY.

Templeton A.R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: Otte D., Endler J.A. (eds), *Speciation and its consequences*: 3–27. Sinauer, Sunderland, Mass.

Theissen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. *Curr. Opin. Plant. Biol.* **4**: 75–85.

Theissen G., Becker A., Winter K.-U., Münster T., Kirchner C., Saedler H. 2002. How the land plants learned their floral ABCs: The role of MADS-box genes in the evolutionary origin of flowers. In: Cronk Q., Bateman R., Hawkins J. (eds), *Developmental genetics and plant evolution.* Taylor & Francis, London.

Theissen G., Saedler H. 2001. Floral quartets. *Nature* **409 (6819)**: 469–471.

Thorne R.F. 1968. Synopsis of a putative phylogenetic classification of flowering plants. *Aliso* **6 (4)**: 57–66.

Thorne R.F. 1992a. Classification and geography of flowering plants. *Bot. Rev.* **58 (3)**: 225–348. doi: 10.1007/BF02858611.

Thorne R.F. 1992b. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* **13**: 365–389.

Thorne R.F. 2000. The classification and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class Angiospermae. *Bot. Rev.* **66 (4)**: 441–647. doi: 10.1007/BF02869011.

Thorne R.F., Reveal J.L. 2007. An updated classification of the class Magnoliopsida ("Angiospermae"). *Bot. Rev.* **73 (2)**: 67–181.

Tolweb 2014. *Tree of Life Web Project.* http://tolweb.org/

Tomescu A.M.F. 2008. Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. *Trends Plant Sci.* **14 (1)**: 5–12.

Tomlinson P.B. 1983. Tree architecture. *Am. Sci.* **71**: 141–149.

Troll W. 1934. Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. III. Über das Gynaeceum von *Nigella* und einigeranderer Helleboreen. *Planta* **21 (2)**: 266–291.

Troll W. 1939. Die morphologische Natur der Karpelle. *Chronica Bot.* **5 (1)**: 38–41.

Troll W. 1964. *Die Inflorescenzen. H. 1.* Gustav Fischer, Stuttgart.

Troll W. 1969. *Die Inflorescenzen. H. 2.* Gustav Fischer, Stuttgart.

Tsutsumi C., Zhang X.-C., Kato M. 2008. Molecular phylogeny of Davalliaceae and implications for generic classification. *Syst. Bot.* **33**: 44–48.

Tudge C. 2000. *The variety of life, a survey and a celebration of all the creatures that have ever lived.* Oxford University Press, New York NY.

Tutin T.G., Chater A.O. 1993. Ranunculacea. In: Tutin T.G., Burges N.A., Chater A.O., Edmondson J.R., Heywood V.H., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. (eds), *Flora Europaea. Vol. 1. Psilotaceae to Platanaceae. 2nd ed.*: 248–292. Cambridge University Press, Cambridge.

van Cotthem W. 1970. A classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* **63 (3)**: 235–246.

van Tieghem Ph. 1891. *Traite de botanique. 2 éd., rev. et augment.* Savy, Paris.

van Tieghem Ph., Doultion H. 1886. Sur la polystélie. *Ann. d. Sciences Naturelles, Botanique* **Ser. 7 (3)**: 275–322.

Van Valen L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* **25**: 233–239.

Vanderpoorten A., Goffinet B. 2009. *Introduction to bryophytes.* Cambridge University Press, Cambridge.

Villarreal J.C., Cargill D.C., Hargborg A., Söderström L., Renzaglia K.S. 2010. Hornwort diversity: Patterns, causes and future work. *Phytotaxa* **9**: 150–166.

von Wettstein R.R. 1907. *Handbuch der Systematischen Botanik. II Band.* Franz Deuticke, Leipzig.

Wagstaff S.J., Cochrane M.J., Wilton A.D. 2004. Monilophytes: *Psilotum, Ophioglossum, Marattia, Equisteum*, Polypods. In: Wagstaff S.J., Cochrane M.J., Wilton A.D., *Phylogeny of New Zeland plants. Last updated 23-Jul-2013.* Landcare Research NZ Limited. http://plantphylogeny.landcareresearch.co.nz/webforms/ViewTree.aspx?ObjectID=60bacdef-6056-4b12-9724-9bb470bf7fea

Wallace A.R. 1876. *The geographical distribution of animals.* Macmillan, London.

Weberling F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences.* Cambridge University Press, Cambridge.

Westergaard M. 1964. Ojving winge. *Biogr. Memoirs Fellows R. Soc.* **10**: 357–369.

Whittaker R.H. 1975. *Communities and ecosystems.* MacMillan Publishing Company, Inc., New York.

Wiley E.O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* **27**: 17–26.

Wiley E.O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics.* Wiley, New York.

Wilkinson H.P. 1979. Part I. Stomata. In: Metcalfe C.R., Chalk L. (eds), *Anatomy of the Dicotyledons. 2nd ed.* **Vol. 1**: 97–117. Clarendon Press, Oxford.

Wilson C.L. 1953. The telome theory. *Bot. Rev.* **19 (7)**: 417–437.

Winge Ö. 1923. On sex chromosomes, sex determination and preponderance of females in some dioecious plants. *Crit. Rev. Trav. Lab. Carlsberg* **15**: 1–26.

Wolsan M. 2007a. Impracticality and instability of species names under Lanham's method. *Taxon* **56**: 292–294.

Wolsan M. 2007b. Naming species in phylogenetic nomenclature. *Syst. Biol.* **56 (6)**: 1011–1021.

WSOY 1995. *WSOY iso karttakirja.* WSOY, Porvoo, Helsinki, Juva.

Wu Z.-Y., Lu A.M., Tang Y.-C. 1998a. A comprehensive study of "Magnoliidae" *sensu lato*, with special consideration on the possibility and the necessity for proposing a new "polyphyletic-polychronic-polytopic" system of Angiosperms. In: Zhang A.L., Wu S.G. (eds), *Floristic characteristics and diversity of East Asian plants*: 269–334. China Higher Education Press & Springer Verlag, Beijing & Berlin.

Wu Z.-Y., Tang Y.-C., Lu A.M., Chen Z.-D. 1998b. On the primary subdivisions of the Magnoliophyta, towards a new scheme for an eight-class system of classification of the Angiosperms. *Acta Phytotax. Sin.* **36**: 385–402.

Wu Z.-Y., Lu A.M., Tang Y.-C., Chen Z.-D., Li D.-Z. 2002. Synopsis of a new 'polyphyletic-polychronic-polytopic' system of the Angiosperms. *Acta Phytotax. Sin.* **40**: 289–322.

WWF 2015. *List of ecoregions.* http://wwf.panda.org/about_our_earth/ecoregions/ecoregion_list/

Xing F.W., Wang F.G., Nooteboom H.P. 2013. *Davalliaceae*. In: Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds.), *Flora of China, Vol. 2–3 (Pteridophytes)*: 749–757. Science Press, Beijing; Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Yang Y. 2014. A systematic classification of Ephedraceae: Living and fossil. *Phytotaxa* **158 (3)**: 283–290.

Yang Y., Lin L., Wang Q. 2013. *Chengia laxispicata* gen. et sp. nov., a new ephedroid plant from the Early Cretaceous Yixian Formation of western Liaoning, Northeast China: Evolutionary, taxonomic, and biogeographic implications. *BMC Evol. Biol.* **13**: 72. doi: 10.1186/1471-2148-13-72. http://www.biomedcentral.com/1471-2148/13/72

Zahn L.M., Kong H., Leebens-Mack J.H., Kim S., Soltis P.S., Landherr L.L., Soltis D.E., Depamphilis C.W., Ma H. 2005a. The evolution of the *SEPALLATA* subfamily of MADS-box genes: a preangiosperm origin with multiple duplications throughout angiosperm history. *Genetics* **169 (4)**: 2209–2223.

Zahn L.M., Leebens-Mack J., DePamphilis C.W., Ma H., Theissen G. 2005b. To B or Not to B a flower: the role of *DEFICIENS* and *GLOBOSA* orthologs in the evolution of the angiosperms. *J. Hered.* **96 (3)**: 225–240.

Zhou Z.-Y. 2005. *Gingko biloba – its ancestors and allies.* http://www.palaeobotany.org/page/living-fossils/gingko-biloba/

Zhou Z.-Y. 2007. Karkeiniaceae, Yimaiaceae, Umaltolepidaceae and Schmeissneriaceae. In: Anderson J.M., Anderson H.M., Cleal C.J., Brief history of the Gymnosperms classification, biodiversity, phytogeography and ecology: 174–177. *South African National Biodiversity Institute, Pretoria. Strelitzia* **20**: 1–280.

Zhou Z.-Y. 2009. An overview of fossil Ginkgoales. *Palaeoworld* **18 (1)**: 1–22.

Zimmermann W. 1930. *Die Phylogenie der Pflanzen.* Gustav Fischer, Jena.

Zimmermann W. 1952. The main results of the telome theory. *Palaeobotanist* **1**: 456–470.

Кириличний предметний покажчик

А

абаксіальна поверхня 474
абнормальна хромосома 84
абсолютна шкала вимірювання 102
абсцизійна тканина 278, 474
Австралійське флористичне царство 234
автогамія 380
автонім 121
автономний апоміксис 380
автополіплоїди 92
автор таксона 112
автохорія 586, 587
агамний вид 72
агамоспермія 92
агенний продиховий апарат 600
агенні супровідні клітини продихів 600
аглікон 618
агуміли 231
адаксіальна поверхня 474
Адансон М. 164
аддетивні дерева 110
адельфний андроцей 522
адродводомні рослини 510
аерація кореневої системи 231
аерогідатофіти 226
аерофіли 231
аерофіти 450
аерофоби 231
азотозалежність 231
азотфіксуючі бульбочки 466
акарбонатофіли 231
аконітин 616, 617
акріофіти 231
акронім 148
акротонічне галуження 498
акроцентрична хромосома 84
аксилярна плацентація 528
аксилярні вусики 504
аксилярні теорії походження квітки 550, 552
  антокормова 550
  антофітна 550
  гонофільна 550
  неопсевдантова 552
  теломна 550
аксілоцитний продиховий апарат 602
актиноморфні квітки 514
актиностела 264
  кладоксієвий тип 302
актиноцитний продиховий апарат 602
алакунний вузол 606
алейронові зерна 614
алелопатія 616
алкалоїди 616, 617
  бензилізоквінолінові 616
  металкалоїди 616
  пептидні 616
  поліамінні 616
  протоалкалоїди 616
  псевдоалкалоїди 616
  справжні 616
  тропанові 616
  циклопептидні 616
алопатричне видоутворення 78
алополіплоїди 92
алоризна коренева система 340, 464
альбумінові насінини 380
альгологія 135
альпійський пояс 230
альтернопетальний андроцей 522
альтерносепальний андроцей 522
Американське ботанічне товариство 129
Американське товариство систематиків рослин 129, 192
амфіанізоцитний продиховий апарат 602
амфібрахіпаратетрацитний продиховий апарат 602
амфібрахіпарацитний продиховий апарат 602
амфівазальні провідні пучки 266
амфігастрії 240
амфідіацитний продиховий апарат 602
амфізарцій 570, 576
амфікрибральні провідні пучки 266
амфіпаратетрацитний продиховий апарат 602
амфіпарацитний продиховий апарат 602
амфіперицитний продиховий апарат 602
амфіплоїди 92
амфістоматичний листок 598
амфістоматичний насінний зачаток 348
амфітецій 242
амфітропний насінний зачаток 348
амфіфлойна сифоностела 266
амфіциклоцитний продиховий апарат 602
ана- (апертури) 366
анагенез 74
аназоносулькулятні пилкові зерна 372
анакростилія 526
анасулькатні пилкові зерна 372
анатропний насінний зачаток 348
анафісіс 566
ангулапертуратні пилкові зерна 366
андрогінофор 512
андродіоеція 510
андромоноеція 510
андрооднодомні рослини 510
андроцей 506, 518, 520, 522
  адельфний 522
  альтернопетальний 522
  альтерносепальний 522
  антипетальний 522
  антисепальний 522
  апостемонний 522
  бісеріатний 522
  виступаючий 522
  гетеростамний 520
  гомостамний 520
  диадельфний 522
  дидимний 520
  дидинамний 520
  диплостемонний 522
  екстрорзний 520
  епіпетальний 522
  епісепальний 522
  епітепальний 522
  занурений 522
  інтрорзний 520
  криптоантерний 522
  латрорзний 520
  монадельфний 522
  мультисеріатний 522
  обдиплостемонний 522
  петалостемонний 522
  поліадельфний 522
  поліандричний 522
  сепалостемонний 522
  серіатний 522
  синандричний 522
  синантерний 522
  сингенезний 522
  спіральний 522
  тепалостемонний 522
  тетрадинамний 520
  унісеріатний 522
  фанероантерний 522
андроцей мохів 250, 253
анемобалісти 586, 587
анемофілія 380
анемохорія 586, 587
анеуплоїдизація 92
анізодихотомічне галуження 498
анізотропний пагін 496
анізофілія 480, 481
анізоцитний продиховий апарат 602
анітрофіли 231
анодні провідні пучки вузла 606
аномотетрацитний продиховий апарат 602
аномоцитний продиховий апарат 602
антела 562
антеридіальна ініціаль 352
антеридіальна клітина 352
антеридії 216
  будова 217
антеридіофор 244
антеродії 520
антерофор 414
антецій 570
антипетальний андроцей 522
антиподи 350
антисепальний андроцей 522
антокарпій 568, 570, 574, 582, 584
антокорм 390, 550
антокормова теорія походження квітки 550
антостробіл 548
антофіти 206, 384, 550
антофітна гіпотеза філогенії насіннєвих рослин 384

антофітна теорія походження квітки 550
антофор 512
антоцеротові 201, 258–261
антоціани 618
антропохорія 586
анулюс 272, 306
анулюс апертури 364
апендикулярні органи квітки 506
аперигенний продиховий апарат 600
апертна естивація 516
апертура пилкового зерна 362–367
  борозенка 362
  бревікольпа 362
  бревікольпора 362, 370
  демікольпа 368
  ектоапертура 362
  ектопора 370
  ендоапертура 362
    ендоцингулюм 370
    лалонгатна 370
    лолонгатна 370
    H-подібна 370
  ендопора 370
  закон Гарсайда 367
  закономірності закладання 367
  закон Фішера 367
  кольпа 362
  кольпора 362, 370
  кольпорора 374
  лептом 362
  мезоапертура 362
  папіла 362
  пора 362
  пороїд 362
  порора 370
  псевдокольпа 374
  сулькулюс 362
  сулькус 362
  улькулюс 368
  улькус 368
апертуратні пилкові зерна 362
апікальна плацентація 528
апікальне галуження 498
апікальний ріст 498
апікальні клітини мохоподібних
  клиноподібна 241
  лінзоподібна 241
  призматична 241
  тетраедрична 241
  циліндрична 241
апікальні септи зав'язі 536
апогамія 92
апогеотропний пагін 496
апокарпна структурна зона гінецея 532
апокарпний гінецей 530, 532
апокарпні плоди 572
апокольпіум 366
апокольпоріум 366
апоміксис 72, 92, 380
  автономний 380
  індукований 380
  нерегулярний 380
  нередукований 380
  регулярний 380
  редукований 380
апоморфні ознаки 108
апопоріум 366
апоспорія 380
апостемонний андроцей 522
апофіза 252
араукарійний тип поровості трахеїд 436
ареал виду 70
ареолятна поверхня пилкового зерна 378
арилус 348, 424, 430
Арістотелева концепція виду 70
артростела 266
архегоніальні рослини 206
архегоніати 206
архегонії 216, 350
  акрогінні 240
  анакрогінні 240
  будова 217
архегоніофор 244
археспоріальна тканина 218
археспоріальні клітини 350
археспорій 242
архітектурні моделі дерев 456–461
  багатоосьові
    Аттімса 460
    Аубревілля 458
    Кориби 458
    Кука 460
    Лійвенберга 458
    МакКлюра 456
    Манжено 460
    Массара 458
    Нозерана 458
    Петіт 458
    Прево 458
    Рау 460
    Ру 458
    Скарроне 460
    Стоуна 460
    Томліnсона 456
    Троля 460
    Фаґерлінда 458
    Чемберлена 456
    Шампанії 460
    Шута 456
  одноосьові
    Корнера 456
    Холтума 456
асектатори 231
асиметричний каріотипи 88
асиметричні квітки 514
асиміляційний крохмаль 614
асимплікатна структурна зона гінецея 532
асцидіатна ділянка плодолистка 526
асцидіатні листки 494
атактостела 266
атріум апертури 364
атропін 616
ауксибласт 496
аутапоморфія 108
аутгрупа 110
аутосома 94
афлебії 298, 342
Африканське флористичне підцарство 234
ахламідні квітки 514
ацидофіли 228, 230

Б

багатокістянка 582
багатолакунний вузол 606
багатолистянка 576
багатонасіннєві плоди 572
багаторядні трихоми 594
база даних філогенетичних таксонів 122
базальна клітина мікрогаметофіта 352
базальна плацентація 528
базальне міжвузля суцвіття 556
базальні покритонасінні 446
базальні справжні дводольні 446
базальнозалозисті трихоми 594
базигінія 526
бази даних 128
  для оцінки біорізноманіття 130
    EoL 130
    Euro+Med Plantbase 130
    Flora Europaea Database 130
    GBFI 130
    ToL 130
  наукометричні 141
    Index Copernicus 141
    PubMed 141
    SciVerse Scopus 141
    Web of Knowledge 141
  репозиторіїв 132
    GRBio 132
    Index Herbariorum 132
    Index Herbariorum Rossicum 132
    The Linnaean Plant Name Typification Project 132
    Virtual Herbaria 132
  таксономічних публікацій 128
    BHL 128
    Botanicus 128
    ICN 128
    Internet Archive 128
    Фундаментальная электронная библиотека «Флора и фауна» 128
  філогенетичних таксонів 122
базистилія 526
базитонічне галуження 498
базифіксні пиляки 518
базифіли 228, 230
базове число 90
бакка 582
бактеріориза 466
бакулятна поверхня пилкового зерна 378
балісти 586
Баухін Г. 160
безмевалоновий шлях 620
безрозетковий пагін 496
безстатеве розмноження 218
безсудинні рослини 270
бензилізоксіволінові алкалоїди 616
Бентам Дж. 166
берберин 616
Бессі Ч. 172
беталаїни 618
бетанін 619
бетулін 620, 621
біб 570, 576, 578
біколатеральні провідні пучки 266
білатеральносиметричні квітки 514
білкові включення 614
білкові тіла включення 614
бімодальна вибірка 99
бінарна номенклатурна система 112, 162
біномен 124
біномінальна номенклатурна система 112, 118, 162
біогеографічне районуваня Землі 234
біологічна концепція виду 70
біом 227, 228, 235
біотемпература 228
біпарентальні організми 71, 81
бірадіальносиметричні квітки 514
біретикулятна поверхня пилкового зерна 378

бісеріатний андроцей 522
бісеріатні трихоми 594
біспорангіатні тичинки 518
бітегмальний насінний зачаток 346, 442
біфаціальний листок 474
біфлавоноїди 618, 619
бічне галуження 498
бічний корінь 464
бічний пагін 496
блефаропласт 246
БММА (нейротоксин) 396
Боен К. 160
Бореальне флористичне підцарство 234
борозенка (апертура) 362
борозенкові пилкові зерна 362
борозенко-порові пилкові зерна 370
борошнистий ендосперм 382
бострикс 562
Ботанический институт Комарова 151
ботанічна номенклатура 121
Ботанічний сад К'ю 131
Ботанічний центр Каринтії 131
ботанічні часописи світу 128
Acta Phytotaxonomica Sinica 133
Adansonia 131
American Journal of Botany 129
Annals of Botany 129
Annals of the Missouri Botanical Garden 129
Annual report of Missouri Botanical Garden 129
Blumea 131
Botanical Journal of Linnean Society 131
Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 133
Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Section B, Adansonia, botanique, phytochimie 131
Flora 133
Journal of Systematics and Evolution 133
Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Botany 131
Kew Bulletin 131
Modern Phytomorphology 133
Österreichische Botanische Zeitschrift 129
Österreichisches Botanisches Wochenblatt 129
Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 131
PhytoKeys 133
Phytotaxa 133
Plant Diversity and Evolution 133
Plant Systematics and Evolution 129
Systematic Botany 129
Taxon 129
Wulfenia 131
ботриоїд 560
бракteї 512, 554
брактеозні суцвіття 554
брактеолі 512
брахібласт 496
брахіпарагексацитний диполярний продиховий апарат 602
брахіпарагексацитний монополярний продиховий апарат 602
брахіпаратетрацитний продиховий апарат 602
брахіпарацитний продиховий апарат 602
бревікольпа 362
бревікольпатні пилкові зерна 362
бревікольпора 362, 370
бревікольпоратні пилкові зерна 362, 370
брекетовані родини 204
Бремер Б. 202
Бремер К. 202
бріологія 238
бруньки 486, 496
бутони 486
вегетативні 486
вегетативно-генеративні 486
виводкові 486
відкриті 486
відновлення 486
генеративні 486
головні 486
додаткові 486
закриті 486
збагачення 486
зимуючі 486
кластерні термінальні 486
колатеральні 486
латеральні 486
одинарні 486
основні термінальні 486
придаткові 486
псевдотермінальні 486
пуп'янки 486
серіальні 486
сплячі 486
спочиваючі 486
супровідні 486
термінальні 486
брунькові луски 486
брунькоскладення 488, 490, 491
будова провідної системи 264, 266, 268
бульби 502
бульбоцибулини 502
бутони 486
брунькоскладення 516

В

вайя 296, 298, 322
афлебії 298
будова 299
коста 298
костула 298
основа 298
перо 298
пір'їнка 298
пластинка 298
рахіс 298
черешечок 298
черешок 298
валекулярні канали 314
вальватна вернація 490
вальватна естивація 516
ВАМ (мікориза) 466
ван Тігем Ф. 264
варієтет 121
васкуляризація вузла 606
васкуляризація черешка 608, 610, 612
васкулярна анатомія 268, 606
васкулярний континуум стебло-вузол-листок 606
вегетативна діаспора 220
вегетативна діаспорія 220
вегетативна клітина мікрогаметофіта 354
вегетативне розмноження 216, 220
вегетативна діаспорія 220
неспеціалізоване 220
партикуляція 220
природне 220
сарментація 220
штучне 220
вегетативний пагін 496
вегетативні бруньки 486
вегетативно-генеративні бруньки 486
везикулярно-арбускулярна мікориза 466
веламен 466
велум (лікофіл) 294
вербасцеїн 617
вербасценін 616
вернація 488, 490, 491
версатильні пиляки 518
верукатна поверхня пилкового зерна 378
верхівкове галуження 498
верхні плоди 572
верхня зав'язь 526
верхня квіткова луска 570
верхня ягода 582
вестибюль продиху 598
вестібулюм апертури 364
вибірка
бімодальна 99
мультимодальна 99
унімодальна 99
виводкові бруньки 486
вид 67, 70–83, 112
агамний 72
ареал 70
вікаріант 72
вікаріюючий 72
гібридний 72
гібридного походження 72
гібридогенний 72
заміщуючий 72
злиття 82
інтрогресивний 82
концепції 70, 71
Арістотелєва 70
біологічна 70
впізнавальна 71
еволюційна 70
екологічна 71
зчеплена 71
ізоляційна 71
індивідуальна 71
кладистична 70
конкурентна 71
морфо-географічна 71
морфологічна 71
номіналістична 71
таксономічна 71
типологічна 70
фенетична 70
філогенетична 70
механізми ізоляції 80
мікровид 72
морфовид 71
палеовид 72
паравид 70
парафілетичний 70
участь у ценозі 231
вид-вікаріант 72
видова назва 112
видовий епітет 112
родовий епітет 112
видовий епітет 112
видовий каріотип 88

видоутворення 70, 74, 75, 76, 77, 78, 82
концепції 74, 75
змінної швидкості еволюції 74
квантової еволюції 74
переривчастої рівноваги 74
переривчастої стабільності 74
філетичного градуалізму 74
філетичної поступовості 74
моделі 76, 77
брунькування 76
розщеплення 76
філетичної трансформації 76
сіра зона 74
типи за просторовим критерієм 78, 79
алопатричне 78
гетеропатричне 78
парапатричне 78
перипатричне 78
симпатричне 78
визначення зразків 154
визначник 154
виникнення вищих рослин 222
вислоплодник 574, 578
висотна поясність 230
виступаючий андроцей 522
висячі провідні пучки 268
вищі рослини 206, 207, 208, 212
виникнення 222
еволюція 222
особливості 211–237
походження 222
цикл відтворення 212, 213, 214
гіпотези еволюції
інтеркаляційна 214
модифікаційна 214
вищі спорові рослини 206, 270
вівіпарія 220
відділ 67
відкрита вернація 490
відкрита естивація 516
відкритий тирс 564
відкриті бруньки 486
відкриті суцвіття 554
відносна площа продихів 604
відносна шкала вимірювання 102
відтворення 212
вищих рослин 212, 214
вікаріюючий вид 72
Віллареаль Ю.К. 200
вільно-центральна плацентація 528
віночок 514
віоленти 224
вісь квітки 506
вісь колоска 570
включення білкові 614
включення клітинні 614, 615
включення кристалічні 614
власне насіннєві рослини 206
вміст гумусу 231
вміст солей 230
внутрішньоквіткові нектарники 538
внутрішня камера продиху 598
водний пояс 230
вологість клімату 231
волоски 594
волоть 564
впізнавальна концепція виду 71
всмоктуючі корені 464
вставковий ріст 498
вторинна перетяжка 86
вторинна проталіальна клітина 352
вторинна протонема 240
вторинна рослинність 231
вторинний ендосперм 380, 382, 442
вторинний крохмаль 614
вторинні метаболіти 616–621
вторинно гоморизна коренева система 464
вторинно лізікарпний гінецей 530
вторинно одногніздний гінецей 530
вторинно стрижнева коренева система 464
вторинно унітегмальний насінний зачаток 346, 442
Ву Ж.-Ї. 190
вузол 606
алакунним 606
багатолакунний 606
однолакунний 606
типи 606
трилакунний 606
формула 606
вусики 492, 504
аксилярні 504
термінальні 504
вусики (листкові) 476
в'язальце 518

г

галосукуленти 228
галотрофи 230
галофіти 228
галуження 498
акротонічне 498
апікальне 498
базитонічне 498
бічне 498
верхівкове 498
дихотомічне 498
анізодихотомічне 498
ізодихотомічне 498
нерівнодихотомічне 498
рівнодихотомічне 498
латеральне 498
мезотонічне 498
моноподіальне 498
політомічне 498
псевдодихотомічне 498
симподіальне 498
галузисті трихоми 594
гаметангії 216
гамети 212
гаметична ізоляція видів 80
гаметофіт 212
екзоспоричний 272
ендоспоричний 272
протандричний 272
протогінічний 272
гаметофітне число 90
гамогетеротопічна теорія походження квітки 552
гамогетеротопія 552
гаплостела 264, 274
гаплофаза 212
гарбузина 582
гаусторіальна клітина мікрогаметофіта 352
гаусторії 242, 466
гекістотерми 226, 230
гексаплоїди 92
гелікоїдний дихазій 562
гелікоїдний монохазій 562
геліосціофіти 226
геліофіти 226, 230
гелокриптофіти 450
гелофіти 226
гематна поверхня пилкового зерна 378
геми 238
геміаерофоби 231
гемігідроконтрастофіли 231
гемігідроконтрастофоби 231
гемієвритопи 231
гемікарбонатофіли 231
гемікарбонатофоби 231
геміконтинентали 231
гемікриптофіти 450
еугемікриптофіти 450
протогемікриптофіти 450
гемікріофіти 231
гемімезогенний продиховий апарат 600
гемімезоперигенний продиховий апарат 600
гемінітрофіли 231
геміокеаністи 231
гемінарацитний продиховий апарат 602
гемінеригенний продиховий апарат 600
гемісимплікатна структурна зона гінецея 532
гемісинасцидіатна структурна зона гінецея 532
гемісинкарпний гінецей 532
гемістенотопи 231
гемісціофіти 230
гемітерпеноїди 620
гемітропний насінний зачаток 348
генеративна клітина мікрогаметофіта 352, 354
генеративне розмноження 216
генеративний пагін 496
генеративні бруньки 486
генерація 216
гени гомеотичні 546
геокриптофіти 450
геотропний пагін 496
гераніол 621
гербаризація матеріалу 144, 150
вимоги до зразків 146
гербарій 148
гербарна етикетка 148
гербарна папка 144, 145
гербарний зразок 148
гербарний конверт 146
геркогамія 508
гесперидій 582
гетероапертуратні пилкові зерна 362, 363, 374
гетеробрахіальна хромосома 84
гетерогаметна стать 96
гетерогенний ізолатеральний листок 474
гетерозиготність 92
гетерокарпія 572
гетерокольпатні пилкові зерна 374
гетерокольпоратні пилкові зерна 374
гетероморфні хромосоми 94
гетеропатричне видоутворення 78
гетероспорія 218
гетеростамний андроцей 520
гетеростилія 508
гетеротетична волоть 564
гетерофілія 480, 481
гетерохламідні квітки 514
гетерохроматин 84
гетерохромосомами 94
гетерохромосомний механізм детермінації статі в рослин 94

гіалінові клітини 254
гіалодерма 250
гібрид 78
гібридизація 82
  інтрогресивна 82
гібридна зона 78
гібридний вид 72
гібридогенний вид 72
гігромезофіти 230
гігроскопічна реакція 586
гігрофіти 226, 230
гідатоди 540
гідатофіти 226
гідроїди 238
гідроконтрастофоби 231
гідрокриптофіти 450
гідром 238
гідротоп 230
гідрофілія 380
гідрофіти 226, 230
гідрохорія 586, 587
гілка 470
гілкопад 436
гінецей 506, 524–541
  апокарпний 530
  вторинно лізікарпний 530
  вторинно одногніздний 530
  гемісинкарпний 532
  додаткові септи 536
  лізікарпний 530
  монокарпний 530
  мономерний 524
  паракарпний 530
  полімерний 524
  полімерно-апокарпний 524
  полімерно-синкарпний 524
  псевдомономерний 524
  пседоценокарпний 530
  синкарпний 530
  структурні зони 532, 534
  структурні типи за Ляйнфельнером 532
  структурні типи за Тахтаджяном 531
  фрагмокарпний 530
  хорікарпний 530
  ценокарпний 530
гінецей (мохів) 250
гінкгові 406–411
гінобазія 526
гінодводомні рослини 510
гінодіоеція 510
гіноміноеція 510
гінооднодомні рослини 510
гіноплевральні нектарники 540
гіностегій 520
гінофор 512
гіпантій 512, 514
гіпераерофіли 231
гіпераерофоби 231
гіпераридофіти 231
гіперацидофіли 228, 230
гіпербазифіли 228, 230
гіпербрахіальна хромосома 84
гіпергідроконтрастофіли 231
гіпергідроконтрастофоби 231
гіпергідрофіти 230
гіпергуміфіли 231
гіперкарбонатофіли 231
гіперкарбонатофоби 231
гіперкріофіти 231
гіперксерофіти 230
гіпернітрофіли 231
гіперомброфіти 231
гіпогеогенне кореневище 500
гіпогінія 526
гіпогінні елементи квітки 526
гіпокарпна структурна зона гінецея 534
гіпокотиль 382
гіпостаза 348
гіпостоматичний листок 598
гіпотагма 556
гіпотеза Гофмейстера 216
гіпотеза Порша 216
гіпотези філогенетичних взаємозв'язків насіннєвих рослин 384, 386
  антофітна 384
  гнепінова 386
  гнетіферна 384
  гнетогімнева 386
  гнетофіт-спорідднена 386
гіпотропний насінний зачаток 348
гіпофіза 252
гіпоцитний продиховий апарат 602
гіпсофіл 480
гістологічний матеріал 152
глікогалофіти 228
глікон 618
глікотрофи 230
глохидії 328
глюкозиди гірчичної олії 618
глюкозиноляти 618, 619
гнепінова гіпотеза філогенії насіннєвих рослин 386
гнетіферна гіпотеза філогенії насіннєвих рослин 384
гнетові 412–421
гнетогімнева гіпотеза філогенії насіннєвих рослин 386
гнетофіт-спорідднена гіпотеза філогенії насіннєвих рослин 386
гнізда зав'язі 526
гнізда пиляка 442, 518
Голарктичне флористичне царство 234
голівка (видозмінений пагін) 500
голівка (суцвіття) 560
голі суцвіття 554
голонасінні 197
головна брунька 486
головна флоресценція 556
головний корінь 464
головний пагін 496
голонасінні 168, 194, 206, 388–435
голотип 98, 116
голоцентрична хромосома 84
гомеозис 546, 552
гомеотичні гени 546
гомоапертуратні пилкові зерна 362, 363
гомоброхатна поверхня пилкового зерна 378
гомогаметна стать 96
гомогенний ізолатеральний листок 474
гомозиготність 92
гомоморфні хромосоми 94
гомоплазія 108
гомостамний андроцей 520
гомотетична волоть 564
гомохламідні квітки 514
гомохромосомами 94
гомохромосомний механізм детермінації статі у рослин 94
гоносома 94
гонофіл 550
гонофільна теорія походження квітки 550
горіх 574
горішок 568, 570, 574
Гоффінет Б. 200
гранатина 584
гранулятна поверхня пилкового зерна 378
гуміфіли 231
гумусзалежність 231

Д

даідзеїн 619
далбергіон 619
Дарвін Ч. 74
Дахльгрен Г. 180
дахльгренограма 180
Дахльгрен Р. 180
дводомні рослини 510
двонапрямлена інтрогресія 82
дворядні трихоми 594
двостатеві квітки 508
двотековий пиляк 518
дегідрофалкарінон 619
Декандоль А. 164
Декандоль А.К. 164
Декандоль О.П. 164
декуссатна тетрада 219, 358
дельфінин 616
дельфінідин 619
демікольпа 368
демікольпатні пилкові зерна 368
дендритні трихоми 594
дендрограми 110
дентицидна коробочка 580
денце цибулини 502
дерева 452
дерева аддетивні 110
дерева ультраметричні 110
деревні рослини 452
десмоцитний продиховий апарат 602
детермінація статі у рослин 94–97
  механізми 94
    гетерохромосомний 94
    гомохромосомний 94
  типи 94
    W-активна система 94
    X-0-система 96
    X:A балансова система 94
    X-XY-система 96
    X-Y-система 96
    Y-активна система 94
    Z-W-система 96
    жіночий гетеогаметний 96
    складних хромосомних взаємодій 96
    чоловічий гетерогаметний 96
диада 358
диадельфний андроцей 522
диархні провідні пучки 266
дидимний андроцей 520
дидинамний андроцей 520
диклезій 568, 570, 574
диктіостела 266
диморфні квітки 514
диоратні пилкові зерна 374
диплоїди 92
диплопоратні пилкові зерна 374
диплостемонний андроцей 522
диплофаза 212
диплохорія 586
диск (квітковий) 512
дисперсія 101
дистально-дисулькатні пилкові зерна 372
дистилія 508, 510

дитерпеноїди 620
дифузно-ламінальна плацентація 528
дихазіальні суцвіття 562
  гелікоїдний дихазій 562
  дихазій 562
  скорпіоїдний дихазій 562
дихазій 554, 562
дихогамія 508
дихоподій 498
дихотомічна шкала вимірювання 100
дихотомічне галуження 498
дихотомічне жилкування 478
дициклічний пагін 496
діагеотропний пагін 496
діагностичні ознаки 98
діаграми квітки 544
діаспора 586
  вегетативна 220
  водоплавна 587
  дощозалежна 587
  повітроплавна 587
  способи поширення 586
діацитний продиховий апарат 602
діоеція 510
діскарин 616
довге плече хромосоми 84
довгокореневищні рослини 500
додатковий корінь 464
додаткові бруньки 486
додаткові септи гінецея 536
домінанти 231
дорзивентральний листок 474
дорзифіксні пиляки 518
Доуельд О.Б. 182
Доукінс Р. 74
дошкоподібні корені 468
Древньосередземноморське флористичне підцарство 234
дрепаній 562
дробні плоди 572
друзи 614
Дуліо А. 264

Е

ебрактеатні суцвіття 554
ебрактеозні суцвіття 554
евантова теорія походження квітки 548
еволюційна концепція виду 70
еволюційна лінія 76, 190
  видового рівня 76, 81
  організмового рівня 81
еволюція вищих рослин 222
евритопи 231
едифікатори 231
Ейхлер А.В. 68, 168, 544
екваторіальний міст пилкового зерна 368
екваторіально-дисулькатні пилкові зерна 372
екватор пилкового зерна 368
еквітантна вернація 490
еквіфаціальний листок 474
екзархний тип ксилеми 264
екзина 354, 356
  ектекзина 356
  ендекзина 356
  некзина 1 356
  некзина 2 356
  секзина 1 356
  секзина 2 356
  секзина 3 356
  секзина 4 356
  секзина 5 356
екзозоохорія 586
екзокарпій 568
екзоспорій 354
екзостом 252
екзостоматичний насінний зачаток 348
екзотеста 410
екозона 234
екологічна ізоляція видів 80
екологічна концепція виду 71
екологічні групи 226–233
  автотрофних рослин 226, 228
  за відношенням до вологи 226
  за відношенням до кислотності субстрату 228
  за відношенням до освітлення 226
  за відношенням до субстрату 228
  за відношенням до температури 226
  за Я.П. Дідухом 230, 231
  міксотрофних рослин 232
екологічні параметри 230, 231
екорегіон 234
екотопічні патієнти 224
ексальбумінові насінини 380
ексікат 150
  типу експедиції 150
  типу флори 150
експлеренти 224
експлікатний птиксіс 488
екстрагетерогаметний 96
екстрануптіальні нектарники 538
екстраокеаніти 231
екстрафлоральні нектарники 538
екстрорзний андроцей 520
екстрорзні пиляки 518
ектекзина 356
  базальний шар 356
  колумела 356
  підстилаючий шар 356
  тектум 356
ектоапертура 362
ектокольпа 370
ектомікориза 466
ектопаразити 232
  кореневі 232
  стеблові 232
ектопія 552
ектопора 370
ектофлойна сифоностела 266
елайофори 540
елатери 242
елементарний модуль пагона 462
елементарний пагін 496
ембріональна клітина 352
ембріональна клітина мікрогаметофіта 352
ембріофіти 206
емергенції 278
енації 240
Енглер А. 170
ендархний тип ксилеми 264
ендекзина 356
ендоапертура 362
  ендоцингулюм 370
  лалонгатна 370
  лолонгатна 370
  Н-подібна 370
ендозоохорія 586, 587
ендокарпій 568
ендомікориза 466
ендопаразити 232
ендопора 370
ендосперм 350
  борошнистий 382
  вторинний 380, 382, 442
  маслянистий 382
  первинний 350
ендоспермові насінини 380
ендоспорій 354
ендостом 252
ендостоматичний насінний зачаток 348
ендотеста 410
ендотецій 242
ендоцингулюм 370
ендоцингулятна ендоапертура 370
ендоцингулятні пилкові зерна 370
епельтатний плодолисток 528
епібласт насінини злакових 382
епігеогенне кореневище 500
епігінія 526
епігінні елементи квітки 526
епігон 514
епігоній 242
епідермальні нектарники 538
епізоохорія 586, 587
епікалікс 512, 514
епікарпій 568
епікотиль 382
епіліти 228
епіматій 424, 438
епіпетальний андроцей 522
епіпетальні тичинки 520
епісепальний андроцей 522
епістоматичний листок 598
епітепальний андроцей 522
епітепальні тичинки 520
епітип 116
епітропний насінний зачаток 348
епіфільні суцвіття 566
епіфіти 228, 450
епіфрагма 252
ерем 578
Ерхарт Я.Ф. 150
естивація 516, 517
етологічна ізоляція видів 80
еуаридофіти 231
еугалофіти 228
еугемікриптофіти 450
еукольпоратні пилкові зерна 370
еуконтиненталі 231
еумезогенний продиховий апарат 600
еумезоперигенний продиховий апарат 600
еунітрофіли 231
еуомброфіти 231
еуперигенний продиховий апарат 600
еусинкарпний гінецей 532
еусинкольпатні пилкові зерна 368
еуспорангієві папоротеподібні 300
еуспорангії 218, 271, 272
  будова 219
еустела 266
еусулькулятні пилкові зерна 372
еутрофи 230
еухроматин 84
ефедрин 414
ефемери 224
ефемероїди 224
ефірні олії 620
ехінатна поверхня пилкового зерна 378

Ж

живородні рослини 220
жилка листка 478
жилкування листкове 478, 479
  дихотомічне 478
  жаралельне 478
  одножилкове 478
  пальчасто-паралельне 478
  пальчасто-сітчасте 478
  пірчасто-паралельне 478
  пірчасто-сітчасте 478
  ретикулятне 478
  сітчасте 478
  трійчасто-сітчасте 478
життєва стратегія 224
життєвий цикл 212
життєві зони 228
життєві форми 450, 452–455
  еволюція 455
жіноча шишка 424
жіночий гетеогаметний тип детермінації статі у рослин 96
жіночі аксилярні комплекси 426
жолудь 568, 570, 574
Жюссьє А.Л., де 68, 164
Жюссьє Б., де 164
Жюссьє Ж., де 164
Жюссьє К., де 164

З

завершені суцвіття 554
завитковий монохазій 562
зав'язь 524, 526
  верхня 526
  гнізда 526
  напівнижня 526
  нижня 526
  перегородки 526
  порожнина 526
  септи 526
загнутий птиксіс 488
загострені трихоми 594
задня камера продиху 598
закон Гарсайда 367
закон Фішера 367
закрита вернація 490
закрита волоть 562
закрита китиця 560
закритий зонтик 560
закритий колос 560
закритий тирс 562
закритий щиток 560
закриті бруньки 486
закриті суцвіття 554
залозиста голівка трихоми 594
замикаючі клітини продихів 598
заміщення 212
заміщуючий вид 72
занурений андроцей 522
запасаючі листки 492
запасний крохмаль 614
запилення 380
  автогамія 380
  анемофілія 380
  гідрофілія 380
  зоофілія 380
  самозапилення 380
запліднення 380
зародкова брунька 382
зародкове стебельце 382
зародковий корінець 382
зародковий мішок 216, 350
  семиклітинний восьмиядерний 350, 442
  типи 350
зародкові рослини 206
зародок 382
  гіпокотиль 382
  епікотиль 382
  зародкова брунька 382
  зародкове стебельце 382
  зародковий корінець 382
  надсім'ядольне коліно 382
  підсім'ядольне коліно 382
  плюмула 382
  сім'ядолі 382
заросток 218, 272
заурохорія 586
збір матеріалу 144
згорнута вернація 490
згорнута естивація 516
зелені рослини 182
зерна алейронові 614
зерна крохмальні 614
зернівка 570, 576
зигзагоподібний монохазій 562
зигоморфні квітки 514
зигота 212
зимуючі бруньки 486
зізифін 616, 617
зім'ята естивація 516
зім'ятий птиксіс 488
зірчасті трихоми 594
злиття видів 82
змішане опушення 594
зовнішня камера продиху 598
зоїдогамія 216
зона відновлення суцвіття 556
зона гібридизації 78
зона збагачення суцвіття 556
зона інгібування суцвіття 556
зона пригнічення суцвіття 556
зоно- (апертури) 366
зоноратні пилкові зерна 370
зоносулькатні пилкові зерна 372
зонтик 560
зообалісти 586, 587
зоогеографічне районування Землі 234
зоологічна номенклатура 121
зоофілія 380
зоохорія 587
  екзозоохорія 586
  ендозоохорія 586, 587
  епізоохорія 586, 587
  заурохорія 586
  іхтіохорія 586
  мамаліохорія 586
  мірмекохорія 586
  орнітохорія 586
  стоматохорія 586, 587
  хіроптерохорія 586
зростання
  конгенітальне 526
  постгенітальне 526
зчеплена концепція виду 71

І

ідеограма 88
ієрархічний принцип 66
ізобілатеральна тетрада 219
ізобрахіальна хромосома 84
ізодихотомічне галуження 498
ізоепітип 116
ізолатеральний листок 474
ізолектотип 116
ізоляційний бар'єр 80
  класи 80
ізоляція видів 80
ізоляція видів внаслідок відмінних запилювачів 80
ізоляція видів внаслідок гібридного розпаду 80
ізоляція видів внаслідок нежиттєздатності гібридів 80
ізоляція видів внаслідок стерильності гібридів 80
ізонеотип 116
ізопренові ланки 620
ізопреноїди 620
ізопропілглюкозинолят 619
ізоспорія 218
ізотип 116
ізотропний пагін 496
ізофлаваноїди 619
ізофлавоноїди 618
іконотип 116
імбрикатна естивація 516
імбрикатні цибулини 502
імпакт-фактор 140
інапертуратні пилкові зерна 362
інвертований біфаціальний листок 474
інвертовані провідні пучки 268
інволютна естивація 516
інволютний птиксіс 488
Індекс Хірша 140
індивідуальна концепція виду 71
індивідуальний каріотип 88
Індо-Малезійське флористичне підцарство 234
індузій 272
  псевдоіндузій 272
  справжній 272
індукований апоміксис 380
інтегумент 346
  вторинно одинарний 346
  еволюція 346
  одинарний 346
  подвійний 346
інтектатні пилкові зерна 356
інтервальна шкала вимірювання 102
інтеркалярна сателіта 88
інтеркалярний ріст 498
інтерлокулюм апертури 364
інтерлокулярні септальні нектарники 540
інтина 354, 356
інтрафлоральні нектарники 538
інтрогресант
  стабілізований 82
інтрогресивна гібридизація 82
інтрогресивний вид 82
інтрогресія 82
  двонапрямлена 82
  локалізована 82
  однонапрямлена 82
інтрорзний андроцей 520
інтрорзні пиляки 518
інфлоресценція 554
інфралокулярні септальні нектарники 540
ірідоїди 620
іхтіохорія 586

К

кавальна порожнина 340
кава (порожнина) 340
каліптра 242
кальцефіли 228
камара 570
кампілотропний насінний зачаток 348
камфора 621
канали валекулярні 314
канали карінальні 314
канальцеві клітини 216
капітатні трихоми 594
капсаіцин 616
Капське флористичне царство 234
карбонатозалежність 231
карбонатофіли 231
карбонатофоби 231
карвон 621
карденоліди 620
карінальні канали 314
каріограма 88
каріотип 88
  асиметричний 88
  видовий 88
  індивідуальний 88
  симетричний 88
карпелодій 524
карпологія 568
карцеруля 570
ката- (апертури) 366
катазоносулькулятні пилкові зерна 372
катасулькатні пилкові зерна 372
катафіл 396, 480
категоріальна система 66
катодні провідні пучки вузла 606
каудекс 470, 500
каулоїд 240
каулонема 250
  вторинна 250
квассін 621
квазіноїди 620
квартерна модель ідентичності елементів квітки 546
квінкунціальна естивація 516
квітка 442, 506–561
  A-B-C-D-E модель ідентичності елементів 546, 547
  A-B-C модель ідентичності елементів 546
  B-C/D модель ідентичності елементів 546
  Mostly male теорія 552
  актиноморфна 514
  антокормова теорія 550
  антофітна теорія 550
  апендикулярні органи 506
  асиметрична 514
  ахламідна 514
  білатеральносиметрична 514
  бірадіальносиметрична 514
  будова 506
  вісь 506
  гамогетеротопічна теорія 552
  гетерохламідна 514
  гіпогінні елементи 526
  гомохламідна 514
  гонофільна теорія 550
  двостатева 508
  диморфна 514
  евантова теорія 548
  еволюція 548
  епігінні елементи 526
  зигоморфна 514
  квартерну модель ідентичності елементів 546
  модель згасаючих меж 546
  модель зміщених меж 546
  модель плаваючих меж 546
  модель фіксованих меж 546
  неопсевдантова теорія 552
  одностатева 508
  осі симетрії 514
  осьові елементи 512
  перигінні елементи 526
  протандрична 508
  протерандрична 508
  протерогінічна 508
  протогінічна 508
  псевдантова теорія 548
  псевдотермінальна 554
  радіальносиметрична 514
  спеціалізовані структури 508
  стать 508
  стерильна 508
  стробілярна теорія 548
  субтермінальна 554
  теломна теорія 550
  термінальна 557
  функціонально одностатева 508
квіткова луска 570
квіткова чаша 514
квіткові діаграми 544
квіткові рослини 206, 442–447
квіткові формули 542
  напівграфічні 542
  текстові 542
квітколоже 506, 512
квітконіжка 506, 512
квітконос 554
кислотний режим ґрунту 230
китиця 560
кільце коробочки мохів 252
кільце (спорангій) 272
кінетосома 246
кінетохор 84
кісточка 582
кістянка 570, 582
клади 110
кладистика 107, 108
кладистична концепція виду 70
кладистична номенклатура 122
кладогенез 74
кладограми 110
  аутгрупа 110
  інтерноди 110
  клади 110
  ноди 110
  термінальні групи 110
кладодії 504
кладоксієвий тип актиностели 302
клас 67
класи ізоляційних бар'єрів 80
класи ознак 104
класифікаційна шкала вимірювання 100
класифікаційні ознаки 98
класифікація антокарпіїв і перикарпіїв за Сп'ютом 570
класифікація екологічних груп за Дідухом 230
класифікація життєвих форм 450
  за Раункієром 450, 451
  за Серебряковим 452, 454
класифікація клімату Кьоппена-Гейгера 232
класифікація тетрад 358
класичний локалітет 98
класи шкал вимірювання 100
кластерні термінальні бруньки 486
клейкі листки 494
клейстокарпнія 252
клипеатна поверхня пилкового зерна 378
клімакс-едафічна рослинність 231
клімаксова рослинність 231
кліноапогеотропний пагін 496
кліногеотропний пагін 496
клітина-ніжка 352
клітина-суспензор 352
клітина-тіло мікрогаметофіта 352
клітина-трубка 352
клітині включення 614
клітинні включення 615
клон 220
кляватна поверхня пилкового зерна 378
коаксілоцитний продиховий апарат 602
ковпачок 242
коефіцієнт варіації 101
коефіцієнт нерівномірності зволоження 231
кокаїн 616, 617
колатеральні бруньки 486
колатеральні провідні пучки 266
колеоптиль насінини злакових 382
колеориза насінини злакових 382
коливання режиму зволоження 231
колінчатка 570
колос 560
колумела 356
колхіцин 616, 617
кольпа 362
  ектокольпа 370
кольпатні пилкові зерна 362, 368, 370
кольподипоратні пилкові зерна 374
кольпора 362, 370
кольпоратні пилкові зерна 362, 370, 372
кольпороїдатні пилкові зерна 370
кольпорора 374
кольпороратні пилкові зерна 374
колючки 504
Колючки 492
Комітет філогенетичної номенклатури 122
комплементи 92
конволютна вернація 490
конволютна естивація 516
конволютний птиксіс 488
конволютно-загнутий птиксіс 488
конволютно-інволютний птиксіс 488
конволютно-револютний птиксіс 488
конгенітальне зростання 526
кондуплікатний плодолисток 526
кондуплікатний птиксіс 488
кондуплікатно-інволютний птиксіс 488
кондуплікатно-плікатний птиксіс 488
коніїн 616
конкаулесцентна синдезмія 566
конкаулесценція 566
конкурентна концепція виду 71
консервант 152
консерватизм провідної системи 268
консервація матеріалу 152
континентали 231
континентальність 231
контрактильні корені 466
концепції видоутворення 74, 75
  змінної швидкості еволюції 74
  квантової еволюції 74
  переривчастої рівноваги 74

переривчастої стабільності 74
філетичного градуалізму 74
філетичної поступовості 74
концепції виду 70, 71
Арістотелева 70
біологічна 70
вертикальна 70
впізнавальна 71
горизонтальна 70
еволюційна 70
екологічна 71
зчеплена 71
ізоляційна 71
індивідуальна 71
кладистична 70
конкурентна 71
морфо-географічна 71
морфологічна 71
номіналістична 71
таксономічна 71
типологічна 70
фенетична 70
філогенетична 70
концепція змінної швидкості еволюції 74
концепція квантової еволюції 74
концепція переривчастої рівноваги 74
концепція переривчастої стабільності 74
концепція філетичного градуалізму 74
концепція філетичної поступовості 74
коперецитний продиховий апарат 602
кополоцитний продиховий апарат 602
кора 250
коренева мантія 304, 330
коренева система 464, 465
алоризна 340, 464
вторинно гоморизна 464
вторинно стрижнева 464
мичкувата 464
первинно гоморизна 340, 464
стрижнева 464
кореневий чохлик 464
кореневище 500
гіпогеогенне 500
довге 500
епігеогенне 500
коротке 500
кореневі шишки 466
кореноплоди 468
корені-підпорки 468
корені-причіпки 466
корені-ходулі 468
корінь 464–469
азотфіксуючі бульбочки 466
бічний 464
всмоктуючий 464
гаусторія 466
головний 464
додатковий 464
дошкоподібний 468
контрактильний 466
кореневі шишки 466
кореноплід 468
корінь-підпорка 468
корінь-причіпка 466
корінь-ходуля 468
метаморфози 466, 468
мікоризний 466
напівскелетний 464
пневматофор 466
повітряний 466
ростовий 464
скелетний 464
фотосинтезуючий 468
коробочка мохоподібних 242, 253
коробочка (плід) 570, 578, 580
дентицидна 580
кришечкова 580
локуліцидна 578, 580
локуліцидно-септифрагальна 578, 580
порицидна 580
септицидна 580
септицидна коробочка 578
септицидно-септифрагальна 578, 580
циркумсцисильна 580
коротке плече хромосоми 84
короткокореневищні рослини 500
коста апертури 364
коста вайї 298
коста (центральна жилка листка) 478
костула вайї 298
котилоспермові насінини 380
кофеїн 616, 617
кофлоресценції 556
кохлеарно-висхідна естивація 516
кохлеарно-низхідна естивація 516
кочан 500
кошик 560
крайова плацентація 528
краплі ліпідні 614
красинуцелятний насінний зачаток 346
кремнезем 314
Кренделл-Стотлер Б. 198
крилатка 570, 572, 576
крипта (лікофіл) 294
криптоантерний андроцей 522
криптоапертуратні пилкові зерна 362
криптогалофіти 228
криптогамні рослини 206, 270
криптофіти 450
гелокриптофіти 450
геокриптофіти 450
гідрокриптофіти 450
кристали 614
кристалічний пісок 614
кристалічні включення 614
друзи 614
кристали 614
кристалічний пісок 614
рафіди 614
стилоїди 614
цистоліти 614
кришечка (мохоподібні) 252
кришечкова коробочка 580
криюча клітина 350
криюча луска 196, 424
кріорежим 231
кріофіти 231
Кронквіст А. 176
крос-зона плодолистка 526
крохмаль 614
асиміляційний 614
вторинний 614
запасний 614
напівскладні зерна 614
первинний 614
прості зерна 614
складні зерна 614
крохмальні зерна 614
напівскладні 614
прості 614
складні 614
ксерофіти 226, 230
ксилема
екзархна 264
ендархна 264
мезархна 264
центрархна 264
К-стратегія 224
Кук О. 74
купула 346, 574
кущики 452
кущі 452

Л

лагеностом 348, 390
лактони 620
лактукопірцин 621
лакуна (листковий прорив) 268, 606
лакуни пилкового зерна 378
лалонгатна ендоапертура 370
Ламарк Ж.-Б., де 164
ламели листка мохоподібних 256
ламелятні трихоми 594
ламінальна плацентація 528
ламінарні тичинки 518
латентно-пельтатний плодолисток 528
латеральне галуження 498
латеральні бруньки 486
латеральні провідні пучки вузла 606
анодний 606
катодний 606
латрорзний андроцей 520
латрорзні пиляки 518
лектотип 116
лектотипіфікація 116
Ленхам У. 120
лептоїди 238
лептом 238, 362
лептоспорангієві папоротеподібні 300
лептоспорангії 218, 271, 272, 273
еволюція 273
типи 272
листкова мантія 474
листкова мозаїка 482
листкова основа 474, 476
листкова піхва 474
листкова пластинка 476
листкова формула 484
листковий прорив 266, 606
листковий слід 266, 606
листкові ареоли 478
листкові нектарники 538
листкові примордії 484
листкові серії 480
листкові формації 480, 481
листкорозміщення 482
листкоскладення 488, 489
листок 474–495, 496
амфістоматичний 598
асцидіатний 494
біфаціальний 474
водозапасаючий 492
вусик 492
гетерогенний ізолатеральний 474
гіпостоматичний 598
гомогенний ізолатеральний 474
дорзивентральний 474
еквіфаціальний 474
епістоматичний 598
жилкування 478
запасаючий 492
інвертований біфаціальний 474

клейкий 494
ловчий 494
метаморфози 492, 494
мечеподібний 474
пельтатний 474
простий 476
розетковий 480
сидячий 476
складний 476
стебловий 480
сукулентний 492
типи 474, 476
трубчастий 474
уніфаціальний 474
філодій 492
черешковий 476
листопад 474
листочки простої оцвітини 514
листочок 476
листянка 570, 576, 578
ліани 452, 454
деревні або напівдеревні багаторічні 454
трав'яні багаторічні 454
трав'яні однорічні 454
лібриформ 388
лігула 284
лізікарпний гінецей 530
лікофіли 284
лімонен 621
лімонін 621
лімоноїди 620
лінійна послідовність покритонасінних LAPG 202
лінійна сателіта 88
лінійна тетрада 358
лінія еволюції 76, 190
видового рівня 76, 81
організмового рівня 81
Лінней К. 68, 112, 118, 162
Ліннеївське товариство у Лондоні 131
ліпідні краплі 614
літоральний пояс 230
літофагофіти 228
літофіти 228
літоцисти 614
ловчі листки 494
локалізована інтрогресія 82
локсокольпатні пилкові зерна 368
локсокольпоратні пилкові зерна 370
локуліцидна коробочка 578, 580
локуліцидно-септифрагальна коробочка 578, 580
лолонгатна ендоапертура 370
ломент 572, 576, 578
Лоурін М. 122
лофатна поверхня пилкового зерна 378
лофи 378
лунарін 616
луска
криюча 196, 424
насіннєва 196, 424
люпінін 616
лябріум апертури 364

М

магноліїди 446
магноліофіти 206
Мадагаскарське флористичне підцарство 234
Мадреанське флористичне підцарство 234
макротерми 230
максимум 99
мальпігієві трихоми 594
мамаліохорія 586
маміли 238
мантія (листкова) 474
маргінальна плацентація 528
марго апертури 364
марсупій 242
маслянистий ендосперм 382
массула 328, 358, 520
матеріали конференції 138
маточка 442, 524
мегааерофоби 231
мегагаметогенез 350
мегагаметофіт 346, 350
біспоричний 350
моноспоричний 350
тетраспоричний 350
мегасинстробіл 424
мегаспора 346, 350
мегаспорогенез 350, 354
мегаспороцит 346, 350
мегатерми 226, 230
мегафанерофіти 450
мегафіли 272, 273, 282, 474
мегістотерми 226
медіана 99
медіанні провідні пучки вузла 606
мезархний тип ксилеми 264
мезоапертура 362
мезоаридофіти 231
мезогалотрофи 230
мезогамія 380
мезогенний продиховий апарат 600
мезогенні супровідні клітини продихів 600
мезогуміфіли 231
мезокарпій 568
мезокольпіум 366
мезокольпоріум 366
мезом 550
мезоомброфіти 231
мезоперигенний продиховий апарат 600
мезопоріум 366
мезотерми 226, 230
мезотеста 410
мезотонічне галуження 498
мезотрофи 230
мезофанерофіти 450
мезофільні нектарники 538
мезофіти 226, 230
мейоспора 212
Мельхіор Г. 170
мембрана апертури 364
ментол 621
меридиносулькатні пилкові зерна 372
мерикарпій 572, 578
меристели 266
меристематична ініціаль мікрогаметофіта 352
мескалін 616
металкалоїди 616
метаморфозами пагона 500
метаморфози
квітколожа 512
кореня 466, 468
листка 492, 494
пагона 502, 504
стебла 472
метатопічне зміщення 566
метатопія 566
метацентрична хромосома 84
метричні шкали вимірювання 102
механізми детермінації статі у рослин
гетерохромосомний 94
гомохромосомний 94
механізми ізоляції видів 80
внаслідок відмінних запилювачів 80
внаслідок гібридного розпаду 80
внаслідок нежиттєздатності гібридів 80
внаслідок стерильності гібридів 80
гаметична 80
екологічна 80
етологічна 80
механічна 80
оселищна 80
поведінкова 80
постзиготна 80
презиготна 80
сезонна 80
сексуальна 80
часова 80
механічна ізоляція видів 80
механічний гербарний прес 144
мечеподібний листок 474
миріцетін 619
мичкувата коренева система 464
Міжнародна асоціація систематики рослин 129
Міжнародна асоціація таксономії рослин 114
Міжнародне товариство філогенетичної номенклатури 122, 204
Міжнародний кодекс ботанічної номенклатури 114
Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури 122
Міжнародний кодекс класифікації і номенклатури вірусів 122
Міжнародний кодекс номенклатури бактерій 122
Міжнародний кодекс номенклатури водоростей, грибів та рослин 114, 122
Міжнародний кодекс номенклатури культурних рослин 114
Міжнародний кодекс філогенетичної номенклатури 204
мікоризні корені 466
мікотрофні паразити 232
мікровид 72
мікрогаметогенез 352, 354
мікрогаметофіт 352
голонасінних 353
мікроехінатна поверхня пилкового зерна 378
мікроморфологічні дослідження 588
мікроморфологія поверхні 588–593
мікропіле 346
мікроретикулятна поверхня пилкового зерна 378
мікросателіта 88
мікроспора 352
мікроспорогенез 352, 354
симультантний 352
сукцесивний 352
мікроспороцит 352
мікротерми 226, 230
мікрофанерофіти 450
мікрофіли 272, 273, 282, 474
мінімум 99
мірмекохорія 586

мішечок 572, 576
мода 99
моделі видоутворення 76, 77
брунькування 76
розщеплення 76
філетичної трансформації 76
моделі пагоноутворення трав 462, 463
моноподіальна довгопагонова 462
моноподіальна розеткова 462
симподіальна довгопагонова 462
симподіальна напіврозеткова 462
модель брунькування (видоутворення) 76
модель згасаючих меж (модель ідентичності елементів квітки) 546
модель зміщених меж (модель ідентичності елементів квітки) 546
модель плаваючих меж (модель ідентичності елементів квітки) 546
модель розщеплення (видоутворення) 76
модель фіксованих меж (модель ідентичності елементів квітки) 546
модель філетичної трансформації (видоутворення) 76
модуль пагона 462
елементарний 462
основний 462
універсальний 462
монада 358
монадельфний андроцей 522
монобрахіальна хромосома 84
монографія 138
моноеція 510
монокарпелятні плоди 572
монокарпіки 454
монокарпний гінецей 530
мономерний гінецей 524
моноподіальне галуження 498
монотековий пиляк 518
монотелічні суцвіття 556
монотерпеноїди 620, 621
монотропеїн 621
монофілетична група 108
монофілетично-монохронічно-монотопічною група покритонасінних 190
монохазіальні суцвіття 562
монохазій (суцвіття) 554
моноциклічний пагін 496
монтанний пояс 230
морфін 616
морфовид 71
морфо-географічна концепція виду 71
морфологічна класифікація продихових апаратів 602
морфологічна концепція виду 71
мохи 250
акрокарпні 250
бокоплідні 250
верхоплідні 250
гімностомні 252
перистомні 252
плеврокарпні 250
мохоподібні 198, 237–261
будова гаметофіта 238, 240
будова спорофіта 242
мультимодальна вибірка 99
мультипланарна тетрада 358
декуссатна 358
тетраедрична 358
мультисеріатний андроцей 522
мультисеріатні трихоми 594

Н

навхрестсупротивна вернація 490
над- 66
надв'язальце 518
надземне проростання 382
надсім'ядольне коліно 382
наземні рослини 206
найбільші гербарії світу 151
British Museum of Natural History 151
Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève 151
Harvard University Herbaria 151
Missouri Botanical Garden 151
Museum National d'Histoire Naturelle 151
Naturhistorisches Museum Wien 151
Naturhistoriska riksmuseet 151
New York Botanical Garden 151
Royal Botanic Gardens, Kew 151
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН 151
найменувальна шкала вимірювання 100
нанофанерофіти 450
напівдеревні кущики 452
напівдеревні кущі 452
напівдеревні напівкущики 452
напівдеревні рослини 452
напівдеревні рослини-подушки 452
напівкущики 452
напівнижні плоди 572
напівнижня зав'язь 526
напівпаразити 232
напіврозетковий пагін 496
напівскелетні корені 464
напівчерепитчаста вернація 490
насінини 346, 382
альбумінові 380
голонасінних 381
ексальбумінові 380
ендоспермових рослин 381, 383
ендоспермові 380
злакових 383
котилоспермових рослин 381
котилоспермові 380
насіннєва луска 196, 424
насіннєва ніжка 346
насіннєве розмноження 218
насіннєві папороті 390–393
насіннєві рослини 170, 206, 345–445
філогенетичні гіпотези 384, 385, 386, 387
насінні зачатки 346–351
бітегмальний 346, 442
будова 346, 348
вторинно унітегмальний 346, 442
голонасінних 346
класифікація 348, 349
за організацією мікропіле
амфістоматичний 348
екзостоматичний 348
ендостоматичний 348
уністоматичний 348
за формою
амфітропний 348
анатропний 348
гемітропний 348
кампілотропний 348
ортотропний 348
цирцинотропний 348
за характером розміщення у плодолистку
вентральний підтип 348
гіпотропний 348
дорзальний підтип 348
епітропний 348
плевротропний 348
красинуцелятний 346
покритонасінних 346
примітивних насіннєвих 354
тенуінуцелятний 346, 442
унітегмальний 346
наукова назва 112, 114
державною мовою 114
елементи 112
латинська 114
наукові публікації 138, 140
матеріали конференції 138
монографія 138
оцінка 140
h-індекс 140
SJR 140
імпакт-фактор 140
індекс Хірша 140
стаття 138
структура 138
тези конференції 138
наутохори 587
наутохорія 586
Національний музей Каринтії 131
незавершені суцвіття 554
нейротоксин БММА 396
нейтрофіли 228, 230
некзина 356
нектар 538
нектарники 506, 538, 540
nectaria caduca 540
nectaria persistentia 540
внутрішньоквіткові 538
гіноплевральні 540
екстрануптіальні 538
екстрафлоральні 538
епідермальні 538
інтрафлоральні 538
листкові 538
мезофільні 538
нуптіальні 538
позаквіткові 538
рецептакулярні 538
септальні 532
трихомні 538
філомні 538
флоральні 538
неметричні шкали вимірювання 100
неопсевдантова теорія походження квітки 552
неотип 116
Неотропічне флористичне царство 234
неофлавоноїди 618, 619
нерегулярний апоміксис 380
нередукований апоміксис 380
нерівнодихотомічне галуження 498
нерозкривний біб 576
нерозкривні плоди 572
неспеціалізоване вегетативне розмноження 220
несправжні перегородки зав'язі 536
несправжня кістянка 570
нестатеве покоління 212
нижні плоди 572
нижня зав'язь 526
нижня квіткова луска 570
нижня ягода 582

нижчі рослини 206
ніжка полінія 520
ніжка спорофіта 242
нікотин 616
нітрофіли 228, 231
Новокаледонське флористичне підцарство 234
нодальна анатомія 606
номенклатура
  ботанічна 121
  зоологічна 121
номенклатурний метод Ленхама 120
номенклатурний тип 116
  голотип 116
  епітип 116
  ізоепітип 116
  ізолектотип 116
  ізонеотип 116
  ізотип 116
  іконотип 116
  лектотип 116
  неотип 116
  паратип 116
  синтип 116
номіналістична концепція виду 71
номінальна шкала вимірювання 100
Н-подібна ендоапертура 370
нуклеоля 86
нукс 574
нумерична таксономія 106
нуптіальні нектарники 538
нуцелус 346

О

обволютна вернація 490
обдиплостемонний андроцей 522
обтуратор 348
однодольні 446
однодомні рослини 510
одножилкове жилкування 478
однолакунний вузол 606
однонапрямлена інтрогресія 82
однонасіннєві плоди 572
одноплодолисткові плоди 572
однорядні трихоми 594
одностатеві квітки 508
ознаки 98
  апоморфні 108
  аутапоморфні 108
  діагностичні 98, 154
  кількісні 104
    дискретні 104
    континуальні 104
    меристичні 104
    метричні 104
  класифікаційні 98
  ключові 154
  напівкількісні 104
  плезіоморфні 108
  синапоморфні 108
  синплезіоморфні 108
  стани 98, 108
  таксономічні 98
  якісні 104
    альтернативні 104
    багатостанові 104
    бінарні 104
    двостанові 104
    множинні 104
океаністи 231
оксилофіти 228
оліготрофи 230
олігофіти 228
олійні тільця 244
омбробалісти 586, 587
омброрежим 231
омброхори 587
омброхорія 586
онтогенез 212
онтогенетична класифікація продихових апаратів 600
оогамія 216
оперкулюм апертури 364
оперкулюм (мохоподібні) 252
оплодень 568
опушення 588, 590, 594
  за опушенням
    залозистоопушена 592
  змішане 594
  просте 594
ора 362, 370
орбікули пилкового зерна 354, 356
ординаційна шкала вимірювання 100
орнітохорія 586
ортоаридофіти 231
ортокольпатні пилкові зерна 368
ортомброфіти 231
ортостих 484
ортотропний насінний зачаток 348
ортотропний пагін 496
освітлення 230
оселищна ізоляція видів 80
осі симетрії квітки 514
основа вайї 298
основа (листкова) 474, 476
основна генетична спіраль (філотаксис) 484
основна термінальна брунька 486
основний модуль пагона 462
основні справжні дводольні 446
основні типи лептоспорангіїв 272
особливості вищих рослин 211–237
особливості покритонасінних 442, 449–619
охоплююча вернація 490
оцвітина 506, 514
  подвійна 514
  проста 514

П

пагін 240, 452–463, 496–505
  анізотропний 496
  апогеотропний 496
  безрозетковий 496
  бічний 496
  вегетативний 496
  генеративний 496
  геотропний 496
  головний 496
  дициклічний 496
  діагеотропний 496
  елементарний 496
  ізотропний 496
  кліноапогеотропний 496
  кліногеотропний 496
  метаморфозами 500
  моноциклічний 496
  напіврозетковий 496
  ортотропний 496
  плагіотропний 496
  поліциклічний 496
  репродуктивний 496
  річний 496
  розетковий 496
  типи 497, 498
  типи наростання 498
пазушна плацентація 528
палеовид 72
Палеотропічне флористичне царство 234
палінологія 356
пальчасто-паралельне жилкування 478
пальчасто-сітчасте жилкування 478
пальчастоскладні листки 476
панто- (апертури) 366
папаверин 616
папіли 238
папоротеподібні 193, 194, 206, 296–339
  еуспорангієві 300
  лептоспорангієві 300
паппюс 570, 574
паравид 70
парагексацитний диполярний продиховий апарат 602
парагексацитний монополярний продиховий апарат 602
паразити 232
  ектопаразити 232
    кореневі 232
    стеблові 232
  ендопаразити 232
  мікотрофні 232
паракарпний гінецей 530
параклади суцвіття 556, 557
паралельне жилкування 478
паралог «Leafy» 552
паралог «Needle» 552
парапатричне видоутворення 78
парасинкольпатні пилкові зерна 368
парастих 484
паратетрацитний продиховий апарат 602
паратип 116
парафізи 240
парафілетична група 108
парафілетичний вид 70
парафіли 240
парацитний продиховий апарат 602
паріетальна клітина 350
паріетальна плацентація 528
парсимонія 108
партеногенез 72, 92
партикула 220
партикуляція 220
парціальні флоресценції 556
патієнти 224
пахітеста 410
педункль 554
пельтатний листок 474
пельтатний плодолисток 526
пельтатні трихоми 594
пелюстки 514
пептидні алкалоїди 616
перацидофіли 228, 230
первинна перетяжка 84
первинна проталіальна клітина 352
первинна протонема 240
первинний ендосперм 350
первинний крохмаль 614
первинно гоморизна коренева система 340, 464
пергідрофіти 230
перегородки зав'язі 526
передлистки 514
переднасіннєві рослини 206

передня камера продиху 598
перекоти-поле 586, 587
перелік проаналізованих зразків 114
периантій 240
перигенний продиховий апарат 600
перигенні супровідні клітини продихів 600
перигіній 242, 243
  марсупій 242, 243
  пагоновий 242
  стебловий 242, 243
  целокаул 242, 243
перигінія 526
перигінні елементи квітки 526
перигоній 240, 250
перикарпій 568, 570
перина 354, 356
перипатричне видоутворення 78
перисперм 380
периспорій 354
перистом 252
  Dicranum-типу 256
  артродонтного типу 252
  гаплолепідний 252
  диплолепідний 252
  екзостом 252
  ендостом 252
  нематодонтного типу 252
  простий 252
  складний 252
перихецій 240, 250
перицитний продиховий апарат 602
періоди становлення таксономії рослин 68
  молекулярної систематики 68, 108
  природних систем 68
  утилітарних систем 68
  філогенетичних систем 68
  штучних систем 68
перкріофіти 231
перксерофіти 230
перо вайї 298
перфоратна поверхня пилкового зерна 376
петалостемонний андроцей 522
петрофіти 228
печіночники 244–249
пилення 354
пилкові зерна 352, 352–381
  NPC-класифікація 360
  аназоносулькулятні 372
  анасулькатні 372
  ангулапертуратні 366
  апертуратні 362
  апертури 362, 364, 365, 366, 370, 374
  борозенкові 362
  борозенко-порові 370
  бревікольпатні 362
  бревікольпоратні 362, 370
  будова 356, 357
  гетероапертуратні 362, 374
  гетерокольпатні 374
  гетерокольпоратні 374
  гомоапертуратні 362
  демікольпатні 368
  диоратні 374
  диплопоратні 374
  дистально-дисулькатні 372
  екваторіальний міст 368
  екваторіально-дисулькатні 372
  ендоцингулятні 370
  еукольпоратні 370
  еусинкольпатні 368
  еусулькулятні 372
  закономірності закладання апертур 367
  зоноратні 370
  зоносулькатні 372
  інапертуратні 362
  інтектатні 356
  катазоносулькулятні 372
  катасулькатні 372
  класифікація за загальними обрисами 360
  класифікація за наявністю і комбінацією апертур 362
  класифікація за розмірами 360
  класифікація за формою 360
  кольпатні 362, 368, 370
  кольподипоратні 374
  кольпоратні 362, 370, 372
  кольпороїдатні 370
  кольпороратні 374
  криптоапертуратні 362
  локсокольпатні 368
  локсокольпоратні 370
  меридиносулькатні 372
  оболонка 354
  орбікули 354
  ортокольпатні 368
  парасинкольпатні 368
  планапертуратні 366
  плікатні 366
  поліплікатні 366
  поратні 362, 368, 369
  порові 362
  пороїдатні 362
  порокольпатні 374
  пороратні 370
  проектатні 366
  псевдогетерокольпатні 374
  семітектатні 356
  синкольпатні 368
  синригоїдатні 368
  сину-апертуратні 366
  скульптура поверхні 376, 378
  спіральноапертуратні 368
  сулькатні 362, 372, 374
  сулькулятні 372, 374
  тектатні 356
  типи за характером тектума 357
  типи організації у групи 359
  трихотомокольпатні 368
  трихотомосулькатні 372
  улькулятні 368
  ульцератні 368
  фосапертуратні 366
  функціональні зони 367
пиляки 442, 518
  базифіксні 518
  вальвулярне розкривання 518
  версатильні 518
  двотекові 518
  дорзифіксні 518
  екстрорзні 518
  інтрорзні 518
  клапанне розкривання 518
  латрорзні 518
  монотекові 518
  поздовжнє розкривання 518
  поперечне розкривання 518
  порицидне розкривання 518
  приростні 518
  рухомі 518
  суббазифіксні 518
  типи 518
пиренарій 582
пігменти 618, 619
  антоціани 618
  беталаїни 618
під- 66
підвид 67
підвідділ 67
підземне проростання 382
підклас 67
підпорядок 67
підпродихова повітряна камера 598
підрід 67
підродина 67
підсекція 67
підсім'ядольне коліно 382
пілатна поверхня пилкового зерна 378
пілатні трихоми 594
піонерна рослинність 231
піреноїд 258
пір'їнка вайї 298
пірчасто-паралельне жилкування 478
пірчасто-сітчасте жилкування 478
пірчастоскладні листки 476
пістілодій 524
піхва (листкова) 474
плагіотропний пагін 496
планапертуратні пилкові зерна 366
пластинка вайї 298
пластинка (листкова) 476
пластинчасті трихоми 594
пластохрон 484
плауноподібні 206, 284–295
плацентація 528, 529
  U-подібна 528
  аксилярна 528
  апікальна 528
  базальна 528
  вільно-центральна 528
  дифузно-ламінальна 528
  крайова 528
  ламінальна 528
  маргінальна 528
  пазушна 528
  парієтальна 528
  субмаргінальна 528
  центрально-кутова 528
плаценти 326, 346, 528
плевротропний насінний зачаток 348
плезіоморфні ознаки 108
плейохазіальні суцвіття 562
плейохазій (суцвіття) 554
плектостела 264
плід 442, 568–585
  амфізарцій 570, 576
  апокарпний 572
  багатокістянка 582
  багатолистянка 576
  багатонасіннєвий 572
  біб 576, 578
  верхній 572
  горіх 574
  горішок 568, 574
  гранатина 584
  диклезій 568
  дробний 572
  жолудь 568, 574
  зернівка 570, 576
  кістянка 582

класифікація антокарпіїв і перикарпіїв за Сп'ютом 570
коробочка
дентицидна 580
кришечкова 580
локуліцидна 578, 580
локуліцидно-септифрагальна 578, 580
порицидна 580
септицидна 578, 580
септицидно-септифрагальна 578, 580
циркумсцисильна 580
крилатка 572, 576
листянка 576, 578
лізікарпний 580
ломент 572, 576
мерікарпій 572
мішечок 572, 576
монокарпелятний 572
напівнижній 572
нерозкривний 572
нерозкривний біб 576
нижній 572
нукс 574
однонасіннєвий 572
одноплодолистковий 572
паракарпний 578
пиренарій 582
простий 572
псевдокістянка 584
розкривна кістянка 584
розкривний 572
розпадний 572
синкарпний 572, 578
сім'янка 574
складний 572
соковитий 572, 582, 584
стручок 576
сухий 572, 574, 576, 578, 580
схізокарпій 574, 578
вислоплодник 574, 578
самарій 574, 578
ценобій 574, 578
схізокарпний 572
трима 584
хорикарпний 572
ценокарпний 572
ципселя 568, 570, 574
членистий 572, 576
яблуко 582, 584
ягода 582
бакка 582
гарбузина 582
гесперидій 582
ува 582
плікатна ділянка плодолистка 526
плікатна поверхня пилкового зерна 378
плікатний птиксіс 488
плікатні пилкові зерна 366
плодолисток 442, 524
асцидіатна ділянка 526
епельтатний 528
кондуплікатний 526
крос-зона 526
латентно-пельтатний 528
пельтатний 526
плікатна ділянка 526
поперечна зона 526
субпельтатний 528
плоский птиксіс 488
плоскогілка 304, 342
плюмула 382
плюска жолудя 574
пневматофори 466
побічні клітини продиху 598
поведінкова ізоляція видів 80
поверхня 588–593
типи за додатковим покривом 590
бакулятна 590
борошниста 590
булавувата 590
горбкувата 590
ехінатна 590
залозиста 590
залозисто-виїмчаста 590
кляватна 590
лискуча 590
луската 590
слизька 590
сосочкувата 590
шипувата 590
типи за опушенням 590, 592, 593
борідчаста 592
війчаста 592
волосиста 592
гола 590
жалка 590
зірчастоопушена 592
колючеопушена 590
коротковійчаста 592
короткокосощетиниста 592
короткокошлата 592
короткоопушена 592
короткоповстиста 590
короткошорсткоопушена 592
косощетиниста 590
кошлата 592
кущиста 592
оголена 590
оксамитова 592
опушена 592
павутинчаста 590
повстиста 590
сизоопушена 590
чубчаста 592
шерстиста 592
шовковистоопушена 592
шорсткоопушена 592
щетиниста 590
щиткоопушена 592
типи за текстурою 588
борозенчаста 588
виїмчаста 588
гладка 588
дірчаста 588
зім'ята 588
зморшкувата 588
ретикулятна 588
ругулятна 588
сітчаста 588
складчаста 588
смугаста 588
шорстка 588
повітряні корені 466
подвійна оцвітина 514
подвійне запліднення 380
подвійні суцвіття 562
позакв'яткові нектарники 538
покритонасінні 167, 168, 177, 178, 180, 185, 187, 189, 202, 204, 206, 442–447
еволюція 442
особливості 442, 449–619
поліада 358
массула 358
поліній 358
поліадельфний андроцей 522
поліамінні алкалоїди 616
поліандричний андроцей 522
поліархні провідні пучки 266
поліацетилени 618, 619
полікарпіки 454
полімерний гінецей 524
полімерно-апокарпний гінецей 524
полімерно-синкарпний гінецей 524
полінарій 520
Полінезійське підцарство 234
поліній 358, 520
поліплікатні пилкові зерна 366
поліплоїди 92
автополіплоїди 92
алополіплоїди 92
амфіплоїди 92
поліплоїдизація 92
полістелічні суцвіття 556
політерпеноїди 620
політомічне галуження 498
поліфілетична група 108
поліфілетично-поліхронічно-політопічна система 190
поліхорія 586
поліцентрична хромосома 84
поліциклічний пагін 496
полоцитний продиховий апарат 602
поперечна зона плодолистка 526
пора (апертура пилкового зерна) 362
пора (продихова) 598
поратні пилкові зерна 362, 368, 369
порицидна коробочка 580
порові пилкові зерна 362
порогамія 380
порожнина зав'язі 526
порожнина кавальна 340
пороїд 362
пороїдатні пилкові зерна 362
порокольпатні пилкові зерна 374
порора 370
пороратні пилкові зерна 370
портативний гербарний прес 144, 145
порядкова шкала вимірювання 100
порядок 67
постгенітальне зростання 526
постзиготна ізоляція видів 80
потенційне евапо-транспіраційне відношення 228
походження вищих рослин 222
походження ембріофітів 222
від бурих водоростей 222
від зелених водоростей 222
початок 560
правило еквідистантності (філотаксис) 484
Прантль К. 170
предпилкові зерна 354
презиготна ізоляція видів 80
преномен 124
придаткові бруньки 486
приймочка 524
приквітки 512, 554
приквіточки 512
прикриваюча вернація 490

прилипальце полінія 520
прилистки 476
  вільні 476
  пазушні 476
  приростлі 476
прилистки чашолистків 514
прилисточки 476
принципи виокремлення філогенетичних таксонів 126, 127
  апоморфний 126
  апоморфно-модифікований вузловий 126
  вузловий 126
  гілковий 126
  гілково-модифікований вузловий 126
принцип максимальної парсимонії 108
Природничий музей Парижа 131
природні наземні біоми 227, 235
природні системи 164, 166
приростлі пиляки 518
проантостробіла 548
провідна система 264–271
  відкрита 266
  відкритої структури 268
  закрита 266
  закритої структури 268
  непучкової будови 266
  пучкової будови 266
  черешка 608–613
провідний тяж 268
провідні пучки 266, 606
  амфівазальні 266
  амфікрибральні 266
  біколатеральні 266
  висячі 268
  вузла
    латеральні 606
      анодний 606
      катодний 606
    медіанні 606
  диархні 266
  злиття
    дихазіальне 268
    монохазіальне 268
  інвертовані 266
  колатеральні 266
  кортикальні 267
  медулярні 267
  основні 267
  поліархні 266
  радіальні 266
  рекурентні 268
  сліпі 268
  типи галуження 268
    дихотомічне 268
    моноподіальне 268
    симподіальне 268
      дихазіальне 268
      монохазіальне 268
продихи 238, 598–605
  будова 598
  відносна площа 604
  внутрішня камера 598
  задня камера 598
  замикаючі клітини 598
  зовнішня камера 598
  обрахунки 604
  передня камера 598
  підпродихова повітряна камера 598
  побічні клітини 598
  пора 598
  продихова щілина 598
  продиховий індекс 604
  протодермальні клітини 600
  супровідні клітини 598
    агенні 600
    мезогенні 600
    перигенні 600
  частота 604
продихова щілина 598
продиховий апарат 598, 600
  аксілоцитний 602
  актиноцитний 602
  амфіанізоцитний 602
  амфібрахіпаратетрацитний 602
  амфібрахіпарацитний 602
  амфідіацитний 602
  амфіпаратетрацитний 602
  амфіпарацитний 602
  амфіперицитний 602
  амфіциклоцитний 602
  анізоцитний 602
  аномотетрацитний 602
  аномоцитний 602
  аперигенний 600
  брахіпарагексацитний
    диполярний 602
    монополярний 602
  брахіпаратетрацитний 602
  брахіпарацитний 602
  геміпарацитний 602
  гіпоцитний 602
  десмоцитний 602
  діацитний 602
  коаксілоцитний 602
  коперецитний 602
  кополоцитний 602
  мезогенний 600
    еумезогенний 600
  мезоперигенний 600
    гемімезогенний 600
    гемімезоперигенний 600
    еумезоперигенний 600
  морфологічна класифікація 602
  онтогенетична класифікація 600
  парагексацитний
    диполярний 602
    монополярний 602
  паратетрацитний 602
  парацитний 602
  перигенний 600
    агенний 600
    геміперигенний 600
    еуперигенний 600
  перицитний 602
  полоцитний 602
  ставроцитний 602
  циклоцитний 602
продиховий індекс 604
  основні постулати 604
продихові меристемоїди 600
продихові отвори 238
проектатні пилкові зерна 366
промочування кореневмісного шару ґрунту 230
проперистом 252
прорив (листковий) 266, 606
прорив (провідний) 268
проростання 382
  надземне 382
  підземне 382
проросток 382
проста оцвітина 514
просте опушення 594
прості листки 476
  лопатеві 476
  роздільні 476
  розсічені 476
  цільнокраї 476
прості плоди 572
прості суцвіття 554
простом 252
проталіальна клітина 352
  вторинна 352
  первинна 352
протандричні квітки 508
протерандричні квітки 508
протерогінічні квітки 508
протоалкалоїди 616
протогемікриптофіти 450
протогінічні квітки 508
протодермальні клітини продихів 600
протонема 240, 250
  вторинна 240, 250
  гетеротрихальна 250
  первинна 240
протостела 264
профіли 514
профільні суцвіття 564
псамофіти 228
псевдантій 548
псевдантії 558
псевдантова теорія походження квітки 548
псевдоалкалоїди 616
Псевдогермафродитизм 508
псевдогетерокольпатні пилкові зерна 374
псевдодихотомічне галуження 498
псевдоелатери 242
псевдоефедрин 414
псевдоіндузій 272
псевдоквітки 558
псевдокістянка 584
псевдокольпа 374
псевдомонада 358
псевдомономерний гінецей 524
псевдопарафіли 250
псевдоперегородки 536, 570
псевдоперіантій 240
псевдосателіта 88
псевдосепти 536, 570, 576
псевдоспорофор 254
псевдотермінальна квітка 554
псевдотермінальні бруньки 486
пседоценокарпний гінецей 530
псилатна поверхня пилкового зерна 376
птерокаульні стебла 472
птиксіс 488, 489
пульвіноїд 474
пульвінус 474
пуп'янки 486
  брунькоскладення 516

Р

радіальні провідні пучки 266
радіальносиметричні квітки 514
рамка стручка 580
рангова шкала вимірювання 100
рафіди 614
рахіс 476, 554
рахіс вайї 298

рацема 554
рацемозні суцвіття 554
революторний птиксіс 488
регенерація 220
регулярний апоміксис 380
редукований апоміксис 380
Рей Дж. 160
рекаулесценція 566
реклінатний птиксіс 488
рекурентні провідні пучки 268
реофіти 226
репродуктивний пагін 496
ретикулятна поверхня пилкового зерна 378
ретикулятне жилкування 478
ретикулятно-кристатна поверхня пилкового зерна 378
рецензент 138
рецензування 138
рецептакули 244
рецептакулярні нектарники 538
ризоїди 240
  гладкостінні 240, 241
  сосочкоподібні 240, 241
ризом 256
ризомоїд 278
Рівіл Дж. 186, 202
рівнодихотомічне галуження 498
рівноспорові 218
рід 67
різнична шкала вимірювання 102
різновид 67
різноспорові 218
ріпідій 562
ріст 498
  апікальний 498
  вставковий 498
  інтеркалярний 498
річний пагін 496
родина 67
родовий епітет 112
розетковий пагін 496
розквітання 554
  акропетальне 554
  базипетальне 554
  двонапрямлене 554
  мезопетальне 554
розкривання пиляків 518
  вальвулярне 518
  клапанне 518
  поздовжнє 518
  поперечне 518
  порицидне 518
розкривна кістянка 584
розкривні плоди 572
розмах варіації 101
розмноження 212, 216, 218, 220
  безстатеве 218
  вегетативне 216, 220
    вегетативна діаспорія 220
    неспеціалізоване 220
    партикуляція 220
    природне 220
    сарментація 220
    штучне 220
  вищих рослин 216, 218, 220
  генеративне 216
  насіннєве 218
  статеве 216
розпадні плоди 572
розтруб 476
ромбоїдальна тетрада 358
рослини-балісти 586
рослини-катапульти 586
рослини-подушки 452
рослини-хижаки 232
ростові корені 464
рубчик 346
ругулятна поверхня пилкового зерна 378
рухомі пиляки 518

С

саговики 396–405
сальпікс 348, 390
сальтація 552
самарій 574, 578
самозапилення 380
самозапліднення 92
самонесумісність 92, 508
самостерильність 508
сапоніни 620
саркотеста 410
сарментація 220
сателіта 86
  інтеркалярна 88
  лінійна 88
  мікросателіта 88
  псевдосателіта 88
  термінальна 88
сезонна ізоляція видів 80
секзина 356
секологанін 616
сексуальна ізоляція видів 80
секція 67
семиклітинний восьмиядерний зародковий мішок 350, 442
семіаридофіти 231
семі-епігінія 526
семіеутрофи 230
семіоліготрофи 230
семіомброфіти 231
семітектатні пилкові зерна 356
сепалостемонний андроцей 522
септальні нектарники 532, 538, 540
  класифікація за Беме 538
  класифікація за Дауманном 540
  класифікація за Одінцовою 538, 540
  класифікація за Сімпсоном 540
  класифікація за Шмідом 538
  структурні зони 540
септи зав’язі 526
  апікальні 536
  несправжні 536
  псевдосепти 536
септицидна коробочка 578, 580
септицидно-септифрагальна коробочка 578, 580
середнє арифметичне значення 99
середнє відхилення 99
середнє геометричне значення 99
середньоквадратичне відхилення 101
сережка (суцвіття) 560
серіальні бруньки 486
серіатний андроцей 522
серії листкові 480
серія 67
сесквітерпеноїди 620
сестертерпеноїди 620
сидячі трихоми 594
сиконій 558
симетричний каріотип 88
симпатричне видоутворення 78
симплікатна структурна зона гінецея 532
симподіальне галуження 498
симультантний мікроспорогенез 352
синангіальна гіпотеза 346
синангій 218, 296, 300, 414
синангінісценції 392–397
синандричний андроцей 522
синантерний андроцей 522
синапоморфія 108
синасцидіатна структурна зона гінецея 532
сингенезний андроцей 522
синдезмія 566
синдром подвійного запліднення 442
синергіди 350
синильна кислота 618
синкарпний гінецей 530, 532
синкарпні плоди 572
синкольпатні пилкові зерна 368
синоніми 114, 160, 184
синопсис 182
синплезіоморфія 108
синригоїдатні пилкові зерна 368
синстробіл 424
синтеломна гіпотеза 346
синтип 116
сину-апертуратні пилкові зерна 366
синфлоресценція 556
система CSR-стратегій Грайма 224
система життєвих зон Холдриджа 228
система Макартура 224
  r-стратегія 224
  K-стратегія 224
система Раменського 224
  віоленти 224
  експлеренти 224
  патієнти 224
систематика 66
сифоногамія 216, 380
сифоногенна клітина 352, 354
сифоностела 266
  амфіфлойна 266
  диктіостела 266
  ектофлойна 266
  соленостела 266
сім’ядолі 382
сім’янка 570, 574
сіра зона видоутворення 74
сітчасте жилкування 478
скабратна поверхня пилкового зерна 378
скелетні корені 464
складна голівка 564
складна китиця 564
складний зонтик 564
складний колос 564
складний щиток 562
складних хромосомних взаємодій, тип детермінації статі в рослин 96
складні листки 476
  пальчастоскладні 476
  пірчастоскладні 476
  трійчастоскладні 476
складні плоди 572
складні суцвіття 554
склеротеста 410
склерофіти 226
скорочення (текстові) 115, 117
скорпіоїдний дихазій 562
скорпіоїдний монохазій 562
скульптурні елементи пилкового зерна 356, 376, 378

слід васкулярний 268
слід листковий 266, 606
слідова нитка 268
слідовий комплекс 268
слідовий симподіум 268
сліпі провідні пучки 268
Сміт А. 192
Сніт П. 106
Сокаль Р. 106
соковиті плоди 572
соленостела 266
Солтис Д. 202
Солтис П. 202
сольовий режим ґрунту 230
солянідин 616, 617
сонячна радіація 230
сорофор 326
сорус 218, 272, 296
сочевички 466
сперматогенна клітина 352, 354
сперматозоїди 216, 354
спермідин 616
спермії 216, 354
  двоядерні 354
  клітини 354
  ядра 354
спермін 616
специфікатор 124
спирт 153
спирт/формалін 153
спіральний андроцей 522
спіральноапертуратні пилкові зерна 368
сплячі бруньки 486
спорангії 218
  амфітецій 242
  археспоріальна тканина 218
  археспорій 242
  елатери 242
  ендотецій 242
  еуспорангії 218, 271, 272
    будова 219
  лептоспорангії 218, 271, 272, 273
    анулюс 272
    еволюція 273
    кільце 272
    стоміумом 272
    типи 272
  псевдоелатери 242
  спорогенна тканина 242
  стінка 218
  тапетум 218
спорангіофор 218, 296
спори
  аполярні 242
  полярні 242
  типи тетрад 219
    декуссатна 219
    ізобілатеральна 219
    тетрагональна 219
    тетраедрична 219
    хрестоподібна 219
споровий мішок 252
  внутрішній 252
  зовнішній 252
спорогенна тканина 242
спорогоній 242
  нуклеарний 244
  целулярний 244
спорокарп 272, 326
спорополенін 354
спорофіл 218
спорофіт 212
спорофітне число 90
спорофор 242, 296, 300, 310
спороцит 218
способи щеплення 221
спочиваючі бруньки 486
справжні алкалоїди 616
справжні дводольні 446
справжні мохи 201, 250–257
Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы 152
стабілізований інтрогресант 82
ставроцитний продиховий апарат 602
стамінодії 506, 520
стандартна похибка середнього значення 99
стани ознак 98, 108
статева система Ліннея К. 164
статеве покоління 212
статеве розмноження 216
  вищих рослин 216
статистичні показники 99, 101
  міри розсіювання 101
    дисперсія 101
    коефіцієнт варіації 101
    розмах варіації 101
    середньоквадратичне відхилення 101
  міри середнього рівня 99
    максимум 99
    медіана 99
    мінімум 99
    мода 99
    середнє арифметичне значення 99
    середнє відхилення 99
    середнє геометричне значення 99
    стандартна похибка середнього значення 99
статистичні програми 105
  R 105
  SAS 105
  SPSS 105
  Stata 105
  Statistica 105
стаття 138
  структура 138
стать 94, 96
  гетерогаметна 96
  гомогаметна 96
  квіток 508
  рослин 510
стебельцева клітина мікрогаметофіта 352
стебло 470–473, 496
  метаморфози 472
  птерокаульне 472
  сукулентне 472
  типи 470
  шипи 472
стебловий тяж 268
стеблокорінь 470
стегокарпія 252
стела 264
  еволюція 265
  типи 264, 265, 266, 302
стелярна теорія 264, 265
стенотопи 231
стереїди 250
стереом 250
стерильна клітина мікрогаметофіта 352
стерильні квітки 508
стефано- (апертури) 366
стилодій 524
стилоїди 614
стиснута вернація 490
Стівенс П. 202
стінка спорангія 218
стовбур 470
стовбурець 470
стовпоподібні корені 468
стовпчик маточки 524
столони 500
  надземні 500
  підземні 502
стоматографія 598
стоматохорія 586, 587
стоміумом 272
стопа спорофіта 242
Стотлер Р. 198
стрептофітні водорості 222
стрижнева коренева система 464
стріатна поверхня пилкового зерна 378
стріатно-ретикулятна поверхня пилкового зерна 378
стробілярна теорія походження квітки 548
структурна зональність складних суцвіть 556, 557
структурні зони гінецея 532, 534
  апокарпна 532
  асимлікатна 532
  асимплікатна 532
  гемісимплікатна 532
  гемісинасцидіатна 532
  гіпокарпна 534
  симплікатна 532
  синасцидіатна 532
структурні зони септального нектарника 540
структурні типи гінецея за Ляйнфельнером 532
структурні типи гінецея за Тахтаджяном 531
структурно-типологічна класифікація суцвіть 556
стручок 576, 580
стулкова вернація 490
стулкова естивація 516
Стюссі Т. 104
субагуміли 231
субаерофіли 231
субаерофоби 231
субальпійський пояс 230
субанітрофіли 231
субаридофіти 231
субацидофіли 228, 230
суббазифіксні пиляки 518
субгекістотерми 230
субгеліофіти 230
субгідрофіти 230
субглікотрофи 230
субгуміфіли 231
субконинтела 231
субкріофіти 231
субксерофіти 230
субмаргінальна плацентація 528
субмегатерми 230
субмезотерми 230
субмезофіти 230
субметацентрична хромосома 84
субмікротерми 230
субмонтанний пояс 230
субокеаністи 231
субомброфіти 231

субпельтатний плодолисток 528
субтермінальна квітка 554
субтермофіти 231
субтриба 67
судинні рослини 206, 270
судинні спорові рослини 206, 263–343
  походження
    від водоростей 270
    від мохоподібних 270
сукуленти 226, 452, 454
  листкові 454
  стеблові 454
сукулентні листки 492
сукулентні стебла 472
сукцесивний мікроспорогенез 352
Сукцесійні ланки 231
сулькатні пилкові зерна 362, 372, 374
сулькулюс 362
сулькулятні пилкові зерна 362, 372, 374
сулькус 362
суміш Темпера 153
суперволютний птиксіс 488
супергалотрофи 230
суплідця 572
супралокулярні септальні нектарники 540
супратектальні елементи пилкового зерна 356
супровідні бруньки 486
супровідні клітини продиху 598
супротивна вернація 490
сухі плоди 572
суцвіття 554–567
  анафісіс 566
  антела 562
  бострикс 562
  ботриоїд 560
  брактеозні 554
  відкритий тирс 564
  відкриті 554, 560
  волоть 564
  гелікоїдний дихазій 562
  гелікоїдний монохазій 562
  гетеротетична волоть 564
  голі 554
  голівка 560
  гомотетична волоть 564
  дихазіальні 562
  дихазій 554, 562
  дрепаній 562
  ебрактеатні 554
  ебрактеозні 554
  епіфільні 566
  завершені 554
  завитковий монохазій 562
  закрита волоть 562
  закрита китиця 560
  закритий зонтик 560
  закритий колос 560
  закритий тирс 562
  закритий щиток 560
  закриті 554, 560
  зигзагоподібний монохазій 562
  зона відновлення 556
  зона збагачення 556
  зона інгібування 556
  зональність 557, 559
  зона пригнічення 556
  зонтик 560
  китиця 560
  класифікація 555, 556
  колос 560
  конкаулесцентна синдезмія 566
  конкаулесценція 566
  кошик 560
  метатопія 566
  монотелічні 556, 557
  монохазіальні 562
  монохазії 554
  незавершені 554
  особливі випадки розвитку 566, 567
  плейохазіальні суцвіття 562
  плейохазій 554
  подвійні 562
  політелічні 556, 559
  початок 560
  прості 554
  профільні 564
  псевдантії 558
  рацема 554
  рацемозні 554
  рекаулесценція 566
  ріпідій 562
  сережка 560
  сиконій 558
  синдезмія 566
  складна голівка 564
  складна китиця 564
  складний зонтик 564
  складний колос 564
  складний щиток 562
  складні 554
  скорпіоїдний дихазій 562
  скорпіоїдний монохазій 562
  термінальне міжвузля 556
  тирсоїд 562
  фінальне міжвузля 556, 557
  фрондобрактеозні 554
  фрондозні 554
  ценосом 566
  циацій 558
  цимозні 554
  цинциннус 562
  щиткоподібна волоть 562
  щиток 560
сферосоми 614
схізокарпій 574, 576, 578
схізокарпія 252
схізокарпні плоди 572
сціогеліофіти 226
сціофіти 226, 230

T

тавтонім 121
таксіфилін 619
таксон 66
  філогенетичний 122
  філотаксон 122
таксономічна інфляція 70
таксономічна концепція виду 71
таксономічна система 66, 98, 159–209
  APG 202, 208
    особливості 204
  Бентама та Хукера 166, 167
  Бессі 172
  Ву 190
  Гоффінета 201
  Гоффінета та Віллареаля 200, 201
  Дахльгрена 180
  Декандоля 165
  Доуельда 182, 208
  Ейхлера 168, 169
  Енглера 170
  Жюссьє 165
  Кронквіста 176, 177
  Ліннея 163
  Мельхіора 170, 171
  Прантля 170
  проблема вибору 208
  Рея 161
  Рівіла 186, 187, 208
  Сміта 192, 193
  Стотлера і Кренделл-Стотлер 198
  Тахтаджяна 178
  Торна 184
  Торна та Рівіла 184, 185
  Фу 196, 197
  Хатчінсона 174
  Хрістенхуша 194
  Чезальпіно 161
  Чейза та Рівіла 186
  Шипунова 188, 189
таксономічний ключ 154
  антитеза 154
  дихотомічний 154
  куплет 154
  мультидоступний 154, 156
    абревіатурний 154, 156
    графічний 154, 156
    ілюстративний 154, 156
    інтерактивний 154, 156
    перфоровані картки 154, 156
    прорізні картки 154, 156
    табличний 154, 156
  політомічний 154
  послідовний 154
    драбинчастий 154, 155
    нумерований 154, 155
    паралельний 154, 155
  синтеза 154
  теза 154
таксономічний ранг 66, 67
  другорядний 66
  основний 66
  проміжний 66
таксономічні ознаки 98
таксономічні онлайн ресурси 134
  AlgaeBase 134
  IPNI 134
  The Plant List 134
  ScratchPads 136
  Species Fungorum 134
  Taxacom 134
  Wikispecies 134
  Xper^3 134
таксономія 66
талом 240
тапетум 218, 296
  плазмодіального типу 296
Тахтаджян А.Л. 178
тегмен 382
тези конференції 138
тека 442, 518
текстура поверхні 588, 589
тектатні пилкові зерна 356
тектум 356
телом 274, 550
  Rhyniа-тип галуження 278
  викривлення 550
  зростання 550
  нерівно-дихотомічне галуження 278
  основні морфогенетичні зміни 551
  перевершинення 550

планація 550
псевдомоноподіальне галуження 278
редукція 550
теломера 84
теломна теорія 551, 553
теломна теорія походження квітки 550
телоцентрична хромосома 84
тенуінуцелятний насінний зачаток 346, 442
теорії походження квітки 548, 550, 552
тепалії 514
тепалостемонний андроцей 522
термінальна сателіта 88
термінальне міжвузля суцвіття 556
термінальні бруньки 486
термінальні вусики 504
термоклімат 230
термофіти 231
терофіти 450
терпеноїди 620, 621
гемітерпеноїди 620
дитерпеноїди 620
монотерпеноїди 620, 621
політерпеноїди 620
сесквітерпеноїди 620
сестертерпеноїди 620
тетратерпеноїди 620
тритерпеноїди 620, 621
теста 382
тетрагональна тетрада 219, 358
тетрада 219, 354, 358
S-типу 358
A-типу 358
класифікація 358
мультипланарна 358
декуссатна 358
тетраедрична 358
T-типу 358
уніпланарна 358
лінійна 358
ромбоїдальна 358
тетрагональна 358
Т-подібна 358
тетрадинамний андроцей 520
тетраедрична тетрада 219, 358
тетраплоїди 92
тетраспорангіатні тичинки 518
тетратерпеноїди 620
типи апікальних клітин гаметофітів мохоподібних 241
клиноподібна 241
лінзоподібна 241
призматична 241
тетраедрична 241
циліндрична 241
типи видоутворення за просторовим критерієм 78, 79
типи галуження провідних пучків 268
дихотомічне 268
моноподіальне 268
симподіальне 268
дихазіальне 268
монохазіальне 268
типи детермінації статі у рослин 94
W-активна система 94
X-0-система 96
X:A балансова система 94
X-XY-система 96
X-Y-система 96
Y-активна система 94
Z-W-система 96
жіночий гетеогаметний 96
складних хромосомних взаємодій 96
чоловічий гетерогаметний 96
типи коренів 464
типи наростання пагонів 498
типи природного вегетативного розмноження 220
типи ризоїдів мохоподібних 241
гладкостінні 241
сосочкоподібні 241
типи тетрад 219, 354
декуссатна 219
ізобілатеральна 219
тетрагональна 219
тетраедрична 219
хрестоподібна 219
типи хромосом за положенням вторинної перетяжки 86
тип номенклатурний 114, 116
типологічна концепція виду 70
тирамін 616
тирсоїд 562
тичинки 442, 518, 520
біспорангіатні 518
епіпетальні 520
епітепальні 520
ламінарні 518
тетраспорангіатні 518
типи 518
філаментні 518
тичинкова нитка 518
тіла білкові (включення) 614
Торн Р. 184
торус 422
Т-подібна тетрада 358
Т-подібні двоплечові трихоми 594
трав'яні рослини 452
багаторічники 452
бульбоутворюючі 454
бульбоцибулинні 454
дерниноутворюючі 454
довгокореневищні 454
короткокореневищні 452
мичкуватокореневі 452
столоноутворюючі 454
стрижнекореневі 452
цибулинні 454
вегетативні дворічники 454
вегетативні однорічники 454
моделі пагоноутворення 462
однорічники 454
довговегетуючі 454
коротковегетуючі 454
традиційні й умовні групи вищих рослин 206
трансфузійна тканин 396
трахеофіти 182, 206
триба 67
трикутник Граймa 224, 225
трима 570, 584
тримоноецію 510
триоднодомні рослини 510
триплоїди 92
тристилія 508, 510
тритерпеноїди 620, 621
тритикале 92
трифіна 354, 356
трихоми 594
Y-подібні двоплечові 594
багатоклітинні 594
багаторядні 594
бісеріатні 594
галузисті 594
дворядні 594
дендритні 594
загострені 594
зірчасті 594
сидячі 594
черешкові 594
ламелятні 594
мультисеріатні 594
однорядні 594
пельтатні 594
пластинчасті 594
унісеріатні 594
вкорочені 594
закручені 594
залозисті 594
базальнозалозисті 594
капітатні 594
пілатні 594
мальпігієві 594
незалозисті 594
одноклітинні 594
продовгасті 594
прості 594
складні 594
Т-подібні двоплечові 594
Y-подібні двоплечові 594
трихомні нектарники 538
трихотомокольпатні пилкові зерна 368
трихотомосулькатні пилкові зерна 372
трійчасто-сітчасте жилкування 478
трійчастоскладні листки 476
тріоецію 510
тропанові алкалоїди 616
трофофіл 480
трофофор 300, 310
трубчастий листок 474
трубчастий птиксіс 488
трилакунний вузол 606
туберидії 502
тумесценції апертури 364
тунікатні цибулини 502
Турнефор Ж.П., де 160

У

ува 582
ужиткова назва 114
Український ботанічний журнал 135
українські ботанічні часописи 135
Альгологія 135
Український ботанічний журнал 135
Чорноморський ботанічний журнал 135
улькулюс 368
улькулятні пилкові зерна 368
улькус 368
ультраконтинентали 231
ультраметричні дерева 110
ультрасціофіти 230
ульцератні пилкові зерна 368
умовно-корінна рослинність 231
умовно тридомні рослини 510
універсальний модуль пагона 462
унімодальна вибірка 99
уніномінальна номенклатурна система 120
уніпарентальні організми 72, 81
уніпланарна тетрада 358
лінійна 358
ромбоїдальна 358
тетрагональна 358
Т-подібна 358

унісеріатний андроцей 522
унісеріатні трихоми 594
уністоматичний насінний зачаток 348
унітегмальний насінний зачаток 346
уніфаціальний листок 474
урночка 252
устя апертури 362, 370
утилітарні системи 160
участь видів у ценозі 231

Ф

фактор транскрипції LFY 552
фанероантерний андроцей 522
фанерогамні рослини 206, 270
фанерофіти 450
  мегафанерофіти 450
  мезофанерофіти 450
  мікрофанерофіти 450
  нанофанерофіти 450
фауністичне районування Землі 234
Фей М. 202
фенетика 106, 107
фенетична концепція виду 70
фенограма 106, 107
фіксатор 152
  FAA 153
  Карнуа 153
  Навашина 153
  спирт 153
  спирт/формалін 153
  суміш Темпера 153
  Флемінга 153
  Чемберлена 153
фіксатор Карнуа 153
фіксатор Навашина 153
фіксатор Флемінга 153
фіксатор Чемберлена 153
фіксація матеріалу 152
  основні вимоги до зразків 152
філаментні тичинки 518
філетична еволюція 74
філогенетична концепція виду 70
філогенетична номенклатурна система 122
філогенетичний таксон 122
філогенетичні дерева 108, 110
  аддетивні дерева 110
  вкорінені 110
  вкорінення 110
  гілки 110
  діагональні 110
  інтерноди 110
  кладограмами 110
  листки 110
  лінійні 110
  напівпрямокутні 110
  невкорінені 110
  нелінійні 110
  ноди 110
  прямокутні 110
  термінальні групи 110
  ультраметричні дерева 110
  філограми 110
філогенетичні системи 168, 170, 172, 174, 176, 178, 180, 182, 184, 186, 188, 192, 194, 196, 198, 200
філограми 110
філодії 492
філоїди 240
філокладії 504
ФілоКод 122, 124, 204
  особливості 124
  принципи 124
  проблеми 123
філом 548
філомні нектарники 538
філомні теорії походження квітки 548
  евантова 548
  псевдантова 548
  стробілярна 548
філоподії 338
філотаксис 482, 484
  дворядний 482
  кільчастий 482
  почерговий 482
  правило еквідистантності 484
  спіральний 482
  супротивний 482
філотаксон 122
філофори 304
фінальне міжвузля суцвіття 556, 557
фісура пилкового зерна 362
фітохоріон 234
фітоценотичні патієнти 224
флавоноїди 618, 619
  біфлавоноїди 618, 619
  ізофлаваноїди 619
  ізофлавоноїди 618
  неофлавоноїди 618, 619
флагели 238, 244
флоральні нектарники 538
Флора Туреччини 156
флоресценції 556
  головна 556
  парціальні 556
  часткові 556
флорети 554
флористичне районування Землі 234, 235
фовеолятна поверхня пилкового зерна 376
фоліарні теорії походження квітки 548
  евантова 548
  псевдантова 548
  стробілярна 548
форма 67
формації листкові 480
формули вузла 606
формули квітки 542
  напівграфічні 542
  текстові 542
формули листкові 484
фосапертуратні пилкові зерна 366
фосулятна поверхня пилкового зерна 376
фотосинтезуючі клітини 254
фотосинтезуючі корені 468
фотосинтезуючі ламели мохів 253, 256
фрагмокарпний гінецей 530
франганін 616
франгуланін 616
фрондобрактеозні суцвіття 554
фрондозні суцвіття 554
фруктифікація 218
Фу Д.-Ж. 196
Фундаментальная электронная библиотека «Флора и фауна» 128
фунікулюс 346
функціонально одностатеві квітки 508

Х

хазмофіти 228
халаза 346
халазальна клітина 350
халазогамія 380
хамефіти 450
Хатчінсон Дж. 174
хвойні 422–441
хвоя 386, 422
хемотаксономія 616
Хенніга В. 106
хіроптерохорія 586
хлоронема 250
  вторинна 250
хорикарпні плоди 572
хорікарпний гінецей 530
хрестоподібна тетрада 219
Хрістенхуш М. 194
хроматида 84
хроматин 84
хромосоми 84–97
  p-ділянка 84
  q-ділянка 84
  SAT 88
  абнормальна 84
  акроцентрична 84
  аутосома 94
  будова 84, 86
  гетеробрахіальна 84
  гетероморфна 94
  гіпербрахіальна 84
  голоцентрична 84
  гомоморфна 94
  гоносома 94
  довге плече 84
  ізобрахіальна 84
  комплементи 92
  коротке плече 84
  метацентрична 84
  монобрахіальна 84
  поліцентрична 84
  субметацентрична 84
  телоцентрична 84
  типи за положенням вторинної перетяжки 86
хромосомні числа 89, 90, 91
  базове 90
  гаметофітне 90
  спорофітне 90
Хукер Дж. 166

Ц

царство 67
целокаул 242
ценобій 574, 578
ценокарпний гінецей 530
ценокарпні плоди 572
ценосом 566
центральна жилка листка 478
центральна клітина зародкового мішка 350
центральна клітина мікрогаметофіта 352
центральний тяж 250
центральний циліндр 264
центрально-кутова плацентація 528
центрархний тип ксилеми 264
центромера 84
цианогенезис 618
цианогенні глікозиди 618, 619
циацій 558
цибулини 502
  денце 502
  імбрикатні 502
  тунікатні 502

циказин 396
цикл відтворення 212
  антоцеротових 258
  вищих рослин 212, 213, 214
    гіпотези еволюції 214
      інтеркаляційна 214
      модифікаційна 214
  гаплодиплофазний 212
  голонасінних 388
  папоротеподібних 296
  печіночників 244
  плауноподібних 284
  покритонасінних 446
  складний 212
  справжніх мохів 250
циклопептидні алкалоїди 616
циклоцитний продиховий апарат 602
цимозні суцвіття 554
цинциннус 562
ципселя 568, 570, 574
циркумсцисильна коробочка 580
цирцинатний птиксіс 488
цирцинотропний насінний зачаток 348
цистоліти 614
цитогенетика 88

Ч

часова ізоляція видів 80
часткові флоресценції 556
частота продихів 604
чашечка 514
чашолистки 514
Чезальпіно А. 68, 160
Чейз М. 186, 202
черепитчаста вернація 490
черешечок 476
черешечок вайї 298
черешкові трихоми 594
черешок 476
  провідна система 608–613
черешок вайї 298
числа Фібоначчі 484
числа Шимпера й Брауна 484
членисті плоди 572, 576, 578
чоловіча шишка 422
чоловічий гетерогаметний тип
      детермінації статі в рослин 96
Чорноморський ботанічний журнал 135

Ш

шипи 472
Шипунов О.Б. 188
широта ценотичної амплітуди 231
шишкоягоди 440
шкали вимірювання 100, 102, 103
  дихотомічні 100
  класи 100
  метричні 102
    абсолютна 102
    відносна 102, 103
    інтервальна 102, 103
    різнична 102
  неметричні 100
    класифікаційна 100
    найменувальна 100
    номінальна 100, 103
    ординаційна 100, 103
    порядкова 100
    рангова 100
шкірка насінини 382
шляхи формування нащадків 212
шлях мевалонової кислоти 620
штучне вегетативне розмноження 220
штучні системи 160, 162
щеплення 221

Щ

щетинки 596, 597
  війчасті 596
  гачкуваті 596
  глохидіальні 596
  зубчасті 596
щиткоподібна волоть 562
щиток 560
щиток насінини злакових 382

Я

яблуко 570, 582, 584
ягода 570, 582
  бакка 582
  верхня 582
  гарбузина 582
  гесперидій 582
  нижня 582
  ува 582
ядерце 86
ядерцевий організатор 86
ядро стерильної клітини
      мікрогаметофіта 352
язичок (лікофіл) 284
яйцеклітина 216, 350

Латинський предметний покажчик

A

A-B-C-D-E модель ідентичності елементів квітки 546, 547
A-B-C модель ідентичності елементів квітки 546
Aberlemnia 44
Abies 61, 432
  A. alba 432
Abietinella 38
Abietoideae 61
Abiocaulis 61
Abrodictyum 49
Acacia 492
  A. cyclops 587
  A. ehrenbergiana 492
  A. koa 492
Acaniales 179
Acanthocoleus 26
Acantholejeunea 26
Acanthorrhynchium 41
Acaulon 34
Acaulonopsis 34
-aceae 67
Acer 482, 578, 587
  A. platanoides 574
  A. pseudoplatanus 486
  A. rubrum 486
achene 570, 574
Achlamydosporeæ 167
Achrophyllum 37
Acidodontium 35
Acmopyle 62
Aconitum 67, 155, 578
  A. ×berdaui 112
    nothosubsp. *walasii* 112
  A. degenii 112
  A. firmum 120
  A. ×hebegynum 72
  A. moldavicum 67
    nothosubsp. *simonkaianum* 72
    subsp. *hosteanum* 67
  A. plicatum
    subsp. *plicatum*
      var. *clusianum* 67
  nothoser. *Acotoxicum* 112
  subgen. *Lycoctonum* 67
    sect. *Lycoctonum* 67
      ser. *Lycoctonia* 67
Acorales 185, 187, 446
Acoranae 185
acorn 574
Acotyledones 165
Acritodon 39
Acrobolbaceae 29
Acrobolbus 29
Acrochila 28
Acrocladium 42
Acrolejeunea 26
Acrolophozia 30
Acromastigum 27
Acrophorus 52
Acroporium 41
Acrorumohra 52
Acroschisma 30, 254
  A. wilsonii 256
Acroscyphella 29
Acrosorus 53
Acrostichopteridaceae 50, 308
Acrostichopteris 50
Acrostichum 51
Acta Phytotaxonomica Sinica 133
Actinidia
  A. chinensis 97
Actinidiaceae 97
Actiniopteris 51
Actinodontium 37
Actinopodium 54
Actinostachys 50, 324
Actinostrobus 62
Actinothuidium 38
Actinoxylon 54
active W system 94
active Y system 94
aculeate 590
Aculeovinea 56
Acystopteris 52
Adansonia 131, 576
Adanson M. 164
Adelanthaceae 28
Adelanthus 28
Adelothecium 37
Adenoderris 52
Adenophorus 53
Adiantopsis 51
Adiantum 52, 332
  A. capillus-veneris 333
Adoketophyton 44
Adonis 67, 155
Aenigmopteris 53
Aerobryidium 39
Aerobryopsis 39
Aerobryum 39
Aerolindigia 39
Aeschynomene 576
Aethophyllum 60
  A. stipulare 426
Aextoxicales 179
aff. 115
affinis 115
Afrocarpus 62
Agathis 61, 436
Agathoxylon 61
Agave 492
aggr. 115
aggregatio 115
Aglaomorpha 53
Aglaophyton 43, 274, 276, 282
  A. major 275
Aglosperma 54
Aitchisoniella 24
Aizoales 191
Ajuga
  A. reptans 500
Aldrovanda
  A. vesiculosa 494
-ales 67
Alethopteris 56
Aleuritopteris 51
Algae 168, 169
AlgaeBase 134
Algaria 34
Aligrimmia 32
Alisma 587
  A. plantago-aquatica 587
Alismatales 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Alismatanae 179, 185
Alismatidae 177, 178, 179, 183, 185, 191
Alkastrobus 61
Alleniella 42
Allioniellopsis 41
Allisonia 24
Allisoniaceae 24
Allisoniella 28
Allium 474, 492
  A. cepa 494, 502
  A. sativum 486
Alloephedra 60
Alloiopteris 48
Alnus 380, 466
Alobiella 28
Alobiellopsis 28
Aloe 492
  A. vera 494
Aloina 34
Aloinella 34
Alophozia 31
Alseuosmiales 179
Alsia 42
Alsophila 51, 330
Alsophilocaulis 51
Alstroemeriales 179
Alternifoliae 172
Amaranthaceae 97
Amaranthus 576
  A. retroflexus 572
  A. tamariscinus 97
Amaryllidales 179
Amazoopsis 27
Amblyodon 35
Amblyolejeunea 26
Amblystegiaceae 38
Amblystegium 38
Amblytropis 37
Amborella 444
Amborellales 179, 187, 189, 444
Amborellanae 187
Ambuchanania 30, 254

Ambuchananiaceae 30
ament 560
Amentotaxus 63
American Journal of Botany 129
American Society of Plant Taxonomists 129, 192
Amphibia 118
Amphicephalozia 28
Amphidium 33
Amphiephedra 60
Amphijubula 25
Amphilejeunea 26
Amphilophocolea 28
amphisarcum 576
Amphorispermum 58
Anacamptodon 38
Anachoropteridaceae 49
Anachoropteris 49
Anacolia 36
Anagallis 580
  A. arvensis 580
Ananas
  A. comosus 572
Ananthacorus 52
anaphysis 566
Anastrepta 29
Anastrophyllum 29
Ancistrocladales 191
Ancistrodes 37
Andina 34
Andoa 39
Andraeidae 183
Andreaea 30, 254
Andreaeaceae 30
Andreaeales 30, 199, 201
Andreaeobryaceae 31
Andreaeobryales 31, 199, 201
Andreaeobryophytina 30, 200, 201, 254
Andreaeobryopsida 30, 198, 199, 201, 254, 256
Andreaeobryum 31
  A. macrosporum 254, 256
Andreaeophytina 30, 198, 199, 200, 201, 254
Andreaeopsida 30, 198, 199, 200, 201, 254, 256
Andrewsianthus 29
Androstrobus 58
  A. piceoides 396
Anemia 50
Anemiaceae 50, 308
Anemone 155
Anetium 52
Aneura 25
Aneuraceae 25
Aneurophytaceae 54, 342
Aneurophytales 54, 340, 342, 550
Aneurophyton 54
  A. germanicum 340
Aneurophytophyta 183
Aneurophytophytina 183
Aneurophytopsida 183
Angaropeltidaceae 57, 394
Angaropeltis 57
Angiopteridaceae 48
Angiopteris 48, 316
  A. erecta 317
Angiospermae 169, 170, 171, 174, 188, 189, 442–447
Angiosperm Phylogeny Group 68, 202
Anisocampium 52
Anisophylleales 179, 191
Anisotachis 29
Anisothecium 33
ANITA 202, 204, 444
Annals of Botany 129
Annals of the Missouri Botanical Garden 129
Annonales 179, 191
Annonidae 184, 191
Annonopsida 184
Annual report of Missouri Botanical Garden 129
Annularia 47
Anoectangium 34
Anogramma 51
Anomacaulis 28
Anomobryum 35
Anomoclada 28
Anomodon 42
Anomodontaceae 42
Anomomarsupella 29
Anomopteris 49
anon. 115
anonymus 115
Anoplolejeunea 26
Anraeopsida 183
Antevsia 57
anthecium 570
anthela 562
Anthelia 30
Antheliaceae 30
Anthoceros 43, 258
Anthocerotaceae 43
Anthocerotales 43, 199, 201, 260
Anthocerotidae 43, 194, 195, 201, 260
Anthocerotophyta 43, 183, 198, 199, 200, 201, 206, 239, 258–261
Anthocerotophytina 183
Anthocerotopsida 43, 183, 198, 199, 201, 260
anthodium 560
Antholithus 58
Anthophyta 206
Anthophyte phylogenetic theory 384
Antitrichia 41
Antrophyum 52
Aongstroemia 33
Aongstroemiopsis 33
Apetalæ 165
APG 68, 184, 186, 188, 194, 202, 204, 208, 444
  I 68, 188, 202, 204
  II 184, 202, 204
  III 186, 194, 202, 204, 208, 444
Aphanolejeunea 26
Aphanorrhegma 32
Aphanotropis 26
Aphyllæ 165
Apiaceae 572, 578, 618, 620
Apiales 177, 179, 187, 446, 620
Apium 578
Aplodon 35
Apocarpæ 167
Apocynaceae 616, 620
Apocynales 191
Apoldia 59
Apomarsupella 30
Apometzgeria 25
apomorphy-based phylogenetic definition of clade name 126
apomorphy-modified node-based phylogenetic definition of clade name 126
Aponogetonales 191
Apotomanthus 30
Apotreubia 23
Aptychella 41
Aptychopsis 41
Aquifoliales 179, 185, 187, 191, 446
Aquilegia 155, 578, 587
  A. canadensis 576
Arabidopsis
  A. thaliana 547, 594
Arachis 576
  A. hypogaea 570, 587
Arachniodes 52
Arachniopsis 27
arachnoid 590
arachnose 590
Arachnoxylaceae 48
Arachnoxylon 48
Araiostegia 53
Arales 177, 179, 185, 187, 191
Araliaceae 618
Araliales 185, 189, 191
Aralianae 185
Aralidiales 191
Aranae 179, 185
Araucaria 61, 436
  A. angustifolia 436
Araucariaceae 61, 352, 353, 354, 430, 436
Araucariacites 61
Araucariales 61, 195, 426, 430
Araucariidae 183
Araucarioxylon 61
Araucarites 61
Arberia 57
Arberiaceae 57, 394
Arberiales 57, 394
Arberiopsida 57, 183, 394
Arboræ 161
Arbusculohypopterygium 37
Archaeocalamitaceae 47
Archaeocalamites 47
Archaeocycas 396
Archaeonoeggerathia 54
Archaeopteridaceae 54, 342
Archaeopteridales 54, 340, 342
Archaeopteridophytina 183
Archaeopteridopsida 183
Archaeopteris 54
  A. minor 340
Archaeosigillaria 45
Archaeosigillariaceae 45
Archaestrobilus 59
Archeochaete 27
Archeophylla 27
Archidiaceae 32
Archidiales 32, 199, 201
Archidium 32
Archilejeunea 26
Archychlamydeae 170, 171
Arctium 587
Arctoa 33
Arctobaiera 59
Arctoscyphus 30
Arecaceae 97
Arecales 177, 179, 185, 187, 189, 191, 204, 446
Arecanae 179, 185
Arecidae 177, 178, 179, 183, 191
Argyrochosma 51
Aridae 191
Aristolochiales 171, 177, 191
Aristolochiidae 191
Arnellia 29
Arnelliaceae 29
Arthrobotrya 53
Arthrocladion 46
Arthrocormus 34

Arthromeris 53
Arthropitys 47
Arthropteris 53
Artocarpus
A. altilis 572
Asarum
A. canadense 587
A. europaeum 500
Aschisma 34
Ascidiota 25
Asclepias 520
Asparagaceae 97
Asparagales 179, 191, 204, 446
Asparagineae 185
Asparagus
A. officinalis 97
Asphodelineae 185
Aspidotis 51
Aspleniaceae 52, 308, 334, 335
Aspleniopsis 51
Asplenium 52, 334
A. scolopendrium 335
ASPT 129, 192
Asteraceae 522, 574, 618, 620
Asterales 167, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Asteranae 179, 185, 187, 189
Asterella 23
Asteridae 177, 178, 179, 183, 185, 188, 189, 191
Asterids 202, 446
Asterocalamitaceae 47, 302
Asterocalamites 47
Asterocalamitopsida 183
Asterochlaenopsis 48
Asterophyllites 47
Asterotheca 48
Asterothecaceae 48, 304
Asteroxylaceae 45, 286
Asteroxylon 45
A. mackiei 287
Astomiopsis 33
Astrolepis 51
Astromyelon 47
Atasudendraceae 45
Atasudendron 45
Athalamia 23
Athrotaxis 62
Athyriaceae 52, 308
Athyrium 52
Atractylocarpus 34
Atrichopsis 31
Atrichum 31
Aubréville's model 458
auct. non 115
auctorum non 115
Aulacomniaceae 36
Aulacomnium 36
Aulacopilum 33
Aurealcaulis 49
Aureolejeunea 26
Austinia 39
Austrobaileya 444
Austrobaileyales 179, 187, 191, 444
Austrobaileyanae 187
Austrocalyx 55
Austrocalyxaceae 55, 392
Austrocedrus 62
Austroclepsis 48
Austrofossombronia 24
Austrogramme 51
Austrohondaella 39
Austrolejeunea 26
Austrolembidium 28
Austrolophozia 29
Austrometzgeria 25
Austroscyphus 29
Austrotaxus 63
Autophyllitaceae 47, 302
Autophyllites 47
Autunia 57
Autuniaceae 57, 394
Aves 118
Avicennia
A. marina 466
axilla 528
axis 550
Aytoniaceae 23
Azolla 50, 328

B

bacca 570, 582
Bacillariophyta 171
baculate 590
Baiera 59
B. furcata 406
B. polymorpha 406
Baieroxylon 59
Balanitales 191
Balanopales 171, 179
Balanophorales 171, 179, 185, 187, 191
Balanophoranae 179, 185
Balantiopsidaceae 29
Balantiopsis 29
balausta 584
Baldwiniella 42
Balmeiopsis 62
Balsaminales 179, 185, 191
Baragwanathia 45
barbed 596
Barbella 39
barbellate 596
Barbellopsis 39
Barbeyales 191
Barbilophozia 29
Barbula 34
Bardocarpus 61
Bardunovia 39
Barinophytaceae 45
Barinophytales 45
Barinophyton 45, 280
Barinophytopsida 45, 183
Barrandeina 45
Barrandeinaceae 45
Barrandeinopsis 45
Barthelia 60
Bartheliaceae 60, 426
Bartramia 36
Bartramiaceae 36
Bartramiales 36, 199, 201
Bartramiopsis 31
Basal Angiosperms 446
Basal Eudicots 446
Batales 171, 177, 191
Batrachium 155
Bauhin G.(C.) 160
Bauhinia
B. scandens 472
Bazzania 27
B-C/D модель ідентичності елементів квітки 546
Beania 58
B. gracilis 396
bearded 592
Beeveria 37
Beipiaoa 60
Bellibarbula 34
Benitotania 37
Bennetticarpus 59
Bennettistemon 59
Bennettitaceae 59, 398, 404
Bennettitales 58, 384, 398, 550
Bennettitopsida 58, 398
Bentham G. 166
Berberidales 179, 191
Berberidopsidales 179, 185, 187, 189, 446
Berberidopsidanae 185, 187
Berberis 492
B. vulgaris 492
berry 570, 582
Bescherellia 37
Bessey C. 172
Bessey Cactus 172
Bestia 42
Beta
B. vulgaris 468
Betula 482, 576
B. papyrifera 620
B. pendula 482
Betulales 179, 185, 191
Betulidae 191
BHL 128
Bibliography of Systematic Mycology 134
Bicapellatæ 167
Bidens 574, 587
B. tripartita 568
Biebersteiniales 179
bifurcating model 76
Biodiversity Collections Index 132
Biodiversity Heritage Library 128
Biological Species Concept 70
-bionta 67
Biorepositories.org 132
Biscalitheca 48
Bissetia 42
Bixales 191
Blasaria 45
Blasariaceae 45
Blasiaceae 23
Blasiales 23, 199
Blasiidae 23, 199, 248
Blechnaceae 52, 308
Blechnum 52
Blepharidophyllaceae 29
Blepharidophyllum 29
Blepharolejeunea 26
Blepharostoma 27
Blindia 32
Blotiella 51
Blumea 131
Blüthendiagramme: Construirt und Erläutert 544
Bodeodendron 46
Bolbitis 53
Bommeria 51
Boraginaceae 578
Boraginales 179, 191, 446
Bostonia 55
bostryx 562
Botanical Journal of Linnean Society 131
Botanical microtechnique 152
Botanical Society of America 129
Botanicus.org 128

Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 133
Bothrodendraceae 46
Bothrodendron 46
Bothrostrobus 46
Botrychium 47, 310
B. lunaria 311
botryoid 560
Botryopteridaceae 49
Botryopteridiaceae 49, 304
Botryopteridiophyta 183
Botryopteridiopsida 183
Botryopteridium 49
Botryopteris 49
Botrypus 47
Boulaya 38
Bowenia 58
Boweniaceae 58, 398
Bowmanitaceae 48
Bowmanites 48
Brachelyma 38
Brachiolejeunea 26
Brachydontium 32
Brachymeniopsis 32
Brachymenium 35
Brachyphyllum 62
Brachytheciaceae 39
Brachytheciastrum 39
Brachythecium 39
Bract Scale Seed Scale Complex 196
Bract Scale Seed Scale Complex evolutionary line 196
Bragginsella 30
Brainea 52
Braithwaitea 36
Braithwaiteaceae 36
branch-based phylogenetic definition of clade name 126
branch-modified node-based phylogenetic definition of clade name 126
Brassica
B. oleracea 500
Brassicaceae 520, 566, 580
Brassicales 179, 189, 446, 618
Braunfelsia 33
Braunia 36
Breidleria 39
Bremer B. 202
Bremer K. 202
Breutelia 36
Brevianthaceae 28
Brevianthus 28
Brexiales 191
Breytenia 57
Breyteniaceae 57, 394
bristles 596
British Museum of Natural History 151
Brittsia 48
Briza
B. media 482
Broeggeria 45
Bromeliales 171, 177, 179, 185, 187, 191
Bromelianae 179
Bromeliidae 191
Bromeliophila 26
Brothera 34
Brotherella 41
Brotherobryum 33
Bruchia 33
Bruchiaceae 33
Bruniales 179, 185, 187, 191, 446
Bryaceae 35
Bryales 35, 199, 201
Bryanae 35, 199, 201
Bryhnia 39
Bryidae 35, 183, 194, 195, 199, 201, 256
Brymela 37
Bryoandersonia 39
Bryobartramia 32
Bryobartramiaceae 32
Bryobeckettia 32
Bryobiotina 23, 182, 183
Bryobrittonia 32
Bryobrothera 37
Bryoceuthospora 34
Bryochenea 38
Bryocrumia 39
Bryoerythrophyllum 34
Bryohumbertia 34
Bryolawtonia 42
Bryomanginia 33
Bryomorpha 206, 237–261
Bryonia
B. cretica subsp. *dioica* 97
Bryonorrisia 42
Bryophyta 30, 67, 168, 169, 171, 183, 198, 199, 200, 201, 206, 239, 250–257
Bryophyte Biology 200
Bryophytina 31, 183, 198, 199, 200, 201, 254
Bryopsida 31, 183, 198, 199, 201, 256
Bryopteris 26
Bryostreimannia 38
Bryotestua 33
Bryowijkia 36
Bryoxiphiaceae 32
Bryoxiphiales 32, 199, 201
Bryoxiphium 32
Bryum 35
BSA 129
BSC 70
BS-line 196
BSSSC комплекс 196
BSSSC теорія еволюції голонасінних 196
BS-лінія еволюції голонасінних 196
Bucegia 23
Buckiella 39
Bucklandia 59
Bucklandiella 32
budding model 76
bullate 588
Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Section B, Adansonia, botanique, phytochimie 131
Buriadia 61
Buriadiaceae 61, 426
Burmanniales 179, 191
Burserales 191
Buteoxylon 55
Buxales 179, 185, 187, 191, 446
Buxanae 187
Buxbaumia 31, 256
B. aphylla 256
Buxbaumiaceae 31
Buxbaumiales 31, 199, 201
Buxbaumiidae 31, 183, 199, 201, 256
Byblidales 191

C

ca. 115
Cactales 171, 191
Caduciella 42
Caenodendron 45
Caesalpinus A. 68, 160
Caia 43, 274, 276
Calamitaceae 47, 303
Calamites 47
C. carinatus 303
Calamitopsida 183
Calamocarpaceae 47
Calamocarpon 47
Calamophytaceae 48
Calamophyton 48
Calamopityaceae 55, 392
Calamopityales 55, 392
Calamostachyaceae 47, 302
Calamostachys 47
calathidium 560
Calathiops 55
Calathiopsidaceae 55, 392
calathium 560
Calatholejeunea 26
Calciphilopteris 51
Calendula 572
Callicladium 39
Callicostella 37
Callicostellopsis 37
Calliergon 38
Calliergonaceae 38
Calliergonella 39
Callipterianthus 57
Callipteris 56
Callistophytaceae 55, 392
Callistophytales 55, 392
Callistophyton 55
Callistopteris 49
Callitricales 191
Callitrichales 177
Callitris 62, 440
Callixylon 54
Callospermarion 55
C. pusillum 390
Calobryales 23, 199
Calocedrus 62
Calochlaena 51
Calomnion 36
Calopteris 49
Caltha 155, 578
Calycanthales 191
Calycanthidae 191
Calycerales 177, 191
Calyciferae 174
Calycifloræ 165, 167
Calycineæ 167
Calycularia 24
Calyculariaceae 24
Calycullariineae 24
Calymmodon 53
Calymperaceae 34
Calymperastrum 34
Calymperes 34
Calypogeia 29
Calypogeiaceae 29
Calyptopogon 34
Calyptothecium 41
Calyptrochaeta 37
Calyptrocolea 28
Calystegia 514
camara 570
Campanales 167
Campanocolea 28
Campanula 580

Campanulaceae 618
Campanulales 171, 177, 179, 191
Campanulids 202, 446
Camptochaete 42
Camptodontium 33
Camptopteridaceae 50
Camptopteris 50
Camptosperma 55
Campyliadelphus 38
Campylium 38
Campyloneurum 53, 338
Campylophyllopsis 40
Campylophyllum 40
Campylopodiella 34
Campylopodium 33
Campylopus 34
Campylostelium 32
canaliculate 588
Canalohypopterygium 37
Candolle A.C., de 164
Candolle A.L., de 164
Candólle A.P., de 164
Canellales 179, 185, 187, 191, 446
canescent 590
Cannabis
  C. sativa 96
Cannales 179, 185, 187, 191
Capillolejeunea 26
capitulum 560
Capparales 177, 179, 185, 187, 191
Capparanae 179, 185
Capparis
  C. spinosa 508
Caprifoliaceae 618
capsule 570, 580
carcerulus 570
Cardamine 576
Cardiocarpus 60
Cardioglossum 56
Cardotiella 36
Carduus
  C. nutans 587
Carex 574, 587
Caribaeohypnum 40
Carica
  C. papaya 97
  C. pulchra 97
Caricaceae 97
Caricales 179
Cariophyllidae 183
Carpentiera 60
Carpentieraceae 60
Carpinus
  C. betulus 587
Carya 584
Caryophyllaceae 97, 618
Caryophyllales 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446, 618
Caryophyllanae 179, 185, 187, 189
Caryophyllidae 177, 178, 179, 185, 191
Caryophyllineae 167
Caryophyllopsida 190, 191
caryopsis 576
Cassebeera 51
Castanoclobus 27
Casuarinaceae 548
Casuarinales 171, 177, 179, 191
Catagoniaceae 40
Catagoniopsis 39
Catagonium 40
Catharomnion 37
Cathaya 61
Cathaysiopteris 56
catkin 560
Catoscopiaceae 35
Catoscopium 35
Caudalejeunea 26
Caulopteris 48
Cavicularia 23
Caytonanthus 58
Caytonia 58, 550
  C. nathorsti 390
Caytoniaceae 58, 394
Caytoniales 58, 394
Caytoniophytina 183
Caytoniopsida 58, 183, 394
Cecropsidaceae 54, 342
Cecropsidales 54, 342
Cecropsis 54
  C. luculentum 342
Cedroxylon 61
Cedrus 61
Ceiba
  C. pentandra 468
Celastrales 167, 171, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Celastranae 179, 185, 189
Cellulares 165
cenobium 578
Centaurea
  C. scabiosa 500
Centrospermae 171
Cephalantholejeunea 26
Cephalojonesia 28
Cephalolejeunea 26
Cephalolobus 29
Cephalomanes 49
Cephalomitrion 28
Cephalotales 179, 191
Cephalotaxaceae 63, 352, 353, 354, 430
Cephalotaxites 63
Cephalotaxospermum 63
Cephalotaxus 63
Cephalozia 28
Cephaloziaceae 28
Cephaloziella 28
Cephaloziellaceae 28
Cephaloziineae 28
Cephaloziopsis 28
Ceradenia 53
Ceratodon 33
Ceratolejeunea 26
Ceratophyllales 179, 187, 189, 191, 446
Ceratophyllanae 187
Ceratophyllidae 183, 191
Ceratopteridoideae 51
Ceratopteris 51
Ceratozamia 58, 402
  C. mexicana 402
Cercidiphyllales 179, 191
Cerosora 51
Cesalpino A. 160
Ceuthotheca 36
cf. 115
Chaetocolea 27
Chaetomitriopsis 40
Chaetomitrium 40
Chaetophyllopsidaceae 29
Chaetophyllopsis 29
Chaloneria 46
Chaloneriaceae 46, 288
Chamaebryum 31
Chamaecyparis 62, 440
Chamberlain's model 456
Champagnat's model 460
Chandonanthus 29
Chaoyangia 59
Charobiotina 183
Charophyta 171, 183, 222
Chase M.W. 186, 202
Chasmatopteris 49
Cheilanthes 51, 332
Cheilanthoideae 51
Cheilanthopsis 52
Cheilolejeunea 26
Cheiloplecton 51
Cheilothela 33
Cheiroglossa 47, 310
Cheirolepidium 62
Cheirophyllum 59
Cheiropleuria 50
Cheiropleuriaceae 50
Cheirostrobaceae 48
Cheirostrobus 48
chemotypus 115
Chengia 60
  C. laxispicata 412, 415
Chenia 34
Chenopodiaceae 97
Chenopodiales 191
Chenopodium 576
Chiastocaulon 28
Chigua 402
Chileobryon 42
Chiloscyphus 28
Chionoloma 34
Chionostomum 41
Chiropteris 59
Chlamydomonadophyta 183
Chloranthaceae 552
Chloranthales 179, 185, 187, 189, 191, 444
Chloranthanae 185
Chloranthelia 27
Chloranthidae 185, 191
Chlorobionta 67
Chlorobiota 23, 183
Chlorococcobiotina 183
Chlorococcophyta 183
Chlorokybophyta 183
Chlorophyceae 169, 171
Chlorota 183
Chondriolejeunea 26
Chonecolea 28
Chonecoleaceae 28
Chorionepteris 49
Choripetalae 168, 169
Chorisodontium 33
Christenhusz M.J.M. 194
Christensenia 48, 316
Christenseniaceae 48
Christiopteris 53
Chromosome number reports 90
Chrysobalanales 179, 187
Chrysoblastella 33
Chrysocladium 39
Chrysogrammitis 53
Chryso-hypnum 40
Cibotiaceae 51, 308
Cibotiocaulis 51
Cibotium 51
ciliate 592
ciliolate 592
cincinnus 562

Cinclidium 35
Cinclidotus 34
Cingularia 47
Circaeasterales 179, 191
circiter 115
Circulifolium 42
circumscissile capsule 580
Cirriphyllum 39
Cissus
C. quadrangularis 504
Cistales 191
Citrus 522, 582
C. sinensis 582
Cladastomum 33
Cladolejeunea 26
Cladomnion 37
Cladomniopsis 37
Cladophascum 33
Cladopodanthus 34
Cladopodiella 28
Cladostrobus
C. lutugini 425
Cladoxylaceae 48, 302, 305
Cladoxylales 48, 302
Cladoxylon 48
Cladoxylophyta 183
Cladoxylopsida 183
Clandarium 29
Claopodium 38
Clasmatocolea 28
Clasmatodon 39
class 67
Classes plantarum 161
Clastobryella 41
Clastobryophilum 41
Clastobryopsis 41
Clastobryum 41
Clathropteris 50
clavate 590
Clavitheca 32
Cleistocarpidium 33
Clematis 155, 574, 587
Cleome
C. gynandra 512
C. spinosa 512
Clepsydropsis 48
Cleveaceae 23
Climaciaceae 38
Climacium 38
C-line 196
Cnemidaria 51
Cnestrum 33
coccum 570
Cochlidium 53
Cocos 582
C. nucifera 587
Codiaceae 550
Codonoblepharon 36
Codonospermaceae 56, 392
Codonospermales 56, 392
Codonospermum 56
Codriophorus 32
Coelochaetophyta 183
Coelogyne 502
C. fimbriata 502
Coenopteridopsida 300, 304
coenosome 566
Colobodontium 41
Cololejeunea 26
Colpodexylaceae 45
Colpodexylon 45
Colpospemum 56
Colpospermaceae 392
Colura 26
combinatio nova 115
comb. nov. 115
Cometia 57
Commelinales 171, 177, 179, 185, 187, 191, 446
Commelinanae 179, 185
Commelinidae 177, 178, 179, 183, 185, 191
Commelinids 202
Committee on Phylogenetic Nomenclature 122
comose 592
competitors 224
compound capitulum 564
compound raceme 564
compound spike 564
compound umbel 564
Compsopteris 57
Compsostrobus 61
Conardia 38
concaulescence 566
confer 115
configuration 588
Coniferopsida 196
Conifers 384
Coniogramme 51
Conjugatae 171
Connarales 179, 191
Conocephalaceae 23
Conocephalum 23
Conoscyphus 28
Conostomum 36
Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genèv 151
Consolida 155
Convallaria
C. majalis 481
Convolvulacea 616
Convolvulales 191
Cook O.F., Jr. 74
Cook's model 460
Cooksonia 44, 278, 280
C. caledonica 280
C. hemisphaerica 280
C. paranensis 280
C. pertoni 280
Cooksoniaceae 44
Cooksoniales 44
Cordaianthus 425
Cordaicarpus 60
Cordaitaceae 60, 426
Cordaitales 60, 425, 426
Cordaites 60, 425
C. laevis 425
Cordaitopsida 183
Cordia 566, 582
Core Eudicots 202, 204, 446
Coriariales 179, 191
Coricladus 61
Cornales 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Cornanae 179, 185, 187
Corner's model 456
Cornidae 183, 191
Cornopteris 52
Cornucarpaceae 55, 392
Cornucarpus 55
Cornus 582
Corolliferae 174
Corollifloræ 165
Coronarieæ 167
Corsinia 24
Corsiniaceae 24
Corydalis 587
Corylales 179
Corylus 574
C. avellana 568
corymb 560
corymb-like cyme 560
corymb-like panicle 562
Corynepteris 48
Corynocarpales 179, 191
Corystospermaceae 57, 394
Corystospermales 552
Cosentinia 51
Costesia 31
Cotyloideae 172
Coveniella 52
CPN 122
Crandall-Stotler B.J. 198
Crassiphyllum 42
Cratoneuron 38
Cratoneuropsis 38
Crepidomanes 49
Crepidophyllum 40
Crocus
C. vernus 502
Cronisia 24
Cronquist A. 176
Crosbya 37
Crossidium 34
Crossomitrium 37
Crossosomatales 179, 185, 187, 446
Crossotheca 49
Crossothecaceae 49
Crossotolejeunea 26
Crossozamia 58
Crossozamiaceae 58, 398
Crumia 34
Crumuscus 33
Cryphaea 41
Cryphaeaceae 41
Cryphaeophilum 41
Cryphidium 41
Cryptochila 28
Cryptocolea 30
Cryptocoleopsis 30
Cryptodicranum 33
Cryptogamae 168, 169
Cryptogamæ 165
Cryptogamia 163
Cryptogonium 41
Cryptogramma 51
Cryptogrammoideae 51
Cryptogynolejeunea 26
Cryptoleptodon 42
Cryptomeria 62
Cryptomitrium 23
Cryptopapillaria 39
Cryptopodium 36
Cryptostipula 30
Cryptothallus 25
ct. 115
Ctenidiadelphus 40
Ctenidium 40
Ctenitis 52, 336
Ctenopterella 53
Ctenopteris 53
Cucurbita 522, 582
Cucurbitaceae 97
Cucurbitales 171, 179, 187, 189, 191, 446
Culcita 51
Culcitaceae 51, 308

Culgoweria 61
Culmitzschia 60
cultivar 115
Cunninghamia 62
Cunninghamiostrobus 62
  C. yubariensis 431
Cunninghamites 62
Cunoniales 179, 191
Cupressaceae 62, 353, 354, 430, 440
Cupressales 62, 195, 426, 430, 431
Cupressidae 183
Cupressinoxylon 62
Cupressus 62, 440
Curvembryeæ 167
Curvicladium 42
Curviramea 42
Cuspidatula 28
cv. 115
Cyanolophocolea 28
Cyanophyceae 169
Cyathea 51, 330
  C. squamipes 330
Cyatheaceae 51, 308, 330
Cyatheales 50, 192, 195, 308
Cyatheidae 183
Cyatheopsida 183
Cyathodiaceae 24
Cyathodium 24
Cyathophorum 37
Cyathothecium 40
Cycadaceae 58, 353, 398, 400
Cycadales 58, 195, 196, 398
Cycadeoidea 59, 398, 404
  C. marshiana 404
Cycadeoideaceae 59, 398, 404
Cycadeoideales 58, 384, 398, 550
Cycadeoideophyta 183
Cycadeoideopsida 58, 183, 398
Cycadeospermum 59
Cycadidae 58, 183, 194, 195, 398
Cycadocephalus 59
Cycadolepis 59
Cycadophyta 58, 172, 183, 384, 388, 396–405
Cycadophytanae 54, 182, 183
Cycadopsida 58, 183, 196, 208, 354, 396, 398
Cycadopteris 57
Cycadoxylon 58
Cycas 400
  C. circinalis 401
Cyclanthales 177, 179, 191
Cyclanthera
  C. brachystachya 587
Cyclodictyon 37
Cyclodium 53
Cyclolejeunea 26
Cyclopeltis 53
Cyclopteris 56
Cyclosorus 52
Cyclostigma 45
Cyclostigmataceae 45
Cyclusphaera 62
Cygnicollum 32
Cygniella 33
Cylindrocolea 28
Cymbalaria
  C. muralis 587
Cymodoceales 191
cymose corymb 562
Cynepteridaceae 50, 308
Cynepteris 50
Cynodontium 33
Cynoglossum
  C. officinale 574
Cynomoriales 179, 187, 191
Cyperales 171, 177, 191
Cypripedium
  C. calceolus 542
cypsela 570, 574
Cyptodon 41
Cyptodontopsis 41
Cyrtogonellum 52
Cyrto-hypnum 38
Cyrtolejeunea 26
Cyrtomidictyum 52
Cyrtomium 52
Cyrtomnium 35
Cyrtopodendron 36
Cyrtopus 37
Cystoathyrium 52
Cystodiaceae 51, 308
Cystodium 51
Cystolejeunea 26
Cystopteridaceae 52, 308
Cystopteris 52
Cytinales 179
Czatkalia 61
Czatkalostrobus 60
Czekanowskia 61
Czekanowskiaceae 61, 428
Czekanowskiales 61, 426, 428, 429
C-лінія еволюції голонасінних 196

D

Dacrycarpus 62, 438
Dacrydium 62, 438
Dacryophyllum 40
Dactylolejeunea 26
Dactylophorella 26
Dadoxylon 62
Dahlgren G. 180
Dahlgren R. 180
Dahlia 466
Daltonia 37
Daltoniaceae 37
Damudopteris 49
Danaceae 48
Danaea 48, 316
Daphnales 167
Daphniphyllales 177, 179
Darlingtonia 494
Dasycladaceae 550
Dasygrammitis 53
Dasypogonaceae 204
Dasypogonales 179, 185, 187
Datisca
  D. cannabina 97
Datiscaceae 97
Daucus 578
  D. carota 587
Davallia 53
Davalliaceae 53, 308
Dawkins R. 74
Dawsonia 31
Decandria 163
Dechellyia 59
  D. gormanii 415
Degeneriales 191
dehiscent drupe 584
Delavayella 29
Delavayellaceae 29
Delphinium 155
Delta 156
Deltasperma 55
Dendroalsia 41
Dendrobazzania 27
Dendroceros 43
Dendrocerotaceae 43, 260
Dendrocerotales 43, 201, 260
Dendrocerotidae 43, 200, 201, 260
Dendrocerotoideae 43
Dendroconche 53
Dendrocryphaea 41
Dendrocyathophorum 37
Dendro-hypnum 37
Dendrohypopterygium 37
Dendrolejeunea 26
Dendroligotrichum 31
Dendromastigophora 27
Dendropogonella 41
Denkania 58
Denkaniaceae 58, 394
Dennstaedtia 51
Dennstaedtiidae 183
Dennstaedtiaceae 51, 308, 333
Denotarisia 28
denticidal capsule 580
Deparia 52
De plantis libri XVI 160
Desfontainiales 179, 185
Desmiophyllum 61
Desmodium 576, 587
  D. illinoense 572
Desmotheca 36
determinate thyrse 562
Diacalpe 52
Diadephia 163
Dialytrichia 34
Diandria 163
Dianthus 514
Diapensiales 171, 177, 179
Diapensialis 191
Diaphanodon 39
Diaphorodendraceae 46
Diaphorodendron 46
Diatomeae 169
dichasium 562
Dichelodontium 37
Dichelyma 38
Dichodontium 33
Dicksonia 51
Dicksoniaceae 51, 308
Dicksonites 55
Dicladolejeunea 26
diclesium 570, 574
Diclines irregulares 165
Dicnemon 33
Dicotyleae 168, 169
Dicotyledonæ 161
Dicotyledoneae 170, 171
Dicotyledoneæ 165
Dicotyledones 165, 174
Dicotyledonum 166, 167
  gamopetalæ 167
  monochlamideæ 167
  polypetalæ 167
Dicranaceae 33
Dicranales 32, 199, 201
Dicranella 33
Dicranidae 32, 183, 199, 201, 256
Dicranodontium 34

Dicranolejeunea 26
Dicranoloma 33
Dicranophyllaceae 57, 394
Dicranophyllales 57, 394
Dicranophyllum 57, 394
Dicranopteris 49, 322
D. linearis 322
Dicranoweisia 33
Dicranum 33
Dicroidium 62
Dictionary of the Fungi Hierarchy 134
Dictymia 53
Dictyophyllum 50
Dictyopteridiaceae 57, 394
Dictyopteridiales 57, 394
Dictyopteridiopsida 183
Dictyopteridium 57
Didymelales 177
Didymochlaena 52
Didymodon 34
Didymoglossum 49
Didynamia 163
Die Natürlichen Pflanzenfamilien 170
Digitalis
D. purpurea 578, 580
Dilleniales 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Dillenianae 179, 185, 187
Dilleniidae 177, 178, 179, 191
Dimerodontium 39
Dimorphocladon 40
Dinoflagellatae 171
Dinophyton 59
Dioaceae 58, 398
Dioales 58, 398
Diobelonella 33
Dioecia 163
Dionaea
D. muscipula 494
Dioon 58, 402
Dioscorea 96
D. sinuata 96
D. tokoro 97
Dioscoreaceae 97
Dioscoreales 179, 185, 187, 191, 446
Dioscoreanae 179, 185
Dipentodontales 191
Diphysciaceae 31
Diphysciales 31, 199, 201
Diphysciidae 31, 199, 201, 256
Diphyscium 31, 256
Diplasiolejeunea 26
Diplaziopsidaceae 52, 308
Diplaziopsis 52
Diplazium 52
Diplochlamydeæ 165
Diplocolea 30
Diplolabis 48
Diploneuron 37
Diplophyllaceae 29
Diplophyllum 29
Diploporus 63
Diplopterygium 49, 322
Diplotegiaceae 46
Diplotegium 46
Diploxylaceae 46
Diploxylon 46
Dipsacales 171, 177, 179, 185, 187, 191, 446
Dipsacus
D. sylvestris 587
Dipteridaceae 50, 306
Dipteris 50
Dirhopalostachys 58
Discalis 44
Disceliaceae 32
Discelium 32
Dischidia
D. major 494
Discifloræ 167
Discinitaceae 54, 342
Discinitales 54, 342
Discinites 54
Discopteridaceae 49
Discopteris 49
Diselma 62
Distichium 33
Distichophyllidium 37
Distichophyllum 37
Distichophytum 44
Ditrichaceae 33
Ditrichopsis 33
Ditrichum 33
division 67
Dixonia 42
Dodecandria 163
Dolichomitra 42
Dolichomitriopsis 42
Dolichosperma 55
Doliostrobus 62
Dolomitia 60
Dolotortula 34
Doneggia 49
Donnellia 41
Donrichardsia 39
Donwelliacaulis 49
Doodia 52
Doryopteris 51
double helicoid cyme 562
double scorpioid cyme 562
Douinia 29
Dozya 41
Dracoglossum 53
drepanium 562
Drepanocladus 38
Drepanolejeunea 26
Drepanophycaceae 45, 286
Drepanophycales 45, 286, 287
Drepanophycopsida 183
Drepanophycus 45
Drewria 60
D. potomacensis 415
Drosera 494, 587
D. rotundifolia 494
Droserales 191
Drucella 27
Drummondia 32
Drummondiaceae 32
drupe 570, 582
Drynaria 53
Drynarioideae 53
Dryopolystichum 52
Dryopsis 52
Dryopteridaceae 52, 308, 336, 337
Dryopteridoideae 52
Dryopteris 52, 336
D. filix-mas 337
Drypetes 618
Dryptodon 32
Ductulosæ 165
Duisbergia 45
Dumortiera 24
Dumortieraceae 24
Duthiella 39
Dyctiopteridiopsida 57, 394

E

-eae 67
Ebenales 167, 171, 177, 179
Ecballium
E. elaterium 97
Eccremidium 33
Eccroustosperma 55
echinate 590
Echinocolea 26
Echinodiaceae 42
Echinodiopsis 42
Echinodium 42
Echinolejeunea 26
Echinostachyaceae 48, 302
Echinostachys 48
Ectropotheciella 40
Ectropotheciopsis 40
Ectropothecium 40
Eddya 54
Ehrhart J.F. 150
Eichler A.W. 68, 168, 544
Elaeagnales 191
Elaeocarpales 179, 191
Elaphoglossoideae 53
Elaphoglossum 53, 336
Elatinales 191
Elatocladus 62
Éléments de botanique 160
Eleutherophyllaceae 45
Eleutherophyllum 45
Elharveya 40
Elkinsia 54
E. polymorpha 392
Elkinsiaceae 54
Elmeriobryum 40
Elodea 482
Embryophyta 206
Embryophyta asiphonogama 171
Embryophyta siphonogama 170, 171
Embryopsida 194, 195
emend. 115
emendatus 115
Emplectopteridaceae 56, 392
Emplectopteris 56
Emporia 60
Emporiaceae 60, 426
Encalypta 32
Encalyptaceae 32
Encalyptales 32, 199, 201
Encephalartaceae 58, 398
Encephalartos 58, 402
Encyclopedia of Life 130
Endogenæ 165
Endotrichellopsis 37
Enigmella 29
Ennandria 163
Enterosora 53
Entodon 40
Entodontaceae 40
Entodontella 40
Entodontopsis 39
Entosthodon 32
Eoantha 60
Eobruchia 33
Eocalypogeia 29
Eoisotachis 29

EoL 130
Eoleucodon 41
Eopleurozia 25
Eosperma 55
Eospermataceae 55, 392
Eosphagnum 30, 254
Eotrichocolea 27
Ephedra 60, 352, 353, 384, 412, 414, 418
E. antisyphilitica 418
E. archaeorhytidosperma 412
E. carnosa 412
E. hongtaoi 412
Ephedraceae 60, 352, 354, 412, 414, 418
Ephedrales 60, 195, 414
Ephedrispermum 60
Ephedrites 60
Ephedropsida 183
Ephemeropsis 37
Ephemerum 34
Epigynæ 167
Epilobium 580
E. angustifolium 587
Epipterygium 35
epitypus 116
Equisetaceae 48, 302, 314
Equisetales 47, 192, 195, 302
Equisetidae 194, 195
Equisetinae 168, 169
Equisetinostachys 47
Equisetites 48
Equisetophyta 183
Equisetopsida 47, 183, 186, 192, 194, 195, 204, 296, 300, 302, 550
Equisetum 48, 314
E. arvense 314
Eragrosites 59
Eranthis
E. hyemalis 587
erem 578
Eremonotus 29
Eremopteris 55
Erenia 60
Ericaceae 518
Ericales 167, 171, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Ericanae 179, 185, 187
Ericidae 191
Eriocaulales 177, 191
Eriodon 39
Eriophorum 587
Ernestiodendron 60
Erpodiaceae 33
Erpodium 33
Eryngium
E. campestre 587
Erythrodontium 40
Erythrophyllopsis 34
ESC 70
Escalloniales 187, 446
est! 115
et 115
et al. 115
et alii 115
Euasterids II 204
Eucamptodon 33
Eucamptodontopsis 33
Eucariota 183
Eucerospermum 60
Eucladium 34
Eucommiales 177, 179, 191
Eudicots 202, 204, 446
Eulacophyllum 39
Eumycetes 169, 171
Eumyurium 42
Euonymus 587
Euphorbia 558, 578
E. lophogona 472
E. meloformis 472
Euphorbiaceae 618, 620
Euphorbiales 177, 179, 185, 187, 191
Euphorbianae 179
Euphyllophyton 44, 280
Eupodium 48, 316
Eupolypods I 300
Eupolypods II 300
Eupomatiales 191
Eupteleales 179, 185, 187
Euptychium 37
Eurhynchiadelphus 39
Eurhynchiastrum 39
Eurhynchiella 39
Eurhynchium 39
Eurohypnum 40
Euro+Med Plantbase 130
Eurystoma 55
E. angulare 550
Eurystomataceae 55, 392
Eusphenopteris 55
Eustichia 33
Eustichiaceae 33
Eutracheophytes 206
Evansianthus 28
Evansiolejeunea 26
Evolsonia 56
Evolutionary Species Concept 70
ex 115
excrescence 590
Exobryum 34
Exodictyon 34
Exogenæ 165
Exormotheca 24
Exormothecaceae 24
Exostratum 34
Exsertotheca 42

F

f. 115
FAA 153
Fabaceae 578
Fabales 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Fabanae 179
Fabids 202, 446
Fabronia 39
Fabroniaceae 39
Fabronidium 38
Fagales 171, 177, 179, 189, 446
Fagerlind's model 458
Fagus 574
Falcatifolium 62
Fallaciella 42
Familles des plantes 164
family 67
farinaceous 590
Fauriella 38
Fay M.F. 202
fenestrate 588
Ferns 192, 296
Feruglioclad aceae 60, 426
Feruglioclad us 60
Fibonacci numbers 484
Ficaria 466
F. verna 466, 587
Ficoidales 167
Ficus 587
F. benghalensis 468
F. carica 572
Fifea 42
Fiji 604
fil. 115
Filicinae 168, 169
filius 115
Fissidens 32
Fissidentaceae 32
Fitzroya 62
Flabellidium 39
Flacourtiaceae 618
Flacourtiales 191
Flagellatae 171
Flatbergiaceae 30
Flatbergium 30, 254
Fleischerobryum 36
Flemingitaceae 46
floccose 592
Flora 133
Flora Europaea Database 130
Flore Françoise 164
Floribundaria 39
Floricaula/LEAFY 552
Florschuetziella 36
Flowering plants 178
Flowersia 36
Fokienia 62
Foliaceæ 165
Folioceros 43
follicle 570, 578
Fontinalaceae 38
Fontinalis 38
Foreauella 40
form(a) 67
forma 115
forma specialis 115
Forsstroemia 42
Fossilia 118
Fossilworks.org 282
Fossombronia 24
Fossombroniaceae 24
Fossombroniales 24, 199
Fossombroniineae 24
Fouquieriales 179, 191
Fragaria 514, 574
F. ×ananassa 112
F. chiloensis 112
F. elatior 96, 97
F. moschata 97
F. vesca 500
F. virginiana 97, 112
Frahmiella 39
Franciella 37
Fraxinus 576
F. excelsior 572
Fredlindia 59
F. fontifructus 398
Fritillaria 540
Frullania 25
Frullaniaceae 25
Frullanoides 26
f.sp. 115
Fu D.-Z. 196
Fulfordianthus 26
Funaria 32

Funariaceae 32
Funariales 32, 199, 201
Funariella 32
Funariidae 31, 199, 201, 256
Fungi 168, 169
Fuscobryum 34
Fuscocephaloziopsis 28

G

Gackstroemia 25
Galanthus
  G. nivalis 587
Galium 482
  G. odoratum 484
Galtiera 55
Gammiella 40
Gamopetalæ 166
Ganguleea 34
Garckea 33
Garovaglia 37
Garryales 179, 185, 187, 189, 191, 446
Gaussia 61
GBFI 130
Geheebia 34
Geissolomatales 191
Genera plantarum 162, 164, 166
Genomosperma 54
Genomospermaceae 54
Gentiana 580
  G. asclepiadea 484
  G. lutea 578
Gentianales 167, 171, 177, 179, 187, 189, 191, 446
genus 67
Geocalycaceae 30
Geocalycineae 27
Geocalyx 30
Geothallus 23
Geraniales 167, 171, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Geranianae 185
Geraniidae 191
Geranium 578, 587
Gerhildiella 29
Gertrudiella 34
Geum 587
Gigantocladus 56
Gigantogramme 56
Gigantonoclea 56
Gigantonomia 56
Gigantopteridaceae 56, 392
Gigantopteridales 56, 392
Gigantopteris 56
Gigaspermaceae 31
Gigaspermales 31, 199, 201
Gigaspermum 31
Gillespiea 49
Ginkgo 59, 196, 410
  G. adianthoides 406
  G. biloba 353, 406, 408, 410
  G. yimaensis 406
Ginkgoaceae 59, 352, 394, 406, 408, 410
Ginkgoales 59, 195, 408
Ginkgoidae 183, 194, 195
Ginkgoïdium 59
Ginkgoites 59
Ginkgoopsida 59, 183, 354, 408
Ginkgophyta 59, 384, 388, 406, 406–411
Ginkgophytopsis 59
Ginkgopitys 59
Giraldiella 40
glabrate 590
glabrouse 590
glandular 590
glandular pubescent 592
glandular-punctate 590
glandulose 592
glans 570, 574
Glaucidiales 179, 191
Gleditsia
  G. triacanthos 587
Gleichenella 49, 322
Gleichenia 49, 322
Gleicheniaceae 49, 306, 322
Gleicheniales 49, 192, 195, 306
Gleicheniopsida 183
Global Biodiversity Information Facility 130
Global Names Index 134
Globulinella 34
glochidiate 596
Glomeromycota 466
Glossopteridaceae 57
Glossopteris 57, 550
Glumaceæ 167
Glumiflorae 174
glutinous 590
Glyphomitrium 33
Glyphotheciopsis 37
Glyphothecium 37
Glyptostrobus 62
Gnepine phylogenetic theory 386
Gnetaceae 59, 354, 414, 416
Gnetales 59, 195, 384, 414, 428, 550
Gnetidae 194, 195
Gnetifer phylogenetic theory 384
Gnetogymn phylogenetic theory 386
Gnetophyta 59, 183, 384, 388, 412–421
Gnetophytes 384, 386
Gnetophyte-sister phylogenetic theory 386
Gnetopsida 59, 183, 414
Gnetopsidaceae 55, 392
Gnetopsis 55
Gnetum 59, 350, 352, 353, 384, 414, 416
  G. latifolium 416
GNI 134
Goebeliella 25
Goebeliellaceae 25
Goebelobryum 29
Goeppertella 50
Goffinet B. 200
Gollania 40
Gondwanostachyaceae 47, 302
Gondwanostachys 47
Gongylanthus 29
Goniobryum 36
Goniomitrium 32
Goniophlebium 53
Goodeniaceae 618
Goodeniales 191
Gosslingia 44
Gosslingiaceae 44
Gothania
  G. lesliana 425
Gottschea 27
Gottschelia 29
Gradsteinia 38
grain 576
Graminales 171
Grammatopteridaceae 49
Grammatopteris 49
Grammitis 53, 338
GRBio 132
Greeneothallus 25
Greyiales 191
Grimmia 32
Grimmiaceae 32
Grimmiales 32, 199, 201
Griseliniales 191
Gristhorpia 58
Grollea 27
Grolleaceae 27
Groutiella 36
Guairea 49
Guaireaceae 49
Guerramontesia 34
Gunnerales 187, 189, 191, 446
Gurvanella 59
  G. dictyoptera 412
  G. exquisita 412
Guttiferales 167, 171
Guzania 61
Gymnobarbula 34
Gymnocarpium 52
Gymnocolea 29
Gymnocoleopsis 28
Gymnogrammitis 53
Gymnomitriaceae 30
Gymnomitrion 30
Gymnospermae 168, 169, 171, 388–435
Gymnospermeæ 166, 167
Gymnosperms 194, 386
Gymnosphaera 51, 330
Gymnostomiella 34
Gymnostomum 34
Gynandria 163
Gyrostemonales 191
Gyrothyra 30
Gyrothyraceae 30
Gyroweisia 34

H

Habrodon 40
Haemodorales 191
Haeselia 28
Hageniella 40
Hallea 56
Halocarpus 62
Haloragales 177, 191
Hamamelidae 177
Hamamelidales 177, 179, 185, 187, 191
Hamamelidanae 179, 185
Hamamelididae 178, 179, 183, 191
Hamamelidopsida 190, 191
Hamamelldidae 185
Hamatocaulis 38
Hampeella 37
Handeliobryum 42
Hanguanales 191
Hanskerpia 61
Haplocladium 38
Haplohymenium 42
Haplolejeunea 26
Haplomitriaceae 23
Haplomitriidae 23, 199, 246
Haplomitriopsida 23, 183, 198, 199, 246, 249
Haplomitrium 23
  H. hookeri 249
Haplopteris 52
Harpalejeunea 26
Harpanthus 30

Harrisiella 61
Harvard University Herbaria 151
Hattoria 29
Hattorianthus 25
Hattoriella 29
Hattorioceros 43
Hattoriolejeunea 26
Hausmannia 50
head 560
Hebantia 31
Hecistopteris 52
Hedeia 44
Hedeiaceae 44
Hedenaesia 39
Hedenasiastrum 39
Hedera
H. helix 466
Hedwigia 36
Hedwigiaceae 36
Hedwigiales 36, 199, 201
Hedwigidium 36
Heidiphyllum 62
Helianthus
H. annuus 381, 558
Helicoblepharum 37
Helicodontium 39
helicoid cyme 562
helicoid dichasium 562
Helicophyllaceae 36
Helicophyllum 36
Hellia 62
Helminthostachys 47, 310
Helobiae 171
Helodiaceae 38
Helodium 38
Helwingia
H. japonica 566
Hemidictyaceae 54, 308
Hemidictyum 54
Hemionitis 51
Hemiragis 37
Henicodium 41
Hennediella 34
Hennig W. 106
Hepaticae 168, 169
Hepatostolonophora 28
Heptandria 163
Herbaceae 174
Herbæ 161
Herbertaceae 27
Herbertus 27
Heroleandra 50
Heroleandraceae 50, 306
Herpetineuron 42
Herzogianthaceae 27
Herzogianthus 27
Herzogiaria 27
Herzogiella 40
Herzogobryum 30
hesperidium 582
Heterocladium 40
Heteromeræ 167
Heterophyllium 41
Heteroscyphus 28
heterothetic compound raceme 564
Hexandria 163
Hexapterospermaceae 56, 392
Hexapterospermales 56, 392
Hexapterospermum 56
Hildebrandtiella 41
Hilpertia 34
Himantandrales 179
Himantocladium 42
Hippuridales 191
Hippuris 587
Hirmeirellaceae 61
Hirmeriella 62
hirsute 590
hispid 590
Histiopteris 51
Historia plantarum 160, 161
Hizemodendron 46
Holodontium 33
Holomitriopsis 33
Holomitrium 33
holotypus 116
Holtum's model 456
Homalia 42
Homaliadelphus 42
Homaliodendron 42
Homalosorus 52
Homalotheciella 39
Homalothecium 39
homeothetic compound raceme 564
Homomallium 40
Hondaella 40
hooked 596
Hookeria 37
Hookeriaceae 37
Hookeriales 37, 199, 201
Hookeriopsis 37
Hooker J.D. 166
Horikawaella 30
Horneophyton 43, 274, 276
H. lignieri 277
Horneophytopsida 276
Horridohypnum 40
hort. 115
hortulanorum 115
Hostinella 43
Hsua 44
Hsueaceae 44
Huerteales 185, 187, 189, 446
Huerteanae 185
Huia 44
Humata 53
Humulus
H. lupulus 96
Huperzia 45, 286, 290
Huperziaceae 45
Hutchinson J. 174
Huvenia 44, 280
Hyacinthineae 185
Hyalolepidozia 27
Hydatellales 177, 191
Hydnorales 179, 191
Hydrangeales 179, 191
Hydrastidales 191
Hydrocharitales 177, 179, 191
Hydrocryphaea 42
Hydrogonium 34
Hydropogon 41
Hydropogonella 41
Hydropteridaceae 50
Hydropteridiaceae 50, 306
Hydropteridium 50
Hydropteris 50
Hydrostachyales 171, 179, 191
Hyenia 48
Hyeniaceae 48, 302
Hyeniales 550
Hygroamblystegium 38
Hygrobiella 28
Hygrodicranum 33
Hygrohypnella 38
Hygrohypnum 38
Hygrolembidium 27
Hylocomiaceae 40
Hylocomiastrum 40
Hylocomiopsis 38
Hylocomium 40
Hymenasplenium 52, 334
Hymenocystis 52
Hymenodon 36
Hymenodontopsis 36
Hymenoloma 33
Hymenolomopsis 32
Hymenophyllaceae 49, 306, 320, 321
Hymenophyllales 49, 192, 195, 306
Hymenophyllitaceae 49
Hymenophyllites 49
Hymenophyllopsida 183
Hymenophyllopsidaceae 51
Hymenophyllopsis 51, 330
Hymenophyllum 49, 320
H. tunbrigense 321
Hymenophytaceae 25
Hymenophyton 25
Hymenostyliella 34
Hymenostylium 34
Hyocomium 40
Hyophila 34
Hyophiladelphus 34
Hypericales 179, 187, 191
Hypericum
H. perforatum 580
Hypnaceae 39
Hypnales 37, 199, 201
Hypnanae 36, 199, 201
Hypnella 37
Hypnobartlettia 38
Hypnodendraceae 37
Hypnodendrales 36, 199, 201
Hypnodendron 37
Hypnodontopsis 33
Hypnum 40
Hypodematiaceae 52, 308
Hypodematium 52
Hypoderris 53
Hypodontiaceae 33
Hypodontium 33
Hypoisotachis 29
Hypolepis 51
Hypopterygiaceae 37
Hypopterygium 37
Hypoxidales 191
h-індекс 140

I

IAPT 90, 114, 129
IAPT/IOPB chromosome data 90
Icacinales 187, 191
ICBN 114
ICN 114, 122, 124, 128
ICNB 122, 124
ICNCP 114
iconotypus 116
Icosandria 163
ICVCN 122, 124
ICZN 122, 124
-idae 67
Idanothekion 55

Idria
I. columnaris 492
IF 140
Illiciales 177, 179, 191, 444
Illiciidae 191
Illicium
I. anisatum 547
ImageJ 604
Impatiens 587
Imperfectæ 161
in 117
-inae 67
incanous 590
indehiscent pod 576
indeterminate thyrse 564
Index Copernicus 141
Index Fungorum 134
Index Herbariorum 132, 148
Index Herbariorum Rossicum 132
Index to plant chromosome numbers 90
Indopottia 34
indumentum 588
Indusiella 32
-ineae 67
ined 117
ineditus 117
Inferæ 167
Insectae 118
International Association for Plant Taxonomy 114, 129
International Association of Plant Taxonomy 90
International Code of Botanical Nomenclature 114
International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants 114, 122, 128
International Code of Nomenclature for Cultivated Plants 114
International Code of Nomenclature of Bacteria 122
International Code of Phylogenetic Nomenclature 122, 204
International Code of Virus Classification and Nomenclature 122
International Code of Zoological Nomenclature 122
International Organisation of Plant Biosystematists 90
International Plant Name Index 112
International Plant Names Index 134
International Society for Phylogenetic Nomenclature 122, 204
Internet Archive 128
Introduction to bryophytes 200
Invisocaulis 28
IOPB 90
IOPB Newsletter 90
IPCN 90
IPNI 112, 134
Irania 61
Iraniaceae 61
Iraniales 61
Irelandia 40
Iridales 179, 185, 187
Iridopteridaceae 48, 302
Iridopteris 48
Iris 383, 474, 538, 580
-is 67
Ischnophyton 59
Ischyrodon 39
ISI 141
Isocladiella 41
Isocladiellopsis 41
Isodrepanium 42
isoepitypus 116
Isoëtaceae 47, 288, 294
Isoëtales 46, 195, 288
Isoëtes 47, 288, 294
I. lacustris 295
Isoëtophyta 183
Isoëtophytina 183
Isoëtopsida 46, 183, 286, 288, 289
isolectotypus 116
Isolembidium 27
isoneotypus 116
Isopaches 29
Isophyllaria 27
Isopterygiopsis 40
Isopterygium 41
Isotachis 29
Isothecium 42
isotypus 116
ISPN 122, 204
Itatiella 31
Iwatsukia 28
Iwatsukiella 40
Ixostrobus 61

J

Jackiella 29
Jackiellaceae 29
Jaegerina 41
Jaffueliobryum 32
Jambadostrobus 57
Jamesonia 51
Jamesoniella 28
Jamesoniellaceae 28
Jeffersonioxylon 62
Jejenia 55
Jensenia 25
Jiaochengia 56
Jonesiobryum 33
Journal of Systematics and Evolution 133
Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Botany 131
Jubula 25
Jubulaceae 25
Jubulineae 25
Jubulopsis 25
Juglandales 171, 177, 179, 185, 187, 191
Juglandanae 179
Juglans 584
J. regia 574, 584
Julianiales 171
Juncaginales 191
Juncales 171, 177, 179, 185, 187, 191
Juncanae 179
Juncidae 183, 191
Juncus 587
Jungermannia 29
J. atrovirens 249
Jungermanniaceae 29
Jungermanniales 27, 199
Jungermanniidae 25, 183, 199, 248
Jungermanniineae 29
Jungermanniophytina 183
Jungermanniopsida 24, 183, 198, 199, 246, 248, 249
Juniperoxylon 62
Juniperus 62, 353, 354, 440
J. communis 440
Juratzkaea 39
Juratzkaeella 39
Jurinodendraceae 45
Jurinodendron 45
Jussieu A.L., de 68, 164
Jussieu B., de 164
Jussieu C., de 164
Jussieu J., de 164

K

Kallostachyaceae 47
Kallostachys 47
Kalymma 55
Karkenia 59
K. incurva 406
Karkeniales 59, 408
Karkeniaceae 59, 406, 408
Kärntner Botanikzentrum 131
Kaulfussia 48
Kaulinia 53
Kerpia 59
K. macroloba 406
Kerryia 54
K. mattenii 392–397
Keteleeria 61
Kew Bulletin 131
Kiaeria 33
Kindbergia 39
kingdom 67
Kirjamkenia 57
Klebsormidiophyta 183
Kleioweisiopsis 33
Klukia 50
Klukiaceae 50, 308
Knautia
K. drymeia 587
Komlopteris 57
Konnostachyaceae 47, 302
Konnostachys 47
Kontumia 53
Koponenia 38
Koriba's model 458
Kossoviella 46, 288
Kossoviellaceae 46, 288
Krithodeophyton 45, 280
Krunodiplophyllum 29
Krylovia 61
Kurzia 27
Kuznetskia 61
Kymatocalyx 28
Kymatolejeunea 26

L

Laboratoire d'Informatique et Systematique, Université Pierre et Marie Curie, Paris 134
Lactoridales 191
laevigate 590
Lagarostrobos 62
Lagenospermopteris 55
Lagenostomataceae 55, 392
Lagenostomatales 55, 392
Lamarck J.-B., de 164
Lamellocolea 28
Lamiaceae 578, 620
Lamiales 167, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446, 620
Lamianae 179, 185, 187
Lamiidae 178, 179, 183, 185, 191

Lamiids 202, 446
lanate 592
Landesmuseum Kärnten 131
Langiophytaceae 43
Langiophytales 43
Langiophyton 43, 276
Langiophytophyta 43, 183, 274–277
Langiophytopsida 43, 183
Lanham's method 120
LAPG 202, 204
Lardizabalales 179, 191
Laricoideae 61
Larix 61, 432
Lasiostrobus
L. polysaccii 396
Lastreopsis 53
Lathyrus 476, 492, 522, 587
L. sylvestris 492
Lauraceae 518
Laurales 177, 179, 185, 187, 191, 446, 616
Lauranae 179
Lauridae 191
Laurin M. 122
Lauropsida 190, 191
Lavandula
L. multifida 120
Lazarenkia 34
Lebachia 60
Lebachiaceae 60
Lebowskia 60
L. grandifolia 426
Lecanopteris 53
Leclercqia 45
Leclercqiophytina 183
Leclercqiopsida 183
lectotypus 116
Lecythidales 177, 179, 185, 191
Leewenberg's model 458
legume 570, 578
Leiocolea 29
Leiodontium 40
Leiolejeunea 26
Leiomela 36
Leiomitra 27
Leiomitrium 36
Leiomylia 29
Leiosporoceros 43
L. dussii 260
Leiosporocerotaceae 43, 260
Leiosporocerotales 43, 199, 201, 260
Leiosporocerotopsida 43, 198, 199, 201, 260
Leitneriales 171, 177
Lejeunea 26
Lejeuneaceae 26
Lellingeria 53
Lembidium 27
Lembophyllaceae 42
Lembophyllum 42
lemma 570
Lemmaphyllum 53
Lemna 576
Leongathia 60
Lepicolea 27
Lepicoleaceae 27
Lepidium 587
Lepidocarpopsida 183
Lepidodendraceae 46, 288
Lepidodendrales 46, 288, 289
Lepidodendron 46, 289
Lepidodendropsis 46
Lepidogyna 25
Lepidolaena 25
Lepidolaenaceae 25
Lepidolejeunea 26
Lepidomicrosorium 53
Lepidophloios 46
Lepidopilidium 37
Lepidopilum 37
Lepidopteris 57
Lepidosigillaria 46
Lepidosigillariaceae 46
Lepidostrobus 46
lepidote 592
Lepidothamnus 62
Lepidozamia 58, 402
Lepidozia 27
Lepidoziaceae 27
Lepisorus 53
Leptobarbula 34
Leptobryum 35
Leptochilus 53
Leptocladiella 40
Leptocladium 38
Leptodictyum 38
Leptodon 42
Leptodontaceae 42
Leptodontiella 34
Leptodontium 34
Leptohymenium 40
Leptoischyrodon 40
Leptolejeunea 26
Leptolepia 51
Leptophloeaceae 45
Leptophloeum 45
Leptophyllopsis 28
Leptopterigynandrum 38
Leptopteris 49, 318
Leptorumohra 52
Leptoscyphopsis 28
Leptoscyphus 28
Leptostomataceae 36
Leptostomopsis 35
Leptostomum 36
Leptostrobaceae 61, 428
Leptostrobales 61, 428
Leptostrobophytina 183
Leptostrobopsida 183
Leptostrobus 61, 428
L. cancer 429
Leptotheca 36
Leptotrichella 33
Lepyrodon 42
Lepyrodontaceae 42
Lepyrodontopsis 39
Leratia 36
Lescuraea 38
Leskea 38
Leskeaceae 38
Leskeadelphus 38
Leskeella 38
Leskeodon 37
Leskeodontopsis 37
Lethocolea 29
Leucobryaceae 34
Leucobryum 34
Leucodon 41
Leucodontaceae 41
Leucolejeunea 26
Leucolepis 35
Leucoloma 33
Leucomiaceae 37
Leucomium 37
Leucoperichaetium 32
Leucophanes 34
Leucopogon
L. fasciculatus 358
Leucostegia 52
Leucotrichum 53
Leuthardtia 57
Leuthardtiaceae 57, 394
Leverierella 39
LFY 552
Liaoxia 60
L. chenii 415
L. robusta 412
Libocedrites 62
Libocedroxylon 62
Libocedrus 62
Libyaria 46
Lichenes 168, 169
lid capsule 580
Lidgettonia 58
Lidgettoniaceae 58, 394
Lidgettoniales 58, 394
Lignosae 174
Liliaceae 620
Liliales 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Lilianae 179, 185, 187
Liliidae 177, 178, 179, 180, 183, 185, 188, 189, 191
Liliiflorae 171
Liliopsida 67, 176, 177, 178, 179, 182, 183, 190, 191
Lilium 580
L. martagon 466, 502
L. pyrenaicum 578
Lilpopia 48
Lilpopiaceae 48
Limbella 38
Limnanthales 179, 191
Limprichtia 38
Linales 177, 179, 187, 191
Lindbergia 38
Lindigia 39
Lindigianthus 26
Lindleycladus 62
Lindsaea 51
Lindsaeaceae 51, 308
lineages 190
Linear APG 202
Linnaean Plant Name Typification Project 132
Linnaeus C. 68, 162
Linnean Society of London 131
Linné C., von 68, 162
Linum 482
L. usitatissimum 482
Liochlaena 29
Liriodendron 576
LIS 134
Lithostegia 52
Llavea 51
Loasales 179, 191
Lobatiriccardia 25
loculicide capsule 580
loculicide-septifragal capsule 580
locus classicus 98
Loeskeobryum 40
Loeskypnum 38
Loganiaceae 616
Loiseaubryum 32
Lomagramma 53
Lomariopsidaceae 53, 308
Lomariopsis 53

loment 570, 576
lomentum 572
Lonchitidaceae 51, 308
Lonchitis 51
Lonicera
L. caerulea 486
Looseria 42
Lophochaete 27
Lophocolea 28
Lophocoleaceae 28
Lophocoleineae 27
Lopholejeunea 26
Lophonardia 30
Lophosoria 51
Lophosoriaceae 51
Lophozia 29
Lophoziaceae 29
Lopidium 37
Lorentziella 31
Lorinseria 52
Lowiales 191
Loxogramme 53
Loxogrammoideae 53
Loxsoma 50
Loxsomataceae 50, 308
Loxsomopsis 50
Lucid 156
Ludorugbya 34
Luisierella 34
Luisma 53
Luneajonesii 49
Lunularia 23
Lunulariaceae 23
Lunulariales 23, 199
Lupinus
L. polyphyllus 466, 500
Luteolejeunea 26
Lycophyta 286
Lycophytina 282
Lycopodiaceae 45, 286, 290
Lycopodiales 45, 195, 286
Lycopodiella 45, 290
Lycopodiidae 194, 195
Lycopodinae 168, 169
Lycopodiobiotina 43, 182, 183
Lycopodiophyta 45, 183, 206, 270, 284–295, 296
Lycopodiopsida 45, 183, 276, 286
Lycopodiopsidacea 45, 286
Lycopodiopsis 45
Lycopodites 45
Lycopodium 45, 290
L. clavatum 291
Lyellia 31
Lyginodendron 55
Lyginopteridaceae 55, 392
Lyginopteridales 55, 392
Lyginopteridophyta 183
Lyginopteridopsida 55, 183, 392
Lyginopteris 55
L. oldhamia 390
Lygodiaceae 50, 308
Lygodium 50
Lyonophytaceae 43
Lyonophytales 43
Lyonophyton 43
Lyrasperma 55
L. scotica 390
Lythrum
L. salicaria 508

M

Macgregorella 39
Macrocolura 26
Macrocoma 36
Macrodictyum 33
Macrodiplophyllum 29
Macrohymenium 41
Macrolejeunea 26
Macromitrium 36
Macrothamniella 40
Macrothamnium 40
Macrothelypteris 52
Macrozamia 58, 352, 402
Macvicaria 25
MADS 546
MADS-комплекси 546
MADS-протеїни 546
Magnolia 578, 587
Magnoliaceae 174
Magnoliales 171, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446, 548, 616
Magnolianae 179, 185, 187
Magnoliidae 63, 177, 178, 179, 180, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 191, 194, 195, 208, 444
Magnoliids 202, 204, 446
Magnoliophyta 63, 176, 177, 178, 179, 183, 190, 191, 208, 384, 442–447, 444
Magnoliophytina 183, 208
Magnoliopsida 63, 176, 177, 178, 179, 180, 182, 183, 184, 185, 190, 191, 208, 444
Mahua 40
Majonica 60
M. alpina 426
Majonicaceae 60, 426
Makinoa 24
Makinoaceae 24
Makinoiineae 24
Malesherbiaceae 618
Malpighiaceae 540, 578
Malpighiales 179, 187, 189, 204, 446, 594
Malus 582
M. pumila 584
Malvaceae 514, 522
Malvales 167, 171, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Malvanae 179, 185, 189
Malvidae 185, 191
Malvids 202, 446
Mamillariella 38
Mammalia 118
Manchurostachyaceae 47, 302
Manchurostachys 47
Mandoniella 39
Mangenot's model 460
Mankyua 47, 310
Mannia 23
Manoao 62
Marattia 48, 316
Marattiaceae 48, 304, 316, 317
Marattiales 48, 192, 195, 304
Marattiidae 194, 195
Marattiophyta 183
Marattiopsida 48, 183, 192, 300, 304
Marchantia 23, 244
M. polymorpha 249
Marchantiaceae 23
Marchantiales 23, 199
Marchantiidae 23, 194, 195, 199, 248
Marchantiophyta 23, 183, 198, 199, 206, 239, 244–249
Marchantiopsida 23, 183, 198, 199, 246, 248, 249
Marchesinia 26
Margeriella 62
Mariopteris 55
Marsilea 50, 326
M. macropus 326
Marsileaceae 50, 272, 306, 326
Marsileidae 183
Marsileopsida 183
Marskea 63
Marsupella 30
Marsupidium 29
Masculostrobus 62
Massart's model 458
Mastigolejeunea 26
Mastigopelma 27
Mastigophora 27
Mastigophoraceae 27
Mastopoma 41
Mataia 62
Matonia 50
Matoniaceae 50, 306
Matoniopsida 183
Matteria 36
Matteuccia 52
Maubasia 46
Maxonia 53
Mazostachys 47
McClure's model 456
Medicago 587
Medullosa 56
M. noei 390
Medusagynales 191
Medusandrales 171, 191
Meesia 35
Meesiaceae 35
Megaceros 43
Megalastrum 53
Megalembidium 27
Megaloxylon 55
Meiotheciella 41
Meiothecium 41
Meiotrichum 31
Melampyrum 587
Melanthiales 179, 191
Melbourne Code 128
Meliaceae 620
Meliosmales 191
Melpomene 53
Menispermales 179
Menucoa 58
Menyanthales 191
MEP/DOXP-шлях 620
mericarp 578
Merrilliobryum 39
Mesidiophyton 48
Mesoceros 43
Mesochaete 36
Mesocyparis 62
M. borealis 431
Mesonodon 40
Mesoptychia 29
Mesoptychiaceae 29
Mesostigmatophyta 183
Mesotus 33
Metacalypogeia 29
Metachlamydeae 170
Metadistichophyllum 37

Metahygrobiella 28
Metalejeunea 26
Metaneckera 42
Metaphyta 206
Metapodocarpoxylon 62
Metasequoia 62
metatopic displacement 566
metatopy 566
Metaxya 50
Metaxyaceae 50, 308
Meteoriaceae 39
Meteoridium 39
Meteoriella 40
Meteoriopsis 39
Meteorium 39
Metridiostrobus 61
Metteniusales 191
Metzgeria 25
Metzgeriaceae 25
Metzgeriales 25, 199
Metzgeriidae 25, 183, 199, 248
Metzgeriopsis 26
MGSC 71
Miadesmia 46
Miadesmiaceae 46, 288
Mickelia 53
Micralsopsis 41
Micrembryeæ 167
Micrinomonadophyta 183
microbasarium 578
Microbiota 62
Microbryum 34
Microcachrys 62, 438
Microcampylopus 34
Microctenidium 40
Microcycas 58, 402
Microeurhynchium 39
Microgramma 53
Microlejeunea 26
Microlepia 51
Micromitriaceae 34
Micromitrium 34
Micropolypodium 53
Micropterygium 27
Microsoroideae 53
Microsorum 53
Microspermae 171
Microspermæ 167
Microstrobos 62
Microtheciella 42
Microtheciellaceae 42
Mielichhoferia 35
Mildella 52
Minerae 118
Mironia 34
Missouri Botanical Garden 151
Mitrobryum 33
Mitrostemonales 179
Mittenia 35
Mitteniaceae 35
Mittenothamnium 40
Mitthyridium 34
Miyabea 42
Miyabeaceae 42
Mizutania 25
Mizutaniaceae 25
Mniaceae 35
Mniobryoides 35
Mniodendron 37
Mnioloma 29
Mniomalia 35
Mnium 35
Modern Phytomorphology 133
Moerckia 25
Moerckiaceae 25
Molendoa 34
Molluginaceae 618
Monachosorum 51
Monadelphia 163
Monandria 163
Monanthesia 59, 404
Monilophyta 47, 206, 270, 280, 296, 296–339, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 308
Monilophytes 192, 194
Monimiales 191
Monocarpaceae 24
Monocarpus 24
monochasium 562
Monochlamydeæ 165, 166
Monoclea 24
Monocleaceae 24
Monocots 202, 446
Monocotyleae 168, 169
Monocotyledonæ 161
Monocotyledoneae 170, 171
Monocotyledoneæ 165
Monocotyledones 165, 174
Monocotyledonum 166, 167
Monodactylopsis 27
Monoecia 163
Monogramma 52
Monographic plant systematics: Fundamental assessment of plant biodiversity 104
Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 90
Monopetalæ 165
Monosoleniaceae 23
Monosolenium 23
Monstera
M. deliciosa 466, 588
Morenoa 62
Moresnetia 55
M. zalesskyi 392–397
Moresnetiaceae 54, 392
Moresnetiales 54, 392
Moresnetiophyta 183
Moresnetiopsida 54, 183, 392
Moringales 179, 191
Morpho-Geographical Species Concept 71
Morus 587
Moseniella 35
Mostly male теорія походження квітки 552
Moyliostrobus 60
Muellerobryum 41
Multi-nerved leaf evolutionary line 196
Multinervidae 196
Multiovulatæ aquaticæ 167
Multiovulatæ terrestres 167
muricate 590
Musa 587
Musales 191
Musci 168, 169
Muscoherzogia 33
Muséum national d'Histoire naturelle 131, 151
MVA-шлях 620
Mylia 29
Myliaceae 29
Myosurus 155
Myricales 177, 179, 191
Myrinia 39
Myriniaceae 39
Myriocolea 26
Myriocoleopsis 26
Myristicales 179
Myrothamnales 179, 191
Myrothamnanae 179, 187
Myrtaceae 620
Myrtales 167, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Myrtanae 179, 185, 187
Myrtidae 183, 191
Myrtiflorae 171
Mytilopsis 27
Myurella 40
Myuriaceae 42
Myurium 42
Myuroclada 39
М-лінія еволюції голонасінних 196

N

Nageia 62
Najadales 177, 191
Naktongia 50
Nanomarsupella 30
Nanomitriella 32
Nanomitriopsis 34
Nanothecium 40
Nardia 30
Nartheciales 185, 187, 191
Nataligma 59
Nathorstiana 47
Nathorstianaceae 47, 288
National Center for Biotechnological Information 141
Naturhistorisches Museum Wien 151
Naturhistoriska Riksmuseet 151
NCBI 141
Neckera 42
Neckeraceae 42
Neckeropsis 42
nectaria caduca 540
nectaria persistentia 540
Neesioscyphus 29
Nelumbo 574
N. nucifera 587
Nelumbonaceae 616
Nelumbonales 179, 185, 191
Nelumbonidae 191
Nematocladia 39
Nematopteris 53
Neobarbella 42
Neocallitropsis 62
Neocheiropteris 53
Neodicladiella 39
Neodolichomitra 40
Neogrollea 27
Neohattoria 25
Neohodgsonia 23
Neohodgsoniaceae 23
Neohodgsoniales 23, 199
Neohypnella 37
Neolepisorus 53
Neolindbergia 41
Neomacounia 42
Neomariopteridaceae 49
Neomariopteris 49
Neomeesia 35
Neonoguchia 39
Neophoenix 34
Neopotamolejeunea 26
Neoprasanthus 29
Neorutenbergia 37

Neosharpiella 36
Neotrichocolea 27
Neotrichocoleaceae 27
neotypus 116
Nepenthales 177, 179, 185, 187, 191
Nepenthanae 179
Nepenthes 494
N. pilosa 494
Nepeta
N. multifida 120
Nephelolejeunea 26
Nephopteris 51
Nephrolepidaceae 53, 308
Nephrolepis 53
Nesolindsaea 51
Neurolejeunea 26
Neurophyllaceae 47
Neurophyllum 47
Neuropteris 56
New York Botanical Garden 151
Nilsonia 58
Nilsoniaceae 58, 398
Nilsoniales 58, 398
Nilssoniocladus 58
Niphidium 53
Niphotrichum 32
Nipponolejeunea 25
nitid 590
Nobregaea 39
node-based phylogenetic definition of clade name 126
Noeggerathia 54, 343
N. minor 343
Noeggerathiaceae 54, 342
Noeggerathiaestrobus 54
Noeggerathiales 54, 342
Noeggerathiophyta 183
Noeggerathiopsida 54, 183, 342
Nogoa 57
Nogopterium 41
Noguchiodendron 42
nom. cons. 117
nom. dub. 117
nomen conservandum 117
nomen dubium 117
nomen illegitimum 117
nomen novum 117
nomen nudum 117
nomen rejiciendum 117
nom. illeg. 117
nom. nov. 117
nom. nud. 117
nom. rej. 117
Norwoodia 49
Nostoc 260
nota criticae 148
Noteroclada 24
Nothia 44, 276, 282
N. aphylla 282
notho- 72, 112, 117
Nothoceros 43
Nothodacrium 62
Nothogymnomitrion 30
Notholaena 52
Nothostrepta 28
Nothotsuga 61
Notocalamitaceae 47, 302
Notocalamites 47
Notoligotrichum 31
Notophytum 62
Notoscyphus 30
Notothamia 32
Notothyladaceae 43
Notothyladales 43, 199, 200, 201, 260
Notothylas 43
Notothylatidae 43, 200, 201, 260
Notothylatoideae 43
Nowellia 28
Nozeran's model 458
NPC-класифікація пилкових зерен 360
Nudifloreæ 167
Nudospermopteris 55
Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification 106
nut 574
nux 574
Nyctaginales 191
Nymphaeales 177, 179, 185, 187, 189, 191, 444, 548
Nymphaeanae 179, 187
Nymphaeidae 183, 191

O

Obirastrobus 61
Ochiobryum 35
Ochnales 179, 185, 187, 191
Ochrobryum 34
Ochyraea 38
Ocimum 520
Octandria 163
Octoblepharum 34
Odontolejeunea 26
Odontopteris 56
Odontoschisma 28
Odontoseries 27
Odontosoria 51
Oedicladium 42
Oedipodiaceae 31
Oedipodiales 31, 199, 201
Oedipodiella 31
Oedipodiopsida 31, 198, 199, 201, 254, 256
Oedipodium 31, 254
O. griffithianum 256
Oedogoniophyta 183
Oenothera 580
O. biennis 578
Oenotrichia 51
Oguracaulis 51
-oideae 67
Okamuraea 39
Olacales 167
Oleales 171, 179, 191
Oleandra 53
Oleandraceae 53, 308
Olfersia 53
Olgantha 27
Oligocarpaceae 49
Oligocarpia 49
Oligotrichum 31
Ombronesus 37
Omphalanthus 26
Omphalophloiaceae 45
Omphalophloios 45
-on 67
Oncophorus 33
Onoclea 52
Onocleaceae 52, 308
Onocleopsis 52
Onychium 51
Oocampsa 44, 280
OPB Chromosome number reports 90
Ophioderma 47
Ophioglossaceae 47, 310, 311
Ophioglossales 47, 192, 195
Ophioglossidae 194, 195
Ophioglossophyta 183
Ophioglossophytina 183
Ophioglossopsida 183
Ophioglossum 47, 310
O. vulgatum 311
-opsida 67
Opuntia Besseyi 172, 173
Orchidales 177, 179, 185, 187, 191
order 67
Ordines anomali 167
Oreas 33
Oreogrammitis 53
Oreoweisia 33
Ornithogalum
O. caudatum 534
Orontobryum 40
Orthiopteris 51
Orthoamblystegium 38
Orthodicranum 33
Orthodontiaceae 36
Orthodontium 36
Orthodontopsis 36
Orthomnion 35
Orthorrhynchiaceae 42
Orthorrhynchidium 41
Orthorrhynchium 42
Orthostichella 42
Orthostichidium 41
Orthostichopsis 41
Orthothecium 40
Orthotrichaceae 36
Orthotrichales 36, 199, 201
Orthotrichum 36
Ortiseia 60
Oryzolejeunea 26
Osculatia 35
Osmolindsaea 51
Osmunda 49, 318
O. regalis 319
Osmundacaulis 49
Osmundaceae 49, 306, 318, 319
Osmundacidites 49
Osmundales 49, 192, 195, 306
Osmundastrum 49, 318
Osmundites 49
Osmundopsida 183
Osmundopsis 49
Österreichische Botanische Zeitschrift 129
Österreichisches Botanisches Wochenblatt 129
Osterwaldiella 41
Oswaldheeria 62
Otolejeunea 26
Otovicia 60
O. hypnoides 426
Otoviciaceae 60
Ottokaria 57
Ottokariaceae 57
Oxalidales 179, 185, 187, 189, 191, 446
Oxalidanae 185
Oxymitra 24
Oxymitraceae 24
Oxyrrhynchium 39

P

Pachyglossa 28
Pachyneuropsis 34

Pachypteris 57
Pachyschistochila 27
Pachytesta 56
Pachytestaceae 56, 392
Pachytestales 56, 392
Pachytestopsida 56, 183, 392
Paeonia 578, 587
Paeoniales 179, 185, 191
Paeoniidae 191
Paesia 51
Pagiophyllum 62
Palaeognetaleana 59
Palaeopteridium 54
Palaeotaxus 63
Palamocladium 39
palea 570
Paleosmunda 49
Paleostachya 47
Palisadula 42
Palissya 61
Palissyaceae 61
Pallavicinia 25
Pallaviciniaceae 25
Pallaviciniales 24, 199
Pallaviciniineae 25
Paludella 35
Palustriella 38
Pancratium
P. maritimum 587
Pandanales 171, 177, 179, 185, 187, 191, 446
Pandananae 179, 185
panicle 564
panicle-like cyme 562
Papaver 580, 587
P. rhoeas 580
Papaverales 171, 177, 179, 191
Papaveridae 191
papillate 590
Papillidiopsis 41
Papuacedrus 62
Parabotryopteridium 49
Paraburiadia 61
Paraceterach 52
Paracromastigum 27
Paracryphiales 179, 187, 446
Paradavallodes 53
Paragramma 53
Paragymnopteris 52
Paraleucobryum 34
Paralycopodites 46
Paramomitrion 30
Paranapiacabaea 41
Paranocladus 60
Paraphyllocladoxylon 62
Paraphymatoceros 43
Pararaucaria 62
Pararhacocarpus 36
Paraschistochila 27
Paraselliguea 53
Parasitaxus 62
P. usta 438
Paratracheophytes 206, 270, 274, 278–281
paratypus 116
Paridales 191
Parietales 167
Paris
P. quadrifolia 500
Parisia 34
Parnassiales 191
Partha 58
Parthaceae 58, 394
Passiflora
P. edulis 504, 512
Passifloraceae 618
Passiflorales 167, 179, 191
Pauthecophyton 44, 280
Pechorostrobus 61
Pecluma 53
Pecopteris 48
Pectinophyton 43
Pedinophyllopsis 28
Pedinophyllum 28
Pelekium 38
Pellaea 52
Pelletieria 50
Pellia 24
Pelliaceae 24
Pelliales 24, 199
Pelliidae 24, 199, 248
Peltaspermaceae 57, 394, 406
Peltaspermales 57, 394
Peltaspermophyta 183
Peltaspermopsida 56, 183, 394
Peltaspermum 57
Peltolepis 23
Pendulothecium 42
Pentagramma 52
Pentandria 163
Pentarhizidium 52
Pentastichella 36
Pentoxylaceae 58, 394
Pentoxylales 58, 394
Pentoxylon 58
Pentoxylopsida 58, 183, 394
Penzigiella 41
pepo 582
Peranema 52
Perdusenia 28
Perfectæ 161
Peridiscales 187
Personales 167
Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 131
Perssonia 35
Perssoniella 27
Perssoniellaceae 27
Perssoniellineae 27
Pertica 44, 279, 280
Petalophyllaceae 24
Petalophyllum 24
Petit's model 458
Petrae 118
Petrosaviales 179, 185, 187, 191, 446
Petrosavianae 179
Phaeoceros 43
Phaeocerotoideae 43
Phaeolejeunea 26
Phaeomegaceros 43
Phaeomegacerotoideae 43
Phaeophyceae 169, 171
Phanerogamae 168, 169
Phanerogamæ 165
Phanerogames 166
Phanerophlebia 52
Phanerosorus 50
Phascopsis 34
Phaseolus
Ph. vulgaris 381
Phasmatocycadaceae 56, 392
Phasmatocycadales 56, 392
Phasmatocycadopsida 56, 183, 392
Phasmatocycas 56
Ph. kansana 396
Phegopteris 52
Phellinales 179
Phialophloios 45
Philonotis 36
Philophyllum 37
Philydrales 191
Phlebodium 53
Phoenicopsis 61
Phoeniopsis 59
Phoenix
Ph. dactylifera 97
Pholidophyllum 61
Phoradendron
Ph. flavescens 96
Ph. villosum 96
Phycolepidozia 27
Phycolepidoziaceae 27
phyletic gradualism concept 74
phyletic transformation model 76
Phyllocladaceae 62, 430
Phyllocladoxylon 62
Phyllocladus 62, 438
Phyllodon 40
Phyllodrepaniaceae 35
Phyllodrepanium 35
Phylloglosaceae 45
Phylloglossum 45, 290
Phyllogoniaceae 41
Phyllogonium 41
Phyllonorna
Ph. integerrika 566
Phyllothallia 24
Phyllothalliaceae 24
Phyllothalliineae 24
Phyllotheca 47
Phyllothecaceae 47
phyllum 67
PhyloCode 122, 124, 204
Phylogenetic Species Concept 70
Phymatoceros 43
Phymatocerotaceae 43, 260
Phymatocerotales 43, 201
Phymatopteris 53
Phymatosorus 53
Physantholejeunea 26
Physcomitrella 32
Physcomitrellopsis 32
Physcomitridium 32
Physcomitrium 32
Physenales 179, 185, 191
Physostoma 55
Physostomataceae 55, 392
Physotheca 28
-phyta 67
-phytina 67
PhytoKeys 133
Phytopinax 160
Phytosarcodina 171
Phytotaxa 133
Picea 61, 432
Piceoideae 61
Picobryum 34
Picramniales 187, 446
Pictolejeunea 26
Pictus 38
Pigafettoa 28
Pilgerodendron 62
Piloecium 41
Pilopogon 34
pilose 592

Pilosium 39
Pilotrichaceae 37
Pilotrichella 42
Pilotrichidium 37
Pilotrichopsis 41
Pilotrichum 37
Pilularia 50, 326
Pinaceae 61, 352, 353, 354, 386, 428, 432
Pinakodendraceae 45
Pinakodendron 45
Pinales 61, 195, 426
Pinax theatri botanici 160
Pinidae 183, 194, 195
Pinnatella 42
Pinoideae 61
Pinophyta 60, 183, 384, 388, 394, 422–441
Pinopsida 60, 183, 208
Pinus 61, 67, 381, 388, 432
Pinuxylon 61
Piperales 171, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Piperanae 179
Piperidae 183, 191
Piperopsida 190, 191
Pireella 41
Pisanoa 28
Pisces 118
Pisum
P. sativum 576
Pittosporaceae 618, 620
Pittosporales 191
Pityophyllum 59
Pityostrobus 61
Pityrogramma 51
Pitys 55
Plagiochasma 23
Plagiochila 28
Plagiochilaceae 28
Plagiochilidium 28
Plagiochilion 28
Plagiogyria 50
Plagiogyriaceae 50, 308
Plagiogyriidae 183
Plagiomnium 35
Plagiopus 36
Plagioracelopus 31
Plagiotheciaceae 40
Plagiotheciopsis 40
Plagiothecium 40
plane 588
Plantae 170
Plantæ 161
Plantaginaceae 620
Plantaginales 171, 177, 191
Plantago 580
Plant Diversity and Evolution 133
Plant List 134
Plant Systematics and Evolution 129
Plant systematics: A phylogenetic approach 108, 542
Plant taxonomy: The systematic evaluation of comparative data 104
Plasteurhynchium 39
Platanales 179, 185, 189, 191
Platycaulis 28
Platycerioideae 53
Platycerium 53
Platycladus 62
Platydictya 40
Platygyriella 40
Platygyrium 41
Platyhypnidium 39
Platylomella 38
Platyneuron 34
Plaubelia 34
Plectocolea 30
pleiochasium 562
Pleocnemia 53
Pleopeltis 53, 338
Pleuriditrichum 33
Pleuridium 33
Pleurochaete 34
Pleurocladopsis 27
Pleurocladula 28
Pleuromeia 46, 289
Pleuromeiaceae 46, 288
Pleuromeiales 46, 288, 289
Pleurophascaceae 35
Pleurophascum 35
Pleurorthotrichum 36
Pleurosoriopsis 53
Pleurozia 25
Pleuroziaceae 25
Pleuroziales 25, 199
Pleuroziopsis 38
Pleurozium 40
Plicanthus 29
plicate 588
Plumbaginales 171, 177, 179, 191
Plumbaginidae 191
plumose 596
Plumsteadia 57
Pluvianthus 26
Poaceae 576
Poaidae 191
Poales 179, 185, 187, 189, 191, 446
Poanae 179
Pocsiella 34
pod 570, 578
Podocarpaceae 62, 352, 353, 354, 430, 438
Podocarpidites 62
Podocarpopsida 183
Podocarpoxylon 62
Podocarpus 62, 438, 466
P. totara 438
Podomitrium 25
Podosorus 53
Podostemales 171, 177, 179, 185, 191
Podostemanae 185
Podostrobus 62
Podozamites 62
Podperaea 40
Poeltia 30
Pogonatum 31
Pohlia 35
polachenarium 578
Polemoniales 167, 179, 185, 191
Polyadelphia 163
Polyandria 163
Polybotrya 53
Polycalyx 55
Polygalales 177, 179, 191
Polygalineae 167
Polygamia 163
Polygonaceae 476
Polygonales 171, 177, 179, 185, 187, 191
Polygonanae 179
Polygonidae 191
Polygonum 574
Polylophospermaceae 56, 392
Polylophospermum 56
Polymerodon 34
Polypetalæ 165, 166
Polyphlebium 49
Polypodiaceae 53, 308, 338, 339
Polypodiales 51, 192, 195, 308
Polypodiidae 183, 194, 195
Polypodioideae 53
Polypodiopsida 49, 192, 300, 306, 308
Polypodiopteris 53
Polypodium 53, 296, 338
P. vulgare 339
Polyspermophyllum 59
Polysporangiates 206
Polysporangiophyta 206
Polysporia 46
Polystichopsis 52
Polystichum 52, 336
Polytaenium 52
Polytrichaceae 31
Polytrichadelphus 31
Polytrichales 31, 199, 201, 256
Polytrichastrum 31
Polytrichopsida 31, 183, 198, 199, 201, 256
Polytrichum 31, 250
P. commune 253, 256
pome 570, 582
Pontederiales 191
Populus
P. trichocarpa 97
Porella 25
Porellaceae 25
Porellales 25, 199
Porellineae 25
poricidal capsule 580
Porotrichodendron 42
Porotrichopsis 42
Porotrichum 42
Portulacales 191
Posidoniales 191
Potamium 41
Potamogetonales 179, 185, 187, 191
Potamolejeunea 26
Potentilla 464, 514
Poteridion 63
Potoniea 56
Pottiaceae 34
Pottiales 34, 199, 201
Pottiopsis 34
Powellia 36
Powelliopsis 36
Prasanthus 30
Preissia 23
Prelepidodendropsis 46
Prelepidodenron 46
Prepinus 61
Prévost's model 458
prickly 590
Primofilix 49
Primula 580, 587
P. laurentiana 580
P. vulgaris 508
Primulales 167, 171, 177, 179, 185, 191
Primulanae 179
Principes 171
Pringleella 33
Prionodon 41
Prionodontaceae 41
Prionolejeunea 26
Proangiosperms 174
Pro-BSSSC-лінія еволюції голонасінних 196
Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis 164

Prodromus theatri botanici 160
Progymnospermophyta 54, 206, 270, 340–343
Progymnospermopsida 54, 342
prophyll 564
Prosaptia 53
Proskauera 28
Prossyllabus Tracheophytorum 182
Proteales 171, 177, 179, 185, 187, 191, 446
Proteanae 179, 185, 187
Protobarinophyton 45, 280
Protoblechnum 56
Protocephalozia 27
Protoclepsydropsis 48
Protodammara 62
Protohyeniaceae 48
Protokalon 54
Protokalonaceae 54
Protolepidodendraceae 45
Protolepidodendrales 45, 286, 550
Protolepidodendron 45
Protomarsupella 28
Protopityaceae 54, 342
Protopityales 54, 342
Protopitys 54, 342
Protopteridiales 550
Protopteridium 54
Protorhipis 50
Protornithopteris 50
Protosyzygiella 28
Protothamnopteris 49
Protowoodsia 52
Protracheophytes 206, 270, 274–277
Prumnopitys 62
Prunella
  P. vulgaris 587
Prunus 582
  P. cerasus 512
  P. persica 582
  P. spinosa 504
Psalixochlaena 49
Psalixochlaenaceae 49, 304
Psammiosorus 53
Psaronius 48
PSC 70
Pseudatrichum 31
Pseudephemerum 34
Pseudoamblystegium 38
Pseudoaraucaria 62
Pseudobornia 48
  P. ursina 302, 303
Pseudoborniaceae 48, 302, 303
Pseudoborniales 48, 302
Pseudobraunia 36
Pseudobryum 35
Pseudo-calliergon 38
Pseudocampylium 38
Pseudocephalozia 27
Pseudocephaloziella 29
Pseudochorisodontium 34
Pseudocrossidium 34
Pseudocryphaea 37
Pseudocryptogonium 41
Pseudoditrichaceae 35
Pseudoditrichum 35
pseudodrupe 584
Pseudohygrohypnum 38
Pseudohyophila 33
Pseudohypnella 40
Pseudolarix 61, 432
Pseudolepicolea 27
Pseudolepicoleaceae 27
Pseudoleskea 38
Pseudoleskeella 38
Pseudoleskeopsis 38
Pseudolophocolea 28
Pseudomarsupidium 28
Pseudopecopteris 55
Pseudophegopteris 52
Pseudopleuropus 39
Pseudopohlia 35
Pseudopterobryum 41
Pseudorhynchostegiella 39
Pseudoscleropodium 39
Pseudospiridentopsis 39
Pseudosporochnaceae 48
Pseudosporochnus 48
  P. krejcii 305
Pseudosymblepharis 34
Pseudotaxiphyllum 40
Pseudotaxus 63
Pseudotorellia 59
Pseudotrachypus 39
Pseudotrismegistia 41
Pseudotsuga 61, 432
Pseudovoltzia 60
Psiloclada 27
Psilophytanae 182, 183
Psilophyton 44, 279, 280
Psilophytophyta 183
Psilophytopsida 183, 280
Psilopilum 31
Psilotaceae 47, 300, 312, 313
Psilotales 47, 192, 195
Psilotidae 194
Psilotophytina 183
Psilotopsida 47, 183, 192, 296, 300
Psilotum 312
  P. nudum 313
Psomiocarpa 53
Psygmophyllaceae 56, 394, 406
Psygmophyllodendron 56
Psygmophyllum 56
  P. expansum 406
Pteridaceae 51, 308, 332, 333
Pteridiidae 183
Pteridium 51
  P. aquilinum 333
Pteridobiotina 47, 182, 183
Pteridoblechnum 52
Pteridoideae 51
Pteridophyta 168, 169, 171, 183, 206, 263–343, 300
Pteridophytanae 47, 182, 183
Pteridophyta s.str. 296
Pteridophytes 206, 270
Pteridophytina 67
Pteridopsida 183
Pteridospermatophyta 54, 340, 384, 390–395
Pteridospermatopsida 208
Pteridrys 53
Pterigynandraceae 40
Pterigynandrum 40
Pteris 332
Pterispermostrobus 57
Pterobryaceae 41
Pterobryella 36
Pterobryellaceae 36
Pterobryidium 41
Pterobryon 41
Pterobryopsis 41
Pterogoniadelphus 41
Pterogonidium 41
Pterogoniopsis 41
Pteropsiella 27
Pterozonium 51
Pteruchus 57
Pterygoneurum 34
Ptilidiaceae 26
Ptilidiales 26, 199
Ptilidium 26
Ptilium 40
Ptisana 48, 316
Ptychanthus 26
Ptychocarpaceae 48, 304
Ptychocarpus 48
Ptychodium 38
Ptychomitriaceae 32
Ptychomitriopsis 32
Ptychomitrium 32
Ptychomniaceae 37
Ptychomniales 37, 199, 201
Ptychomniella 37
Ptychomnion 37
Ptychostomum 35
ptyxis 488
puberulent 592
pubescen 592
pubescence 590
Publish or Perish 140
PubMed 141
Puiggariopsis 40
Pukhontella 61
Pulchrinodaceae 35
Pulchrinodus 35
Pullaritheca 55
Pullarithecaceae 55, 392
Pullarithecales 55, 392
Pulsatilla 587
punctate 588
punctuated equilibrium concept 74
Punica 584
  P. granatum 584
Pycnolejeunea 26
Pylaisia 40
Pylaisiadelpha 41
Pylaisiadelphaceae 41
Pylaisiobryum 40
Pyramidula 32
pyrenarium 582
pyrene 582
Pyrrhobryum 36
Pyrrosia 53
Pyrus 582
p-ділянка хромосоми 84

Q

Quaesticula 34
Quercus 380, 482, 574
  Q. robur 568
q-ділянка хромосоми 84

R

R 105
raceme 560
raceme-like cyme 560
rachilla 570
Racomitrium 32
Racopilaceae 36
Racopilum 36
Radiogrammitis 53

Radiovittaria 52
Radula 25
Radulaceae 25
Radulina 41
Radulineae 25
Rafflesiales 177, 179, 185, 191
Rafflesianae 179, 185
Ranales 167, 172
Ranunculaceae 620
Ranunculales 171, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446, 616
Ranunculanae 179, 185, 187
Ranunculidae 178, 179, 183, 191
Ranunculopsida 190, 191
Ranunculus 155, 574
R. acris 568
Ranuneulidae 185
Rapateales 187
Raphanus
R. raphanistrum 572
Rauh's model 460
Rauiella 38
Ray J. 160
Reboulia 23
recaulescence 566
Rectithecium 40
Rectolejeunea 26
Regmatodon 38
Regmatodontaceae 38
Regnellidium 50, 326
Regnellites 50
regnum 67
RegNum 122
Regnum Animale 118
Regnum Lapideum 118
Regnum Vegetabile 90, 118
Reimersia 34
relative stomatal area 604
Remyella 39
Remyophyton 44, 280
Renalia 44
Renaliaceae 44
Renauldia 41
replum 580
Resedales 179
Restionales 177, 179, 185, 187, 191
reticulate 588
Retrophyllum 62
Reveal J.L. 202
Revwattsia 52
Rhabdodontium 41
Rhabdoweisia 33
Rhabdoweisiaceae 33
Rhachidosoraceae 52, 308
Rhachidosorus 52
Rhachitheciaceae 33
Rhachitheciopsis 33
Rhachithecium 33
Rhacocarpaceae 36
Rhacocarpus 36
Rhacophytaceae 49, 304, 307
Rhacophyton 49
Rh. ceratangium 307
Rhacophytopsida 183
Rhacopilopsis 40
Rhamnales 171, 177, 179, 185, 187, 191
Rhamnanae 179
Rhamnus 584
Rhamphidium 33
Rhaphidolejeunea 26
Rhaphidostichum 41
Rheopteris 52
Rhetinangium 55
Rhexophyllum 34
rhipidum 562
Rhizofabronia 38
Rhizofabroniaceae 38
Rhizogoniaceae 36
Rhizogoniales 36, 199, 201
Rhizogonium 36
Rhizohypnella 40
Rhizomnium 35
Rhizophora
Rh. mangle 468
Rhizophorales 177, 187, 191
Rhodobryum 35
Rhodophyceae 169, 171
Rhodoplagiochila 28
Rhynchostegiella 39
Rhynchostegiopsis 37
Rhynchostegium 39
Rhynia 44, 280
Rh. gwynne-vaughanii 280
Rhyniaceae 44, 280
Rhyniales 44, 280
Rhyniophyta 44, 183, 206, 270, 280
Rhyniopsida 44, 183, 278, 280
Rhytidiaceae 40
Rhytidiadelphus 40
Rhytidiopsis 40
Rhytidium 40
Riccardia 25
Riccia 24
Ricciaceae 24
Ricciocarpos 24
Riella 23
Riellaceae 23
Rigbyaceae 57, 394
Rigbyales 57, 394
Rigodiadelphus 38
Rigodium 42
Rinconadia 55
Rissikia 62
Rodeites 50
Roellobryon 35
Roivainenia 28
Roridulales 179
Rosa 67, 472
R. rubiginosa 472
Rosaceae 67, 97
Rosales 67, 167, 171, 172, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Rosanae 179, 185, 187, 189
Roseae 67
Rosidae 67, 177, 178, 179, 183, 185, 188, 189, 191
Rosids 202, 446
Rosinae 67
Rosineae 67
Rosoideae 67
Rosopsida 190, 191
Rosulabryum 35
Rotularia 48
Rousseales 179
Roux's model 458
Rowleya 49
Royal Botanic Gardens, Kew 151
Rozea 38
RSA 604
Rubia 482
Rubiaceae 616
Rubiales 167, 177, 179, 185, 191
Rubus 582
R. saxatilis 500
ruderals 224
Ruffordia 50
Rufloria 61
Rufloriaceae 61, 394, 426
rugose 588
rugulate 588
Ruizanthus 29
Rumex 574
R. acetosa 96, 547, 570
R. angiocarpus 96
ruminate 588
Rumohra 53
Ruscus 504
Ruta
R. graveolens 512
Rutaceae 620
Rutales 171, 179, 185, 191
Rutanae 179, 185
Rutenbergia 37
Rutenbergiaceae 37
Rutidae 183, 191
Ruxtonia 55
r-стратегія 224

S

Saaropteris 54
Sabiales 179, 185, 187, 191, 446
Saccogyna 30
Saccogynidium 30
Saccoloma 51
Saccolomataceae 51, 308
Sadleria 52
Saelania 33
Sagenaria 45
Sagenopteris 50, 58
Sagenotortula 34
Sageretia 584
Sagittaria
S. sagittifolia 481
Sainthelenia 39
Saitobryum 34
Sajakia 45
Salicaceae 97
Salicales 171, 177, 191
Salopella 43, 276
Salpichlaena 52
Salvadorales 191
Salvia 578
S. aethiopis 587
Salvinia 50, 328
S. natans 328
Salviniaceae 50, 272, 306, 328
Salviniales 50, 192, 195, 306
Salviniidae 183
samara 570, 576
samarium 578
Samaropsis 60
Sandeothallaceae 25
Sandeothallus 25
Sanionia 38
Sanmiguelia 59
Santalaceae 97
Santalales 171, 177, 179, 185, 187, 189, 191, 446
Santalanae 179, 185, 187
Sapindaceae 578
Sapindales 167, 171, 177, 179, 187, 189, 191, 446

Sapotales 179, 185
Sarconeurum 34
Sarracenia 494
Sarraceniales 171, 179, 191
Sartilmania 44
SAS 105
Sasaokaea 38
SAT-хромосома 88
Sauloma 37
Saulomataceae 37
Sauteria 23
Sawdonia 44
S. ornata 282
Sawdoniaceae 44
Sawdoniales 44, 282
Saxegothaea 62
Saxifragales 179, 185, 187, 189, 191, 446
Saxifraganae 187, 189
scaberulous 592
Scabridens 41
scabrous 588, 592
Scapania 29
Scapaniaceae 29
Scapaniella 29
Scaphophyllum 30
Scarrone's model 460
Sceptridium 47
Schiffneria 28
Schiffneriolejeunea 26
Schimper & Brown numbers 484
Schimperella 39
Schimperobryaceae 37
Schimperobryum 37
Schistidium 32
Schistochila 27
Schistochilaceae 27
Schistochilopsis 29
Schistomitrium 34
Schistostega 33
Schistostegaceae 33
Schizaea 50, 324
S. digitata 325
Schizaeaceae 50, 308, 324, 325
Schizaeales 50, 192, 195, 308
Schizaeopsida 183
Schizaeopsis 50
Schizaeopteris 50
schizocarp 578
schizocarpic fruits 572
Schizomycetes 169
Schizophyta 171
Schizoxylon 48
Schizymenium 35
Schliephackea 34
Schlotheimia 36
Schlumbergera
S. truncata 504
Schmeissneria 57
Schmeissneriaceae 57, 394
Schoenobryum 41
Schofieldia 28
Schofieldiella 40
Schoute's model 456
Schraderella 41
Schroeterella 41
Schusterella 25
Schusterolejeunea 26
Schweitzeria 61
Schweitzeriaceae 61
Schwetschkea 38
Schwetschkeopsis 42
Sciadocladus 36
Sciadophyton 44, 280
Sciadopitophyllum 62
Sciadopityaceae 62, 430
Sciadopityostrobus 62
Sciadopitys 62
S. verticillata 430
Sciaromiella 38
Sciaromiopsis 38
Scirostrobus 61
Scitamineae 171
Sciuro-hypnum 39
Sciuroleskea 39
SciVerse Scopus 141
Sclerodontium 34
Scleroglossum 53
Sclerohypnum 40
Scleropodium 39
Scolecopteris 48
Scoliosorus 52
Scopelophila 34
Scopus 140
Scoresbya 58
Scorpidium 38
scorpioid cyme 562
scorpioid dichasium 562
Scorpiurium 39
Scouleria 32
Scouleriaceae 32
Scouleriales 32, 199, 201
ScratchPads 136
Scrophularia 67
subsect. *Vernales* 67
Scrophulariales 177, 191
scurfy 590
Scutellaria 587
Scutum 57
Scytophyllum 57
SD (stomata) 604
Secale 92
S. cereale 570
sect. 117
sectio 117
section 67
Sehnemobryum 36
Selaginella 46, 284, 288, 292
S. selaginoides 293
Selaginellaceae 46, 288, 292
Selaginellales 46, 195, 288
Selaginellophytina 183
Selaginellopsida 183
Selenochlaena 49
Seligeria 32
Seligeriaceae 32
Selliguea 53
Sematophyllaceae 41
Sematophyllum 41
Senftenbergia 49
Senftenbergiaceae 49
Senotheca
S. mululidihensis 390
sensu lato 117
sensu stricto 117
Seppeltia 25
septicidal capsule 580
septicidal-septifragal capsule 580
Sequoia 440
Sequoiadendron 62, 440
ser. 117
sericeous 592
series 67, 117
Sermaya 49
Sermayaceae 49, 304
Serpentocarpus 55
S. serpentae 392–397
Serpocaulon 54
Serpoleskea 38
Serpotortella 35
Serpotortellaceae 35
Sewardiella 24
Shevockia 42
Shundia 46
Siderella 54
Siggilariaceae 46
Sigillaria 46
Sigmaphyllum 62
Silene 580
S. colpophylla 97
S. dioica 96
S. flos-jovis 512
S. latifolia 96
S. otites 97
silique 580
Simaroubaceae 578, 620
Single-nerved leaf evolutionary line 196
Sinocalliergon 38
Sinskea 39
Siphonolejeunea 26
Siphonospermum 60
S. simplex 412
Sl (stomata) 604
SJR 140
Skottsbergia 33
s.l. 117
Smilacales 179, 191
Smilax 492
S. pseudochina 492
Smith A.R. 192
Smithtonia 62
smooth 588
Sneath P.H.A. 106
Sokal R.R. 106
Solanaceae 616
Solanales 177, 179, 185, 187, 191, 446
Solananae 185
Solanum 582
S. bradei 481
S. lycopersicum 566, 582
S. tuberosum 502
Solenites 61
Solenostoma 30
Solenostomataceae 30
Solmsiella 33
Soltis D.E. 202
Soltis P.S. 202
Sommerxylon 63
Sonapteris 49
Sophora 576
Sorapilla 42
Sorapillaceae 42
Southbya 29
sp. 117
spadix 560
Spathiflorae 171
species 67, 117
Species plantarum 120, 162, 163
Spenceritaceae 46
Spencerites 46
Spermatophyta 206, 208, 345–445
Spermopteridaceae 56, 392
Spermopteris 56
Sphaerocarpaceae 23

Sphaerocarpales 23, 199
Sphaerocarpopsida 183
Sphaerocarpos 23
Sphaerolejeunea 26
Sphaeropteris 51, 330
Sphaerosporoceros 43
Sphaerotheciella 41
Sphaerothecium 34
Sphagnaceae 30
Sphagnales 30, 199, 201
Sphagnophytina 30, 183, 199, 200, 201, 254
Sphagnopsida 30, 183, 198, 199, 201, 254, 256
Sphagnum 30, 252, 253, 254, 256
Sphenarion 61
Sphenobaiera 59, 394
S. longifolia 406
S. uninervis 406
Sphenobaieraceae 59, 408
Sphenobaieroanthus 59
Sphenobaierocladus 59
Sphenolobopsis 29
Sphenolobus 29
Sphenomeris 51
Sphenophyllaceae 48, 302, 305
Sphenophyllales 48, 302, 342
Sphenophyllophyta 183
Sphenophyllopsida 183
Sphenophyllum 48
S. cuneifolium 305
Sphenophyta 550
Sphenopteris 55
S. elegans 300
Sphenoxylon 54
Sphenozamites 59
spike 560
spike-like cyme 560
Spinacia
S. oleracea 97
Spinifex 587
Spiridens 37
Spiridentopsis 41
Splachnaceae 35
Splachnales 35, 199, 201
Splachnobryum 34
Splachnum 35
Sporangiostrobus 46
Sporophyllitaceae 57, 394
Sporophyllitales 57, 394
Sporophyllites 57
spp. 117
Spruceanthus 26
Sprucella 27
SPSS 105
Squamastrobus 62
Squamidium 39
ssp. 117
s.str. 117
Stachyotaxus 61
Stalagma 62
Stangeria 58
Stangeriaceae 58, 398
Stata 105
Statistica 105
Štatistické spracovanie mnohorozmerných dát v taxonómii: fenetické metódy 104
Stauropteridaceae 49, 304, 309
Stauropteridales 49, 304
Stauropteridopsida 183
Stauropteris 49
S. burntislandica 309
Steenisioblechnum 52
Steerea 25
Steereella 25
Steereobryon 31
Steereochila 28
Stegonia 34
stellate 592
Steloxylaceae 48
Steloxylon 48
stem-basedphylogenetic definition of clade name 126
stem-node-leaf vascular continuum 606
Stemonales 179
Stenocarpidiopsis 39
Stenocarpidium 39
Stenochlaena 52
Stenodesmus 37
Stenodictyon 37
Stenolejeunea 26
Stenolepia 52
Stenomyelon 55
Stenorrhipis 28
Stenotheciopsis 40
Stephaniella 29
Stephaniellidium 29
Stephanospermaceae 56, 392
Stephanospermum 56
Stephensoniella 24
Stereodon 40
Stereodontopsis 40
Stereophyllaceae 39
Stereophyllum 39
Stevens P.F. 202
Steyermarkiella 34
Sticherus 49, 322
Stictolejeunea 26
Stigmaria 46
Stigmatopteris 53
Stiphorus 57
Stockmansella 44, 280
Stolonivector 28
stomatal density 604
stomatal index 604
Stonea 35
Stoneobryum 36
Stone's model 460
Stotler R.E. 198
Straminergon 38
Streblotrichum 35
Streptocalypta 35
Streptophyta 222
Streptophyte algae 222
Streptopogon 35
Streptotrichum 35
stress-tolerant 224
striate 588
strigillose 592
strigose 590
Strobiloideae 172
Strobus 61
Stromatopteris 49, 322
Strombulidens 33
Struckia 40
Sturianthaceae 59, 398
Sturianthus 59
Sturiellaceae 59
Stylidiales 179, 191
Styphelia
S. abietina 358
Styracales 179, 191
Suavitas 47
Suavitasaceae 47
sub- 66, 117
subclass 67
subdivision 67
subfamily 67
subgenus 67
subglabrous 590
Sublepidodendraceae 46
Sublepidodendron 46
Sublepidophloios 46
suborder 67
subphyllum 67
subsection 67
subspecies 67, 117
subtribe 67
Suchoviella 61
S. triquetraphora 425
Sundacarpus 62
super- 66, 117
Svalbardia 54
Swedenborgia 60
Swedenborgiaceae 60
Syllabus der Pflanzenfamilien 170
Sylvella 61
Sylvocarpus 57
Symbiezidium 26
Symblepharis 33
Sympetalae 168, 169, 170, 171
Symphyodon 40
Symphyodontaceae 40
Symphyogyna 25
Symphyogynopsis 25
Symphysodon 41
Symphysodontella 41
Symplocopteris 48
Synammia 54
Synanthae 171
syndesmy 566
Syngenesia 163
Syngramma 51
Synthetodontium 35
Syntrichia 35
syntypus 116
Syringa 482
Syringothecium 40
Syrrhopodon 34
Systema naturae 118
Systematic Botany 129
Syzygiella 28
Szweykowskia 28
S-лінія еволюції голонасінних 196

T

Taeniasporites 62
Taeniocrada 43, 276
Taeniocradaceae 44
Taeniocradales 44
Taeniopteris 58
Taenitis 51
Taipingchangella 50
Taiwania 62
Taiwanobryum 42
Takakia 30, 254
T. ceratophylla 256
Takakiaceae 30
Takakiales 30, 199, 201
Takakiidae 183
Takakiophytina 30, 198, 199, 200, 201, 254
Takakiopsida 30, 198, 199, 201, 254, 256, 274
Takhtajanodoxa 46

Takhtajanodoxaceae 46
Tamaricales 179, 185, 187, 191
Tancrea 46
Tantallosperma 55
Tanydoraceae 50
Tanydorus 50
Tapeinidium 51
Taraxacum 574, 587
  T. officinale 570
Targionia 24
Targioniaceae 24
Tarrantia 43, 276
Tastaephyton 45
Tatarina 57
Taxaceae 63, 353, 354, 430, 434
Taxaceoxylon 63
Taxacom 134
Taxidae 196
Taxilejeunea 26
Taxiphyllopsis 40
Taxiphyllum 40
Taxitheliella 41
Taxithelium 41
Taxodioxylon 62
Taxodium 62, 440
  T. wallisii 431
Taxon 129
Taxopsida 183
Taxus 63, 434
  T. baccata 434
  T. brevifolia 352
Tayloria 35
Tchernoviaceae 47, 302
Tectaria 53
Tectariaceae 53, 308
Tectona
  T. grandis
    f. *punctata* 67
Tedelea 49
Tedeleaceae 49, 304
Telaranea 27
Telemachus 62
Temnoma 27
Tempskya 50
Tempskyaceae 50, 308
Teniolophora 35
Teratophyllum 53
Terpsichore 54
Tessellaria 46
Tessellariaceae 46
Tetraclinis 62
Tetraclinoxylon 62
Tetracoscinodon 35
Tetracymbaliella 28
Tetradynamia 163
Tetralophozia 29
Tetrandria 163
Tetraphidaceae 31
Tetraphidales 31, 199, 201
Tetraphididae 183
Tetraphidopsida 31, 198, 199, 201, 254, 256
Tetraphidopsis 37
Tetraphis 31, 254
  T. pellucida 256
Tetraplodon 35
Tetrapterum 35
Tetrastichia 55
Tetrastichiaceae 55, 392
Tetrastichiales 55, 392
Tetrastichium 37
Tetraxylopteris 54
Tetrodontium 31, 254
texture 588
Thalamifloræ 165, 167
Thallophyta 168, 169
Thamniopsis 37
Thamnobryum 42
Thamnomalia 42
Thamnopteris 49
Thaumasiodendron 45
Thaumatopteris 50
Theales 177, 179, 191
The evolution and classification of flowering plants 176
The families of flowering plants 174
The Global Registry of Biorepositories 132
Theidae 183
Thelia 42
Theliaceae 42
Thelypteridaceae 52, 308
Thelypteris 52
Themelium 54
Theorie de l'Hedyosmum 552
Théorie élémentaire de la botanique 164
The systematic evaluation of comparative data 106
Thinnfeldia 57
Thomasiocladus 63
Thomson Reuters 140
Thorne R.F. 184
Thucydia 60
  Th. mahoningensis 426
Thucydiaceae 60, 426
Thuidiaceae 38
Thuidiopsis 38
Thuidium 38
Thuja 62, 440
Thujopsis 62
Thujoxylon 62
Thylacopteris 53
Thymelaeales 171, 191
thyrsoid 562
Thyrsopteridaceae 51, 308
Thyrsopteris 51
Thysananthus 26
Thysanosoria 53
Tianbaolinia 58
Tianshia 61
Tietea 48
Tieteaceae 48
Tilia 587
  T. cordata 486, 566
Timesipteridaceae 47
Timmia 31, 256
Timmiaceae 31
Timmiales 31, 199, 201
Timmiella 35
Timmiidae 31, 199, 201, 256
Timokoponenia 36
Timotimius 41
Tingia 54
Tingiaceae 54, 342
Tingiales 54, 342
Tingiostachys 54
Tinospora 468
Tisserantiella 33
Tmesipteris 47, 312
Todea 49, 318
Tofieldiales 187
ToL 130
Toloxis 39
Tolweb 207, 208
tomentellous 590
Tomenthypnum 39
tomentose 590
Tomharrisia 63
Tomlinson's model 456
Tomophyllum 54
Toretzia 59
Toretziaceae 59, 408
Torreya 63, 434
Tortella 35
Tortilicaulis 43, 274, 276
Tortula 35
Tournefort J.P., de 160
Touwia 42
Touwiodendron 37
Trabacellula 28
Tracheotheca 49
Trachycarpidium 35
Trachycladiella 39
Trachycystis 35
Trachylejeunea 26
Trachyloma 38
Trachylomataceae 38
Trachyodontium 35
Trachyphyllum 40
Trachypodopsis 39
Trachypteris 52
Trachypus 39
Trachythecium 40
Trachyxiphium 37
Tragopogon 67, 587
Trapa 468
Tree of Life Web Project 130, 208
Trematodon 33
Treubia 23
Treubiaceae 23
Treubiales 23, 199
Treubiidae 23, 199, 246
Treubiopsida 23
Triandria 163
Triandrophyllum 27
tribe 67
Trichocolea 27
Trichocoleaceae 27
Trichocoleopsis 27
Trichodon 33
Tricholepidium 53
Trichomanes 49, 320
trichome 594
Trichopytiaceae 56, 394
Trichopytiales 56, 394
Trichopytis 56
Trichosteleum 41
Trichostomopsis 35
Trichostomum 35
Trichotemnoma 29
Trichotemnomataceae 29
Tridontium 32
Trifolium 464
Trigoniaceae 578
Trilliales 179
Trimeniaceae 444
Trimeniales 179
Trimerophyta 280
Trimerophytaceae 44
Trimerophytales 44
Trimerophyton 44, 279, 280
Trimerophytopsida 44, 278, 280
Triplophyllum 53
Tripterocladium 42
Triquetrella 35

Trisacocladus 62
Trismegistia 41
Tristichium 33
Trithecopteris 48
Triticale 92
Triticosecale 92
Triticum 92
  T. aestivum 383
Tritomaria 29
Triuridales 171, 177, 179, 191
Triuriddae 191
Trochobryum 32
Trochodendrales 177, 179, 187, 191, 446
Trochodendranae 179
Trochodendridae 191
Trocholejeunea 26
Trolliella 41
Trollius 587
Troll's model 460
Tropaeolales 179, 191
Tropicos 90
tryma 570, 584
Tryonella 52
Tschernovia 47
Tsuga 61, 432
Tsugaepollenites 61
tuberculate 590
Tubicaulis 49
Tubiflorae 171
Tuerckheimia 35
Tulipa
  T. bakeri 547
Turneraceae 618
Tuyamaella 26
Tuzibeanthus 26
Tylimanthus 29
Typhales 177, 179, 185, 187, 191

U

Uebersicht der Gattung Aconitum 120
Ugartecladus 60
Uleastrum 33
Uleobryum 35
Ullmannia 60
Ullmanniaceae 60, 426
Ulmus 576
  U. americana 486
  U. glabra 572
Ulodendron 46
Ulota 36
Ulvophyta 183
-um 67
Umaltolepidiaceae 59, 408
Umaltolepidiales 59, 408
Umaltolepididae 183
Umaltolepis 59
umbel 560
Umbellales 167
Umbelliflorae 171
umbelliform cyme 560
Umkomasiaceae 57, 394
Umkomasiales 57, 394
Uncarina 587
uncinate 596
Unclejackia 40
Unisexuales 167
urent 590
Urnatopteridaceae 49
Urnatopteridopsida 183
Urnatopteris 49
Urticales 171, 177, 179, 185, 187, 191
Uskiella 44
Utrechtia 60
Utrechtiaceae 60, 426
utricle 576
uva 582
U-подібна плацентація 528

V

Vaccinium 582
Vachrameevia 61
Vahliales 187
Valdonia 32
Vallisneria 96
  V. spiralis 96
Vanaea 28
Vandenboschia 49
Vandiemenia 25
var. 117
variable speed evolution concept 74
varietas 67, 117
Vasconcellea
  V. goudotiana 97
  V. parviflora 97
  V. pubescens 97
Vasculares 165
Vasovinea 56
Vella
  V. spinosa 504
Velloziales 179, 191
velutinous 592
Venturiella 33
Verbenaceae 620
Verbenales 191
Verdoornia 25
Verdoornianthus 26
Vermes 118
vernation 488
verrucate 590
Verrucidens 33
Vesicaspora 55
Vesicularia 40
Vesiculariopsis 37
Vesquia 63
vestiture 590
Vetaforma 27
Vetaformataceae 27
Viburnales 191
Viburnum
  V. opulus 486
Vicia
  V. angustifolia 112
Villarreal J.C. 200
villosulous 592
villous 592
Vinealobryum 35
Viola
  V. nuttallii 587
Violales 171, 177, 179, 185, 187, 191
Violanae 179, 185
Viridiplantae 23, 206
Viridivelleraceae 33
Viridivellus 33
Virtual Herbaria 132
viscid 590
Viscum
  V. album 468
  V. fischeri 97
Vitales 179, 185, 187, 189, 446
Vitalianthus 26
Vitis
  V. vinifera 504
Vittaephyllum 57
Vittaria 52
Vittarioideae 52
Vittia 38
Voitia 35
Vojnovskya 61, 429
  V. paradoxa 429
Vojnovskyaceae 61, 394, 426
Vojnovskyales 61, 426, 429
Voltzia 60
Voltziaceae 60, 426
Voltziales 60, 426, 430
Voltziopsida 183
Vrolijkheidia 35

W

Wagneriopteris 53
Wairarapaia 62
Walchia 60
Walchiaceae 60
Walchianthus 60
Walchiostrobus 60
Warburgiella 41
Wardia 34
Warnstorfia 38
Web of Knowledge 141
Web of Science 140, 141
Weichselia 48
Weichseliaceae 48, 304
Weisiopsis 35
Weissia 35
Weissiodicranum 35
Weltrichia 59
  W. sol 398
Welwitschia 60, 350, 352, 353, 384, 414, 420
  W. mirabilis 414, 420
Welwitschiaceae 60, 354, 388, 414, 420
Welwitschiales 60, 195, 414
Welwitschiella 60
Welwitschiophyllum 60
Welwitschiopsida 183
Welwitschiostrobus 60
Werneriobryum 34
Westersheimia 59
Westersheimiaceae 59, 398
Wettsteinia 28
Weymouthia 42
Whittleseya 56
Widdringtonia 62
  W. americana 431
Widdringtonioxylon 62
Widdringtonites 62
Wielandella 59
Wiesnerella 24
Wiesnerellaceae 24
Wijkia 41
Wijkiella 40
Wikispecies 134
Wildia 33
Willia 35
Williamsonia 59
Williamsoniaceae 59, 398
Williamsoniella 59, 398
Williamsoniellaceae 59, 398
Willungia 62
Wilsoniella 33
Windwardia 61
Winterales 191

Winteridae 183
Wollemia 62, 436
Woodsia 52
Woodsiaceae 52, 308
Woodwardia 52
wooly 592
wrinkled 588
Wulfenia 131
Wu Zh.-Y. 190
W-активна система 94

X

X-0-система 96
X:A balance system 94
Xanthorrhoeales 191
X:A балансова система 94
Xenocephalozia 28
Xenochila 28
Xenocladia 48
Xenothallus 25
Xiphopterella 54
Xper^{3} 134, 156
X to autosome balance system 94
X-XY-система 96
Xylolejeunea 26
Xyridales 179, 185, 187
Xyropteris 51
X-Y-система 96

Y

Yakushimabryum 41
Yamagushi 41
Yarravia 44
Yarraviaceae 44
Yarraviales 44
Yezonia 62
Yimaia 59
Y. hallei 406
Yimaiaceae 59, 406, 408
Yuania 54, 58
Yulebacaulis 48
Yunia 44, 280
Yunnanobryon 38
Y-активна система 94
Y-подібні двоплечеві трихоми 594

Z

Zamia 58, 402
Zamiaceae 58, 398, 402
Zamiales 58, 398
Zamiidae 58, 183, 398
Zanderia 33
Zeilleropteris 56
Zelometeorium 39
Zimmermannia 45
Zingiberales 177, 179, 189, 191, 446
Zingiberanae 179
Zingiberidae 177, 183, 191
Zizia
Z. aurea 574
Zoopsidella 27
Zoopsis 27
Zosterophyllaceae 44
Zosterophyllales 44, 282
Zosterophyllophyta 44, 183, 270, 280, 282
Zosterophyllopsida 44, 183, 276, 282
Zosterophyllum 44
Zuberia 57
Z-W-система 96
Zygnematophyta 183
Zygodon 36
Zygophlebia 54
Zygophyllales 179, 185, 187, 189, 446
Zygopteridaceae 48, 304
Zygopteridales 48, 304
Zygopteris 48

Державний природознавчий музей НАН України

Андрій Новіков
Беата Барабаш-Красни

Сучасна систематика рослин
Загальні питання

Літературний коректор: Н.О. Лендюк
Дизайн: М. Суп-Новікова та А. Новіков
Ілюстрації: А. Новіков, за винятком, якщо зазначено інше
Верстка: А. Новіков

Підписано до друку 07.05.2015 р. Формат 70×100/16. Папір крейдяний. Гарнітура Calibri. Друк офсетний. Умовних друкованих аркушів 55,31. Наклад 150 прим. Замовлення № 05/03.

Видавництво ТзОВ «Ліга-Прес»
79000, м. Львів, а/с 11018
Свідоцтво про внесеня суб'єкта видавничої справи до державного реєстру видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції ДК № 200 від 27.09.2000 р.

Друк ТзОВ «Простір-М»
79000, м. Львів, вул. Чайковського, 27
e-mail: prostir@litech.net
Свідоцтво ДК № 2167 від 21.04.2005 р.

Андрій Новіков, випускник Львівського національного університету імені Івана Франка, кандидат біологічних наук, співробітник Державного природознавчого музею НАН України, засновник наукового часопису «Сучасна Фітоморфологія», а також організатор низки міжнародних наукових конференцій «Сучасна Фітоморфологія». Дійсний член Українського й Польського ботанічних товариств, а також Міжнародної асоціації систематиків. Стажувався і виконував дослідження в Польщі, Словаччині, Австрії, Швеції, Бельгії та Франції. Окрім того, брав участь у понад двадцяти наукових експедиціях на теренах Українських Карпат. Автор близько п'ятдесяти наукових публікацій, серед яких колективна монографія «*Рідкісні та зникаючі рослини Львівщини*» (Бона, Львів, 2011).

Серед наукових інтересів – систематика, анатомія й морфологія рослин (зокрема анатомія й морфологія квітки однодольних), а також охорона рідкісних видів рослин Українських Карпат.

Беата Барабаш-Красни (Beata Barabasz-Krasny), випускниця Ягеллонського Університету в Кракові (Польща), доктор габілітований біологічних наук, професор географічно-біологічного факультету Педагогічного університету ім. Комісії національної освіти у Кракові. Серед наукових інтересів – флористика, фітосоціологія нелісових угруповань, дослідження сукцесій на територіях, вилучених із сільськогосподарського вжитку, дослідження змін рослинності на термофільних луках, охорона природи (дослідження рідкісних та інвазійних видів рослин). Є авторкою монографій «*Zmiany roślinności łąk północnej części Puszczy Niepołomickiej w ciągu 20 lat*» (Studia Naturae 1997, 43), «*Sukcesja roślinności na łąkach, pastwiskach i nieużytkach porolnych Pogórza Przemyskiego*» (Fragmenta Floristica et Geobotanica, Polonica, 2002, Suppl. 4), «*Zróżnicowanie roślinności i sukcesja wtórna na odłogach wielkopowierzchniowych Pogórza Przemyskiego*» (Wyd. PAN, Kraków, 2011), а також кількох десятків статей, опублікованих у наукових часописах.

Від початку кар'єри поєднує наукові дослідження з викладацькою діяльністю. Викладає загальну ботаніку і систематику рослин, флористику вибраних оселищ та фітосоціологію на курсах I, II і III рівнів.

ISBN 978-966-397-276-3
9 789663 972763