

Вищі рослини

(Cormophyta)

Уявлення про походження вищих рослин. Еволюція вищих рослин (крім вторинних водяних форм) йшла по шляху зростаючого пристосування їх до умов наземного існування, тобто до поступового звільнення процесу статевого розмноження від краплинно-рідкого середовища. Тому в мохів, плаунів, хвощів і папоротей процес запліднення відбувається ще тільки в краплинно-рідкому середовищі, бо активне пересування сперматозоїдів можливе лише при наявності води. У голонасінних і покритонасінних пристосування до наземного існування досягло вже такого рівня, що для статевого розмноження немає потреби у водному середовищі. Отже, предки наземних вищих рослин були водяними рослинами. Найімовірніше, це були якісь водорості, увесь цикл розвитку яких відбувався у воді.

У питанні про те, від яких саме водоростей виникли і розвинулись вищі рослини, немає одностайної думки. Є припущення (Б. М. Козо-Полянський), що червоні водорості, або багрянки, найближче стоять до перших наземних вищих рослин, бо їх карпогон схожий з архегонієм. Більшість ботаніків вважає, що вищі рослини походять від бурих водоростей з їх багатокamerними спораангіями та гаметаангіями і здатністю еволюціонувати в різних напрямках. Дехто з ботаніків (Д. К. Зеров) предками вищих рослин назвав не бурі, а зелені водорості, в яких чоловічі гамети багатоджгутикові, як і в деяких вищих рослин.

Але, звичайно, вищі рослини розвинулись не від сучасних, а від якихось древніх викопних, відносно примітивних водоростей, зелених або бурих. Основні докази, які свідчать про філогенетичні зв'язки спорових рослин (мохоподібних і папоротепоподібних) з водоростями, зводяться до такого (за А. Л. Тахтаджяном):

в історії Землі ера водоростей передувала ері вищих рослин. Період панування водоростей у флорі Землі обчислюється кількома сотнями мільйонів років. За цей великий відрізок часу життя у водному середовищі досягло великої різноманітності щодо будови і типів розмноження водоростей;

у різних груп водоростей вже в ті віддалені часи виникло і розвинулось так зване чергування, тобто зміна, поколінь ізоморфного або гетероморфного типу. Отже, чергування поколінь, властиве вищим споровим (архегоніатам), походить від водоростей. Розвиток мохоподібних пішов по шляху, де пануючим поколінням став гаметофіт, папоротепоподібних — по шляху розвитку спорофіта і різкої неухильної редукції гаметофіта;

запліднення майже в усіх архегоніат (крім голонасінних) відбувається тільки в краплинно-рідкому середовищі, тобто при наявності води. Це є побічним доказом того, що предки наземних вищих рослин були водяними рослинами, в яких усі стадії розвитку відбувалися у воді;

найбільш примітивно збудовані перші наземні рослини — псилофіти — були дуже схожі з деякими водоростями, зокрема дихтомічним галузненням; помічена деяка схожість між багатоклітинними статевими органами

архегоніат і багатоклітинними статевими органами (гаметангіями) бурих водоростей;

констатована схожість водоростей і архегоніат у будові і функції хлоропластів.

Як свідчать палеоботанічні дані, відбитки перших наземних вищих рослин були виявлені ще в кінці силуру і на початку девону. Отже, понад 300—350 мільйонів років тому на Землі вже існували справжні суходільні рослини у вигляді заростей різних форм псилофітів.

Вихід рослин з води на сушу знаменував початок нового, дуже важливого етапу в розвитку рослинного світу на Землі. З цього часу еволюція вищих рослин іде по шляху зростаючого пристосування до нового, більш складного і диференційованого середовища — до наземних умов існування. Якщо у воді рослина вбирала поживні речовини всією поверхнею свого тіла, то на суші виникла потреба в спеціальних тканинах і органах вбирання поживних речовин і води з ґрунту та вуглекислого газу і кисню з повітря. Виникають провідні тканини і тканини, що захищають рослину в наземних умовах від висихання (різні типи покривних і захисних тканин). Нарешті, на суші виникла потреба і в міцному прикріпленні рослини до субстрату та в подальшій міцності осевим органам.

Отже, нові умови середовища зумовили глибокі зміни в перебудові внутрішньої структури і зовнішніх форм рослин, які мільйони років жили в більш або менш гомогенному водному середовищі. У зв'язку з пристосуванням до умов життя на суші виникла ціла система внутрішніх тканин різного функціонального призначення з одночасною зовнішньою диференціацією тіла рослин на окремі органи. Цей великий історичний процес становлення вищих рослин, в якому діяли разом усі фактори еволюції, привів до тієї величезної різноманітності форм рослин, яку ми тепер спостерігаємо на Землі.

Класифікація. Увесь рослинний світ поділяється на дві великі групи: нижчі, або сланюваті, рослини (*Thallophyta*) з характерним для них тілом у вигляді талом, або слані, і вищі, або листостеблеві, рослини (*Cormophyta*) з тілом, здебільшого розчленованим на вегетативні органи (стебло, листок, корінь). Звичайно, між нижчими і вищими рослинами є й інші відмінності щодо їх будови і розвитку. Проте поділ рослин на «нижчі» і «вищі» є значною мірою штучним і умовним, бо з точки зору сучасної філогенетичної систематики весь рослинний світ характеризується єдністю свого походження. Отже, поділ рослин на «нижчі» і «вищі» є традиційним, а не таксономічним.

При класифікації вищих рослин раніше їх поділяли на дві великі групи: архегоніати, або архегоніатні рослини (*Archegoniatae*), і квіткові (*Anthophyta*), або маточкові, рослини (*Gynoeceatae*). Такому поділу вже надавали певного систематичного (таксономічного) значення; архегоніати фігурують як конкретна систематична категорія — тип або відділ. До архегоніат відносять мохоподібні (*Bryophyta*), папоротеподібні (*Pteridophyta*) і голонасінні (*Gymnospermophyta*). Характерною рисою всіх архегоніат є наявність у них багатоклітинного жіночого статевого органа — архегонії; тому цю групу і названо *Archegoniales*. Але сучасні дані свідчать про те, що архегоніати не є єдиною цілісною групою, яку можна розглядати як окрему систематичну категорію. Вони розпадаються на кілька окремих систематичних одиниць рангу відділів, або філем (ліній) розвитку. Кожний з цих відділів у процесі еволюції відокремився дуже рано і розвивався незалежно. Наприклад, мохоподібні вже з початку виникнення характеризуються прогресивним розвитком гаметофіта, тобто в циклі зміни їх ядерних фаз переважає гаплоїдна фаза — гаметофіт. У всіх інших архегоніат прогрес-

сивний розвиток має спорофіт, тобто в циклі розвитку переважає диплоїд, а гаметофіт (гаплоїд) зазнає значної редуції, особливо в різноспорових форм папоротеподібних (в широкому розумінні) і в голонасінних. Останні, крім того, відрізняються від усіх інших папоротеподібних тим, що розмножуються не спорами, а насінням, яке розвивається з насінних зачатків. Насінні зачатки є не що інше, як видозмінені в процесі довгої еволюції макроспороангії різноспорових папоротей. Отже, філогенетичний зв'язок між папоротеподібними і голонасінними безсумнівний. Наявність насіння є об'єднуючою ознакою для всіх голонасінних, хоч і серед них можна виділити кілька окремих ліній (або напрямків) еволюційного розвитку.

Насінням розмножуються і всі покритонасінні (*Angiospermyta*), або квіткові, рослини (*Anthophyta*). Але у них насіння міститься всередині плоду, якого немає ще в голонасінних; плід розвивається після запліднення з зав'язі. Отже, зав'язь (як і маточка в цілому) є новим органом, властивим лише покритонасінним; ця ознака є об'єднуючою для всіх покритонасінних рослин. Звичайно, між покритонасінними і голонасінними є й інші відмінні риси, але разом з тим в їх загальній будові є й спільні риси. Усе сказане свідчить про те, що всі вищі рослини, хоч і дуже різноманітні зовнішньо, проте характеризуються наявністю тісних філогенетичних зв'язків і спільністю походження.

У цьому підручнику вищі рослини поділено на такі відділи і класи.

Відділ I. Мохоподібні — *Bryophyta*.

Клас 1. Антоцеротові — *Anthocerotopsida*.

Клас 2. Печіночні мохи — *Hepaticopsida*.

Клас 3. Листяні мохи — *Bryopsida*, *Musci*.

Відділ II. Папоротеподібні — *Pterydophyta*.

Клас 1. Псилофітовидні — *Psilophytopsida*.

Клас 2. Псилозовидні — *Psilotopsida*.

Клас 3. Плауновидні — *Lycopsidea*.

Клас 4. Клинолисті, або хвощевидні — *Sphenopsida*.

Клас 5. Папоротевидні — *Pteropsida*.

Відділ III. Голонасінні — *Gymnospermophyta*.

Клас 1. Саговниковидні — *Cycadopsida*.

Клас 2. Шишконосні — *Coniferopsida*.

Клас 3. Оболонконосінні — *Chlamydospermopsida*.

Відділ IV. Покритонасінні, або квіткові — *Angiospermophyta*, *Anthophyta* *Magnoliophyta*.

Клас 1. Дводольні — *Dicotyledoneae*.

Клас 2. Однодольні — *Monocotyledoneae*.

ВІДДІЛ МОХОПОДІБНІ (*Bryophyta*)

Мохоподібні — невеликі наземні, рідше водяні рослини, досить простої (для вищих) будови, з чітко виявленою зміною поколінь, або ядерних фаз, і домінуванням у циклі розвитку гаплоїдного, або статевого, покоління (гаметофіта) над диплоїдним, або нестатевим (спорофітом). Гаметофіт являє собою слань (талом) або більш-менш вертикальне стебельце з дрібними листками-філоїдами і ризоїдами, але без справжніх коренів. Провідна система в мохоподібних досить простої будови: без судин і навіть без трахеїд. На гаметофіті розвиваються статеві органи — чоловічі (антеридії) і жіночі (архегонії). Запліднення відбувається у вологому середовищі за допомогою рухливих сперматозоїдів. Спорофіт (у мохоподібних він називається ще спорогонієм) дуже редукований. Він складається з спороносною коробочки і ніжки з гаусторією, якою присмоктується до гаметофі-

та і веде паразитичний або напівпаразитичний спосіб життя. У коробочці з клітин археспорія після редуційного їх поділу утворюються спори, якими мохоподібні розмножуються. Із спори розвивається статеве покоління або гаметофіт.

Усі мохоподібні поділяються на три класи: антоцеротові (*Anthocerotopsida*), печіночні мохи (*Hepaticopsida*) і листяні мохи (*Bryopsida*).

КЛАС АНТОЦЕРОТОВІ (*Anthocerotae*)

Сланеві рослини мають просто побудований пластинчастий талом, дихотомічно галузастий. Клітини талому майже всі однакові, тобто не диференційовані на окремі тканини і органи. Вони містять по одному хроматофору з піреноїдом. Гаметофіт двостатевий, з антеридіями і архегоніями, зануреними в тіло талому; ризоїди прості. Спорофіт складається з довгого стручковидного спорогонія, що розкривається двома поздовжніми щілинами, і бульбовидного присоска. Над присоском міститься зона меристематичної тканини, клітини якої, постійно ділячись, зумовлюють ріст спорогонія в довжину. У середині спорогонія є довга неплідна колонка, оточена спорогенною тканиною, з клітин якої утворюються спори з елатерами. Спори довгий час лишаються в тетрадах.

В епідермісі спорогонія є типові продихи з двома замикаючими клітинами.

Клас має тільки одну родину — антоцеротові (*Anthocerotaceae*), до складу якої входять 5 родів і понад 300 видів, поширених майже по всій земній кулі, особливо в тропіках. У флорі УРСР є лише кілька видів роду *Anthoceros*. Частіше за інші види, зокрема на Поліссі, трапляється антоцерос гладенький (*A. laevis*). Він росте на вологих глинястих ґрунтах, у канавах, по схилах і біля доріг. Слань у нього розетковидна, притиснута до землі. Форма слані округла, 1—3 см в діаметрі, з неглибоко лопатевим краєм. Спорогоній тонкий, стручковидний, 1—3 см завдовжки (рис. 73).

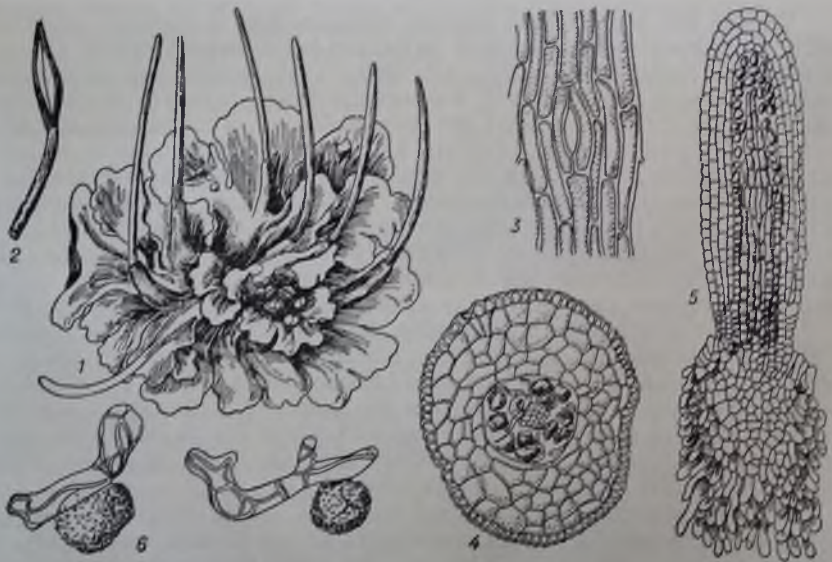


Рис. 73. Антоцерос гладенький:

1 — загальний вигляд; 2 — розкритий спорогоній; 3 — продих в епідермісі; 4, 5 — поперечний і поздовжній розрізи спорогонія; 6 — спори з елатерами.

КЛАС ПЕЧІНОЧНІ МОХИ (ПЕЧІНОЧНИКИ) (*Hepaticopsida*)

Сланеві або листостеблові рослини, в яких гаметофіт майже завжди має дорзівентральну будову, — верхня (спинна) і нижня (черевна) поверхні побудовані по-різному. Ризоїди прості, одноклітинні, не розгалужені. Листки (в листостеблових форм) різноманітні за формою, розміщені на стеблі в два або три ряди, без середньої жилки, здебільшого одношарові. На поверхні слани або на стебелі розвиваються антеридії і архегонії на одній або на різних рослинах; вони в одних випадках заглиблені в тканину талому, в інших — містяться на його поверхні чи на стебелі або підносяться над таломом на особливих підставках. У коробочці спорогонії, крім спор, часто утворюються ще особливі пружинки (елатери), що сприяють розсіюванню спор. Коробочка розтріскується здебільшого поздовжніми щілинами на чотири і більше стулок. Стадія протонеми при проростанні спор слабо виражена.

У викопному стані печіночні мохи достовірно відомі починаючи з верхнього карбону. У сучасній флорі світу їх налічується близько 8500 видів, що входять до складу більш як 235 родів і 4 порядків; нижче буде розглянуто два порядки: юнгерманієві (*Jungermaniales*) і маршанцієві (*Marchantiales*).

Поширені печіночні мохи майже по всій земній кулі від тропіків до полярних областей. Найбільша різноманітність їх спостерігається в областях з вологотропічним кліматом. Тут у дощових тропічних лісах вони ростуть здебільшого як епіфіти на стовбурах, гілках і листках дерев або на вологих скелях і каміннях. В областях з помірним і холодним кліматом печіночні мохи є наземними рослинами, що ростуть переважно на сврих і вологих ґрунтах, у тінистих лісах, рідше на сухих місцях. У флорі УРСР налічують близько 200 видів печіночних мохів.

Порядок юнгерманієві (*Jungermaniales*)

Сланеві або листостеблові рослини досить простої організації, здебільшого з дорзівентральним (рідше радіально-симетричним) типом будови гаметофіта і слабкою (або майже відсутньою) внутрішньою диференціацією тканин. Гаметофіт двостатевий або одностатевий, слакий, дихотомічно розгалужений (таломного типу) або листостебловий, з трирядним або дворядним листорозміщенням. Антеридії в сланевих форм виникають на дорзальній поверхні талому, а в листостеблових — у пазухах листків-філоїдів. Особливих підставок вони не мають. Сперматозоїди численні, дводжгутикові. Архегонії також містяться або безпосередньо на таломі, або на стебелі чи гілочках, причому розміщені вони або на верхівці стебла або за точкою росту. Підставок також немає. У листостеблових і у деяких таломних форм архегонії мають обгортку з листків, яка називається періантієм.

Спорофіт складається з коробочки, що має здебільшого довгу ніжку з добре вираженим присоеком при її основі. Стінки коробочки продихів не мають і складаються з двох-чотирьох і більше шарів клітин. Розкривається вона здебільшого чотирма стулками або внаслідок руйнування верхньої частини; колонки всередині немає. Спори і елатери (пружинки) виникають із спорогонієвої тканини, що є в коробочці. Елатери мають спіральні потовщення, розміщені здебільшого радіально.

Порядок юнгерманієві є найчисленнішим серед печіночних мохів. Він налічує близько 8000 видів, поширених майже по всій земній кулі, що входять до складу 195 родів і 8 родин. Поділяють його на два підпорядки: анакрогінні юнгерманієві (*J. anakrogynae*) і акрогінні юнгерманієві (*J. akrogynae*). Не вдаючись до докладної характерис-

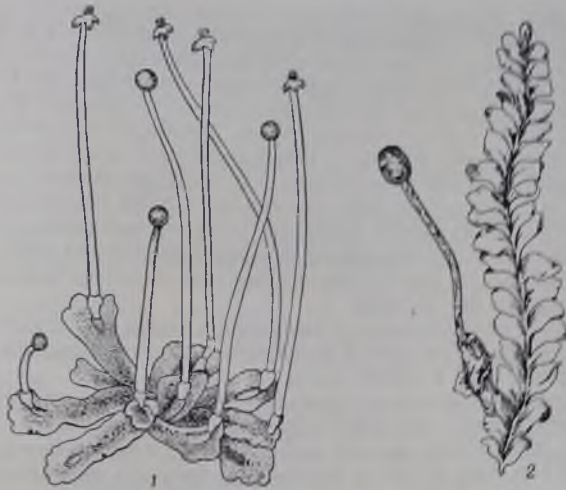


Рис. 74. Юнгерманієві:
1 — пелія; 2 — хілосцифу.

тики цих підпорядків, зазначимо, що анакрогінні юнгерманієві є більш численною групою і охоплюють як сланеві, так і листостеблові мохи з рядом перехідних форм. Характерною рисою їх є те, що архегонії, а також спорогонії (спорофіти) завжди виникають не на верхівці стебла або в точці росту талом, а трохи нижче їх, тому ріст талом або стебла не припиняється. У акрогінних юнгерманієвих, до яких належать тільки листостеблові форми, архегонії і спорогонії завжди верхівкові, тобто виникають і розвиваються завжди на верхівці стебла або гілочок. Представником анакрогінних юнгерманієвих є *пелія* (*Pellia epiphylla*) (рис. 74), що зустрічається в нас часто на вологих затінених місцях, в ярах, балках, по берегах річок тощо, утворюючи суцільні дернини темно-зеленого кольору. Найбільше поширена пелія в північній частині УРСР і на Карпатах; загальний її ареал охоплює майже всю північну півкулю. Слань у неї плескувата, розгалужена на стьожковидні гілочки до 1 см завширшки; на кінцях гілочок є точки росту. Ризоїди на нижній поверхні талом численні, прості. Внутрішня будова талом також проста; він складається з тонкостінних клітин паренхіми, в якій ледве відокремлено верхній і нижній епідерміс. Хлорофілові зерна у великій кількості містяться у верхньому епідермісі і прилеглих до нього шарах паренхіми.

Антеридії і архегонії містяться на верхній поверхні талом. Антеридії численні, розташовані по середній жилці, містяться вони в особливих антеридіальних камерах, кожний окремо. Камери здебільшого червонуватого кольору. Антеридії мають вигляд кулястих тіл з одношаровою стінкою, наповнених дрібними сперматогенними клітинами, з яких виникають численні дводжгутикові сперматозоїди. Архегонії містяться трохи нижче точки росту; вони виникають групами і занурені в особливі заглиблення кишенькоподібної форми. Кожний архегоній має черевце і шийку; у черевці міститься яйцеклітина і черевцева каналцева клітина, у шийці — шийкові каналцеві клітини. Під час дощу або роси антеридії лопаються, сперматозоїди звільняються, проникають через шийку архегонія до черевця, де один з них зливається з яйцеклітиною, запліднюючи її. Зигота починає

швидко ділитися, через короткий час виникає спорофіт (спорогоній). Він складається з ніжки з присоскою і кулястого спорангія, або коробочки. Деякий час (до початку весни) спорогоній заглиблений у елінь, має відносно коротку ніжку і одягнений видовженим ковпачком, або каліптрою, яка утворилася з розрослих стінок черевця архегонія. Навесні ніжка спорогонія швидко росте і дуже видовжується, коробочка прориває ковпачок і високо підноситься над елінь. Стінки коробочки згодом тріскаються, вона розкривається чотирма стулками, і з неї висипаються спори. Вони одноклітинні, з двома оболонками, з яких внутрішня (ендоспорій) тонша, а зовнішня (екзоспорій) товща. Попливши в сприятливі умови, спора починає проростати, даючи початок новому талому (гаметофіту) пелії. Спочатку талом має циліндричну форму, але згодом стає плескуватим, набуваючи вигляду, властивого цій рослині.

Таким чином, цикл розвитку в пелії (як і в інших мохоподібних) полягає в зміні поколінь — статевого і нестатевого. Статеве покоління (гаметофіт) є домінуючим, як і в інших мохів.

Представниками акрогітних (листостеблових) юнгерманієвих можуть бути один з поширених у нас видів роду *радула*, а саме *радула сплюснута* (*Radula complanata*), окремі види роду *хілосоцифус* (*Chiloscyphus*) (рис. 74) і ін. Радула, як епіфіт на корі багатьох листяних дерев і на скелях, зустрічається майже в усіх районах УРСР від гірського Криму до Карпат і Полісся. Її загальний ареал охоплює майже всю північну півкулю. Тіло окремої рослини (гаметофіта) складається з тонкого стебельця до 3—4 см завдовжки, густо покритого двома рядами широких округлих листків, які тісно налягають один на одного. Листки плескуваті або опуклі, з рівним кілем; кожний листок складається з двох лопатей, верхньої — більшої, широкої і округлої, і нижньої, майже в 4 рази меншої за верхню, неправильно ромбічної або прямокутної форми, притиснутої до верхньої. Від нижньої лопаті листка (від її основи) відходять пучки ризоїдів, якими рослина прикріплюється до субстрату. Радула є дводомною рослиною.

Архегонії звичайної будови, виникають групами на кінці стебла або гілочок.

Спорогоній верхівковий складається з яйцевидної коробочки і короткої ніжки з присоскою; присоска здута і глибоко проникає у верхівку стебла.

Порядок маршанцієві (*Marchantiales*)

Сланеві рослини з пластинчастим, різко дорзивентральної будови таломом, дихотомічно розгалуженим, що стелиться по землі, рідше буває на поверхні води або навіть під водою. З верхнього боку талом, безпосередньо на його поверхні або на особливих підставках, розвиваються нарізно антеридії і архегонії. З нижнього боку утворюються ризоїди двох типів: прості, з гладенькими стінками, і сосочкові, або язичкові, в яких із середини на стінках утворюються різні потовщення. Крім ризоїдів, на нижньому боці талом є різної форми лусочки. Спорогоній має здебільшого коротку ніжку, або стопу (рідше він буває сидячий), і коробочку. У коробочці утворюються спори, часто з елатерами.

Порядок маршанцієві охоплює близько 400 видів, що входять до складу 25 родів і 5 родин.

Родина маршанцієві (*Marchantiaceae*). Найтиповіша родина для порядку маршанцієвих, досить численна (понад 200 видів) і дуже поширена скрізь, особливо в тропіках. Характерні її риси такі: наявність спеціальних підставок на верхній поверхні талом, на яких розвиваються статеві органи — антеридії і архегонії, наявність у тканині талом доб-

ре виражених повітряних камер. Спорогоній завжди складається з ніжки (стопи) і коробочки, в якій поряд із спорами часто утворюються елатери.

Типовим представником цієї родини є *пачинція пачинка*, або *маршанція* (*Marchantia polymorpha*), що зустрічається часто на сирих і вологих місцях, вологих скелях і зрубах старих колодязів. Поширена по всій лісовій зоні СРСР. Це невеличка сльня дводольна рослина, 2—10 см завдовжки і 1—2 см завширшки, з темно-зеленим (зверху), дихатомічно розгалуженим пластинчастим таломом. На кінцях галузок талому завжди є виїмка, де міститься точка росту. На верхній спинній поверхні талому розвиваються особливі виводкові бруньки і спеціальні підставки, що несуть статеві органи. На нижній поверхні талому утворюються численні ризоїди і особливі лусочки, так звані *амфігастрії*. Вони мають вигляд одношарових темно-фіолетових пластинок, які можуть довго утримувати воду під час посухи. Ці лусочки часто розглядають як зачаткові листки. Ризоїди, прості і язичкові, прикріплюють талом до субстрату і висають воду з розчиненими в ній солями.

Анатомічна будова талому маршанції досить складна. На поперечному розрізі помітна різка відмінність у будові верхнього і нижнього боків. Зверху талом вкритий одношаровим епідермісом, в якому помітні особливі вентиляційні отвори (дихальця, або продихи), що складаються з чотирьох чотиріклітинних кілець, накладених одне на одне. Замикаючих клітин немає. Під епідермісом містяться так звані повітряні камери — великі порожнини ромбічної або неправильної багатокутної форми. З дна камер виступають хлорофілоносні клітини — асимілятори, розміщені звичайно паралельними стовпчиками більш або менш перпендикулярно до поверхні епідермісу. Під шаром повітряних камер є паренхімна тканина талому, складена з кількох шарів клітин. Вона не має хлорофілу, але наповнена крохмалем і олійними тільцями. Паренхіма відмежована нижнім епідермісом, від якого відходять ризоїди і амфігастрії.

Розмножується маршанція вегетативним і статевим способами. Вегетативне розмноження відбувається за допомогою *виводкових бруньок*. Вони розвиваються в спеціальних виводкових кошиках, що являють собою невеличкі бокалоподібні вирости. Утворюються бруньки на дні цих кошиків на мініаторних ніжках. Вони дрібні, плескуваті, дволопатеві, складені з кількох шарів клітин. Утворюється їх у кошику дуже багато. Під час дощу їх змиває вода; попавши у вологу землю, вони проростають у нову слань маршанції.

Органи статевого розмноження маршанції — антеридії і архегонії розвиваються на спеціальних підставках на верхній поверхні окремих таломів, оскільки маршанція є дводольною рослиною. Антеридії утворюються на так званих чоловічих підставках (антеридіофорах) і складаються з більш або менш довгої і тонкої ніжки та диска з восьмилопатевим краєм. На вертикальному розрізі крізь диск видно кілька овальних порожнин, сполучених каналцями з верхнім краєм диска. У кожній з цих порожнин на короткій ніжці міститься по одному антеридію овальної форми з одношаровою стінкою. В антеридії містяться дрібні сперматогенні клітини, кожна з яких дає початок двом сперматозоїдам з двома джгутиками на передньому кінці. Стиглі антеридії на верхівці лопаються, і сперматозоїди під час дощу або роси виходять через каналець антеридії; активно рухаючись деякий час у воді, вони припливають до архегонії. Архегонії розвиваються на спеціальних жіночих підставках (архегоніофорах), на інших (жіночих) таломі маршанції. Жіночі підставки складаються з ніжки, на верхівці якої є зіркоподібний багатопроменевий диск. На нижньому боці променів групами містяться архегонії, які мають колбовидну форму і шийками звисають униз. У черевці архегонії міститься яйцеклітина і черевна канал-

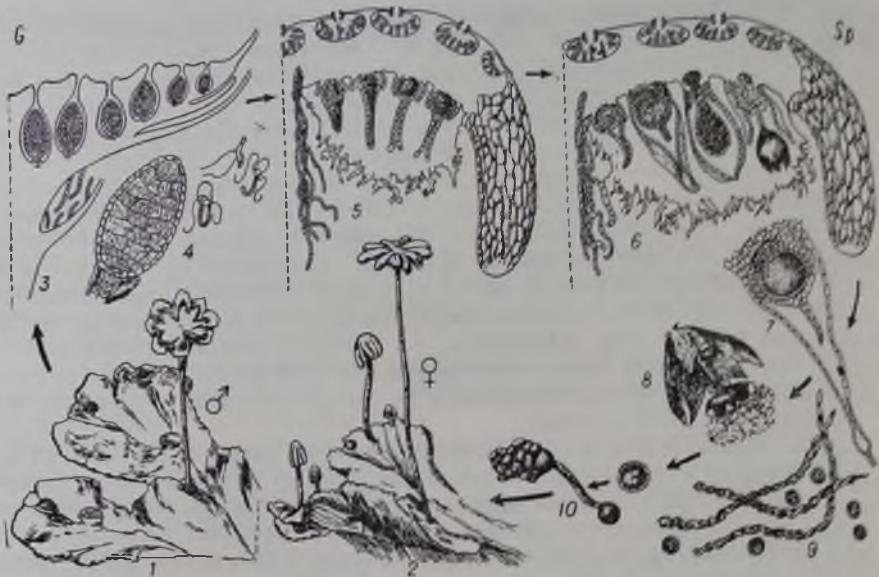


Рис. 75. Схема циклу розвитку маршанції:

1, 2 — фрагмент талому з чоловічими і жіночими підставками; 3 — диск чоловічої підставки в розрізі з антеридіями; 4 — окремий антеридій і сперматозоїди; 5 — диск жіночої підставки в розрізі з архегоніями; 6 — жіноча підставка з архегоніями, коробочками і неспряженими періанціями; 7 — закрита коробочка; 8 — розкрита коробочка; 9 — спори з елатерами; 10 — проростаюча спора.

цева клітина, а в шийці — кілька шийкових каналцевих клітин. При досяганні архегонія верхівка шийки його відкривається, каналцева клітина при цьому розпливається в слиз, що заповнює весь канал, і всередину архегонія легко проникають сперматозоїди, один з яких зливається з яйцеклітиною. Запліднена яйцеклітина відразу ж починає ділитись. З неї поступово формується спорогоній, тобто нестатеве покоління, яке є диплоїдним. Стиглий спорогоній складається з кулястої або овальної коробочки, короткої ніжки і розширеної її нижньої частини — стопи, або *гаусторії*, якою вона заглиблена в тканину підставки. Спорогоній довгий час міститься в оболонці архегонія — так званому ковпачку, крім того, він одягнений прозорим мішковидним утвором, що називається *несправжнім періанцієм*. При досяганні спорогонія ковпачок розривається, а коробочка розкривається чотирма стулками. У коробочці формуються клітини археспорія, які згодом стають материнськими клітинами спор. Спора, попавши в сприятливі умови (на вогку землю), починає проростати, утворюючи коротку нитку (протонему). Остання на кінці починає швидко ділитися в різних напрямках, утворюючи пластиночку, що розвивається в талом маршанції. На цьому цикл розвитку маршанції закінчується (рис. 75).

КЛАС ЛИСТЯНІ МОХИ (*Bryopsida*, (*Musci*))

Тіло (гаметофіт) листяних мохів завжди розчленоване на стебло і листки, але з відносно простою ще внутрішньою диференціацією тканин. Стебло має радіальну будову. Воно здебільшого округле, рідше трикутне, сплюснене або багатокутне. Листки-філоїди сидять, розміщені на стеблі тісною спіраллю. Антеридії і архегонії утворюються здебільшого групами на верхівці стебла або на кінцях гілочок. Спорогоній (спорофіт) має стопу (гаусторію),

ніжку і коробочку (спorangій) здебільшого з кришечкою. Коробочка завжди має всередині особливу колонку. Спори без елатер.

Листяні мохи поширені як у тропіках, так і в позатропічних областях з помірним і холодним кліматом. Вони поширюються далеко на північ і високо в гори. Нерідко мохи суцільним килимом вкривають великі площі в лісах і на болотах. Деякі види ростуть на стовбурах і гілках дерев, на пнях, скелях тощо. У прісних водоймах оселяються рідко, а в морях і солоних озерах їх немає зовсім.

Листяних мохів відомо понад 14 000 видів, що входять до складу 660 родів, які об'єднуються в три порядки: зелені мохи (*Bryales*), андреєві мохи (*Andreaceales*) і сфагнові мохи (*Sphagnales*).

Порядок зелені мохи (*Bryales*)

Гаметофіт, або статеве покоління, зелених мохів складається з протонемі і листостеблового гону, або гаметофора. Протонема має здебільшого нитчасту будову, звичайно дуже розгалужена, зелена; розвивається вона з спори (первинна протонема) або з будь-якої частини гаметофіта (вторинна протонема). На протонемі утворюються особливі бруньки, з яких розвиваються листостеблові гони (гаметофори). З їх появою протонема звичайно відмирає; тільки в деяких мохів вона залишається протягом усього життя рослини.

Стебла зелених мохів або не розгалужені зовсім, або галузяться моноподіально, рідше дихотомічно. Вони прямостоячі або лежачі (сланкі), досить простої внутрішньої будови, тобто слабо диференційовані на епідерму, кору і основну тканину. У самому центрі стебла іноді міститься центральний тяж з тонкостінних клітин.

Листок являє собою одношарову пластинку різної форми (округлої, яйцевидної, лінійної, ланцетної й ін.) з серединною жилкою, що має звичайно кілька шарів; іноді її немає. Жилка буває інколи така широка, що займає значну частину листка. До стебла листок прикріплюється своєю широкою основою, як правило, уперек.

Антеридії і архегонії унікають на верхівках стебел або на кінцях бічних відгалужень на одній або на різних рослинах. У першому випадку гаметофіт двостатевий, у другому — одностатевий. Антеридії і архегонії розміщені звичайно групами і виникають з епідермальних клітин. Антеридії мають форму видовжених міхурців з короткими ніжками. Між ними часто розвиваються нитковидні або булавовидні волоски, так звані *парафізи*. Такі скупчення антеридіїв, оточених зовні листками, часом забарвленими, називають іноді чоловічими «квітками». Відповідно скупчення архегоніїв з парафізами називають жіночими «квітками».

Архегонії мають звичайну для мохоподібних будову, але на відміну від печіночних мохів у них шийки довші, а черевце має не одношарову, а багатшарову стінку. Після запліднення стінка черевця дуже розростається, утворюючи так звану *каліптру*, яка ніби ковпачком закриває коробочку спорогонія. Якщо жіноча «квітка» міститься на верхівці стебла і, відповідно, спорогоній, що виникає з яйцеклітини архегонія після її запліднення є верхівковим, то такі мохи називають *верхоплідними*, або *акрокарпними*. Якщо жіноча «квітка» і спорогоній містяться на верхівці бічного вкороченого гона, то такі мохи називають *бокоплідними*, або *плеврокарпними*. Такий поділ є зручним для визначення зелених мохів: систематичного значення йому тепер майже не надають.

Спорогоній (спорофіт), який розвивається з заплідненої яйцеклітини архегонія (запліднення відбувається під час дощу або великої роси), є, як правило, диплоїдом, тобто ядра його клітин мають подвійну кількість

хромосом. Ніжка спорогонія буває різної довжини і складається з суцільної тканини. Верхній кінець ніжки здебільшого розширений в апофізу, яка є водночас основою коробочки.

Коробочка буває округла, овальна або циліндрична, прямостояча, відхилена або звисла. Вона складається з спороносною частини, або урни, і кришечки. У центрі урни завжди є колонка, що піднімається від апофізу. Стінки урни здебільшого багатощарові, в їх епідермісі часто є продихи, особливо в нижній частині. Кришечка буває конічна, опукла, плескувата й ін. Зверху вона накрита ковпачком, що є залишком архегонія. Між кришечкою і краєм урни є пояс клітин з потовщеними стінками, який називається кільцем. При досягнанні спорогонія кришечка разом з ковпачком відокремлюється від урни і відпадає, а спори висипаються. Кільце в одних мохів відпадає разом з кришечкою, а в інших залишається на урні. Розсіювання спор із коробочки в більшості зелених мохів регулюється так званим *перистомом* — одним або двома рядами зубців, розташованих по краю урни. Якщо зубці розміщені в один ряд, перистом називається простим, а якщо в два концентричні ряди, то подвійним.

Потрапивши в сприятливі умови, спора проростає, утворюючи нитчасту *проотонему*. На ній розвиваються особливі бруньки, що дають початок листостебловим рослинам моху. Але, крім розмноження спорами, зелені мохи здатні до вегетативного розмноження за допомогою виводкових бруньок, виводкових тельц, виводкових гонів тощо.

Зелені мохи є одним з найбільших порядків серед мохоподібних; налічує він понад 13 500 видів, об'єднаних у 657 родів, 80 родин, два підпорядки і дві триби. Поширені ці мохи в усіх частинах світу — від тропіків до холодних полярних областей. Особливо велика різноманітність мохів спостерігається в гірських тропічних областях з вологим кліматом. В областях сухих, пустинних мохів або зовсім немає, або вони зустрічаються дуже рідко. У сприятливих умовах зелені мохи ростуть дернинами, купинами або подушками на ґрунті, скелях, стовбурах дерев, а деякі навіть у прісних водоймах. У лісах і на луках зелені мохи нерідко утворюють суцільні покриття, часом на великих площах.

У лісових рівнинних районах УРСР, у Гірському Криму і в Карпатах налічується понад 500 видів зелених мохів. У середній і північній смузі Європейської частини СРСР і в Сибіру зелені мохи досить широко представлені багатьма родинами і видами, кількість яких ще остаточно не встановлена. Проте відомо, що з групи верхоплідних мохів (*Acrocarpeae*) досить звичайними є представники таких родів, як *Aulacomnium*, *Bryum*, *Dicranum*, *Funaria*, *Mnium*, *Polytrichum* і ін., з групи бокоплідних (*Pleurocarpeae*) — *Drepanocladus*, *Fontinalis*, *Hylocomium*, *Hypnum*, *Pleurozium*, *Thuidium* і ін.

Рід аулакомній (*Aulacomnium*) має близько 10 видів, поширених у північній півкулі. У флорі УРСР є два види, з них найбільше поширений на Поліссі, у Карпатах і в Гірському Криму *аулакомній болотяний* (*A. palustre*). Він росте на торфовищах, на вогких луках і в заболочених лісах, утворюючи щільні дернини 10—15 см заввишки, звичайно жовто-зеленого кольору.

Видів роду бріум (*Bryum*) налічується близько 800, з них в УРСР — близько 30, що ростуть на різноманітних субстратах. Найчастіше вони трапляються на вогких пісках і мулистих місцях, на торфових болотах, заболочених луках і біля джерел, на вогких гранітних і вапнякових скелях, на сухих неораних землях, навіть на солом'яних стріхах, гонтових дахах тощо. Ці мохи утворюють звичайно низенькі, більш або менш щільні дернинки, різно забарвлені (залежно від роду), найчастіше в жовто-зелені або коричнево-зелені тони.

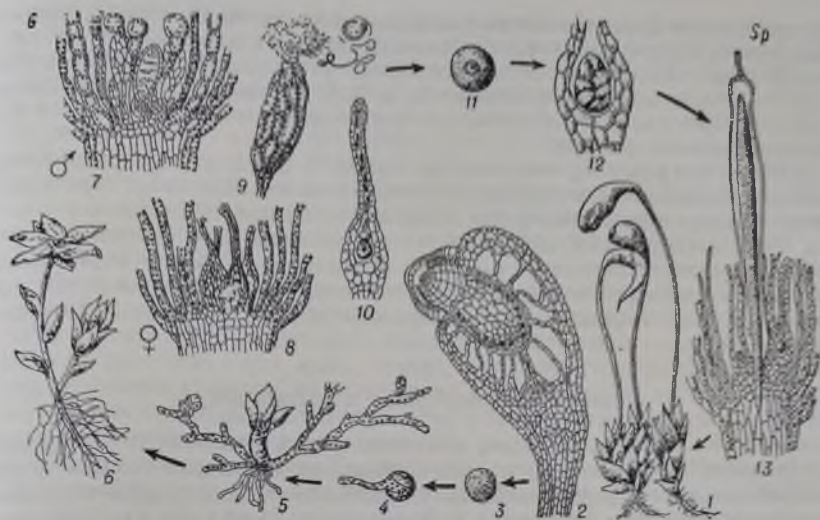


Рис. 76. Цикл розвитку фунарії:

1 — загальний вигляд рослини; 2 — коробочка в розрізі (збільшено); 3, 4 — проростання спор в протонеми; 5 — протонема; 6 — гаметофіт; 7 — антеридії з парафізами; 8 — архегонії з парафізами; 9 — антеридії із сперматозоїдами; 10 — архегоній; 11 — зигота; 12 — проростання зиготи; 13 — молодий спорогоній

Видів роду *дикран* (*Dicranum*) відомо близько 50, з них у флорі УРСР налічується 12 видів. У хвойних і мішаних лісах досить звичайними є *D. rugosum* і *D. scoparium*. Останній росте на вогких місцях. Обидва види утворюють великі, але не досить щільні дернинки, мають прямі стебла до 10 см заввишки зеленого або коричнево-зеленого кольору.

З роду *фунарія* (*Funaria*) зустрічається майже в усіх частинах світу *F. hydrometrica*. В УРСР цей мох є досить звичайним в лісах у вогких місцях; буйно розростається на згарищах, утворюючи суцільні зарості з густих світло-зелених дернин. Стебельця окремих рослин тонкі і короткі, 3 см заввишки, щільно покриті листками, особливо у верхній частині. Коробочка на довгій зігнутій ніжці, звисла, косо-грушовидна. Мішководний спорангій, що міститься в коробочці, прикріплений нитчастим тяжем до її основи (рис. 76).

Види досить поширеного роду *мніум* (*Mnium*) зустрічаються в УРСР переважно у затінених вогких місцях в лісах, на заболочених луках, болотах, у розщелинах скель тощо.

Рід *зозулин льон* (*Polytrichum*) охоплює близько 100 видів, з них у флорі УРСР є 8—9 видів. Найбільш характерним є *зозулин льон звичайний* (*P. commune*). Він росте густими дернинами на вогких і сирих місцях у лісах, особливо хвойних, на луках і купинах боліт; поширений майже по всій УРСР, особливо в лісових і гірських районах. Стебло пряме, до 20—40 см заввишки, густо покрите цупкими лінійно-ланцетними листками з дуже загостреною верхівкою. Коробочка, як і в інших видів цього роду, ребриста. Колонка, що піднімається всередині урни, на верхівці розширена в дисковидну епіфрагму, що закриває урну зверху.

З бокоплідних мохів слід назвати насамперед такі роди і види.

Рід *дрепаноклад* (*Drepanocladus*) представлений в УРСР рядом досить мінливих видів; поширений переважно в північних районах

республіки і в Карпатах. Види цього роду ростуть на болотах і заболочених луках, вони є найхарактернішими болотяними мохами.

З роду гілокмії (*Hylocomium*) у рівнинній лісистій частині УРСР і в горах досить поширеним є *H. splendens*, який росте в соснових та мішаних лісах і на високогірних луках, утворюючи нерідко суцільний покрив на значних площах.

Рід гіпиум (*Hypnum*) налічує понад 60 видів, з них у флорі УРСР є 10 видів. Вони ростуть переважно на стовбурах хвойних і листяних дерев, на в'ях, серед скель, утворюючи більш або менш щільні дернинки.

Рід плевроцій (*Pleurozium*) монотипний: має єдиний вид (*P. schreberi*), дуже поширений у північній півкулі. В УРСР він характерний для свіжих типів хвойних (соснових) і мішаних лісів. Утворює пухкі дернинки 10—15 см заввишки з характерним відблиском. Стебло коричнево-червоне.

Порядок андрееві мохи (*Andreaeales*)

Андрееві, або стулкоплідні, мохи становлять невелику групу рослин, яка займає ніби проміжне місце між сфагновими і зеленими мохами. У цей порядок входять три роди, з яких два є монотипними, поширеними на о. Вогняна Земля (Південна Америка) і в Антарктиці. Третій рід *Andreaea* налічує понад 100 видів, які властиві для Арктики і гірських територій середніх широт обох півкуль. У флорі УРСР (у Карпатах) на скелях і серед кам'яних брил зустрічаються два види.

Види роду *Andreaea* утворюють на скелях і каменях невеликі бурі або темно-бурі щільні дернинки. Їх стебла вилчато-галузясті, без центрального тяжа, густо покриті вузькими листками. Стебла прикріплені до субстрату ризоїдами, звичайно товстими, циліндричними або пластинчастими. Листки одношарові, з жилкою або без жилки. Антеридії і архегонії містяться на верхівках гілочок; їх будова нагадує будову статевих органів зелених мохів.

З двох видів роду *Andreaea*, відомих у флорі УРСР, більш поширений є андреева скеляна (*A. rupestris*), що зустрічається в Карпатах. Це невелика рослина, 1—2 см заввишки, яка утворює щільні дернинки бурого або навіть темно-бурого кольору.

Значення андреевих мохів у природі і практиці дуже незначне, навіть у районах, де вони досить поширені.

Порядок сфагнові, або білі, мохи (*Sphagnales*)

Сфагнові, або білі, мохи (їх часто називають ще торфовими) характеризуються рядом морфологічних, анатомічних і біологічних ознак, якими вони помітно відрізняються від інших мохоподібних, зокрема від зелених мохів. Із спорів сфагнового моху виростає спочатку коротка нитчаста протонема, яка незабаром розвивається в пластинчасту (таломну) одношарову протонему з багатоклітинними ризоїдами. На таломній протонемі виникають бруньки, з яких розвиваються обліснені стебла, або гаметофори.

Стебла сфагнових мохів галузясті, невисокі, без ризоїдів, ростуть увесь час верхівкою, а знизу відмирають, накопичуючи торф. У верхній частині стебла короткі гілочки зібрані в щільну верхівкову головку. Нижче по стеблу містяться довгі гілочки, які сидять пучками по декілька і розташовані більш-менш горизонтально, поверхами. Найнижчі гілочки звішуються вниз уздовж стебла.

Внутрішня будова стебла сфагнуму відносно проста. У центрі його міститься серцевина, що складається з досить великих тонкостінних парен-

хімних клітин. Її сточує кілька шарів вузьких видовжених прозенхімних клітин з потовщеними стінками, здебільшого забарвленими в бурий або червоний колір. Це є так званий деревний циліндр. Зовні від циліндра розташований багат шаровий епідерміс, який у сфагнів часто називається ще водоносною корою. Він складений з досить великих прозорих і порожніх (тобто мертвих) клітин без протопластів. У стінках цих клітин є отвори (пори), а в деяких видів стінки ще мають характерні спіральні і кільчасті потовщення. Клітини епідермісу («кори») завжди наповнені водою і розчиненими в ній поживними речовинами. Вони фактично виконують функцію провідної тканини. Характерно, що у водяних сфагнів епідерміс менш розвинений, ніж у наземних.

Листки сфагнових мохів складаються з одного шару клітин і, на відміну від зелених мохів, не мають середньої жилки. Проте клітини сформованих листків моху не однакові; спостерігається явище так званого диморфізму клітин. Одні з них живі, вузькі, довгі, ніби червоподібні, наповнені хлорофіловими зернами; це асимілюючі хлорофілоносні клітини. Вони затиснуті між широкими більш або менш ромбовидними клітинами, які позбавлені хлоропластів і є мертвими; це водоносні клітини. Їх оболонки здебільшого мають спіральні та кільчасті потовщення і продірявлені порами, кількість яких у різних видів мохів різна. Оболонки водоносних клітин листка і стебла здатні вбирати воду і розчинені в ній поживні речовини. Ця властивість, а також наявність в оболонках пор забезпечує сфагнуму швидке всисання води і накопичення її. Установлено, що сфагнуми можуть вбирати і накопичувати води в 20—30 раз більше від своєї ваги.

Органи статевого розмноження сфагнових мохів — антеридії і архегонії — містяться на одній рослині (двостатевий гаметофіт) або на різних рослинах (одностатевий гаметофіт). Вони виникають звичайно на коротких бічних гілочках, що містяться біля самої верхівки стебла. Але антеридії і архегонії ніколи не утворюються на одній гілочці. Гілочки, на яких містяться антеридії, трохи товщі від вегетативних гілочок; листки їх інтенсивно забарвлені в жовтуватий або буруватий колір.

Спорофіт, що виникає з заплідненої яйцеклітини, складається з майже сидячої кулястої коробочки, що тримається на товстій гаусторії. Після запліднення гілочка, на якій міститься архегонія, витягується і виносить на собі коробочку. Отже, коробочка має несправжню ніжку, яка називається *псевдоподієм*. У середині коробочки є колонка, яка не доходить до її верхівки. Зверху над колонкою міститься куполоподібний споровий мішок, в якому утворюються багато спор округло-тетраедричної форми. В епідермісі коробочки до повного її досягання є хлоропласти і недорозвинені (нефункціонуючі) продиhi з замикаючими клітинами, без хлорофілу. Зверху коробочки є кришечка, а також кільце; перистома немає.

У складі порядку сфагнових мохів є тільки одна родина сфагнові (*Sphagnaceae*) з одним родом сфагнум (*Sphagnum*), що налічує близько 350 видів, поширених майже в усіх частинах світу, особливо в північній півкулі. Ростуть сфагнові мохи переважно на так званих верхових, або сфагнових, болотах, у заболочених лісах, переважно хвойних, а також високо в горах. Поселяючись і поширюючись у лісах, вони разом з зеленими мохами сприяють їх заболоченню, особливо в тайзі; заболочування тундри також відбувається за їх участю. В СРСР сфагнові мохи найбільш поширені в середній і північній частинах лісової зони Європейської частини СРСР, у лісотундрі і тундрі, тайзі Сибіру і Далекого Сходу, на Кавказі. На Україні вони поширені на Поліссі і в Карпатах, де ростуть у хвойних лісах, на торфових (верхових) болотах і в субальпійському поясі серед скель та на вогіх гірських луках. По долинах річок, особливо по болотах борових трас, сфагнові мохи заходять далеко на південь УРСР у степову



Рис. 77. Сфагнові мохи.

1 — протонема з молодого рослиною; 2 — верхня частина моху з спорогонієм; 3 — архегоній; 4 — гілочка з антеридіями; 5 — антеридій; 6 — спорогоній у розриві; 7 — спорогоній збоку.

зону. У заболочених хвойних (соснових) лісах Полісся поширені такі види, як *Sphagnum acutifolium*, *S. compactum*. На мохових сфагнових болотах ростуть *S. cuspidatum*, *S. recurvum*, *S. fuscum* і ін. На низових болотах у вільшниках трапляються: *S. obtusum*, *S. fimbriatum* і ін. (рис. 77).

У районах поширення сфагнових боліт ці мохи відіграють важливу роль в утворенні ландшафту і мають велике практичне значення. Сфагнові торфовища, особливо верхових боліт, мало мінералізовані (вміст золи становить 1—6%) і торф дуже калорійний. Брикетований торф з цих боліт широко використовується як паливо в побуті і промисловості. На торфовому паливі працюють теплові електростанції. Висушений сфагновий мох використовують у сільському господарстві як підстилку для тварин.

ПОХОДЖЕННЯ І ЕВОЛЮЦІЯ МОХОПОДІБНИХ

Питання про походження мохоподібних, про зв'язки їх з іншими групами рослин і про шляхи їх еволюції розглядаються здебільшого в зв'язку з розв'язанням більш загальної проблеми про походження і шляхи еволюції вищих рослин. При вивченні походження мохоподібних найбільший інтерес являє з'ясування таких моментів; коли вони з'явились на Землі, від яких рослин походять і як розвивалися. Найдавніші викопні рештки мохоподібних, що згодом віднесені до печіночників, відомі, як зазначає А. М. Криштофович, з карбону. Більш вірогідні рештки печіночників (*Hepaticites*) знайдені у верхньому карбоні в Англії і в пізніших відкладах аж до крейди в багатьох країнах світу. Листяні мохи, які палеоботаніки називають *Muscites*, також знайдені були вперше у верхньому карбоні у Франції. Згодом ряд нових родів і видів листостеблових мохів, віднесених до порядків *Bryales* і *Protosphagnales*, було виявлено і описано в нижньо- і верхньопермських відкладах в СРСР. Але оскільки в карбоні і в пермі мохи були вже представлені досить спеціалізованими формами, можна припустити, що вони виникли в більш ранні періоди палеозою.

Щодо питання про те, від яких рослин беруть початок мохоподібні і які їх зв'язки з папоротеподібними, є різні, часом протилежні, міркування. Основні погляди зводяться до таких трьох точок зору:

1. Мохоподібні виникли від водоростей і становлять проміжну групу між водоростями та папоротеподібними (Боуер, Веттштейн, Кемпбел, Сміт і ін.). Ця точка зору довгий час була панівною. Вважали, зокрема, що встановлений на основі вчення Гофмейстера про гомології морфологічний ряд архегоніат є еволюційним, філогенетичним. Більшість ботаніків додержувались того погляду, що еволюція вищих рослин у зв'язку з виходом їх на сушу йшла по шляху неухильної редукції гаметофіта і прогресивного розвитку спорофіта, який краще пристосований до умов життя на суші. Звідси зроблено було формально-логічний висновок, що спорофіт папоротеподібних виник і розвинувся з спорогонія мохоподібних. Кемпбел, а пізніше і Сміт, продовжують розвивати погляд про походження папоротеподібних від мохоподібних. Вони вважають, що вихідною групою мохоподібних, яка дала початок папоротеподібним, а через них і всім іншим групам вищих рослин, є антоцеротові, зокрема антоцерос. Вважали, що його своєрідно збудований спорангій внаслідок ряду перетворень дав початок спорангію псилофітів. Проте всі ці здогадки, хоч і привабливі, але мало правдоподібні.

2. Мохоподібні виникли від псилофітів внаслідок редукції спорофіта і перетворення його в спорогоній (Козо-Полянський, Тахтаджян, Гаскел). Вони походять не безпосередньо від водоростей, а, як і інші папоротеподібні, розвинулися з псилофітів. Б. М. Козо-Полянський у своїй праці «Філема рослинного світу» (1949) виводить від псилофітів різні групи як мохоподібних, так і папоротеподібних. Незалежно від нього до аналогічних висновків прийшов і А. Л. Тахтаджян (1950). У геохронологічному родоводі вищих рослин він розглядає мохоподібні як прямі нащадки псилофітів, зокрема, підкреслює велику схожість у будові спорангія (наявність колонки) деяких псилофітів (*Horneophyton*, *Sporogonites*) з спорангіями таких мохів, як сфагнові, андрееві і антоцеротові.

Полемізуючи з Тахтаджяном, київський бріолог Д. К. Зеров підкреслював, що безплідна колонка властива далеко не всім мохоподібним (її не мають більшість печіночників і більшість описаних родів псилофітів.) Крім того, наявність її в спороносному органі він не вважав доказом спорідненості між окремими групами рослинного світу. Колонка могла розвинутись у різних груп незалежно.

Погляди англійського бріолога Г. Гаскела, висловлені ним у 1949 р., також зводяться до думки про виникнення мохів від псилофітів. Він припускає, що мохи в результаті конкуренції з папоротеподібними повинні були згодом повернутися до водного середовища. Але, по-перше, Гаскел не враховує того, що більшість мохоподібних є наземними рослинами; по-друге, будова водяних форм (вторинних) не простіша від будови багатьох наземних мохів.

3. Мохоподібні і папоротеподібні — дві паралельні гілки розвитку, які виникли від спільних водоростеподібних предків з багатоклітинними гаметангіями і різними типами чергування поколінь (Мейер, Ціммерман, Зеров). За поглядами цих учених, у процесі дивергенції в мохоподібних еволюціонував гаметофіт, у папоротеподібних — спорофіт. Мохоподібні не дали початку ніяким більш високоорганізованим групам рослин. Папоротеподібні виявилися більш життєвими; з них розвинулися згодом голонасінні і покритонасінні. Ця точка зору є найбільш прийнятною.

Значний інтерес являє також складне питання про шляхи і напрямки еволюційного розвитку в межах відділу мохоподібних. Це питання вирішують по-різному. Основні погляди тут можна звести до двох точок зору.

За першою, давнішою точкою зору, печіночники з їх простішою будовою гаметофіта і спорофіта є більш примітивною групою мохоподібних.

Цю думку раніше поділяла більшість ботаніків; у наші часи — такі відомі знавці мохоподібних, як К. І. Мейер (Москва) і Д. К. Зеров (Київ). Щоб довести, що печіночники порівняно з листяними мохами примітивніші, Зеров посилається на дані їх морфологічної будови, географічне їх поширення, екологію й ін. Він вважав, що неупереджене порівняння класів мохів і печіночників свідчить про те, що мохи як за будовою вегетативних органів, так і органів розмноження є групою більш високоорганізованою і здебільшого краще пристосованою до наземних умов існування. Мохи порівняно з печіночками характеризуються складнішою гістологічною будовою стебла, листків, особливо спорогона. Всі ці дані свідчать, що найпримітивніші сланеві форми печіночників найближче стоять до їх водоростеподібних предків. Від простіших сланевих форм розвинулися сланеві форми складнішої будови, серед яких найбільш розвиненими є маршанцієві. Серед класу мохів більш примітивні андрееві і сфагнові, а більш високо розвинені — зелені мохи. Перші філогенетично зв'язані з вертикальними листостебловими юнгерманцієвими.

Протилежну точку зору щодо положення печіночників у системі мохоподібних розвивав на межі ХХ ст. відомий австрійський ботанік Веттштейн. Пізніше аналогічні погляди висловили англійські біологи-гепатикологи Фердори і Еванс та радянські ботаніки Козо-Полянський і Тахтаджян. На думку Р. Веттштейна, печіночники є не вихідною групою мохоподібних, а похідною, редукованою, що виникла з листяних мохів. Таке припущення впливає з загальної концепції Веттштейна про хід еволюції архегоніат, в яких гаметофіт в умовах наземного існування зазнає редукції. Тому печіночники він розглядає як групу з вторинно редукованим (а не первинно простим) гаметофітом. У класі мохів примітивнішими Веттштейн вважав справжні листяні мохи. Від них виводяться сфагнові і андрееві мохи. Ф. Фердори, А. Еванс і деякі інші зарубіжні вчені також схилилися до погляду, що найпростіші сланеві форми печіночників виникли внаслідок редукції листостеблових форм. Б. М. Козо-Полянський і А. Л. Тахтаджян вважають, як було вже зазначено, що мохоподібні є прямими нащадками псилофітів. Вони визнають деякий прогресивний характер еволюції гаметофіта і спорофіта мохів, але печіночники розглядають як групу редуковану. Однак Зеров не погодився з їх висновками. Він вважав, що клас печіночників є примітивнішим від класу мохів і що еволюція в класі печіночників йшла, з одного боку, від простих таломних форм до складніших таломних, а з другого — до листостеблових форм. Отже, цікаве і складне питання про шляхи і напрямки еволюції окремих груп мохоподібних у межах цього відділу лишається неясним і спірним.

ВІДДІЛ ПАПОРОТЕПОДІБНІ (*Pteridophyta*)

Папоротеподібні, як і мохоподібні, характеризуються зміною або чергуванням поколінь чи ядерних фаз, але домінуючим у циклі їх розвитку є спорофіт. Гаметофіт, або заросток, папоротеподібних є статеве покоління (гаплоїд), що розвивається із спори при її проростанні. Як і в мохів, із спори виникає спочатку коротка нитка (протонема), яка швидко розростається, перетворюючись у просто збудоване пластинчасте або бульбовидне тіло, що несе антеридії і архегонії звичайної будови. Цей є заросток, або гаметофіт, рівноспорових папоротеподібних. Він буває надземний або підземний. У різноспорових форм гаметофіти дуже редуковані, різностатеві; їх вегетативне тіло зведене всього до однієї або кількох клітин, причому з мікроспори виникає чоловічий гаметофіт з антеридіями, а з макроспори — жіночий з архегоніями.

Нестатеве покоління, або спорофіт (диплоїд), являє собою здебільшого добре розвинене вегетативне гіло з коренем, стеблом і листком (крім викопних псилофітів і сучасних псилофітів, у яких немає коренів і справжніх листків).

Анатомічна будова спорофіта папоротеподібних значно складніша, ніж мохоподібних. Уперше з'являються справжні судинно-волокнисті пучки, здебільшого замкнуті, концентричні, з ксилемою всередині і флоемою навколо неї, рідше вони колатеральні. Ксилема побудована з трахеїд, дуже рідко з трахей; флоема — з ситовидних трубок. Є також механічні елементи. Увесь цей комплекс провідних тканин являє собою центральний циліндр, або стелу. Стела оточена тканиною корою паренхіми (корою), яка зовні покрита епідермісом. Будова і еволюція стели має істотне філогенетичне значення і є важливою систематичною ознакою. Філогенетичний розвиток стели йшов від найпростішого типу протостели, або первісної стели, до найскладнішого і найдосконалішого типу еустели, або справжньої стели, властивої вже насінним рослинам.

Спорофіт папоротеподібних, на відміну від спорогонія мохоподібних, є цілком самостійною рослиною; він росте верхівковою клітиною, рідше конусом наростання, складеним з первісної меристеми. Будова спорофіта, особливо будова і форма листків, дуже різноманітна в різних систематичних груп папоротеподібних, зокрема в папоротей.

Спороангії папоротеподібних дуже різноманітні за формою і зовнішньою будовою, але їх внутрішня будова залишається більш або менш однак. Зверху спорангій покритий оболонкою (тонкостінною одношаровою або в примітивніших форм товстостінною), потім іде вистилаючий шар, або *манетум* (його клітини йдуть на живлення материнських клітин спор), а всередині міститься тканина археспорія, з клітин якого розвиваються спори. З кожної клітини археспорія внаслідок повторного поділу (перший поділ є редуційним) утворюється тетрада нових клітин, які й перетворюються в спори. Спори одноклітинні, покриті двома оболонками: зовнішньою — *екзиною* і внутрішньою — *інтиною*. Спори однакові за розміром (у рівноспорових форм або різні (в різноспорових).

Папоротеподібні є дуже цікавими з філогенетичного боку насамперед тому, що найпримітивніші серед них — псилофіти — були першими наземними вищими рослинами, від яких виникли і розвинулись інші групи вищих рослин: псилоотовидні, плауновидні, хвощевидні (клинолисті) і папоротевидні. Усі ці групи вищих архегоніатних рослин хоч і дуже різноманітні за зовнішньою будовою, проте походять, як свідчать палеоботанічні і порівняльно-морфологічні дані, від спільних предків — псилофітів — і мають ряд спільних між собою рис щодо структури статевих органів, циклу розвитку, розмноження й ін. Ці важливі об'єднуючі риси і спільність походження дають підставу розглядати всі ці групи рослин як окремі класи одного відділу папоротеподібних. А відносити кожний клас до рангу відділу або типу, як це роблять деякі автори, немає достатніх підстав. Тому відділ папоротеподібних (*Pteridophyta*) у цьому підручнику поділено на такі класи: 1. Псилофітовидні (*Psilophytopsida*), 2. Псилоотовидні (*Psilotopsida*), 3. Плауновидні (*Lycopsidea*), 4. Клинолисті, або хвощевидні (*Sphenopsida*, *Equisetinae*), 5. Папоротевидні (*Pteropsida*).

КЛАС ПСИЛОФІТОВИДНІ (*Psilophytopsida*, *Psilophytinae*)

Дуже давні і своєрідні вимерлі рослини, що жили в силурі — девоні, були поширені майже по всій земній кулі. Це були невеликі трав'янисті або дерев'янисті рослини, досить примітивної (для вищих рослин) будови, без чіткої диференціації тіла на корінь, стебло і листки. Тіло їх являло

собою безлистий (або іноді покритий первісними листками-філоїдами¹) циліндричний осьовий орган, здебільшого дихотомічно розгалужений у верхній частині, з спорангіями на кінцях. Такий орган дістав назву *телома*. Оскільки псилофіти не мали ще коренів, їх функцію виконували ризоїди. Функцію листків у деяких форм виконували лусковидні або шиповидні вирости-філоїди. Спорангії, що містилися на кінцях теломів (термінально), також мали досить примітивну будову. Вони були товстостінні, порівняно великі, без спеціальних пристосувань для розкривання. Спори однакової величини (ізоспори) розвивалися в тетрадах, гаметофіт невідомий.

Псилофіти були одними з перших рослин, що вийшли на сушу. Тому їх часто називають піонерами або первістками суші. Доказом їх наземного існування є наявність численних продихів в епідермісі теломів. Провідна система була в них слабо розвинена і являла собою типову протостелу. Ксилема складалася з кільчастих, або, рідше, спіральних трахеїд. Камбію і механічних тканин не було. Псилофіти росли навколо водойм, на болотах і мілководдях, утворюючи часом значні зарості.

Псилофітам до останнього часу надавали великого філогенетичного значення насамперед тому, що їх розглядали як вихідну групу, з якої згодом у процесі довгої еволюції виникли складніші і спеціалізовані групи вищих рослин: плауновидні, хвощевидні, папоротевидні, а за деякими даними навіть і мохоподібні.

Уперше псилофіти були відкриті Даусоном у Канаді в 1859 р. Знайдені рослини було описано під назвою *Psilophyton princeps*, що означає *псилофіт перший*, або *головний*. Але ці рослини були такі своєрідні і не схожі на відомі вже в науці форми, що відкриття це було сприйнято з недовір'ям і через деякий час про нього майже забули. Вдруге псилофіти були відкриті випадково під час розкопок у Шотландії в 1913 р. Рослини знайдено у вигляді добре збережених скам'янілостей у шарах рогового каміння, вік якого датується середнім девоном. Рослини знайдено у вертикальному положенні, тобто так, як вони росли. Знайдені рослини докладно дослідили вчені Кідстон і Ланг і віднесли їх до трьох родів: ринія, хорнеа і астероксилон. Згодом з'ясувалося, що ці роди мають багато спільних рис з відкритим раніше родом *Psilophyton*, тому були об'єднані в клас *Psilophytineae*. Тепер відомо близько 20 видів псилофітів, що належать до 9 родин. Краще і повніше вивчено представників зазначених вище чотирьох родів (рис. 78).

З роду *псилофітон* (*Psilophyton*) найкраще вивчений вид *P. princeps*, який було вперше описано як викопний з середнього девону Канади. Тепер він відомий з девонських відкладів Європи, Сибіру, Східної Азії (Китай) і Північної Америки. Це рослина з горизонтальним повзучим кореневищем і численними ризоїдами та надземним дихотомічно розгалуженим стеблом (теломом) до 1 м заввишки, покритим шипами. Цікаво, що кінці теломів були равликоподібно закручені, як молоді листки (вайї) в папоротей. Окремі загнуті донизу галузки несли овальні спорангії, що були чіткіше відмежовані від телом, ніж в інших родів псилофітів.

Рід *ринія* (*Rhynia*) представлений двома видами, з яких *ринія велика* (*R. major*) являла собою рослину до 50 см заввишки і до 5 мм у діаметрі з підземними і надземними дихотомічно розгалуженими гонами (теломами), що несли в кінцях довгасто-циліндричні спорангії до 1 см завдовжки. Простий зовнішній будові ринії відповідала досить проста внутрішня будова, а саме: в центрі телом була примітивної будови стела (центральный провід-

¹ Філоїди є енаціями, тобто виростами на теломі, без жилок або з однією жилкою, що не галузиться; провідний пучок біля основи філоїда не проникає ще всередину органа.

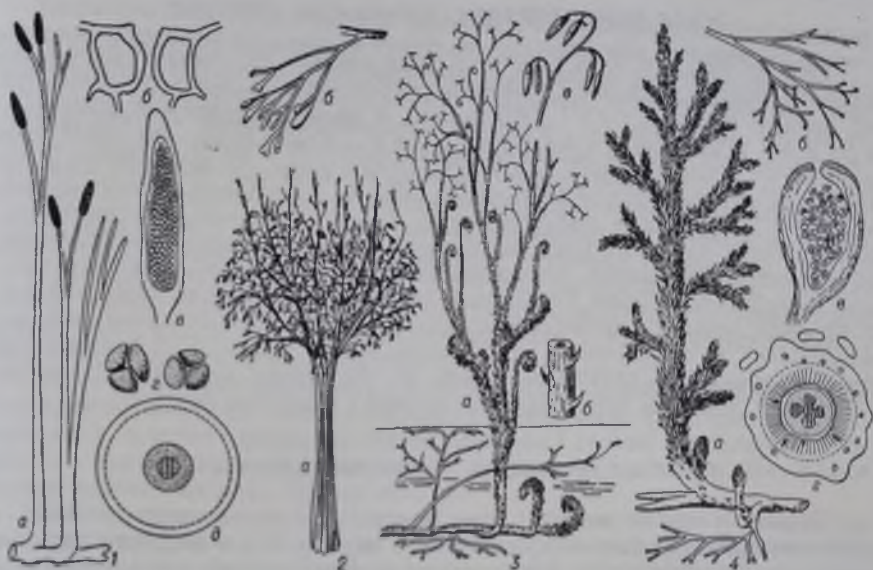


Рис. 78. Псилофіти:

1 — *Rhynia major*: а — загальний вигляд; б — предик; в — спорогоній у розрізі; г — тетради спор; д — телом у розрізі; 2 — *Pseudosporogonius erigerii*: а — загальний вигляд; б — спорофілії; в — спорогоній у розрізі; 3 — *Asteroxylon elberfeldense*: а — загальний вигляд; б — частина стебла; в — спорофілії; г — спорогоній у розрізі; д — розріз телом у вигляді актиностелею в центрі.

ний пучок з ксилеми, оточений флоемою), потім кора і епідерміс. Ксилема складається з самих кільчастих трахеїд, флоема — з 4—5 рядів видовжених тонкостінних клітин з косими кінцевими стінками. Кора порівняно товста, з тоншою зовнішньою і товщою внутрішньою частинами. Епідерміс одношаровий, з кутикулою і продихами.

Таку внутрішню і зовнішню будову мав і близький рід *хорнеа* (*Hornea*, або *Horneophyton*) з єдиним видом *H. lignieri*. Хорнеа росла разом з ринією по болотах і торфовищах, утворюючи часом значні зарості. Характерним для хорнеа є здутість і ніби почленованість на сегменти підземного телом і відсутність в епідермісі продихів. Спорангії були дрібніші, ніж у ринії; спороносна порожнина подібно до спорогона сфагнума мала куполовидну форму. У ній була центральна колонка, що не досягала її верхівки.

Рослини з роду *астероксилон* (*Asteroxylon*) відрізнялися від попередніх двох родів більшими розмірами і трохи складнішою будовою. Зокрема, *A. mackiei* мав прямі надземні гони до 1 м заввишки і до 10 мм завтовшки, що виходили з горизонтального повзучого «кореневища», але не мав ризоїдів. Справжніх коренів також не було. Усі гони були густо покриті дрібними шиповидними листками-філоїдами. Центр стебла, або гону, був зайнятий стелю, усередині якої містилась ксилема. На поперечному розрізі ксилема мала форму багатопроменевої зірки, звідки й виникла назва роду астероксилон, бо слово *Astes* (латинізоване грецьке) означає зірка. Ксилема складалася з кільчастих і спіральних трахеїд. Між променями ксилеми містилась у вигляді чохла флоема. Далі йшла кора та епідерміс з продихами.