

582
Л 88

О. Л. ЛИПА, І. А. ДОБРОВОЛЬСЬКИЙ

БОТАНІКА

СИСТЕМАТИКА НИЖЧИХ І ВИЩИХ РОСЛИН



581.9
Л 88
УДК 582(075.8)

Ботаника. Систематика низших и высших растений.
Лыпа А. Л., Добровольский И. А. Издательское объединение «Вища школа», 1975, 400 с. (на украинском языке).

В книге освещаются общие вопросы систематики растений (дается понятие о низших и высших растениях, систематических единицах и номенклатуре, о виде и роли растений в природе и жизни человека), приводятся сведения из истории систематики растений и др. Дается краткая характеристика основных этапов развития растительного мира. Помещен указатель латинских и украинских названий растений. Учебник предназначен для студентов биологических специальностей университетов и педагогических институтов. Им могут пользоваться также студенты сельскохозяйственных вузов, учителя средних школ.

Редакція літератури з біології і географії.
Зав. редакцією Ю. Ф. Кір'яков

Видавниче об'єднання «Вища школа», 1975.

Передмова

З розвитком народного господарства, науки й культури в нашій країні на сучасному етапі передбачається дальше широке розгортання фундаментальних теоретичних досліджень у різних галузях науки, зокрема в біології. Систематика рослин, що належить до класичних біологічних наук, узагальнює дані суміжних ботанічних наук і є, по суті, філософією ботаніки. Її вивчення має сприяти формуванню в студентів діалектико-матеріалістичного світогляду. Систематика дає конкретне уявлення про різноманітність рослинного світу, його походження, еволюційний розвиток, поширення на земній кулі, про роль і значення в житті людини.

У книзі розглянуто завдання систематики рослин в галузі теорії й практики, методи, якими вона користується, подано коротку історію її з давніх часів до наших днів, зроблено критичний огляд сучасних систем рослинного світу радянських і зарубіжних вчених, розглянуто систематичні, або таксономічні, одиниці. Поняття про вид як про основну систематичну категорію подано в історичному плані. У періодизацію історії систематики рослин введено період утилітарної систематики.

Приділено увагу екології різних груп рослин, їх філогенії, географічному поширенню, значенню в природі й житті людини.

Латинські назви систематичних одиниць, або таксонів (відділів, класів, порядків, родин і їх підрозділів), подано відповідно до сучасних міжнародних правил ботанічної номенклатури. Так, для таксону «відділ» скрізь, де можливо, дано закінчення *phyta* (*Muxophyta* – слизовики, *Bryophyta* – мохоподібні, *Pteridophyta* – папоротеподібні), для класу – *opsida* (*Lycopsida* – плауновидні), для порядку – *ales* (*Lycopodiales* – плауни), для родини – *aceae* (*Lycosoodiaceae* – плаунові). Відповідно і в українських назвах таксонів, де можливо, закінчення зведено в певну систему. Так, для відділу прийнято закінчення подібні (папоротеподібні), для класу – видні (хвощевидні, папоротеvidні).

Порядки і родини названо сучасними латинськими назвами, старіші назви взято в дужки. Нові назви порядків і родин походять, як правило, від назв роду за сучасними правилами номенклатури. Так, стару назву порядку макоцвітих – *Rhoeadales* замінено новішою – *Papaverales*, порядку бобовоцвітих – *Leguminosales* – *Fabales*, складноцвіті – *Compositae* дістали назву – *Asterales*, злакоцвіті – *Graminales* названо *Poales*, пальмодвіті – *Palmales* – *Areciales*, зонтиконвіті – *Umbelliflorae* названо *Apiales* та ін.

Фактичний матеріал про нижчі і вищі рослини розміщено переважно за системою Енглера (12-те видання). Ця філогенетична система є найновішою, найповнішою і найбільш визнаною.

Матеріал про нижчі рослини підготував І. А. Добровольський (Криворізький педагогічний інститут), про вищі рослини – О. Л. Липа (Київський університет).

Автори будуть вдячні за критичні зауваження і побажання, які просять надсилати: І. А. Добровольському – м. Кривий Ріг Дніпропетровської обл., Сонмістечко, 98 квартал, педінститут, кафедра ботаніки; О. Л. Липі – м. Київ, вул. Володимирська, 64, університет, кафедра систематики вищих рослин.

ВСТУП

Систематика рослин, її зміст, сучасні завдання, зв'язок з іншими дисциплінами і практикою

Систематика рослин є однією з найстаріших галузей ботаніки. Протягом тривалого часу вона розвивалася переважно як описова морфологічна наука, що ставила своїм головним завданням опис усіх рослин земної кулі і їх класифікацію на морфологічній основі. Але в післядарвінівський період виникла потреба в створенні такої класифікації рослин, яка б відображала історичний, тобто еволюційний, хід розвитку рослинного світу. Виявилося, що для створення такої еволюційної, або філогенетичної, системи рослинного світу даних однієї лише морфології не досить. У такій системі повинні знайти своє відображення споріднені (філогенетичні) зв'язки між окремими систематичними групами рослин, що перебувають на різних ступенях еволюційного розвитку. Для побудови філогенетичної класифікації (системи) рослин, крім морфології, почали ширше залучати також дані палеоботаніки, ботанічної географії, цитології і ембріології, біохімії рослин, генетики й ін. Швидкий розвиток цих ботанічних наук, як і інших суміжних природничих дисциплін (фізики, хімії, історичної геології, палеогеографії, палеокліматології й ін.), сприяв розширенню і поглибленню завдань систематики. Тому сучасна систематика рослин є, по суті, синтетичною ботанічною наукою, яка узагальнює всі знання про рослинний світ, закономірності його розвитку і становлення. Її нерідко називають вінцем ботаніки або навіть філософією ботаніки і, очевидно, не безпідставно. Адже властивий тій або іншій епосі філософський світогляд, безперечно, впливав і на побудову системи природи, зокрема системи рослинного світу.

Сучасна систематика рослин є еволюційною, філогенетичною. В СРСР питання філогенії вирішуються з позицій діалектичного матеріалізму. Основним завданням сучасної філогенетичної систематики рослин є побудова такої системи, яка допомогла б з'ясувати шляхи еволюції рослинного світу і водночас установити споріднені зв'язки між окремими систематичними групами (таксонами) рослин як сучасних, так і викопних. Але побудова такої філогенетичної системи рослинного світу – справа дуже важка і складна. Не вистачає достатніх даних про шляхи і напрями мікро- і макроеволюції багатьох таксонів (різних рангів), як нижчих, так і вищих рослин і рослинного світу в цілому. Ось чому більш як вікові зусилля ботаніків-систематиків багатьох країн світу ще й досі не привели до створення такої всеохоплюючої системи, яка стала б загальноновизнаною. Крім того, відомості про флори минулих геологічних часів неповні, недостатньо вивчено тропічні флори, ще не зовсім досконалі методи досліджень. А сам еволюційний процес складний і багатогранний. Отже, створення загальної всеохоплюючої філогенетичної системи рослинного світу, як і розробка питань макроеволюції і макрофілогенії вищих таксонів (родин, порядків, класів тощо) на основі найновіших даних палеоботаніки, порівняльної морфології, екології, біохімії, цитогенетики, географії рослин тощо, є одним з важливих завдань сучасної систематики. Але, звичайно, успішна розробка зазначених питань можлива лише внаслідок докладнішого вивчення процесів еволюції в межах нижчих таксонів, зокрема в межах виду і його підрозділів. Вивченням процесів видоутворення і внутрішньовидової диференціації займається експериментальна систематика, або біо-систематика чи диференціальна систематика, яка тепер швидко розвивається і має важливе теоретичне і практичне значення. Адже становлення виду в природі є одним з важливих ланцюгів процесу еволюції. З'ясування механізмів і закономірностей видоутворення – основне завдання біо-систематики. Найнадійнішим способом пізнання закономірностей становлення видів і дрібніших за вид одиниць є вивчення їх

безпосередньо в природі і в умовах експерименту. Базою для розгортання широких експериментальних досліджень у цьому напрямку повинні стати насамперед ботанічні сади, стаціонари й інші дослідні заклади ботанічного профілю.

Нерозв'язаними або недостатньо вивченими є проблема первісності живих організмів (автотрофи чи гетеротрофи), життєвих форм (трави чи дерева), питання про походження і еволюцію різних груп водоростей, грибів і вищих рослин. Систематика рослин нині посилено збагачується новими ідеями й відкриттями, новими методами, удосконаленими і оновленими раніше застосовуваними методами, які допоможуть вирішити ряд спірних чи нез'ясованих питань. Все ширше застосовується в опрацюванні матеріалів математичний метод у різних його проявах – статистичному, теорії множин і теорії інформації, кібернетичній техніці тощо. Прогнозування й моделювання, комп'ютери також привертають увагу ботаніків – систематиків і філогенетиків.

Загалом далі посилення і поглиблення теоретичних досліджень та експериментальних робіт у всіх галузях морфолого-систематичного циклу (філогенія, експериментальна морфологія і систематика, екологія, флорогенетика, палеоботаніка та ін.), особливо проведення тривалих систематичних комплексних робіт, допоможе швидше розв'язати ряд вузлових проблемних питань ботаніки, зокрема систематики, і сприятиме дальшому прогресу ботанічної науки в СРСР.

Поряд з роботою над теоретичними, проблемними питаннями систематики і далі докладним і диференційованим вивченням флори та рослинності СРСР і окремих республік та областей радянські ботаніки – систематики і флористи розв'язують ряд практичних завдань, важливих для народного господарства, зокрема для сільського і лісового, для зеленого будівництва та ін. Найголовніші з цих завдань, у розв'язанні яких поряд з агрономами, лісівниками та іншими фахівцями сільського господарства зможуть і повинні взяти активну участь ботаніки, студенти – біологи і вчителі біології, обізнані з рослинами (їх систематикою, екологією, біологією, географічним поширенням, господарською цінністю), такі:

всебічна допомога сільськогосподарському виробництву (колгоспам, радгоспам, виробничим управлінням і іншим земельним органам) в справі підвищення врожайності всіх сільськогосподарських культур і продуктивності громадського тваринництва. Форми допомоги можуть бути різні: участь у складанні поточних і перспективних планів розвитку народного господарства, вивчення, узагальнення та широке впровадження в практику передового досвіду і передових методів праці, впровадження нових, більш продуктивних рослин, впровадження нової техніки і комплексної механізації, нових агротехнічних методів і прийомів обробки ґрунту, більш прогресивних сівозмін тощо;

розробка дійових заходів для корінного поліпшення лук, пасовищ, сіножатей та інших кормових угідь як кормової бази тваринництва. Для цього насамперед треба ознайомитись на місці з станом толок, лук і інших кормових угідь колгоспу або радгоспу, дослідити їх флору і рослинність, з'ясувати їх продуктивність і накреслити й здійснити заходи для корінного поліпшення їх;

створення стійких, довговічних і продуктивних полезахисних і садових смуг навколо полів, плодових садів, шляхів, тваринницьких ферм, селищ, шкіл, лікарень та ін. Тут допомога біолога-ботаніка полягатиме в доборі асортименту рослин відповідно до місцевих умов, клімату, ґрунту і призначення смуги, у визначенні структури і конструкції смуг, їх напрямку, розмірів, способів догляду тощо;

заліснення і закріплення пісків, ярів, балок, крутосхилів та інших непридатних для польових культур земель; закріплення рослинними засобами берегів водойм (річок і озер, штучних водойм тощо);

збагачення місцевої флори введенням у культуру нових, цінних і продуктивних

рослин із світової флори і флори СРСР: технічних, кормових, харчових, лікарських, ефіроолійних, декоративних, медоносних, вітамінних тощо; вивчення для цього дикорослих рослин;

активна участь у заходах щодо охорони ботанічних пам'яток природи, збереження рідкісних і зникаючих рослин і фітоценозів;

створення нових форм культурних рослин шляхом гібридизації і відбору (селекції) найбільш продуктивних і придатних для місцевих умов рослин; виведення нових і поліпшення існуючих сортів польових, овочевих, технічних, баштанних, декоративних і інших культур;

розробка порайонних деталізованих і диференційованих (відповідно до місцевих та кліматичних умов і призначення) асортиментів декоративних деревних і трав'янистих рослин для озеленення населених місць району, промислових підприємств, шкіл, присадибних ділянок, шляхів і ін.;

дослідження флори бур'янів (систематичний склад, екологія, географічне поширення) і розробка дійових заходів боротьби з ними.

Беручи участь у практичному здійсненні перелічених завдань, студенти сприятимуть піднесенню продуктивності сільськогосподарського виробництва, кращому пізнанню культурної і дикорослої флори, а також збагачуватимуть свої знання і набуватимуть практичних умінь і навичок щодо вирощування сільськогосподарських рослин і догляду за ними.

ЗАГАЛЬНІ ПИТАННЯ З СИСТЕМАТИКИ РОСЛИН

ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ СИСТЕМАТИКИ РОСЛИН

Поняття про нижчі і вищі рослини. Усі рослини поділяють на дві великі групи: нижчі рослини, або сланюваті (Thallophyta), і вищі, або листостеблові (Cormophyta). Хоч такий поділ рослин і не таксономічний, а умовний, проте він зручний, і ним широко користуються. Уперше його запропонував англійський ботанік Роберт Броун у 1827 р.

До нижчих рослин належать водорості, бактерії, слизовики, гриби і лишайники. Тіло цих рослин являє собою одноклітинну чи багатоклітинну слань, або талом, нерозгалужену або дихотомічно галузисту, але не розчленовану на вегетативні органи і позбавлену спеціальної провідної тканини (стели).

До вищих рослин належать мохоподібні (мохи і печіночники), папоротеподібні (псилофіти, псилюти, плауни, хвощі і папороті), голонасінні і покритонасінні. Крім покритонасінних, усі інші групи вищих рослин характеризуються наявністю багатоклітинного жіночого статевого органа, що називається архегонієм. Звідси виникла й спільна назва для цих груп вищих рослин – архегоніати (Archegoniatae).

На відміну від нижчих майже всі вищі рослини (включаючи покритонасінні) мають такі спільні риси: наявність більш або менш добре розвинутих вегетативних органів (стебла, кореня і листків) і спеціальної системи провідних тканин та механічних елементів; правильне ритмічне чергування поколінь (з'являється вперше у деяких груп водоростей); відсутність додаткових пігментів у клітинах.

Систематичні, або таксономічні, одиниці і номенклатура рослин. Систематика, або таксономія, рослин ставить своїм основним завданням їх класифікацію, тобто розміщення в більш або менш близькі однорідні групи на основі їх спорідненості. У системі рослин ці групи розміщуються (класифікуються) в серію підпорядкованих споріднених таксонів, яких сучасна систематика налічує до 25. Основні систематичні одиниці, або таксони, якими оперує нині систематика рослин, такі: відділ (divisio, або phylum) -, відділи поділяються на класи (classis), класи – на п о р я д к и (ordo), порядки – на родини (familia), родини – на р о д и (genus), роди – на в и д и (species). Кожний з цих таксонів можна поділити в разі потреби на дрібніші, проміжні, скориставшись приставкою «під» (sub). Наприклад, підвідділ (subdivisio), підклас (subclassis), підродина (subfamilia), п і д р і д (subgenus) і ін.

У межах роду з численними видами, крім підродів, виділяють ще часом секції (sectio), підсекції (subsectio), а в межах останніх – серії (series) і п і д с е р і ї (subseries). Поліморфні види поділяють нерідко на підвиди (subspecies), різновидності, або в а р і а ц і ї (varietas), і форми (forma). У систематиці рослин проводять не тільки диференціацію, тобто поділ таксономічних одиниць на дрібніші, підлеглі, а й інтеграцію їх, об'єднання. Тому з нижчих категорій, об'єднуючи споріднені й схожі одиниці одного рангу, складають вищі категорії. Так, близькі й схожі між собою за будовою суцвіття і квіток види конюшини (біла, червона, лучна, альпійська, середня, гірська та ін.) об'єднують у вищу категорію – рід конюшина (Trifolium). Між родами також може бути певна спорідненість і схожість. Наприклад, такі близькі й схожі між собою за будовою квітки і плода роди, як конюшина, люцерна (Medicago), буркун, (Melilotus), еспарцет (Onobrychis), астрагал (Astragalus) і ін., об'єднують у більшу систематичну категорію – родину бобових (Fabaceae). За цим самим принципом схожості (і спорідненості) ознак зовнішньої (а часом і внутрішньої) будови родини

об'єднують у порядки, порядки – в класи, класи – у відділи; сукупність усіх відділів становить «царство» рослин (*regnum vegetabile*).

Найвищою (або найбільшою) систематичною категорією в класифікації рослинного світу є відділ; основною (або елементарною) одиницею класифікації є вид.

З часів Ліннея, зокрема після виходу в світ його відомого твору «*Species plantarum*» («Види рослин») (1753), для позначення видів широко застосовується бінарна номенклатура: види почали позначати подвійними латинськими назвами, з яких одна означає належність рослини до роду, друга – до виду. Наприклад, конюшина лучна дістала назву *Trifolium pratense*; перша назва (іменник) свідчить про те, що ця рослина належить до роду *Trifolium*, а друга (прикметник) є видовою її назвою.

До введення Ліннеєм бінарної номенклатури назви рослин були описовими і дуже громіздкими; вони складалися іноді з 5–10 і більше прикметників. Наприклад, фіалка запашна, яка називається тепер *Viola odorata* L., мала назву *Viola martia, florum simplicium odora*, тобто «фіалка березнева з простими запашними квітками».

Після видової назви рослин ставиться скорочене прізвище автора, який перший описав цей вид. Прізвища відомих у науці ботаніків скорочуються звичайно до однієї – трьох букв, наприклад: Bess. – Бессер (Besser), Bge. – Бунге (Bunge), Boiss. – Буассье (Boissier), DC – Декандоль (De Candolle), Hook. – Гукер (Hooker), Juss. – Жюссье (Jussieu), Kom. – Комаров, Led. – Ледебур (Ledebour), L. – Лінней (Linnaeus), Max. – Максимович, Pall. – Паллас (Pallas), Schmalh. – Шмальгаузен, Stev. – Стевен, Tourn. – Турнефор (Tournefort), Trin. – Триніус (Trinius), Willd. – Вільденов (Willdenow) і т. д.

У навчальній літературі прізвища автора після латинської назви рослини звичайно не ставлять, але в спеціальних наукових працях це правило є обов'язковим. Взагалі латинська номенклатура в систематиці рослин (як і в інших суміжних біологічних науках) є загальноживаною в усіх країнах світу; вона є точною, досить зручною і традиційною. Не можна недооцінювати і практичного значення цієї традиції. Адже латинська мова є широко вживаною також у медицині, зокрема в лікарській рецептурі, фармакогнозії, фармакопеї та ін.

Назви багатьох алкалоїдів, глікозидів, сапонінів, ефірних і жирних олій рослинного походження є здебільшого похідними від латинських назв рослин – родових або видових, наприклад алкалоїди: атропін від назви *Atropa*, анабазин – від *Anabasis*, берберин – від *Berberis*, коніїн від *Conium*, кофеїн – від *Coffea*, нікотин – від *Nicotiana*, папаверин – від *Papaver*, стрихнін – від *Strychnos*; глікозиди: адонідин – від *Adonis*, амігдалін – від *Amygdalus*, дигіталін – від *Digitalis*, конваліарин і конваліямарин – від *Convallaria* і т. д.; ефірні і жирні олії: назва арахісової олії походить від назви рослини *Arachis*, бігарадієвої олії – від *Citrus bigaradia*, еугенолу – від *Eugenia*, лавандової олії – від *Lavandula*, оливкової олії – від *Olea*, рицинової олії – від *Ricinus* і т. д. Ці приклади свідчать про те, що застосування латинської номенклатури в систематиці не тільки зумовлене міркуваннями традиції, а має й практичне значення для суміжних галузей біології і медицини.

Уявлення про вид в історичному висвітленні. Поняття «вид» по-різному трактувалося в різні історичні періоди. З часів Арістотеля вид фігурує в природознавстві протягом багатьох віків лише як логічна (а не таксономічна) категорія. Вперше визначення поняття виду в рослин дав англійський природознавець Джон Рей (1686). За Реем, вид є сукупність нащадків рослин, що походять з насіння однієї рослини. Види досить сталі, бо насіння, узяті з однієї рослини, дає завжди такі самі рослини, проте можливі окремі випадки, коли вид може дати початок новим видам.

Шведський учений Карл Лінней визначав вид як «сукупність рослин, що своїми спадковими морфологічними ознаками дуже схожі між собою і добре відрізняються від інших рослин». Види він вважав незмінними, сталими: «Видів ми нараховуємо стільки, скільки різних форм було створено спочатку». Ідея про сталість і незмінність видів

ідеалістична і в своїй основі креаціоністська (від слова «creatio» – створення). Креаціоністська концепція виду майже безроздільно панувала в науці в XVII – XVIII ст. Тільки під кінець свого життя Лінней поступово почав відходити від суто креаціоністських поглядів і припускав виникнення різновидностей під впливом культивування і схрещування.

В епоху розквіту капіталізму на Заході, ослаблення феодальних відносин і звільнення психології людини від впливу церковних догм почали робити спроби переглянути вчення про вид. Виникає механістична концепція виду. Французький учений Ламарк відстоює думку, що під впливом зовнішніх факторів середовища рослини поступово змінюються, стають іншими і що внаслідок взаємодії рослини і середовища виникають нові форми, а потім і види. Ламарк вважав, що середовище діє на рослину безпосередньо – механічно і хімічно – і що рослина щороку виростає новою.

Механістична концепція виду утримувалась у науці аж до опублікування відомого твору Ч. Дарвіна «Походження видів» (1859). У своєму безсмертному творі Ч. Дарвін дав вичерпне і об'єктивно правдиве діалектико-матеріалістичне трактування виду. По-перше, він вважав, що вид є явищем історичним; вид виникає, розвивається, досягає повного розквіту і при змінених умовах життя поступово зникає. По-друге, Дарвін припускав наявність відхилень у межах кожного виду, у виникненні яких велику роль відіграє зовнішнє середовище. Звичайно, він говорить не про пряму дію середовища, як Ламарк, а про зміни, які передаються спадково і закріплюються внаслідок добору. Дарвін дав чітке визначення виду: «Різновидність – це зачатковий, молодий вид, а вид – різновидність, що розвинулася... Різновидності завжди спадкові і являють собою зачаткові види...»; або: «Вид є не що інше як зміцніла різновидність».

Радянський вчений В. Л. Комаров визначив вид як «сукупність поколінь, що походять від спільного предка і під впливом боротьби за існування відособлені добром від решти живих істот; разом з тим види є етап у процесі еволюції».

Інше визначення В. Л. Комарова: «Вид – це морфологічна система, помножена на географічну визначеність». Отже, вид, за Комаровим, крім морфологічних відмін від близьких видів, повинен мати свій ареал. В. Л. Комаров увів у систематику поняття «ряди, або серії видів», що об'єднують близькі види. Таке трактування виду можна назвати монотипним, його взято за основу в складанні 30 томної «Флори СРСР» і багатьох республіканських «Флор». Однак деякі автори цих «Флор», по-своєму розуміючи і трактуючи уявлення про вид як про монотипну категорію, пішли по шляху надмірного дроблення видів, зменшення їх обсягу, підвищення будь-якої відмінної форми до рангу виду. Звичайно, таке крайнє захоплення викликає справедливую критику багатьох ботаніків, призводить до невизнання надто дрібних видів.

Протилежним є уявлення про вид як про політипну категорію. Політипне поняття виду застосовував не тільки Дарвін й багато біологів (зоологів і ботаніків) пізніше. Воно передбачає визнання в межах ліннеевського виду дрібніших підлеглих таксономічних одиниць: підвидів, різновидностей, форм тощо. Чітку ієрархію для виду і підлеглих йому дрібніших таксономічних одиниць в зоології розробив у свій час П. П. Семенов-Тянь-Шанський, в ботаніці – зарубіжні вчені Енглер та Ашерсон і Гребнер.

Внаслідок детального і тривалого вивчення внутрішньовидового складу культурних рослин радянський вчений М. І. Вавилов дав визначення виду як «відокремленої складної рухомої морфо-фізіологічної системи, пов'язаної в своєму генезисі з певним середовищем і ареалом». Він зауважує, що види, які з першого погляду здаються однорідними, при детальнішому вивченні можна розподілити на численні форми різної таксономічної значимості. Для розмежування видів пропонує, крім морфологічних ознак, брати до уваги фізіологічну, генетичну і еколого-географічну відокремленість.

М. І. Вавилов вважав, що види здебільшого неоднорідні за обсягом. Найчастіше це комплекси систем, що існують у природі.

Наведені визначення виду звичайно цікаві, але вони не вирішують усієї складної проблеми виду. Багато ще є суперечливого і нез'ясованого в питанні про шляхи і методи пізнання закономірностей становлення видів і про вид як таксономічну одиницю.

Проте незаперечним є положення, що вид є цілком конкретною і реальною формою існування організмів. Усі рослинні організми належать до певних видів, немає рослин поза видом; ось чому поняття виду є одним з основних понять систематики рослин. Уявлення про вид змінювалося в різні історичні періоди. Навіть і тепер систематики по-різному розуміють як обсяг видів, так і закономірності їх становлення і розвитку. Проте майже всі дослідники дійшли згоди в тому, що види виникають у природі внаслідок тривалої еволюції, що спонтанне виникнення видів у природних умовах – явище рідкісне і виняткове. Кожний вид походить від іншого внаслідок перетворення в новий вид або виникає від частини виду (окремої популяції) внаслідок його дивергенції. Вид, з точки зору сучасної систематики, являє собою сукупність поколінь (популяцію або групу популяцій), що походять від спільного предка. Сформований у процесі еволюції вид є відносно стабільним у часі. Значна роль у стабілізації видів у природі належить природному добору. Кожний вид характеризується певними морфологічними ознаками, зовнішніми і внутрішніми (морфологічний критерій виду), фізіолого-біохімічними особливостями (фізіологічний критерій виду) і певним ареалом, тобто площею заселення (географічний критерій виду). Отже, як бачимо, немає сумніву в тому, що види є реальними; це має важливе як наукове, так і, особливо, практичне значення. Адже ботанікові, лісівникові, садівникові або агрономові доводиться працювати з реальними конкретними видами і їх нижчими підрозділами.

Роль рослин у природі і в житті людини. Зелені, або автотрофні, рослини (як вищі, так і нижчі) мають велике значення в природі і в житті людини. У процесі фотосинтезу, використовуючи світлову (кінетичну) енергію Сонця і засвоюючи з повітря вуглекислий газ та вбираючи з ґрунту воду і неорганічні речовини, вони утворюють величезну масу органічних речовин, що йдуть на живлення тварин (а після розкладу – і рослин) та на харчування людини. Отже, зелені рослини, конденсуючи в створюваних ними органічних речовинах кінетичну енергію Сонця, забезпечують життя всього живого на Землі і разом з тим є важливим джерелом енергетичних ресурсів, що їх використовує людина для своїх потреб. Найновіші дані свідчать, що в процесі фотосинтезу зелені (автотрофні) рослини щороку засвоюють з повітря і зв'язують у вигляді органічних сполук 174 млрд. т вуглецю. Разом з тим автотрофні рослини збагачують атмосферу киснем у кількості, що дорівнює обсягу поглинутого вуглекислого газу. Кисень, як відомо, потрібний для дихання майже всіх живих істот, які є на земній кулі,

Нижчі рослини завдяки своєму масовому поширенню відіграють дуже важливу роль у кругообігу речовин в природі. Автотрофні організми нагромаджують органічні речовини і продукують кисень. Водойми земної кулі є середовищем, де розвиваються водорості і інтенсивно проходять процеси первинного утворення органічних речовин (в 2–3 рази інтенсивніше, ніж на суші). Гетеротрофні (гриби, бактерії, міксоміцети) розкладають (мінералізують) відмерлі рештки тварин і рослин.

Нижчим рослинам належить значна роль у природних процесах гумусоутворення та біологічного вивітрювання кристалічних порід.

В житті людини нижчі рослини мають значення як продуценти різноманітних фізіологічно активних речовин (антибіотиків, вітамінів, ферментів та ін.), як збудники багатьох мікробіологічних процесів (різні типи бродінь, азотфіксація та ін.).

Досягнення науки у вивченні біології нижчих рослин стали основою розвитку мікробіологічної промисловості в наші дні. Серед нижчих рослин є немало збудників різних хвороб рослин, тварин і людини.

У житті й практичній діяльності людини вищі рослини відіграють ще більш важливу і різноманітну роль. Вони є джерелом харчування, ідуть на виготовлення одягу і ліків, на будівництво житлових і різних інших споруд, виготовлення меблів, знарядь праці тощо. Народи різних країн світу широко використовують для цього як місцеві дикорослі рослини, так і культурні. Усього використовується тепер близько 25 тис. видів вищих (переважно квіткових рослин). У культурі нараховують понад 1500 видів і величезну кількість сортів. Найважливіші групи культурних рослин такі: хлібні (зернові), овочеві, баштанні, плодові, олійні, прядивні, лікарські, ефіроолійні, каучуконосні, медоносні, дубильні й ін. Із хлібних рослин найбільше значення мають зернові злаки, насамперед такі світові культури, як пшениця і рис, що займають величезні площі і дають основну кількість харчових продуктів для людей усіх континентів. Рис, яким харчується майже половина людства, культивують у країнах з тропічним і субтропічним кліматом, пшеницю – в позатропічних областях. Кормова база для тваринництва в багатьох країнах світу забезпечується (поряд з використанням місцевих природних кормових угідь) вирощуванням таких широко відомих зернофуражних і кормових культур, як кукурудза, овес, ячмінь, горох, конюшина, вика, люцерна, еспарцет, суданська трава й ін. Провідними зернобобовими рослинами, що йдуть на харчування людини і частково на годівлю тварин, є горох, квасоля, соя, сочевиця, кінські боби, нут і ін. Серед овочевих культур провідне місце в світовій продукції овочів займає картопля, яка водночас є й важливою технічною рослиною. Значне місце серед овочевих культур належить також столовій моркві і столовим бурякам, капусті, помідорам, огіркам, а з баштанних культур – кавунам і диням. Найважливішими цукроносами світу є цукрова тростина, яку вирощують на великих площах у тропічних країнах, і цукрові буряки, які культивують в областях з помірним кліматом.

Істотне значення для людини мають плодові й ягідні рослини, які розводять у багатьох сортах у різних країнах світу і які є надійним джерелом вітамінів. Провідною плодовою культурою в СРСР є яблуня; підлегле місце займають груша, вишня, слива, абрикос, персик, черешня, алича, айва та ін. Здавна і широко розводять на півдні СРСР і в інших країнах світу, де дозволяє клімат, виноград, який іде на виготовлення різних вин і який споживають у свіжому вигляді.

З групи прядивних рослин найважливішим є бавовник, який також належить до світових культур. Найбільші площі під ним зайняті в СРСР (переважно Середня Азія), США, Індії, Китаї і АРЄ. Цінні й досить міцні тканини виробляють з льону; в СРСР його широко культивують у центральних областях Європейської частини і в Білорусії. Інші прядивні рослини – коноплі, кенаф, кендир, рамі, канатник – дають грубше волокно, що йде на виготовлення тари, грубих тканин і вірвовок.

Велику групу становлять лікарські рослини, що використовуються як у народній, так і в офіційній медицині. Відомі такі важливі тропічні і субтропічні рослини, як хінне дерево, з якого добувають алкалоїд хінін, камфорне дерево, що містить натуральну камфору, калган, з кореневища якого добувають важливі шлункові ліки, кокаїновий куш, дерево кола, блювотний горіх, або чилібуха, що містить сильну отруту стрихнін, іпекакуана, корінь якого є сильним блювотним і відхаркувальним засобом, та ін. Лікарське значення мають і такі всесвітньовідомі тропічні культури, як кофейне і шоколадне дерево. У їх плодах містяться алкалоїди кофеїн і теобромін. Відомими і давніми лікарськими рослинами помірного клімату є: валеріана, алтея, ромашка лікарська, шавлія лікарська і мускатна, м'ята перцева і холодна, опійний мак, материнка, чебрець, беладонна, конвалія, горицвіт, наперстянка, оман, звіробій,

золототисячник, череда і багато інших.

З ефіроолійних рослин, що дають цінні ефірні олії, слід назвати казанликську троянду, герань рожеву, фенхель, коріандр і ін. Відомими тропічними рослинами, що дають широко вживані прянощі, є гвоздичне дерево, коричне дерево, лавр благородний, мускатний горіх і ін. З інших груп корисних рослин мають велике значення культури олійні (провідною в СРСР є соняшник), каучуконосні (славнозвісні гевея і гваюла – в тропіках, бруслина бородавчаста, хондрила, кок-сагиз, таусагиз – в помірному кліматі), медоносні, декоративні, дубильні (в тропіках: квебрахо – використовується деревина, справжні акації – використовується кора; у позатропічних областях: ялина, дуб, верба – використовується кора, сумах, скумпія, бадан – використовується листя).

Величезне значення в народному господарстві різних країн світу мають деревні рослини, деревина яких знаходить найширше і найрізноманітніше застосування в промисловості і сільському господарстві. Деревина є цінною сировиною для хімічної промисловості. З неї виробляють такі продукти, як скипидар, метиловий і етиловий спирти, оцтову кислоту, дубильні речовини, камфору, ацетон і нітролаки, креозот, креолін та ін. Визначна роль належить деревним і іншим вищим рослинам в утворенні природних ландшафтів майже всіх природних зон світу – від холодних тундр (низкорослі форми берези, верби, вересові, мохи та ін.) до жарких пустинь (саксаул, кандим, джужгун та ін.), вологотропічних лісів, посушливих саванів, степів, прерій, пампасів тощо. Скрізь на поверхні Землі ми зустрічаємося з рослинами.

КОРОТКА ІСТОРІЯ СИСТЕМАТИКИ РОСЛИН. ОГЛЯД НАЙГОЛОВНІШИХ СИСТЕМ РОСЛИННОГО СВІТУ

Знання історії науки потрібне як для розуміння сучасного її стану, так і для передбачення шляхів її дальшого розвитку. Систематика рослин у своєму історичному розвитку тісно зв'язана з розвитком інших суміжних природничих наук. Разом з тим на всіх етапах свого становлення вона мала найтісніший зв'язок з вимогами життя, практики. Навіть виникнення систематики як науки тісно пов'язане з практичними потребами людини.

Усю історію систематики рослин можна умовно поділити на такі періоди:

1. Період утилітарної систематики, тобто період, коли рослини класифікували за корисними для людини властивостями, залежно від використання їх різними виробництвами (сільськогосподарські рослини, медичні, фабричні, або текстильні, будівельні, чинбарні й ін.).

2. Період штучної морфологічної систематики, тобто період побудови штучних морфологічних систем, створених на основі якоїсь довільно взятої морфологічної ознаки або кількох ознак.

3. Період натуральної, або природної, систематики, тобто період створення натуральних, або природних, систем рослинного світу, побудованих на сумі (кодексі) морфологічних ознак.

4. Період еволюційної, або філогенетичної, систематики, тобто період створення філогенетичних систем, що будуються на основі еволюційного вчення.

Перший період. Період утилітарної систематики (класифікації) рослин тривав від найдавніших часів майже до кінця XVI ст. Невідомо, коли саме вперше людина навчилася розпізнавати й використовувати навколишні рослини і які саме це були рослини. Безперечно, це сталося в доісторичні часи. Людині конче треба було знати і навчитись розрізняти рослини корисні, придатні для споживання і лікування, отруйні або шкідливі для здоров'я, придатні для виготовлення знарядь полювання, рибальства, а згодом і землеробства. Панування людини над природою, що почалося, за висловом Енгельса, разом з розвитком руки і праці, з кожним новим кроком розширювало

кругозір людини. Протягом багатьох віків пізнання і використання рослин було тісно зв'язане з розвитком землеробства і медицини, тобто з вимогами життя, практики.

Зокрема, цінні відомості про флору лікарських і деяких інших корисних рослин та їх практичне застосування зустрічаємо в працях відомих учених і лікарів античного періоду. Відомо, що найбільшого розвитку антична наука Стародавньої Греції досягла в працях Арістотеля¹, який цікавився також і рослинами. Але, на жаль, ботанічні праці Арістотеля втрачені, крім деяких фрагментів. З цих фрагментів і висловлювань окремих його учнів відомо, що рослинний світ він розглядав як частину природи, а рослини – як живі істоти, що близькі до тварин і мають «душу», яка, проте, стоїть на нижчому щаблі розвитку, ніж у тварин. Найбільший вплив на розвиток ботаніки, зокрема систематики, серед учених античного світу мав Т е о ф р а с т. Він залишив два великі ботанічні твори. Один з них – «Дослідження про рослини» – складається з 9 книг, де описано різні групи корисних рослин.

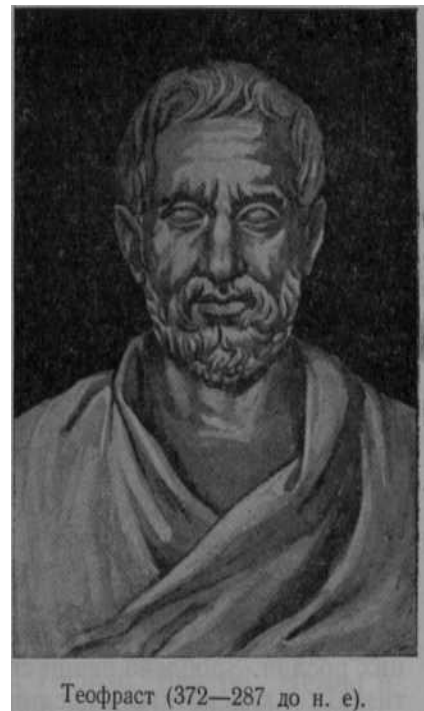
Особливу увагу Теофраст приділяв деревним рослинам, характеризував умови їх зростання, зовнішню будову, якість деревини, плодів і ін.

Наслідуючи народні традиції, він поділив усі рослини на дерева, кущі, півкущі і трави. Цей поділ назавжди лишився в науці. Теофраст поділяв рослини також на наземні і водяні (морські і прісноводні), листопадні і вічнозелені. Крім цих життєвих форм (екологічний принцип), він розрізняв: дикорослі й культурні рослини, шкідливі й корисні (наприклад злаки, бобові, городні, садові), квітучі і неквітучі й ін. Отже, це була перша спроба класифікувати рослинний світ. Вона базувалась на утилітарно-екологічній основі. У другій праці Теофраста – «Про причини рослин», що складається з 6 книг, поставлено ряд загальних проблемних питань ботаніки натурфілософського і фізіолого-екологічного характеру. Деякі з них (про роль кореня, листка і стебла, про причини захворювання рослин і ін.) ще й тепер цікавлять біологів. Вже в самій постановці цих питань велика заслуга видатного мислителя стародавньої Еллади. Він є водночас першим творцем штучної утилітарної класифікації рослин.

Утилітарний напрям у пізнанні і класифікації рослин ще довго панував у науці після Теофраста. Так, у працях відомих учених стародавнього Риму – Катона (234–149 до н. е.), Колумелли (I ст. н. е.) та ін. описано багато сільськогосподарських культурних рослин, способи їх вирощування, використання і зроблено спроби класифікувати на окремі групи. Пізнанню флори лікарських рослин, їх класифікації за наявністю цілющих речовин і застосуванню для лікування різних хвороб присвячені праці таких відомих стародавніх вчених-лікарів і природознавців, як Гіппократ (460–377 до н. е.), Цельс (I ст. до н. е.), Гален (130–200 н. е.) і ін.

Особливо великий вплив на розвиток ботаніки мали праці Діоскорида і Плінія Старшого. Діоскорид (I ст. н. е.), видатний старогрецький лікар, у своєму 5-томному творі «Про лікарські засоби» навів близько 600 рослин і погрупував їх за певними морфологічними ознаками і засобами використання. Він подав також їх короткий опис і географічне поширення. Ця праця Діоскорида протягом майже 1000 років

¹Теофраст, або Феопфраст (372–287 до н. е.) – старогрецький філософ і природознавець, балановитий учень і друг Арістотеля, один з перших ботаніків древності, якого називають «батьком ботаніки». За свідченням Діогена, він написав 227 праць на різні теми, але найважливішими були його



Теофраст (372–287 до н. е.).

ботанічні твори. Теофраст зробив першу спробу систематизувати дані про рослини, накопичені багатовіковим досвідом греків і інших народів, в єдину систему знань.

² Гіппократ – видатний лікар стародавньої Греції, один із засновників античної медицини; його називають «батьком медицини».

була головним джерелом ботанічних знань. Твори Діоскорида вивчали і коментували відомі ботаніки XVI і XVII ст. Вони відіграли значну роль у розробленні систематики рослин.

Відомий римський учений і письменник Пліній Старший (23–79 н. е.), що загинув трагічно під час виверження Везувію, залишив 37-томну працю під назвою «Натуральна історія». Цю працю називають енциклопедією природознавства; у ній вміщено майже все, що було на той час відомо про природу. Зокрема, рослинам відведено 15 книг (з 12 по 27); тут вміщено близько 1000 назв рослин, подано їх опис і вказівки про практичне використання. Особливу увагу приділено корисним рослинам: плодовим, лісовим, польовим, лікарським, декоративним тощо. Лейтмотивом праці Плінія є думка, що вся природа створена для людини.

У працях Теофраста, Діоскорида, Плінія описано також деякі гриби, переважно шапкові, їх властивості. Пліній робить перші спроби класифікувати гриби на їстівні й шкідливі. У стародавньому Римі люди були непогано обізнані з цими грибами. В працях римських учених (I ст. н. е.) ми знаходимо перші відомості про водорості, переважно морські. і

Підсумовуючи огляд найважливіших ботанічних праць античного світу, можна сказати, що в цей період накопичувався флористичний матеріал, особливо щодо лікарських, плодових, харчових і деяких інших груп корисних рослин. Зроблено перші спроби систематизувати рослини, але систематизація й класифікація рослин у творах стародавніх авторів мали здебільшого утилітарний характер.

Епоха середньовіччя (I–XIII ст. н. е.) не була плідотною для розвитку ботаніки й інших природничих наук. Вона була, за висловом Енгельса, «темною ніччю»¹. У темряві цієї ночі окремими світлими іскорками ледве мерехтіли твори окремих авторів. Особливе значення для ботаніки мав твір таджицького вченого А в і ц е н н и², відомий під назвою «Канон». У «Каноні» – медичній енциклопедії того часу – описано багато нових лікарських рослин, які не згадувалися в античній літературі.

У цей період з'являються в Європі перші ботанічні сади, які відіграли помітну роль у вивченні рослин, збагаченні флори і поширенні ботанічних знань. Так, у 1309 р. в м. Салерно був заснований перший ботанічний сад Матвієм Сільватікусом. Ним же було видано в 1317 р. перший ботанічний словник. У 1333 р. створено ботанічний сад у Венеції, у 1350 р. – в Празі, у 1490 р. – в Кельні й ін. Із старих садів, які збереглися до наших днів, відомі сади в Пізі (1543) і Падуй (1545).

Перші ботанічні сади в Росії виникли в XVII ст. (Ізмайловський сад під Москвою – 1663 р.). Дальшого розвитку ботанічні (аптекарські) сади в Росії набули за Петра I. Вони були створені в Москві (1706) і Петербурзі (1714). На території України перший сад лікарських рослин був заснований у Лубнах (1721) одночасно з відкриттям тут першої «Польової аптеки для Малоросії». В 1770 р. було створено перший аптекарський сад у Києві, який проіснував, проте, недовго. На Україні виникли перші університетські ботанічні сади: у Харкові (1804), Львові (1823), Києві (1841).

У країнах Західної Європи (в Німеччині, Італії, Франції, Швейцарії, Голландії й ін.) у XV–XVI ст. спостерігається значне пожвавлення ботанічних, зокрема флористичних, досліджень. Ботаніки-флористи і лікарі, що цікавилися рослинами, опублікували ряд праць, які в ті часи називали звичайно «травниками». У цих травниках подавали більш або менш докладний опис рослин, який часто супроводився добре виконаними рисунками. Розміщені були рослини в цих працях ще без певної науково обґрунтованої

системи – або в алфавітному порядку, або залежно від способів їх використання, або за їх зовнішньою схожістю, що було вже спробою побудувати класифікацію на морфологічній основі. Серед учених цього періоду відомі імена таких ботаніків, як Геснер, Лобеліус, Лоніцер, Матіолі, Ф у к с і ін., на честь яких рослинам дано родові назви, що залишилися в ботаніці назавжди. Серед цих учених особливо слід відзначити швейцарського ботаніка Конрада Геснера (1516–1565), який перший подав думку, що ознаки будови квітки і плода повинні мати важливе значення для створення класифікації рослин.

¹ Ф. Енгельс. *Діалектика природи*. Держполітвидав УРСР, 1953, с. 134.

² Авіценна (Ібн-Сіна, 980–1037) — видатний таджицький філософ, лікар, природознавець, математик і поет. Автор оригінальної класифікації наук, зокрема природничих. Як природознавець він надавав великого значення методу об'єктивного спостереження фактів.

Позитивний вплив на вивчення флори і систематизацію флористичних матеріалів мав також винахід способів збереження рослин у засушеному вигляді, тобто гербаризації. Першим складачем гербарію вважають болонського колектора Луку Гі н і (1550). Найдавніший гербарій, що зберігся до цього часу, був зібраний німецьким колекціонером Каспаром Ратценбергом у Франції і в Італії в 1556–1592 рр. Він знаходиться тепер у Касселі (ФРН). Гербарій Гардера, що зберігається у Відні, було зібрано в 1599 р. Перші наукові гербарії в Росії відомі з часу заснування Російської Академії наук (1724) і зв'язані з ім'ям Петра I. Найбільші гербарії в світі зберігаються тепер у Ленінграді, Лондоні, Парижі, Берліні, Женеві й Відні. В СРСР, крім Ленінграда, великі й цінні гербарні колекції знаходяться в Москві, Києві, Томську, Тарту, Тбілісі, Баку, Ташкенті, Казані, Воронежі, Мінську, Алма-Аті, Єревані й ін. Розвиток описової ботаніки, який почався з кінця XV ст., був обумовлений великими географічними відкриттями того часу: відкриттям Нового Світу (1492) Христофором Колумбом, прокладенням іспанським мореплавцем Васко да Гамою морського шляху до Індії (1498), відкриттям іспанським завойовником Фернандо Кортесом Мексики (1519) й ін. З відкриттям нових країн і морських шляхів у Європу було доставлено багато нових рослин, які раніше тут не були відомі. Виникла гостра потреба описати їх і класифікувати.

Звичайно, розквіту і розвитку ботаніки (як і інших природничих та гуманітарних наук) сприяли не тільки географічні відкриття. Тут важливу роль відіграли і загальні зрушення соціально-економічного характеру того періоду (зародження і розвиток капіталізму), звільнення психології людини від незаперечних середньовічних догм. Другий період. В історії систематики рослин другий період можна назвати періодом створення штучних морфологічних систем рослинного світу. У зв'язку з усе зростаючим припливом нових рослин до Європи в XV–XVI ст., обумовленим великими географічними відкриттями і загальними соціальними й економічними зрушеннями, робляться спроби класифікувати рослинний світ, систематизувати його, створити таку систему, яка дала б змогу розібратись у величезній кількості зібраного на той час рослинного матеріалу. Уперше цю важку, велику і складну роботу успішно виконав італійський учений Андреа Цезальпіні¹, який опублікував у 1583 р. відому працю під назвою «Життя рослин», що складалася з 16 книг. Датою виходу в світ цієї праці починається період штучної морфологічної систематики рослин.

Штучними називаються системи, побудовані не на сукупності спільних ознак, а на якійсь довільно взятій одній ознаці або групі ознак.

¹ Цезальпіні, інакше Цезальпіно (1519–1603) – видатний італійський учений, лікар і натурфілософ. Належав до прогресивних діячів свого часу. Був обвинувачений в атеїзмі і ледве не потрапив до рук інквізиції. Врятувався завдяки тому, його підтримувала впливова римська курія.

Система Цезальпіні побудована на одній групі морфологічних ознак – на ознаках будови плодів і насіння. Отже, це була перша штучна морфологічна система рослин. Оскільки в основу її була покладена будова плода і насіння, вона називається карпологічною системою. Увесь рослинний світ Цезальпіні поділив на дві великі групи: деревні рослини (дерева і кущі) і трав'янисті рослини (півкущі і трави). У межах цих двох груп (відділів) виділено 15 класів за ознаками будови плода і кількістю та характером розміщення насіння в плодах. Правда, відділ і клас як таксономічні категорії ще не фігурують і трактуються умовно. У кожній окремій книзі (крім першої, де розглянуто принципи класифікації і загальні питання) автор розглядає певну групу (клас) рослин і дає їй характеристику. Таким чином, 15 книг Цезальпіні відповідає 15 умовним класам, які пізніше в працях Турнефора фігурують вже як конкретні систематичні одиниці.



Цезальпіні (1519–1603)

Під кінець XVI ст. і протягом усього XVII ст. вчені роблять далі спроби інтуїтивно вловити схожість між окремими групами рослин і розмістити їх у певній послідовності. З'являється ряд нових штучних морфологічних систем або спроб їх побудувати. Серед багатьох спроб цього періоду найбільш вдалою виявилась система Ж о з е ф а Піттона Турнефора¹, опублікована у 1694 р. Вона була більш деталізована і чіткіше побудована, ніж системи його попередників (англійського природознавця Джона Рея та німецького ботаніка і лікаря Августа Рівініуса), але разом з тим і не менш штучною. Турнефор ще не відмовився від поділу рослин на дерева, кущі і трави, як це робили майже всі його попередники, починаючи від Теофраста.

Свою систему Турнефор побудував на ознаках будови віночка, ігноруючи або не розуміючи значення

інших частин квітки. Він не врахував відомих на той час праць Камераріуса про статеве розмноження рослин. Захоплення Турнефора поділом рослин на підставі будови тільки віночка призвело до ряду промахів. У системі Турнефора всі рослини поділено на 22 класи, з яких перші 14 класів (I–XIV) об'єднують трави і півкущі з квітками. До XV класу віднесені трав'янисті рослини безпелюсткові. XVI клас містить рослини без квіток, а XVII – без квіток і плодів. Дерева і кущі віднесені до XVIII–XXII класів, де також виділяються безпелюсткові (XVIII–XIX класи), однопелюсткові (XX клас) і багатопелюсткові (XXI–XXII класи).

У системі Турнефора фігурують такі таксономічні (систематичні) категорії, як клас, секція, рід і вид. Особливу увагу він приділив категорії роду, виділивши в своїй системі 698 родів і давши їм повну (порівняно з іншими таксонами) характеристику. По суті, він перший уточнив поняття «рід». Він вважав, що до одного роду треба відносити рослини, які мають схожі ознаки в будові квіток і плодів; вегетативні органи тут відіграють другорядну роль і повинні враховуватись при виділенні дрібніших за рід таксономічних категорій, наприклад видів.

¹ Турнефор (1656–1708) – відомий французький ботанік і мандрівник. Створена ним штучна система рослин була досить популярною в доліннеєвський період. Турнефор був першим дослідником флори Кавказу й автором поділу його рослинності на вертикальні смуги.

Поняття про вид було уточнено ще до Турнефора Джоном Реєм у попередні

періоди розвитку ботаніки. Це поняття трактувалось з часів Арістотеля тільки як логічна (а не таксономічна) категорія. Заслугою Турнефора є також виділення ним груп однопелюсткових і безпелюсткових.

Починаючи з епохи Відродження, вчені все більше цікавляться водоростями і грибами. Зокрема, Клазіус (XVI ст.) описав понад 100 видів грибів Угорщини. Протягом XVII і XVIII ст. ботаніки-систематики намагалися здійснити ідею розміщення і групування рослин за певною системою на підставі схожості зовнішніх ознак рослин. У 1735 р. з'являється славнозвісна «Система природи»¹ видатного шведського натураліста Карла Ліннея. Згодом вийшли й інші його праці з систематики, які поклали підвалини розвитку цієї науки, зокрема такі, як «Роди рослин» (1737), «Види рослин» (1753)² і ін.



К. Лінней (1707–1778)

Праці Ліннея є завершальними в розвитку штучної систематики рослин. Роль його в історії систематики така велика, що його часто вважають «батьком систематики».

Значення створеної Ліннеєм системи виходить за межі ботаніки.

Розроблена Ліннеєм класифікація рослинного світу базувалася на таких ознаках, як кількість тичинок у квітці, характер їх розміщення і прикріплення та одностатевість і двостатевість квіток. Тичинкам і маточкам Лінней надавав особливо важливого значення при розробці своєї системи, оскільки тоді вважали їх статевими органами. Тому його систему називали раніше сексуальною. За цією системою весь рослинний світ поділяється на 24 класи. Перші 23 класи, що об'єднували рослини, в яких було виявлено тичинки і маточки (статеві органи за тими уявленнями), він назвав явношлюбними (Phanogamia), а 24-й клас з рослинами, в яких їх не виявлено (вони скриті), – таємношлюбними (Cryptogamia).

У системі Ліннея, крім класу, є ще три таксономічні категорії: порядок, рід і вид. Класи, за Ліннеєм, це об'єднання родів, схожих між собою в головних рисах будови квітки. Порядки є підрозділами класів і встановлюються за числом стовпчиків маточки в квітці та будовою плодів. Усіх порядків у системі Ліннея. Порядки складаються з родів (їх описано близько 1000), а роди – з видів, яких описано близько 10 000. Роди і види, за Ліннеєм, – справа природи, а відміни є найчастіше наслідком культури. Отже, Лінней поступово відходив від погляду про сталість і незмінність видів, якого додержувався раніше, припускаючи можливість виникнення відмін і нових видів під впливом культури і внаслідок гібридизації. Основною одиницею класифікації Лінней, як і його попередник Джон Рей, вважав вид.

¹ Цю класичну працю, яка спочатку була видана невеликим тиражем на 12 сторінках, перевидавали ще при житті автора 12 раз; щоразу автор доповнював і переробляв її, так що вона зростала до грандіозних розмірів.

² Дата виходу в світ цих двох праць є ерою, з якої починається пріоритет опису родів (1737) і видів (1753). Назви родів і видів, які були до того часу, до уваги не беруть.

Система Ліннея в цілому, незважаючи на її чіткість, була штучною. Штучність її полягала насамперед у тому, що в один клас віднесено роди, зовсім не споріднені між

собою (наприклад, до 2-го класу віднесені деякі верби і злак пахуча трава, до 6-го – лілійні і рис із злаків і т. д.). Поряд з тим рослини з такої природної родини, як злаки, потрапили до різних класів залежно від числа тичинок у квітці.

Проте система Ліннея виявилась досить зручною і легкою для користування, бо давала змогу легко і швидко орієнтуватися серед рослинного матеріалу. Ботаніки ж, які описували нові види, швидко і легко знаходили їм місце в системі Ліннея.

Крім створення «Системи природи», що принесла Ліннею світову славу, він ввів і широко застосовував при класифікації рослин і тварин так звану бінарну номенклатуру. До Ліннея назву рослини складали з п'яти, шести і навіть дванадцяти слів, що означали короткий діагноз рослини. Звичайно, така громіздка назва була незручною. Широке й сміливе введення бінарної номенклатури в науку рівнозначне справжній реформі. Дійсно, Лінней був великим реформатором у ботаніці, зокрема в систематиці. Створення оригінальної системи рослин і тварин, уточнення



А. Жюссє (1748–1836)

поняття «вид», чітке розмежування таксономічних категорій (клас, порядок, рід, вид), введення в науку терміна «флора», широке введення бінарної номенклатури, блискучі дослідження статі в рослин – ось далеко не повний перелік його заслуг перед наукою. Хоч К. Лінней не розробляв системи нижчих рослин (в його системі вміщено лише десять родів грибів з 95 видами), його праці відіграли певну роль для встановлення місця грибів і інших груп нижчих рослин в системі рослинного світу.

Створенням грандіозної «Системи природи» і «Статевої системи рослинного світу» Лінней завершує величезний період у розвитку штучної систематики і закладає основи нового напрямку – природної систематики.

Третій період. В історії систематики рослин – це період створення природних, або натуральних, систем рослинного світу, тобто систем, в яких для об'єднання близьких між собою рослин у певні таксономічні одиниці (таксони) взято не одну якусь довільну морфологічну ознаку, а сукупність ознак. Лінней визнавав, що в його час не вистачало даних для створення природної системи. Він вважав, що це справа майбутнього, що побудова природної системи є вищою метою ботаніки.

З цим завданням добре справився відомий французький ботанік Антуан-Лоран де Жюссє (1748–1836), який опублікував у 1789 р. визначну працю «*Genera plantarum*» («Роди рослин»), що становила цілу епоху в розвитку систематики. У ній вміщена природна система рослин, ескіз якої було намальовано його дядьком – ботаніком Бернаром Жюссє. За цією системою весь рослинний світ поділено на 5 рядів, 15 класів і 100 порядків, які за обсягом здебільшого відповідають сучасному поняттю «родина»¹. В класифікації рослин Жюссє надавав важливого значення сім'ядолям, тому він поділив усі рослини на такі 5 груп (рядів):

1. Безсім'ядольні (*Acotyledones*) – клас 1-й (від нижчих спорових до папоротей включно).
2. Однодольні (*Monocotyledones*) – класи 2–4-й (всі однодольні рослини).
3. Дводольні безпелюсткові (*Dicotyledones apetalae*) – класи 5–7-й.
4. Дводольні однопелюсткові (*Dicotyledones monopetalae*) – класи 8–11-й.
5. Дводольні багатопелюсткові (*Dicotyledones polypetalae*) – класи 12–14-й.

Клас 15-й містить рослини «неправильні» (*Diclines irregulares*) – молочайні,

кропивові, сережкоцвіті і хвойні.

Порядки було виділено за властивими їм ознаками. Усього було виділено 100 порядків, що в основному відповідають сучасному обсягу родин. Установлення ознак порядків, тобто їх докладна діагностика і розміщення у висхідному порядку, – головна заслуга Жюссє перед систематикою. Жюссє перший також помітив і підкреслив нерівнозначність ознак для встановлення певних таксономічних категорій. Він розрізняв ознаки головні, спільні для певної систематичної категорії, і другорядні, підлеглі, що мають значення для виділення дрібніших категорій. Ці принципи і було покладено в основу розробленої ним системи.

Після Жюссє було розроблено і запропоновано ще кілька природних систем рослинного світу. У 1817–1821 рр. була опублікована оригінальна система рослин швейцарського ботаніка Августа-Пірама Декандоля (1778–1841) під назвою: «*Systema regni vegetabilis naturale*»². Рослини в ній розміщено в низхідному порядку, від вищих до нижчих. Увесь рослинний світ поділено на два великі відділи (ряди):

1. Рослини судинні, з сім'ядолями (*Plantae vasculares. Cotyledoneae*).
2. Рослини безсудинні, без сім'ядолей (*Plantae celulares. Acotyledoneae*).

Судинні в свою чергу поділено на: а) дводольні (*Exogaeae Dicotyledoneae*) – рослини з відкритими судинно-волокнистими пучками, розміщеними в стеблі по колу, з камбієм; б) однодольні (*Exogaeae Monocotyledoneae*) – рослини з замкнутими судинно-волокнистими пучками, розкиданими в стеблі безладно, без камбію.

Дводольні поділено на три групи: а) роздільнопелюсткові підматочкові (*Thalamiflorae*), б) роздільнопелюсткові навколоматочкові (*Calyciflorae*) і в) зрослопелюсткові (*Corolliflorae*).

Однодольні поділено на явношлюбні, або справжні однодольні (*Phanerogamae*), і таємношлюбні (*Cryptogamae*).

Рослини безсудинні (клітинні) було поділено на: а) листяні (мохи, печіночники) і б) безлисті (гриби, лишайники, водорості). Згодом Декандоль виділив в окремі групи (класи) папороті і голонасінні, відмовився від поняття «таємношлюбні» і «явношлюбні».

Система Декандоля в свій час була досить популярною і широко вживаною. За цією системою була складена, зокрема, відома «Флора» І. Ф. Шмальгаузена, яка була видана в Києві в 1895–1897 рр.

Розроблена Декандолем природна система рослин базувалася на нових принципах. По-перше, він використав анатомічні ознаки для поділу рослин на найбільші категорії, по-друге, розробив бальну оцінку ознак рослин і розрізняв ознаки більш досконалі і менш досконалі. За поглядами того часу велике число членів у квітці вважалося ознакою вищою, тобто найбільш досконалою. Однодольні вважались більш примітивними, ніж дводольні, тому що в них тільки одна сім'ядоля. Найбільш примітивними серед дводольних вважались однопокривні. Ці погляди знайшли часткове відображення і в пізнішій системі Енглера.

¹ Поняття «родина» вперше запропонував французький ботанік П'єр Маньоль (Pierre Magnol) у 1689 р. На честь Маньоля названо відомий рід рослин «Магнолія».

² «Система природи царства рослин».

Хоч третій період історії систематики рослин був коротким, проте досить продуктивним; було створено ряд відомих систем, які були побудовані на основі нових принципів з широким залученням комплексу морфологічних і навіть анатомічних ознак. Але історичний елемент у цих системах ще був відсутній.

Різні напрями вивчення нижчих рослин (мікробіологія, альгологія, мікологія, ліхенологія) розвивались паралельно і відокремлювались в самостійні науки початку ХІХ ст. Розвиток їх тісно пов'язаний з розвитком інших розділів ботаніки, з досягненням експериментальної техніки, зокрема оптики.

Четвертий період. Це період еволюційної, або філогенетичної, систематики, тобто час розробки еволюційних, або філогенетичних, систем рослинного світу. Він починається з виходом у світ твору Ч. Дарвіна «Походження видів» (1859), що відкрив нову еру в розвитку систематики рослин.

Головним завданням систематики стає класифікація рослин на основі їх еволюції. Систематика стає філогенетичною наукою. Вона прагне об'єктивно відобразити історичний процес розвитку рослинного світу, установити споріднені зв'язки між окремими систематичними групами і на їх основі побудувати філогенетичну систему рослин. Отже, основною прогресивною ідеєю в біології, зокрема в систематиці, стає ідея еволюції, хоч, звичайно, боротьба старих і нових ідей не припиняється і після виходу в світ твору Дарвіна. Якщо в додарвінівський період системи були побудовані в основному за принципом аналогії ознак, тобто класифікацію проводили виключно за схожістю зовнішніх ознак, то в післядарвінівський період систематика прагне стати генеалогічною наукою, що базується на даних морфогенії, ембріології, палеоботаніки, а згодом і ботанічної географії.

Під впливом прогресивної ідеї еволюції в другій половині XIX ст. і в першій половині XX ст. в різних країнах світу спостерігається зростання філогенетичних досліджень. Було розроблено і запропоновано ряд еволюційних систем або ескізів систем рослинного світу.

Першою філогенетичною (еволюційною) системою була система німецького ботаніка О. Брауна, яку він створив невдовзі після опублікування «Походження видів» Дарвіна (1864). Великі підрозділи рослин він назвав «ступенями розвитку» і розмістив у висхідному порядку. Покритонасінні, зокрема, поділив на 3 групи: 1) безпелюсткові (*Apetalae*), 2) зрослопелюсткові (*Monopetalae*), 3) вільнопелюсткові (*Polypetalae*). У цій системі голонасінні і покритонасінні вперше фігурують як окремі підрозділи квіткових рослин.



У системі Брауна, як і в системах Жюссє та Декандоля, безпелюсткові розглядаються як найпримітивніші серед дводольних, а вільнопелюсткові – як найдосконаліші. Погляди авторів природних систем про примітивність або досконалість тих чи інших ознак ще довго тяжіли над умами творців еволюційних систем 1887 р. з'явилася відома система видатного німецького ботаніка-систематика і ботаніка-географа Адольфа Енглера (1844–1930), яка потім доповнювалась і дещо змінювалась, витримавши 12 видань. Вона викладена в творі А. Енглера «Syllabus», останнє видання якого вийшло в 1964 р.

А. Енглер (1844–1930).

Ця система є найповнішою серед інших відомих філогенетичних систем, бо розроблена до роду, а часом і до виду. Тому за системою

Енглера розміщено рослини в основних гербарних сховищах світу, видаються «Флори» (в тому числі «Флора СРСР», «Флора УРСР» та «Флори» інших республік Радянського Союзу), розміщують рослини в ботанічних садах.

За цією системою весь рослинний світ поділяється на 17 відділів, з яких перші 13 охоплюють нижчі рослини, 14-й –



А. Декандоль (1778–1841)

покритонасінні. Серед покритонасінних найбільш примітивними, за Енглером, є первіснопокривні (*Archichlamydeae*) з дрібними невиразними різностатевими анемофільними квітками, без оцвітини або з простою зачатковою оцвітиною. Такі квітки властиві представникам порядків вербових, букових, березових, горіхових, казуаринових та ін. Ці порядки за вказаними вище архаїчними ознаками Енглер, а згодом і Веттштейн зближують з голонасінними і виводять їх від останніх. У складі первіснопокривних, як і голонасінних, панують деревні форми, спостерігається також схожість в структурі інтегументів, у тривалості процесу запліднення тощо.



Все це свідчить, що квітки рослин цих порядків є первісно простими, а не спрощеними, як твердять опоненти Енглера. Прямих доказів (крім припущень) про регресивний характер будови квіток цих рослин немає. До такої думки схиляється і ряд сучасних зарубіжних ботаніків-систематиків, які стоять на позиціях політипного походження покритонасінних.

Система австрійського ботаніка Ріхарда Веттштейна

М. І. Кузнецов (1864–1932)

опублікована вперше в 1901 р. Четверте її видання опубліковане в 1935 р. Увесь рослинний світ поділено на 9 відділів, з яких перші 8 охоплюють нижчі, або сланюваті, рослини (від синьо-зелених водоростей і бактерій до зелених водоростей і грибів), а 9-й—вищі, або листостеблові, які автор поділяє на архегоніати (мохо- і папоротеподібні) і квіткові (голонасінні і покритонасінні). Веттштейн, як і Енглер, вважав однопокривні найпримітивнішими серед дводольних; він виводив їх від покривонасінних (ефедрових). Від однопокривних через центронасінні автор виводить більшість порядків двопокривних; останні дали початок порядкам зрослоплестюсткових рослин. Однодольні, за Веттштейном, також виникли від однопокривних через багатоматочкові. Але на відміну від системи Енглера однодольні в його системі поставлені після дводольних, а група архегоніат (мохи і папоротеві) виділена. Однак в цій системі голонасінні відірвані від архегоніат.

Для підтвердження погляду про примітивність групи однопокривних Веттштейн висунув і намагався обґрунтувати теорію походження двостатевої квітки покритонасінних від з'єднання одностатевих суцвіть голонасінних (ефедри). Але довести таке перетворення квітки виявилось справою досить важкою. Тому італійський учений Дельпіно назвав таку квітку «*pseudanthium*» – несправжньою. Звідси і теорія Веттштейна дістала назву п с е д а н т о в о ї, або теорії псевданція.

Ідеї Веттштейна і Енглера про примітивність однопокривних, а відтак і системи цих ботаніків наприкінці XIX і на початку XX ст. були піддані різкій критиці з боку американського ботаніка Бессі (1897), англійських учених Арбер і Паркіна (1907) і особливо німецького систематика Галліра (1901, 1912). Арбер і Паркін висунули й обґрунтували нову, так звану е в а н т о в у, або стробілярну, теорію, за якою двостатева квітка покритонасінних, зокрема магнолієвих, за походженням являє собою не суцвіття, а справжню квітку, що виникла від шишкоподібного пагона, або стробіла, викопних бенетитів. Тому ця теорія дістала назву с т р о б і л ь н о ї.

На основі стробілярної теорії Арбер і Паркін Г а л л і р розробив свою систему рослинного світу, ескіз якої було вперше опубліковано в 1901 р. Згодом він кілька разів змінював і доповнював свою систему. За Галліром, покритонасінні виникли від бенетитоподібних предків, які мали двостатеву ентомофільну шишку (квітку) з

невизначеним числом її членів, розміщених спірально. Бенетити (або подібні до них форми) дали, за Галліром, початок аноновим (*Anonales*) із групи багатоматочкових, а від них вже розвинулися всі інші багатоматочкові (*Polycarpicae*), які автор називає в своїй системі первіснонародними (*Proterogepae*). Останні дали початок, з одного боку, однодольним, з другого – розоцвітим, зокрема ломикаменевим (*Saxifragaceae*). Від ломикаменевих виводяться вже всі інші гілки (лінії розвитку) дводольних, які в Галліра фігурують під спільною назвою ломикаменеродних (*Saxifrageae*). Майже всі лінії розвитку ломикаменеродних закінчуються порядками, до яких входять рослини із зрослопелюстковими квітками. Тому зрослопелюсткові, як, до речі, і вільнопелюсткові, розглядаються в цій системі не як єдина група, а як група, що виникла поліфілетично, від різних предків.

У 1914 р. була опублікована оригінальна система рослинного світу видатного російського ботаніка-систематика і ботаніко-географа М. І. Кузнецова (1864–1932).

Особливий інтерес у цій системі має для нас погляд автора на походження покритонасінних і розроблена ним філогенетична система (схема) покритонасінних. Система ця в своїй основі є біфілетичною, навіть поліфілетичною. Автор ніби намагається примирити якоюсь мірою погляди Енглера і Галліра на первісність певних груп покритонасінних. Кузнецов вважає і багатоматочкові, і однопокривні древніми і примітивними квітковими. Він відмовився від поділу квіткових на однодольні і дводольні, на вільнопелюсткові і зрослопелюсткові, вважаючи такий поділ штучним, несумісним з принципами філогенії.

Аналогічних поглядів про недоцільність поділу квіткових на однодольні і дводольні додержувався і відомий американський систематик-філогенетик Ч а р л з Б е с с і (1845–1915). Уперше його система квіткових з'явилася в 1915 р., хоч ескіз її було намальовано автором ще в 1897 р. Графічно цю систему американські ботаніки зображають звичайно у вигляді розгалуженої опунції (рис. 1).

У системі Бессі найбільш примітивною вихідною групою покритонасінних є раналієві (*Ranales*); від них через групу частухових відділились однодольні, що починаються великим порядком лілійних; останній дав початок злакоцвітим, пальмам і ароїдним, а через півникові – і орхідним.

Друга основна лінія розвитку покритонасінних також починається раналієвими, від яких відділилася велика група розоцвітих; від неї по одній (головній) лінії розвитку йдуть послідовно: бруслиноцвіті, зонтикоцвіті, мареноцвіті, дзвоникові і складноцвіті, по другій – миртоцвіті і кактусові.

Окрему, третю лінію розвитку (що також починається від раналієвих) становлять гвозди-коцвіті, які дали початок примуловим, синюховим, ранниковим і губоцвітим. Порядки з редукованим типом квітки (однопокривні) виводяться від різних більш розвинутих груп. Оригінальні погляди щодо походження і еволюції вищих рослин, зокрема квіткових, знайшли відображення у відомій праці радянського ботаніка Б. М. Козо-Полянського «Вступ до філогенетичної систематики вищих рослин», опублікованій у Воронежі в 1922 р. Хоч автор – прихильник системи Галліра, проте він висуває ряд нових принципіальних положень філогенезу вищих рослин і дає, по

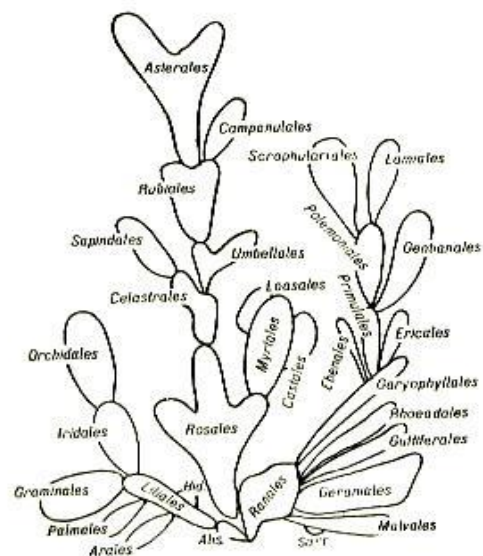


Рис. 1. Графічне зображення системи квіткових (за Бессі).

суті, нову систему квіткових. Він, зокрема, розглядає розвиток покритонасінних у вигляді двох паралельних гілок (ліній) – від – криптоплодолисткових і закриптоплодолисткових, відповідно до двох головних типів будови гінецея. Кожна з цих гілок ділиться в свою чергу на два ступені залежно від типу плацентації. Протягом майже всього свого життя Козо-Полянський розробляв кардинальні питання систематики і філогенії вищих рослин, ботанічної географії і флористики. Йому належать такі важливі праці, як «Походження вищих рослин» (1-927); «Предки квіткових рослин» (1928); «Закони філогенезу рослин і дарвінізму» (1940) й ін.

До відомих систем зарубіжних ботаніків, які були опубліковані в 20-х і 40-х роках ХХ ст. і присвячені квітковим (покритонасінним) рослинам, належать системи англійського ботаніка Гетчінсона а (Хетчінсона) і голландського – П у л л е. Система Гетчінсона була опублікована вперше в 1926 р.; друге її видання з'явилося в 1959 р. В основу цієї системи покладено положення про те, що багатоматочкові (Polycarpicae) є примітивною і вихідною групою покритонасінних. Це положення не нове, його висували багато ботаніків. Автор системи досить штучно виводить з багатоматочкових (які він ділить на два порядки: Magnoliales, що охоплює деревні форми, і Ranales, що охоплює трав'янисті форми) дві паралельні лінії розвитку покритонасінних. В одній лінії панують тільки деревні форми, що виникли, за автором, від магнолієвих, у другій – трав'янисті, що виникли від раналієвих. Такий поділ є штучним, не виправданим з філогенетичної точки зору.



Б. М. КОЗО-ПОЛЯНСЬКИЙ
(1890–1957)

Більш вдалою і прогресивною є система П у л л е (1938). У ній споріднені зв'язки між окремими порядками квіткових подано графічно у вигляді філогенетичної схеми. На цій схемі забарвлені кулі зображають порядки, а лінії – зв'язки між ними. Більші порядки подано більшими кулями, дрібніші – меншими. Довжина ліній відображає ступінь спорідненості. Чим коротша лінія, тим ближча спорідненість між порядками і і навпаки. Філогенетичні зв'язки таких порядків, як перцеві, вербоцвіті, горіхоцвіті, букоцвіті і деякі інші, – лишилися не відображеними в схемі (системі) Пулле, оскільки з'ясувати ці зв'язки дуже важко.

Досить оригінальну систему вищих рослин (*Cormophyta*) розробив англійський палеоботанік Г. Л а м (1948–1961), який вважав, що у вищих рослин існує два принципово різні плани будови. У одних спорангії продукуються на осевій частині (це явище названо стахіоспорією), у інших – на листових органах (філоспорією). Ці поняття, як зазначає сам автор, він запозичив у відомого індійського ботаніка Сахні (Sahni), який ще у 1921 р. серед голонасінних виділив дві групи: *Stachyospermae*, до яких відніс гінкгові і хвойні, та *Phyllospermae* – насінні папороті і саговники. Цей поділ Лам поширив на всі групи *Cormophyta*, включаючи покритонасінні. До стахіоспорових він відносить: *Bryopsida*, *Psilopsida*, *Lycopsida*, *Sphenopsida*, *Cotiiferopsida*. До філоспорових – *Pteropsida* і *Cycadopsida*. В межах покритонасінних Лам також розрізняв лінію стахіоспорових, що включає однопокривні, і лінію філоспорових, яка охоплює багатоматочкові квітки і їх похідні. Ці лінії, за Ламом, давно відокремились і розвиваються паралельно. Слабким місцем системи Лама є її деяка схематичність і неясність положень окремих порядків і родин квіткових щодо цих двох ліній стахіоспорії і філоспорії. Але разом з тим цей новий напрям у вивченні і диференціації

вищих рослин заслуговує дальшої розробки і удосконалення.

Цікавою є також система квіткових відомого французького ботаніка Л. Амберже (1960). Автор побудував її з позицій поліфілетизму квіткових, врахувавши їх велику морфологічну розбіжність і різноманітність. На думку Амберже, різні предки *Phanerogamae* (він їх називає *Psephanerogamae*) дали початок різним голонасінним, а останні – різним групам покритонасінних. Предками покритонасінних він вважає звичайно не сучасних, а древніх голонасінних типу бенетитів, цикадових і гінкгових. За Амберже, найбільш древньою групою покритонасінних (квіткових) є безпелюсткові і вільнопелюсткові. Однодольні він виводить від дводольних, зокрема від груп, споріднених з багатоматочковими. Однодольні, на його думку, теж поліфілетичні, але менше, ніж дводольні. Усі квіткові поділяє на 5 філогенетичних груп, які виникли незалежно від різних голонасінних. Кожна група (за винятком першої) складається з кількох філ; всього в системі 20 філ, з них 3 однодольні. Серед дводольних монотипною є лише перша група з однією філою казуаринових, які за рядом ознак схожі з голонасінними. Друга група включає 2 філи, які містять такі древні порядки, як протейні і санталові. До третьої групи зараховані майже всі порядки однопокривних і безпокривних, які фігурують тут під назвами «уртикальні» і «сережкоцвіті». Решта порядків квіткових віднесені до наступних двох груп – 4 і 5, з 15 філами.

У Радянському Союзі за останні 25–30 років з'явився ряд оригінальних і цікавих систем рослинного світу, зокрема вищих рослин. У 1940 р. відомий ленінградський ботанік М. А. Б у ш (1869–1941) опублікував один з варіантів своєї схеми філогенетичних відношень між порядками покритонасінних. Його система є монофілетичною. Вихідною групою покритонасінних автор вважав гіпотетичні первинноквіткові (Protoanthophyta), які дали початок трьом напрямкам (філемам) розвитку – багатоматочковим (головний напрямок), однопокривним і казуариновим (бічні гілки розвитку).



О. А. ГРОССГЕЙМ
(1888—1948)

Багатоматочкові – центральний порядок, зв'язаний з більшістю порядків дводольних і з однодольними, що розвивалися, за Бушем, у двох чи навіть у трьох напрямках. Однопокривні розглядаються як окрема, не редукована, а прогресуюча група; деякі гілки їх розвитку завершуються навіть зрослопелюстковими порядками. Взагалі, в цій системі зрослопелюстковість має поліфілетичний характер; зрослопелюстковими порядками закінчується розвиток багатьох гілок дводольних. Усього в системі Буша розглянуто 44 порядки.

Система покритонасінних видатного радянського ботаніка О.А. Гроссгейма (1888–1948) опублікована у вигляді графічної філогенетичної схеми в 1945 р.

За цією схемою систему квіткових рослин подано не у вигляді вертикального родовідного дерева (як це звичайно робили раніше), а спроектованою на площину у вигляді горизонтальної проекції. Автор стоїть на евантовій позиції монофілетичного походження квіткових. Вихідною групою квіткових у цій системі є багатоматочкові, що розглядаються як два порядки – анонові і раналієві. Еволюція пішла від цих порядків у багатьох напрямках (понад 10) відразу. Автор досить чітко відображає в своїй системі такі категорії еволюційного процесу: 1) ступені, або стадії, розвитку;

2) шляхи, або лінії, розвитку; 3) час і темпи розвитку; 4) територію і масштаби розвитку. Гроссгейм не визнавав поділу квіткових на класи одно- і дводольні, вважаючи такий поділ штучним. В його системі одна лінія розвитку однодольних бере початок від раналієвих, друга – від анонових. Однопокривні, за автором системи, не становлять окремої групи і розміщені в різних частинах системи; немає тут також поділу на вільно- і зрослопелюсткові.

Оригінальну схему (філему) розвитку органічного світу подає естонський ботанік А. Я. Вага (1952). Увесь органічний світ він виводить від первісних примітивних гіпотетичних організмів, позначених на схемі колом з буквою А в центрі. Від цих гіпотетичних (невдомих) організмів походять первісні тварини, первісні сапрофіти і первісні рослини. Ці три групи (також гіпотетичні) дали в свою чергу початок трьом «царствам» органічного світу; тваринам, гетеротрофним формам (бактерії, слизовики і гриби) і автотрофним рослинам (від водоростей до квіткових). Усього Вага виділяє в органічному світі 38 типів, з них автотрофних – 16, грибів – 5 і тварин – 17. Типи на схемі зображені колами (дисками). Чим більший тип, тим більший диск. Покритонасінні, природно, показані найбільшим диском.

Досить цікаві й оригінальні міркування щодо нових принципів систематики покритонасінних подає І. С. Виноградов. Він, зокрема, виділяє групу рослин, яка дала початок однодольним і дводольним, і пропонує назвати її *Primogenitae angiospermae*. За його теорією, ознаки однодольності і дводольності виникли раніше, ніж відокремились ці два класи. Ознаки обох класів, за І. С. Виноградовим, спостерігались вже в цієї предкової спільної групи. Він розглядає однодольні як самостійну гілку розвитку, що виникла від цієї гіпотетичної спільної групи, і вважає, що вони стоять на вищому ступені розвитку, ніж дводольні. Слабким місцем у теорії І. С. Виноградова є відсутність прямих доказів на користь існування спільної предкової групи для однодольних і дводольних.

У 1954 р. вперше була опублікована система покритонасінних відомого ленінградського ботаніка А. Л. Тахтаджяна. В ній подано схему філогенетичних зв'язків між порядками, яких у системі наведено 65. Автор поділяє всі вищі рослини на 6 типів: псилофітові, моховидні, плауновидні, псилютові, членистостеблові і папоротевидні. Останній тип він ділить на 3 класи: папороті, голонасінні і покритонасінні (квіткові). Тахтаджян вважає, що бенетити і квіткові виникли незалежно, від спільних предків, якими були, очевидно, насінні папороті. Він зазначає, що хоч між бенетитами і багатоматочковими є зовнішня схожість, проте між ними є і значні відміни. Однопокривні він розглядає як вторинні форми, що виникли від багатоматочкових (через гамамелідові) в результаті редукції оцвіттини, що сталася внаслідок переходу рослин до вітроз запилення. Однодольні, за Тахтаджяном, також виникли від багатоматочкових (а саме лататєвих) внаслідок пристосування їхніх первісних форм до водних умов існування. Взагалі, в його системі всі порядки дводольних філогенетично зв'язані з магнолієвими, які містяться на початку (біля основи) системи покритонасінних. Автор системи не виділяє окремо груп – вільно- і зрослопелюсткових; останні завершують у системі різні лінії розвитку вільнопелюсткових (рис. 2).

У системі Тахтаджяна значну увагу приділено еволюції типів гінцея і плацентації насінних зачатків. Через те його систему іноді називають плацентарною. В новішому виданні системи (1966) він дає покритонасінним нову назву – *Magnoliophyta* замість широко вживаних назв *Angiospermae* чи *Anthophyta*. Автор зазначає, що в основу розробленої ним системи квіткових покладено погляди Галліра, тобто класичну стробілярну концепцію. Але в новому виданні системи Тахтаджян прагнув урахувати найновіші дані з палінології, ембріології, цитосистематики, біохімічної систематики, філогенетики тощо. Він уніфікував напис назв родин та інших таксонів.

Система Тахтаджяна хронологічно найновіша і разом з тим є найбільш розробленою сучасною системою покритонасінних. Проте в ній, як і в багатьох вище розглянутих системах рослинного світу і, зокрема, системах покритонасінних, є ряд спірних, дискусійних питань, таких, наприклад, як питання про предка (чи предків) покритонасінних, про те, як вони виникли – моно- чи поліфілетично, що сприяло їх прискореній еволюції, починаючи з середини крейдяного періоду тощо.

Філогенетична систематика нижчих рослин висвітлена в працях багатьох вітчизняних і радянських ботаніків (Курсанов, Єленкін, Зеров і ін.), а також зарубіжних учених (Пашер, А. де Барі, Гейман і ін.).

Відносно тривалий історичний період (майже до початку XIX ст.) нижчі рослини не привертали такої уваги дослідників, як вищі. Це пояснюється трудністю дослідження цих організмів, а також тим, що людина у повсякденному житті стикалась в першу чергу з вищими рослинами. Різні напрямки вивчення нижчих рослин (мікробіологія, альгологія, мікологія, ліхенологія) розвивались паралельно і відокремлювались в самостійні науки з початку XIX ст. Розвиток цих напрямків тісно пов'язаний з розвитком інших відділів ботаніки, з досягненням експериментальної техніки, зокрема оптики.

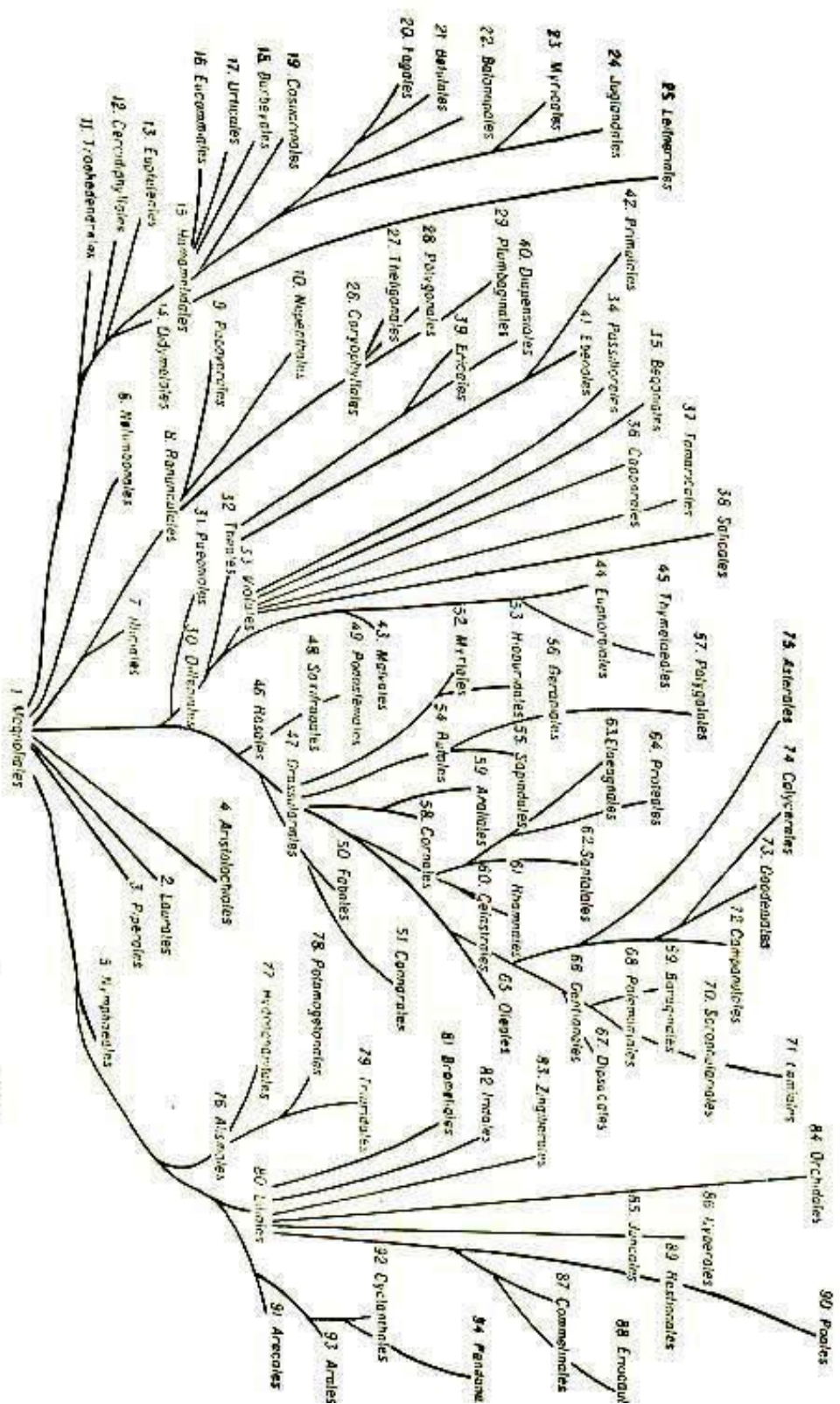


Рис. 2. Філогенетична система покритонасінних (за Тухтаджаном, 1966).

Основні етапи розвитку вчення про мікроорганізми. Початок розвитку мікробіології як самостійної науки поклали праці видатного французького вченого Луї Пастера (1822–1895), німецького вченого Р. Коха (1843–1910), російських мікробіологів – І. І. Мечникова (1843–1916), М. Ф. Гамалії (1859–1949) та ін. Пастер з'ясував біологічну природу процесів бродіння, відкрив анаеробні бактерії, довів виникнення мікроорганізмів із собі подібних, а не самозародженням, запропонував пастеризацію, а також захисні щеплення. Дослідження Пастером патогенних бактерій лягли в основу медичної мікробіології та вчення про імунітет. Відомий німецький вчений Р. Кох розробив метод чистих культур, що відіграло надзвичайно велику роль у вивченні бактерій, відкрив збудників таких небезпечних хвороб, як туберкульоз і холера.

Великий вклад у розвиток науки про бактерії внесли вітчизняні вчені. Видатний російський біолог І. І. Мечников вважається основоположником ряду галузей сучасної біологічної науки. Він вивчав збудників різних хвороб (чуми, правця, холери тощо), розробив і обґрунтував відому фагоцитарну теорію, заклав основи вчення про антагонізм мікробів. Антагонізм мікробів – одну з цікавих біологічних особливостей їх – можна використати для боротьби з шкідливими комахами і бактеріозами рослин.

М. Ф. Гамалія перший відкрив бактеріолізину, які тепер відомі як бактеріофаги, багато зробив у галузі медичної мікробіології.

С. М. Виноградський (1856–1953) – один із засновників ґрунтової мікробіології: вивчив морфологію і фізіологію сірко- і залізобактерій, відкривши при цьому явище хемосинтезу, дослідив анаеробну фіксацію азоту деякими мікробами (*Clostridium Pasteurianut*), вивчав роль мікробів у кругообігу речовин.

В. Л. Омелянський (1867–1928) вивчив анаеробний розклад целюлози та пектинових речовин, утворення бактеріями метану, процеси нітрифікації і азотфіксації, викопні бактерії та ін.

Д. Й. Івановський (1864–1920) є засновником нової галузі мікробіології – вірусології: він вперше визначив характер збудника мозаїчної хвороби тютюну.

В СРСР у багатьох науково-дослідних інститутах і лабораторіях розробляються важливі проблеми сучасної мікробіології. Останнім часом учені приділяють особливо велику увагу вивченню антибіотичних властивостей бактерій, розробці методів підвищення продуктивності бактеріальних продуцентів антибіотиків, використанню бактерій як продуцентів білків, незамінних амінокислот, вітамінів, ферментів та інших високоактивних речовин. Бактеріальні організми стали також використовувати в дослідженнях космосу, а також деяких питань молекулярної біології і генетики.

Основні етапи розвитку вчення про водорості. Формування альгології як самостійної галузі ботаніки починається з праць шведських учених К. А. і Я. Г. Агарді, які розробляли систематику переважно морських водоростей. В другій чверті XIX ст. водорості вивчає багато дослідників. У цей час найбільш відомим своїми працями з флори і систематики водоростей був німецький учений Ф. Т. Кютцінг. В другій половині XIX ст. французький ботанік Г. А. Тюре, німецькі альгологи Н. Прінсгейм, Ф. Шмітц, російський ботанік Л. С. Ценковський поклали початок новому напрямку в альгології – вивченню розмноження і онтогенезу водоростей. Першими почали застосовувати чисті культури і вивчати фізіологію водоростей російський вчений О. П. Арттарі і голландський мікробіолог М. В. Бейєрінк. Велике значення в оформленні альгології як науки мали праці Ф. Ольтманса і німецького вченого А. Пашера. А. Пашер розробив сучасну систему водоростей і джгутикову теорію походження організмів.

Видатна роль в розвитку альгології належить російським ботанікам – Л. С. Ценковському (онтогенез водоростей), Х. Я. Гобі (водорості Білого моря), О. П. Арттарі (фізіологія водоростей), Л. В. Рейнгарду, І. Г. Борщову, Я. Я. Вальцу та ін.

Великого розмаху вивчення водоростей набуло в СРСР. Школи радянських альгологів заснували такі видатні вчені, як О. О. Єленкін (з вивчення синьо-зелених водоростей) – в Ленінграді, В. М. Арнольд (з вивчення флори водоростей і їх розповсюдження в різних водоймах Європейської частини СРСР) – у Харкові, К. І. Меєр (з вивчення зелених і діатомових водоростей) – у Москві.

Радянські альгологи провели і проводять великі дослідження в галузі екології, систематики, філогенії, фізіології, цитології водоростей та ін.

Сучасний етап розвитку альгології характеризується великою увагою до дослідження таких проблем, як філогенія водоростей, закономірності формування альгофлори в водоймах, ґрунтових водоростевих комплексів, фізіологія, біохімія, цитологія, генетика, селекція водоростей та інші. Дуже важливим є вивчення економічно вигідних способів промислової культури водоростей для одержання додаткових харчових і кормових речовин, використання водоростей для очистки стічних вод, а також застосування водоростей для з'ясування деяких питань радіаційної і космічної біології.

Основні етапи розвитку вчення про гриби. Перші відомості про гриби ми знаходимо в працях учених стародавнього світу – Теофраста, Плінія, Діоскорида. В період Відродження дослідники виявляють певний інтерес до їстівних і отруйних грибів. Для встановлення місця грибів у системі рослинного світу велике значення мали праці К. Ліннея, зокрема його «Види рослин». На початку XIX ст. з'являються праці відомого голландського міколога Х. Г. Персона («*Observationes Mycologicae*», «*Mycologia Euzorae*» і ін.), шведського міколога С. М. Фріза («*Systema Mycologicum*» і ін.), чеського ботаніка А. Корда (мікроскопічні дослідження грибів), які лягли в основу мікології як науки. У XIX ст. учені працювали в галузі систематики і флористики грибів, їх розмноження і онтогенезу. Зокрема, Ловел досліджував розвиток сумок і базидій і на цій основі виділив аскові і базидіальні гриби, Езенбек вивчав розмноження водяних грибів, Еренберг відкрив статевий процес у зигоміцетів. Найбільшого значення в розвитку мікології в цей період набувають праці німецького ботаніка А. де Барі, якого вважають основоположником сучасної мікології. Він експериментально довів явище плеоморфізму (зміни спороношення залежно від стадії розвитку), дослідив статевий процес у аскоміцетів, показав велику роль статевого процесу в розмноженні грибів, виділив групи сапрофітних грибів, висунув гіпотезу монофілетичного походження грибів від зелених водоростей. На кінець XIX ст. мікологія досягла високого рівня розвитку. Відкрито велику кількість видів, створено важливі регіональні флори, монографії, атласи. Визначний вклад у розвиток мікології внесли вітчизняні мікологи. Російський ботанік Ф. М. Каменський відкрив явище симбіозу грибів і коренів вищої рослини, яке пізніше А. Франк назвав мікоризою. Видатний російський міколог М. С. Воронін поклав початок морфологічному і біологічному напрямкам у вітчизняній мікології, відкрив збудника капустяної кили, докладно вивчив цикли розвитку плазмодіофори, пукцинії соняшникової та запропонував практичні заходи боротьби з ними. І. П. Бородін створив перший підручник з мікології. Відомий вітчизняний фітопатолог А. О. Потебня вивчив біологію і систематику паразитних грибів, переважно аскоміцетів, установив генетичні зв'язки між незавершеними грибами і аскоміцетами, розробляв класифікацію незавершених грибів. Він заснував харківську школу мікологів.

Радянські вчені плідно працюють у різних галузях мікології. Видатний міколог А. А. Ячевський був організатором фітопатологічної служби в нашій країні, вивчав систематику і філогенію різних груп грибів, написав монографії про пероноспоральні, борошнисторосяні гриби, фікоміцети та міксоміцети Росії, двотомний визначник грибів. Він заснував славетну школу радянських мікологів (С. І. Ванін, М. О. Наумов і ін.). В. А. Траншель – видатний спеціаліст у галузі іржастих грибів – описав понад

100 видів нових грибів. С. І. Ванін відомий своїми працями в галузі лісової фітопатології; М. О. Наумов вивчав іржасті гриби хлібних злаків, килу капусти, описав майже 200 нових видів грибів; А. І. Курсанов досліджував вплив паразитних грибів на будову і функцію ушкодженої рослини, вивчав фізіологію, походження і філогенію грибів.

В. Ф. Купревич розробляє різні питання систематики грибів, а також фізіологію і біохімію ураженої грибом рослини. Радянські мікологи склали великі зведення з таких груп грибів, як афілофоральні (А. С. Бондарцев), незавершені (Н. І. Васильєвський, В. П. Каракулін), мукоральні (М. О. Наумов), іржасті (В. А. Траншель), шапкові (В. П. Васильков), сажкові (Л. С. Гутнер). Широкі мікологічні дослідження розгорнулися в багатьох наукових установах АН СРСР республіканських академій наук, на кафедрах університетів та інших навчальних закладів, в ботанічних садах, науково-дослідних станціях В СРСР і за кордоном проводиться поглиблене вивчення флори, екології та біології грибів, їх цитології, генетики, фізіології та біохімії, досліджується кількість і біологічна цінність грибних білків, вуглеводів, амінокислот інших речовин; в чистих культурах вивчаються штами грибів як продуцентів білків, антибіотичних субстанцій, стимуляторів росту та інших фізіологічно активних речовин для практичних потреб людини; відшукуються ефективні заходи захисту рослин від грибних хвороб.

Основні етапи розвитку вчення про лишайники. Положення лишайників у класифікаційній системі рослинного світу до початку XIX ст. було не визначене. Як самостійна галузь ботаніки ліхенологія зародилась у другій половині XIX ст. завдяки працям таких відомих вчених, як А. де Барі, Е. Фріз, Кортер, С. Швенденер і ін. Для правильного розуміння природи лишайників велике значення мали досліді вітчизняних вчених А. С. Фамінцина і Й. В. Баранецького, які довели, що водорість лишайника здатна розмножуватися і рости після звільнення із лишайника. Німецький ботанік С. Швенденер, виходячи з своїх дослідів і дослідів А. С. Фамінцина та Й. В. Баранецького, зробив висновок про двоїсту природу лишайників, розглядаючи їх як комплексні організми, що складаються з гриба і водорості. Дальший розвиток ліхенологія дістала в працях А. Цальбрук-нера, який розробив основи систематики лишайників на основі форми слані і характеру плодових тіл. Французький ботанік Г. Боньє зробив першу спробу штучно синтезувати слань лишайника; німецький учений Е. Х. Шталь досліджує розвиток лишайників. Вагомий вклад у розвиток ліхенології внесли радянські ботаніки – О. О. Єленкін, А. М. Окснер, В. П. Савич, М. П. Томін і ін. О. О. Єленкін, зокрема, здійснив важливі дослідження в галузі флори і екології лишайників, взаємовідносин між компонентами лишайника. Радянські і зарубіжні ліхенологи продовжують поглиблено вивчати ліхенофлору окремих географічних районів світу, екологію, біологію і фізіологію лишайників, закономірності формування лишайникових угруповань, алелопатичний вплив, філогенетичні зв'язки лишайників, антибіотичні властивості та інші питання.

УЯВЛЕННЯ ПРО СУЧАСНІ МЕТОДИ СИСТЕМАТИКИ РОСЛИН

Систематика рослин у минулому користувалась в основному тільки морфологічним методом, тобто в своїх висновках вона спиралася головним чином на дані морфології. Основне завдання систематики полягало в тому, щоб дати опис усіх рослин і класифікувати їх на підставі схожості зовнішніх ознак. Проте, як виявилось згодом, для побудови еволюційної системи рослинного світу даних самої тільки морфології не досить. Для з'ясування складних питань філогенії ботаніки-систематики почали залучати, крім морфологічних, також дані, здобуті іншими ботанічними науками –

палеоботанікою, цитологією і ембріологією, біохімією, ботанічною географією й ін. Отже, поряд із старим морфологічним методом сучасна систематика рослин користується й методами перелічених наук.

Розглянемо коротко суть цих методів стосовно до цілей систематики вищих рослин¹.

Морфологічний (екзоморфний) метод. Цей метод, який іноді називають ще порівняльно-морфологічним, є, як було зазначено, одним з найстаріших у систематиці і найширше вживаних. Ним користуються для з'ясування спорідненості між окремими систематичними групами рослин (таксонами).

Морфологічний метод було широко використано як при розробці штучних (Цезальпіні, Турнефор, Лінней) і природних (Жюссє, Адансон, Декандоль), так і багатьох еволюційних систем рослин (Браун, Енглер, Веттштейн, Галлір, Кузнецов, Буш і ін.). При створенні штучних і природних систем (додарвінівський період) основну увагу приділяли відшукуванню в рослин спільних зовнішніх ознак. Вважали, що чим більше спільних морфологічних ознак, тим більша спорідненість між окремими систематичними категоріями (видами, родами, родинами й ін.). Але здебільшого замість установлення спорідненості в систематики мали справу тільки із схожістю ознак. Отже, класифікацію рослин будували, по суті, за принципом аналогій. Для побудови штучних систем досить було схожості бодай однієї ознаки (система Ліннея). Питання гомологій і аналогій у ті часи ще не було з'ясоване.

¹ Найповніші дані про методи систематики вищих рослин наведені в працях ленінградського ботаніка М. О. Розанової (1930, 1946).

Післядарвінівська систематика і класифікація рослин стає в основному наукою про гомології. Звичайно, даних зовнішньої морфології не відкидають, але оцінюють під кутом зору походження тієї або іншої ознаки, того або іншого органа. Тому вчення про морфогенез набуває важливого значення при філогенетичних побудовах систем. Правда, не завжди легко встановити ті або інші морфогенетичні зміни і перетворення, але систематика повинна прагнути до цього. Картину морфологічної спорідненості близьких між собою груп рослин дуже ускладнюють явища конвергенції і редукації, на що звертав увагу ще Дарвін. Недооцінка цього систематиками (при оцінці певних морфологічних ознак) часом призводить до суперечливих висновків.

Морфологічна схожість у рослин може виникнути не тільки внаслідок редукації. Вона може бути зумовлена також явищами конвергенції, які виникають внаслідок схожих умов місцезростання. Класичним прикладом конвергенції (схожості) є молочаї Африки і кактуси Мексики. Ці зовсім різні з погляду систематики рослини мають дивовижну схожість зовнішніх ознак вегетативних органів.

Анатомічний (ендоморфний) метод. Дані анатомії для цілей систематики вперше застосував Декандоль, який у своїй системі поділив рослинний світ на дві групи – судинні і безсудинні, а перші – на однодольні і дводольні залежно від типу провідних пучків. Анатомічні структури (особливо провідні системи) менш мінливі в часі, ніж морфологічні.

Цей метод дає змогу розрізняти і встановлювати не тільки великі систематичні категорії типу класів (наприклад, однодольні і дводольні), а й родини, роди, види і навіть відміни. В СРСР порівняльно-анатомічний метод успішно застосовували, зокрема, такі відомі ботаніки-систематики, як М. А. Буш і Б. М. Козо-Полянський.

Із праць зарубіжних авторів заслуговують на увагу праці німецького вченого Г. Солередера, який присвятив вивченню порівняльної анатомії однодольних і дводольних 30 років свого життя. Він вважає, що анатомічний метод є досить

важливим для систематики, але його не слід переоцінювати. Цей метод слід розглядати як допоміжний і застосовувати разом з морфологічним.

В дослідженнях решток викопних рослин анатомічний метод з успіхом застосовується й тепер. Виявляється, що елементи внутрішньої будови рослин, зокрема таких цікавих з філогенетичної точки зору груп, як насінні папороті, бенетити і ін., збереглися краще, ніж зовнішня їх форма. Тому особливий інтерес становить питання про еволюцію стели — центрального комплексу провідних тканин стебла судинних рослин. На це вперше звернув увагу французький ботанік Ван-Тігем, а згодом — німецький філогенетик і палеоботанік Ціммерман та радянський систематик-філогенетик Тахтаджян. Найбільш древнім і примітивним типом стели вважають ці вчені так звану протостелу, яка складається з ксилеми (в центрі стебла), оточеної кільцем флоєми. Цей тип стели був властивий девонським ринієвим і деяким іншим давнім викопним формам. В процесі дальшої еволюції і спеціалізації із протостели виникла актиностела (де ксилема мала вигляд не суцільного циліндра, а багатопроменевої зірки), сифоностела (де ксилема оточена флоємою або лише зовні, або з обох боків), еустела (де ксилема і флоєма у вигляді провідних пучків розміщується в паренхімі стебла концентрично, як, наприклад, у дводольних) та ряд інших типів стели.

Анатомічний метод має важливе практичне значення. Його з успіхом застосовують при дослідженні харчових продуктів, кормів і лікарської сировини.

Палеоботанічний (фітопалеонтологічний) метод. Цей метод успішно застосовується палеоботаніками для дослідження флор минулих геологічних епох. Він поєднує в собі морфологічний і анатомічний методи, але щодо викопних рослин, а не сучасних. Дані палеоботаніки, що проливають світло на хід еволюційного процесу, мають дуже велике значення для філогенетичної систематики. Особливо великий інтерес становить дослідження так званих синтетичних груп викопних рослин, таких, як насінні папороті, бенетити, кордаїти й ін. Ці рослини мають ознаки різних систематичних груп, і їх докладне вивчення дає цінний матеріал для з'ясування ходу еволюції. Наприклад, насінні папороті, що росли в палеозої, мають проміжні риси будови між папоротями і саговниками. Зовнішнім виглядом вони дивовижно схожі на деякі тропічні деревовидні папороті. Але анатомічною будовою, будовою насінного зачатка і насіння вони нагадують саговників. Саговники в свою чергу є близькими за своєю будовою до бенетитів. І якщо погодитись, що бенетити або близькі до них форми дали початок покритонасінним, то ми матимемо більш-менш чітку картину ходу еволюційного процесу від викопних насінних папоротей до покритонасінних. Звичайно, тут далеко не все ще з'ясовано, але безсумнівно, що це один з напрямків еволюції.

Відкриття кордаїтів (з групи викопних голонасінних) також у свій час збудило великий інтерес у ботаніків-систематиків. Деякі вчені (Кузнецов, Буш) висловлювали припущення, що кордаїти дали початок однопокривним. Але ці припущення згодом було піддано критиці через недостатню обґрунтованість їх.

Великого значення набуло відкриття псилофітів, яке пролило певною мірою світло на походження вищих рослин. Палеоботанічні дані, здобуті такими видатними палеоботаніками СРСР, як М. Д. Залеський, І. В. Палібін, А. М. Криштофович і ін., а з зарубіжних учених — Д. Скотт, Г. Сапорта, Д. Сьюорд, Г. Потоньє, В. Готан і ін., дали цінний матеріал для філогенетичної систематики. Проте, звичайно, і цінні палеоботанічні дані для більш правильних і об'єктивних висновків потребують уточнень і доповнень за допомогою інших методів.

Ембріологічний (онтогенетичний) метод. Цей метод застосовується для дослідження розвитку мікро- і макроспор, зародкових мішків, ендосперму і взагалі для вивчення певних фаз (стадій) онтогенезу рослин. Внаслідок успішної розробки цього

методу з'явилося чимало класичних праць, які допомогли з'ясувати складні питання філогенетичного розвитку вищих рослин.

Відомий німецький морфолог-ембріолог Вільгельм Гофмейстер ще в кінці першої половини XIX ст., досліджуючи розвиток мохів, папоротей і голонасінних, відкрив чергування поколінь у цих груп рослин. Це дало змогу «перекинути міст» між безнасінними (споровими) та голонасінними рослинами і встановити перехід від перших до других. Разом з тим його дослідження показали, що насінні рослини є, по суті, найвищими споровими, власне різноспоровими, оскільки їх спори, як відомо, диференційовані на мікро- і макроспори. Відкриття Гофмейстера пролило світло на філогенію цих груп рослин, показало нерозривні зв'язки між ними.

Пізніше вченими було досліджено розвиток тичинок і плодолистків і показано, що це не нові якісь органи, а видозмінені в процесі довго еволюції мікро- і макроспорофіли. У дальшому внаслідок ембріологічних досліджень було зроблено ряд відкриттів, що знайшли відображення в працях таких відомих російських учених, як В. М. Арнольд, В. І. Беляєв, І. М. Горожанкін, С. Г. Навашин, С. І. Ростовцев, а з зарубіжних – Вармінг, Гіньяр, Страсбургер, Трейб, Челаковський і ін.

Російський ботанік І. М. Горожанкін провів блискучі дослідження над заплідненням у деяких голонасінних (хвойних) і вперше показав, що при заплідненні чоловіча статеві клітина виходить із пилкової трубки через отвір і зливається з яйцеклітиною.

Особливе місце серед ембріологічних досліджень займають класичні праці С. Г. Навашина, які становлять цілу епоху в світовій ботанічній науці. До речі, найважливіші відкриття Навашин зробив у Києві в кінці XIX і на початку XX ст. Так, досліджуючи влітку 1898 р. процес запліднення в лілії лісової (*Lilium martagon* L.), Навашин установив, що зародок утворився внаслідок запліднення яйцеклітини однією з чоловічих гамет (тоді їх називали ядрами. – О. Л), а ендосперм виник внаслідок запліднення другою чоловічою гаметою вторинного ядра зародкового мішка. Так було відкрито подвійне запліднення в покритонасінних – одне з найбільших відкриттів у ботанічній науці. Відомий російський ботанік І. П. Бородін писав у свій час про відкриття Навашина: «Халазогамія, подвійне запліднення, супутники хромосом – ось тріада, що обезсмертила його ім'я».

Важливими для систематики ембріологічними працями в наш час уславився індійський ботанік П. Магешварі і радянські вчені В. Г. Александров, М. С. Яковлев і В. О. Піддубна-Арнольд.

Географічний метод. Його часто ще називають морфолого-географічним. Застосування цього методу ґрунтується на тій закономірності, що кожному виду рослин, роду, родині властива своя область поширення, свій географічний ареал. Якщо площа ареалу дуже велика, то вона характеризується, як правило, різними умовами місцезростання рослин щодо рельєфу, клімату, ґрунтів і т. д. Ці умови місцезростання називаються екологічними.

Кожний вид (або дрібніші за вид категорії) характеризується здебільшого певними умовами місцезростання, що свідчить про наявність тісного зв'язку між організмом і середовищем і підтверджує їх єдність. Про пристосованість видів до певних умов місцезростання свідчить наявність у природі видів приморських, скельних, крейдових, засолених ґрунтів і ін. Отже, ці види мають певні морфологічні і навіть анатомо-фізіологічні особливості. Усе це, звичайно, систематики повинні враховувати в своїх працях. Систематики широко користуються тепер географічним методом при критичних опрацюваннях флор, при написанні монографій родів, родин і ін.

Залучення даних географії рослин до розв'язання завдань систематики є великим завоюванням науки. Початок ботаніко-географічним дослідженням було покладено видатним німецьким ученим Олександром Гумбольдтом (1769–1859), якого вважають

основоположником географії рослин. Він перший звернув увагу на зв'язок кліматичних явищ з поширенням і зовнішніми формами рослинності. Англійський ботанік Джозеф Гукер, праці якого, як відомо, високо цинив Дарвін, перший досліджував розвиток флор окремих країн. Великий інтерес для систематики рослин являють праці відомого швейцарського ботаніко-географа А. Декандоля і німецького – А. Енглера. Декандоль, зокрема, розглядав географію рослин не тільки як описову науку, а як науку про закономірності поширення рослин. Розселення рослин він пояснював умовами середовища і геологічним минулим Землі.

Для систематики цінними є такі висновки Декандоля: 1) види, які мають тепер невеликий ареал, незважаючи на можливості свого поширення, є молодшими порівняно з видами, що мають великий ареал і недосконало пристосовані до поширення; 2) центром походження роду є місце концентрації найбільшої кількості його видів.

Висновки Енглера: 1) в старих країнах, особливо гірських, більш різко виражений ендемізм; 2) численні роди, що мають тепер тільки один вид (монотипні роди), у минулому, як свідчать палеоботанічні дані, мали багато видів і великий ареал.

Австрійський ботанік Р. Веттштейн перший звернув увагу на те, що близькі між собою види стикаються своїми ареалами і тому часто мають ряд перехідних форм. Більш далекі за спорідненістю види мають більш віддалені ареали і між ними, як правило, немає перехідних форм. Наприкінці XIX ст. географія рослин завойовує міцне місце в ботаніці, і географічний, або географо-морфологічний, метод стає одним з основних у працях з систематики. Його широко застосовують у монографічних опрацюваннях і «Флорах» майже всі ботаніки світу.

В СРСР морфолого-географічний метод знайшов відображення і дальший розвиток у капітальних монографіях з систематики різних груп вищих рослин і в «Флорах». Ним користуються в своїх працях майже всі ботаніки-систематики і ботаніко-географи, які досліджують флору і рослинність СРСР.

Біохімічний метод. Уперше значення даних біохімії для систематики визначив німецький учений Ф. Рохледер у 1854 р. Він висловив думку, що між систематичним положенням рослини і наявністю в ній хімічних речовин існує певний зв'язок. Згодом було з'ясовано, що близькі види нерідко містять схожі хімічні речовини. Так, у численних видах тютюну є алкалоїд нікотин, пасльону – соланін, кофе – кофеїн. Багато видів і родів родини бобових (метеликових) мають специфічні, тільки їм властиві білки.

Але є види, які належать до одного роду, проте різко відмінні за хімічними властивостями. Так, одні види роду блювотного горіха (тропічний рід) містять міцну отруту – стрихнін, інші — зовсім не отруйні. Крім того, є морфологічно різні види, що містять однакові хімічні речовини. Наприклад, ванілін знайдено не тільки у ванілі, а й у вівсі, люпині та ін. Радянський вчений С. Іванов пояснює це тим, що фізіологічні риси рослин у процесі еволюції виявилися стійкішими, ніж морфологічні.

С. Іванов так сформулював основні положення, що впливають з його багаторічних експериментальних досліджень: 1) кожний вид при незмінності зовнішніх умов існування зберігає свою постійну здатність виробляти властиві йому речовини, які є його фізіологічними ознаками; 2) чим спорідненіші види, тим більше в них спільних фізіолого-хімічних ознак, і, навпаки, чим менше споріднені види, тим менше в них спільних ознак; 3) фізіолого-хімічні ознаки в рослин еволюціонують, але їх еволюція проходить дуже повільно порівняно з еволюцією морфологічних ознак; 4) ряди хімічних речовин у споріднених груп рослин (родів, родин) являють собою шляхи еволюції фізіолого-хімічних ознак рослинного світу. Ці положення С. Іванова дістали назву основного біохімічного закону еволюції речовин у рослинному світі.

Праці С. Іванова успішно продовжує його учень А. Благовещенський, який

досліджує алкалоїди і їх розподіл у різних систематичних груп рослин. Він прийшов до висновку, що алкалоїди містять ті групи рослин, які стоять на високому ступені розвитку (маренові, складноцвіті й ін.), або ті, що належать до древніх примітивних типів (ефедрові, барбарисові, жовтецеві тощо). Циклічні терпени містять родини, які завершують філогенетичні ряди. Тому високорозвинені групи рослин мають схильність утворювати більшу кількість складних циклічних сполук. Вивчаючи ферменти як трансформатори енергії в рослинному організмі, він установив, що в древніх регресуючих групах рослин хімічні реакції, які каталізуються ферментами, проходять активніше, ніж в організмах прогресуючих, що досягли високого енергетичного рівня.

З праць зарубіжних дослідників найбільший інтерес мають праці американського біохіміка Мак Нера, виконані ним за період 1935–1945 рр. Вивчаючи алкалоїди, гліцериди і леткі масла в представників 83 тропічних і позатропічних родин, він прийшов до таких висновків: 1) рослини тропіків містять хімічні сполуки з меншою молекулярною вагою, ніж рослини помірного клімату; 2) у більш розвинених систематичних груп рослин алкалоїди мають більшу молекулярну вагу; 3) гліцериди з більшими йодними числами зустрічаються у високорозвинених груп рослин.

Хоч наслідки біохімічних досліджень і мають велике значення для встановлення філогенетичних зв'язків між рослинами, проте побудувати систему рослинного світу на основі самих біохімічних даних поки що неможливо. Потрібні дальші комплексні дослідження, особливо всебічні дослідження білка як систематичної ознаки рослин. С. Іванов вважав (1937), що систему рослинного світу можна побудувати тільки тоді, коли в основу її буде покладено властивості білка.

Експериментальний метод, або метод експериментальної систематики, ставить своїм завданням не тільки встановлення спорідненості між окремими групами рослин, а й з'ясування за допомогою польового експерименту шляхів і закономірностей еволюції рослинних форм. Крім того, цей метод допомагає з'ясувати й такі питання, як константність і мінливість певних ознак виду або іншої систематичної одиниці, питання поліморфізму й ін. Так, французький ботанік Жордан перевіряв експериментально константність великої кількості так званих ліннеївських видів і довів, що більшість з них є досить поліморфними і складається з багатьох дрібніших спадкових форм, що ці форми зв'язані з певними умовами місцезростання, що вони між собою не схрещуються. Останнє твердження Жордана згодом було відхилено. Цінним у роботі Жордана є те, що він першим серед систематиків ще в середині XIX ст. став на шлях експерименту і виявив картину поліморфізму багатьох видів. Пізніше радянські і зарубіжні дослідники (Гофман, Клебс, Гебель, Алмквіст, Вавилов, Сінська, Клементс, Турресон та ін.) прагнули з'ясувати причини поліморфізму виду (внутрішні і зовнішні) і виявити розмах внутрішньовидової диференціації. Так, Гофман прийшов до висновку, що в межах виду багато форм (екологічних) є константними, що в межах роду спостерігаються паралельні ознаки. Гебель, Клебс та інші показали, що поліморфізм зв'язаний в основному із зміною зовнішніх умов. Ці дані і висновки дещо згодом були підтверджені і доповнені іншими дослідниками. Зокрема, Алмквіст довів, що поява нових форм (у межах виду) зумовлена не лише зміною умов середовища, а також гібридизацією і появою мутацій. Клементс і Холл показали, що головним фактором, який зумовлює появу нових форм (і навіть видів), є адаптація до нових умов зростання і частково гібридизація. Мутаціям вони не надають великого значення. Адаптація, на їх думку, – універсальний процес.

Турресон великого значення надає екології. Випробувані в культурі численні ліннеївські види виявили велику кількість спадкових варіацій. У природі ці варіації згруповані в різні типи, властиві певним умовам місцезростання. Ці типи вчений назвав екотипами. В природі, за Турресоном, види диференціюються на паралельні

екотипи. До одного типу можуть належати різні види, їх об'єднують спільні умови місцезростання. Великі і важливі експериментальні дослідження поліморфізму культурних рослин і їх близьких диких родичів провели видатний радянський вчений М. І. Вавилов і його учні. Їх працями встановлений дуже поширений поліморфізм у злакових, городніх, садових і баштанних культур. Вони довели, що перехреснозапильні і самозапильні рослини поліморфні в однаковій мірі. Виявили паралелізм у фенотипній мінливості величезної кількості культурних рослин. Це дало підставу М. І. Вавилову сформулювати закон гомологічних рядів. Коротко суть цього закону полягає в тому, що генетично близькі види і роди характеризуються схожими (тобто паралельними) рядами спадкової мінливості.

Методи систематики рослин удосконалюються й оновлюються. Сучасна систематика збагачується новими методами й ідеями. Це, зокрема, математичний метод в різних його проявах – статистичному, теорії множин, теорії інформації, кібернетичній техніці, математичній логіці тощо, без якого тепер неможливе опрацювання масового матеріалу з систематики. Увагу ботаніків привертають також питання прогнозування й моделювання, застосування в систематиці комп'ютеризованих, інформаційно-пошукових систем, скануючого мікроскопа (стереоскана), нових методів хемосистематики, включаючи хроматографію, дисковий електрофорез та ін.

Нарешті, цікавим є новий метод вивчення природної радіоактивності рослин. Виявляється, що радіоактивність рослин, які знаходяться на різних ступенях філогенетичного розвитку, різна. Найбільша концентрація радіоактивних речовин, за Д. М. Гродзинським, спостерігається у деяких нижчих рослин (зокрема, в окремих видів лишайників), а також у мохів. Вона поступово зменшується від папоротеподібних до покритонасінних. Очевидно, між рівнем природної радіоактивності рослин і їх систематичним положенням є певна залежність.

Пізнання складного процесу еволюції і встановлення споріднених зв'язків між окремими систематичними групами неможливе при односторонньому підході до проблеми, тобто при застосуванні будь-якого одного методу ізольовано. Воно вимагає комплексного застосування різних методів систематики рослин як нових і найновіших, так і старих класичних.

НИЖЧІ РОСЛИНИ (*Thallophyta*)

Нижчі рослини – це велика збірна група організмів (близько 150 000 видів), тіло яких не розчленоване на вегетативні органи і має вигляд слані (талому). Вони відзначаються надзвичайною різноманітністю будови і форм життєдіяльності. Серед нижчих рослин є організми одноклітинні, колоніальні, неклітинні (сифонові), нитчасті, різнонитчасті, мікроскопічні й макроскопічні. Деякі з них досягли порівняно високого рівня організації, мають складну морфологічну й анатомічну будову. До нижчих рослин належать форми з різною диференціацією клітин: без оформленого ядра (бактерії, синьо-зелені водорості); з добре оформленим ядром, але з нечітко виявленим хромосомним апаратом (багато одноклітинних зелених водоростей); з типовим ядром й іншими органами клітини; одноядерні й багатоядерні, з хроматофорами або без них. Нижчі рослини мають різні форми розмноження – вегетативну, нестатеву і статеву. Деяким групам статевий процес не властивий взагалі, а в деяких його відсутність є вторинним явищем. У межах окремих груп добре простежуються поступове ускладнення статевого процесу від ізогамії до оогамії, а також зміни будови і функцій організмів у зв'язку з переходом від водного до наземного способу життя. Велика різноманітність нижчих рослин виявляється в різних спеціалізованих формах нестатевого розмноження, в різних типах зміни ядерних фаз у циклі розвитку, в різних формах пристосування до мінливих умов навколишнього середовища. Заселяючи різноманітні водойми й екологічні біотопи суші, ці організми без видимих зовнішніх пристосувальних ознак часто виявляють надзвичайно велику стійкість до крайніх умов існування (висихання, низька і висока температура тощо). Щодо способу живлення, то серед нижчих рослин ¹є автотрофи і гетеротрофи.

Нижчим рослинам належить визначна роль у процесах кругообігу речовин у біосфері. Вони є активними чинниками багатьох природних процесів розкладу органічних речовин у ґрунті й воді, процесів гумусоутворення, біологічного вивітрювання різних порід, утворення деяких корисних копалин тощо. Нижчі рослини є основними нагромаджувачами органічних речовин у водоймах. Клітини водоростей, грибів, бактерій продукують антибіотики, ферменти, вітаміни та інші фізіологічно активні речовини. Серед нижчих рослин чимало збудників хвороб рослин, тварин і людини.

З дослідженнями нижчих рослин пов'язана розробка багатьох актуальних наукових проблем, зокрема таких найбільш важливих, як вивчення прижиттєвих виділень нижчих рослин, їх ролі в природних процесах і можливість використання людиною; розробка економічних способів штучної культури деяких нижчих рослин для добування вітамінів, антибіотиків, стимуляторів росту, білків та інших речовин; раціональне використання продукції Світового океану; мікробіологічна корозія руд; селекція мікробів; походження рослин та ін. Саме нижчі рослини є найбільш зручними об'єктами для вивчення багатьох фізіологічних процесів на клітинному й молекулярному рівнях, деяких питань космічної і радіаційної біології.

Крім класичних порівняльно-морфологічних методів (вивчення будови, онтогенезу), для дослідження нижчих рослин останнім часом широко застосовують електронну мікроскопію, прижиттєве мікрофотографування, спектральний аналіз, методи культуральний, радіоізотопний, хроматографічний та ін.

До нижчих рослин належать такі відділи (типи):

Дроб'янки, або бактеріоподібні (*Schizophyta*, *Bacteriophyta*), синьо- зелені водорості (*Cyanophyta*), евгленові водорості (*Euglenophyta*), пірофітові водорості (*Pyrrhophyta*), золотисті водорості (*Chrysophyta*), діатомові водорості (*Diatomeae*, *Bacillariophyta*),

зелені водорості (*Chlorophyta*), харові водорості (*Charophyta*), різноджгутикові водорості (*Heterocontae*), бурі водорості (*Phaeophyta*), червоні водорості (*Rhodophyta*), слизовики, міксоміцети (*Myxophytia*, *Mycomycetes*), гриби (*Fungi*, *Mycophyta*), лишайники (*Lichenes*).

Відділи нижчих рослин є самостійними і незалежними в своєму походженні та філогенетичному розвитку. Останнім часом дедалі більше з'ясовується наявність філогенетичних зв'язків між окремими відділами нижчих рослин, особливо водоростей, і деякими групами найпростіших організмів, які належать до джгутикових (*Flagellatae*). Джгутикові, що є можливою вихідною групою в філогенезі різних відділів нижчих рослин, об'єднуються в кілька самостійних за походженням відділів найпростіших організмів, що мають джгутики, зокрема, евгленові, пірофітові, золотисті водорості.

У цьому посібнику розглянемо 13 відділів нижчих рослин.

ВІДДІЛ ДРОБ'ЯНКИ (*Schizophyta*)

Відділ об'єднує понад 3000 видів переважно одноклітинних безхлорофільних мікроорганізмів простої будови. Клітини дроб'янок не мають оформлених ядра, мітохондрій і хроматофорів. Найтиповішу будову мають бактерії та близькі до них організми, тому частина ботаніків вважає за доцільне назвати цей відділ — бактеріоподібні (*Bacteriophyta*). Представники відділу розмножуються простим поділом клітин (статевого процесу немає).

Відділ поділяють на 1–4 класи і близько 10 порядків. Для класифікації найважливіше значення мають фізіологічні й біохімічні особливості організмів.

Ми поділимо відділ дроб'янок, або бактеріоподібних, на 4 класи – типові бактерії, мікобактерії, спірохети, актиноміцети.

КЛАС ТИПОВІ БАКТЕРІЇ (*Bacteria*)

Клас об'єднує найпростіші одноклітинні, переважно безхлорофільні організми, які можна побачити лише в мікроскопі при великих збільшеннях. Клітини вкриті твердою нееластичною оболонкою, не мають оформлених ядра і пластид.

Морфологія бактерій. Бактеріям властиві три основні форми: сферична, циліндрична (паличкоподібна), спіральна (рис. 3).

Сферичні бактерії, або *коки* (від грецького «кокус» – ягода), мають кулясту форму клітин. Залежно від кількості та розміщення клітин коки поділяють на *монококи* – поодинокі клітини, *диплококи* – попарно з'єднані клітини, *стрептококи* – ланцюжки клітин, *гафкії*, або *тетракоки*, – клітини розміщуються по чотири, *сарцини* – скупчення клітин кубічної форми, *стафілококи* – скупчення гронovidної форми, *мікрококи* – скупчення неправильної форми. Описано понад 300 видів бактерій кулястої форми

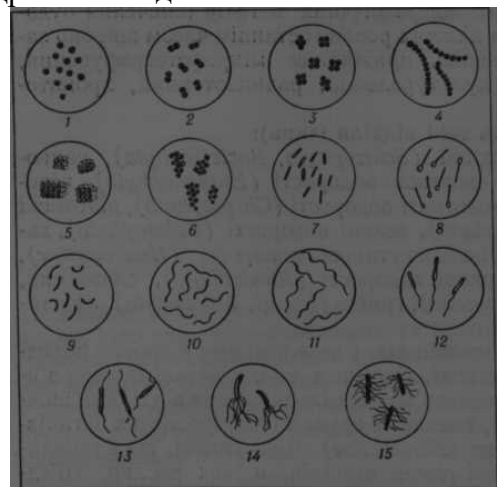


Рис. Бактерії:

- диплококи; 3 – тетракоки; 4 – стрептококи; 5 – сарцини; 6 – стафілококи;
- 7 – паличкоподібні; 8 – спороносні бацили; 9 – вібріони;
- 10 – спірили; 11 – спірохети; 12 – монотрихи;
- 13 – амфітрихи; 14 – лофотрихи; 15 – перитрихи.

Паличкоподібні бактерії бувають різноманітних розмірів. Вони мають досить тверду нееластичну оболонку і ростуть переважно у довжину. Серед паличкоподібних бактерій виділяють особливу групу — бацили, які здатні утворювати ендоспори. Спіральні, або звивисті, бактерії бувають різні за кількістю витків. Бактерії з великою кількістю витків називаються спірохетами, малозвивисті, з 1–3 витками – спірилами, у вигляді зігнутої палички — вібріонами.

Бактеріям властивий поліморфізм, тобто здатність змінювати форму клітин залежно від зовнішніх і внутрішніх умов розвитку. Явище поліморфізму добре спостерігати в штучній чистій культурі бактерій.

Будова клітини.

Бактеріальна клітина має такі структурні елементи: джгутики, слизистий шар, або капсулу, клітинну оболонку, протопласт. Джгутики властиві більшості паличкоподібних і спіральних бактерій; у коків їх немає. За допомогою електронного мікроскопа виявлено, що джгутик являє собою пучок фібрил складної білкової природи, який відходить від базальної гранули – блефаропласта. Блефаропласт розташований на внутрішній стороні цитоплазматичної мембрани. Джгутики бувають спіральні, хвилясті, зігнуті. Бактерії можуть мати джгутики різної форми і різну кількість їх. Бактерії з одним джгутиком називають монотрихами, з двома – амфітрихами, з пучком на одному чи двох кінцях клітини – лофотрихами, з багатьма джгутиками, більш-менш рівномірно розміщеними на поверхні, – перитрихами. Крім джгутиків, на поверхні клітин можуть бути особливі війки завдовжки близько 1 мк, якими бактерії прикріплюються до субстрату.

Багато бактерій має капсулу, яка щільно прилягає до клітинної оболонки. Товщина капсули коливається від часток мікрона до 10 мк і більше. Межа між капсулою і клітинною оболонкою не завжди чітка. У деяких бактерій капсула являє собою потовщену клітинну оболонку, в інших вона слизиста і добре відособлена від оболонки. Утворення капсул часто спостерігається при несприятливих умовах зовнішнього середовища або при культивуванні бактерій на певних штучних середовищах. Численні патогенні бактерії утворюють капсули тоді, коли потрапляють в організм. У складі капсули є вода (до 98%), складні вуглеводи, у деяких – азот, фосфор, поліпептиди. Хімічний склад капсул має певну видову специфіку і може мати систематичне значення. У бактерій, у яких не вдається виявити типової капсули, над клітинною оболонкою можна бачити аналогічну структуру у вигляді дуже тонкого шару – мікрокапсулу, або піхву.

Під капсулою, чи піхвою, міститься клітинна оболонка. Вона дуже тонка, близько 0,02 мк. У світловий мікроскоп її можна побачити, забарвивши мікропрепарат спеціальним барвником, а в електронний – на ультратонких зрізах бактерій. Товщина, твердість, міцність і хімічний склад оболонки різноманітні у різних видів і залежать від умов росту та інших факторів. Остаточно встановити хімічний склад оболонки ще не вдалося, бо дуже важко виділити її речовину в чистому вигляді. В ній виявлено складні вуглеводи, амінокислотні комплекси. Целюлози й хітину в ній, за поодинокими винятками, немає. Досить характерною для бактеріальної оболонки є діамінопімелінова кислота, яка зустрічається також у синьо-зелених водоростей. Електронно-мікроскопічне вивчення показало, що бактеріальна оболонка складається з структурних одиниць діаметром 50–140 нм, розташованих у вигляді правильних шестикутників або чотирикутників.

До складу протопласта бактеріальної клітини входить цитоплазматична мембрана, цитоплазма з різними включеннями і ядерна речовина (ядерний апарат). Тонка цитоплазматична мембрана щільно прилягає до клітинної оболонки. До її складу входять ліпопротеїдні комплекси. Ця мембрана виконує важливу фізіологічну функцію — виявляє вибірну здатність, підтримує відносну сталість осмотичного тиску в клітині

тощо. Цитоплазма містить різні включення у вигляді гранул різноманітних речовин – запасних поживних (глікоген, волютин), хроматину, ферментів, пігментів, краплі олії, у деяких сірку тощо. В електронному мікроскопі можна розглянути в цитоплазмі двошарові цитоплазматичні мембрани, системи каналців і пухирців, рибосоми. Пігменти в цитоплазмі зустрічаються тільки у деяких бактерій. Це – зелений бактеріохлорофіл у зелених бактерій, червоні каротиноїди з домішкою бактеріохлорофілу у пурпурових бактерій. Клітина бактерій не має відособленого ядра. Ядерна речовина (ядерний апарат) перебуває то в дифузно-розчиненому стані, то у вигляді дрібних зернят і тілець у всьому протопласті клітини, то у вигляді організованого внутрішньоклітинного органοїда – нуклеїда. Нуклеїди бактерій позбавлені таких внутрішньоядерних структур, як ядерна мембрана, ядерце, хромосоми та ін.

Спороутворення. Для багатьох бактерій властива здатність утворювати ендоспори. Вони розвиваються із вмісту клітин, вкриваються товстою дво-тришаровою оболонкою і характеризуються великою стійкістю проти впливу багатьох хімічних та фізичних факторів. Бактеріальні ендоспори гинуть в сухому стані лише при температурі 165°C після двогодинного нагрівання, а в перегрітій парі – при 121°C за 15 хв. Бацilli сибірки в стані спори можуть зберігати життєдіяльність до 30 років. Спори містять складні ферментні системи, які забезпечують дихання і перетворення речовин, генетичний матеріал, поживні речовини. В складі спор виявлена особлива речовина – дипіколінова кислота, якої немає в вегетативних клітинах. Переважна більшість патогенних бактерій спор не утворює. Спороутворення у бактерій є важливим пристосуванням до перенесення несприятливих умов.

Розмір бактерій. Бактеріальні клітини дуже малі – довжина 1–10 мк, ширина 0,2–1 мк. Звичайно їх вивчають, збільшуючи в 900–1000 і більше разів. Довжина деяких бактерій може досягати 200–500 мк. Розмір коків 1–2 мк, а довжина паличковидних бактерій 2–5 мк при ширині 0,4–0,8 мк. В 1 см³ вмістилося б 550 млрд. клітин бактерій.

Рух бактерій. Рухливі бактерії здатні активно пересуватися тільки в рідкому середовищі. У повітрі бактерії розповсюджуються пасивно — на частинках пилу, в краплинах рідин, мокрот тощо. Найчастіше пересування бактерій відбувається за допомогою джгутиків, які здатні до спіральних хвилеподібних рухів у рідкому середовищі. Швидкість руху буває різною: від непомітного до значного. Деякі бактерії за 1 сек пересуваються на віддаль, яка в 20 разів перевищує їх довжину. Деякі безджгутикові бактерії здатні пересуватися за допомогою «повзання або звивистих рухів клітини. Еволюція пересування бактеріальних клітин за допомогою джгутиків відбувалась, очевидно, разом з видовженням їх форми.

Розмноження бактерій. Основним способом розмноження бактерій є ізоморфний поділ клітин, тобто поділ клітини на дві нові, приблизно однакові дочірні клітини. В оптимальних умовах бактерії здатні швидко розмножуватися. Час між двома послідовними поділами клітин бактерій називають часом генерації. За цей час кількість клітин подвоюється. Час генерації залежить від виду бактерій, поживних речовин, фаз росту, зовнішніх умов. При сприятливих умовах він дорівнює 20–30 хв. З такою швидкістю розмноження одна клітина може дати за 10 днів потомство, рівне за об'ємом земній кулі. Деякі бактерії розмножуються брунькуванням.

Іноді в бактерій відбувається явище, яке нагадує статевий процес. Воно полягає у злитті клітин і обміні факторами спадковості (генетична рекомбінація).

Різнманітність фізіологічних функцій бактерій. Бактерії характеризуються дуже різнманітними фізіологічними особливостями, що виявляється в неоднаковому відношенні їх до кисню, температури, в здатності використовувати різні речовини як джерело енергії, розкласти ті чи інші речовини, в своєрідності живлення тощо.

За відношенням до кисню виділяють дві основні групи бактерій: аеробні і анаеробні.

Аеробні бактерії в процесі дихання використовують атмосферний кисень. Вони поширені в природі в умовах вільного доступу кисню. З участю аеробних бактерій відбуваються інтенсивні процеси мінералізації органічних речовин у ґрунті.

Анаеробні бактерії не здатні засвоювати вільний кисень, а деякі з них (облігатні анаероби) навіть отруюються ним. Для дихання ці бактерії звичайно використовують кисень органічних сполук, тобто внутрішньо-молекулярний кисень. Анаеробні бактерії в природі поширені в субстратах, де недостатня аерація (щільні ґрунти, рідини тощо).

Значна кількість бактерій має ферментні системи, завдяки яким може жити і в анаеробних, і в аеробних умовах. Їх називають факультативними анаеробами.

За відношенням до температурних умов виділяють такі групи бактерій: мезофіли, психрофіли, термофіли. Мезофіли добре розвиваються при температурі 20–40°C, психрофіли – від 10 до –8°C, термофіли – від 50 до 75°C.

Більшість бактерій в стадії активного розмноження (вегетативна стадія) гинуть при температурі близько 70°C за 1–5 хв. В киплячій воді бактерії, які не утворюють спор, гинуть за кілька хвилин. Вегетативні форми багатьох бактерій добре переносять низькі температури. Вони тижнями можуть жити в снігу і на льоду, а деякі не втрачають життєздатності навіть при температурі рідкого водню (–252°C).

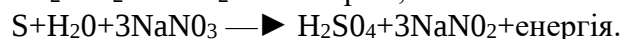
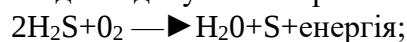
Бактеріальні організми відзначаються високою радіостійкістю. Багато видів витримує опромінення в сотні тисяч Р. Дози радіації 2–3 млн. Р спричиняють повну загибель бактерій. У деяких випадках під впливом великих доз радіації виникають дуже радіостійкі форми бактерій. Так, у воді, що оточує реактор в Лос-Аламосі (США) і одержує радіоопромінення в дозах 10 млн. Р за кожні 8 год, розвинулися стійкі популяції бактерії *Pseudomonas*. В Австралії знайдено бактерії навіть у важкій воді реактора.

За особливостями вуглецевого живлення бактерії бувають автотрофні і гетеротрофні.

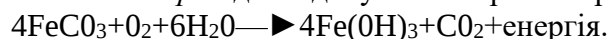
Автотрофні бактерії вбирають вуглець із простих вуглецевих речовин і для росту не потребують органічних речовин в середовищі. Вони утворюють амінокислоти, білки, жири, вуглеводи, вітаміни та інші складні органічні речовини з вуглекислого газу повітря і розчинених у воді неорганічних речовин. До автотрофів належать хемосинтезуючі і фотосинтезуючі бактерії.

Хемосинтезуючі бактерії добре ростуть в темряві і енергію для синтетичних процесів добувають з хімічних реакцій окислення різних неорганічних речовин (сірководень, сірка, метан, аміак та ін.). Залежно від того, які саме неорганічні речовини окислюють хемосинтезуючі бактерії, виділяють кілька груп цих бактерій. Найбільш поширені сіркобактерії, залізобактерії, нітрифікуючі бактерії.

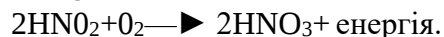
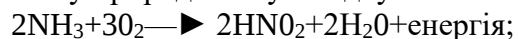
Сіркобактерії зустрічаються в середовищах, де є сполуки сірки або вільна сірка. Вони здатні добувати енергію за рахунок, наприклад, таких процесів:



Залізобактерії здатні добувати енергію за рахунок реакцій окислення сполук заліза:



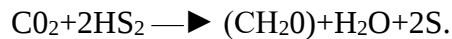
Нітрифікуючі бактерії як джерело енергії використовують аміак і нітрити. За їх участю у природі можуть відбуватися такі процеси:



Фотосинтезуючі автотрофи містять аналогічні хлорофілу пігменти і засвоюють енергію сонячного світла. Сюди належить нечисленна група пігментних бактерій, переважно облігатних анаеробів. Одні із них містять фотосинтезуючий пігмент

бактеріохлорофіл і каротиноїдні пігменти червоного, коричневого і пурпурового кольору (пурпурові сірчані бактерії), а інші – зелений пігмент хлоробіум – хлорофіл і каротин (зелені сірчані бактерії). У цих бактерій на світлі відбувається бактеріальний фотосинтез за схемою:

світло



Сірка відкладається у вигляді внутрішньоклітинних гранул.

Гетеротрофні бактерії потребують для свого росту і розвитку готових органічних речовин. Серед них розрізняють дві групи: сапрофіти і паразити. *Сапрофіти* використовують органічні речовини мертвих залишків, а паразити – живих організмів. До гетеротрофів належать найбільш поширені і численні види бактерій. Вони здатні використовувати як джерело енергії різноманітні органічні речовини – сахари, амінокислоти, органічні кислоти та ін.

Серед гетеротрофів особливий інтерес становлять такі групи, як бактерії гниття, або амоніфікації, бродіння, азотфіксації, патогенні.

Бактерії гниття спричиняють ферментативний анаеробний розклад білкових речовин (амоніфікацію білків). Процес гниття білків є дуже складним і здійснюється різноманітними бактеріями. Остаточними продуктами гниття білків є аміак, сірководень, індол, екатол та інші речовини

Бактерії бродіння спричиняють ферментативний анаеробний розклад вуглеводів. Енергія біохімічних екзотермічних реакцій розкладу вуглеводів використовується цими бактеріями для росту і розвитку. Є багато типів бродіння. Найважливіше значення мають молочнокисле, маслянокисле, пектинове, оцтовокисле бродіння.

Збудниками молочнокислого бродіння є бактерії роду *Lactobacterium*, *Streptococcus* та ін. Ці бактерії мають високу ферментативну активність зброджують вуглеводи, наприклад, глюкозу і лактозу, з утворенням значної кількості молочної кислоти ($\text{CH}_3\text{CHOH COOH}$). Бактерії молочнокислого бродіння широко використовують для виготовлення молочнокислих продуктів, вони мають значення в силосуванні, квашенні овочів та ін.

Збудниками маслянокислого бродіння є види роду *Clostridium*, які зброджують цукор до масляної кислоти ($\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}_2\text{COOH}$), вуглекислого газу, водню та інших речовин. В побуті ці бактерії часто спричиняють згіркнення коров'ячого масла, олії.

Бактерії пектинового бродіння (*Clostridium pectinovorum*, *Cl. felsineus* і ін.) розкладають пектинові речовини до органічних кислот, водню, вуглекислого газу.

Бактерії оцтовокислого бродіння (*Acetobacter xylinum*, *Ac. aceti* та ін.) окислюють спирт до оцтової кислоти (CH_3COOH). Їх використовують для одержання оцту в промислових умовах.

Азотфіксуючі бактерії можуть засвоювати вільний азот повітря. Одні з них вільно живуть у ґрунті (*Azotobacter*), інші поселяються в клітинах коренів бобових (бульбочкові бактерії – *Rhizobium leguminosarum*). За рік на 1 га азотфіксуючі бактерії, що симбіотично живуть у бульбочках коренів бобових, зв'язують 100–140 кг азоту, а вільноживучий у ґрунті азотобактер – 10–30 кг азоту з повітря. Азотфіксуючі бактерії є добрими помічниками людини в підвищенні родючості ґрунту.

Завдяки гетеротрофним бактеріям відбуваються процеси сушіння тютюну (ферментація тютюну), дубління шкіри, мацерації луб'яних волокон, обробка каучуку, кофе, какао тощо.

Патогенні бактерії, поселяючись в живих організмах, спричиняють порушення їх життєдіяльності, різні патологічні зміни і є збудниками багатьох небезпечних хвороб людини, тварин і рослин. Серед бактеріальних хвороб рослин, або бактеріозів, відомі «опіки» плодових рослин, м'яка гниль овочів, чорна гниль капусти, бактеріальний кореневий рак і ін.

Патогенні бактерії спричиняють такі хвороби людини, як туберкульоз, чума, черевний тиф, дифтерія, правець, проказа та багато інших. Для боротьби з патогенними бактеріями застосовують стерилізацію і дезинфекцію. Стерилізація – це знищення всіх живих мікроорганізмів. Її досягають нагріванням, обробкою певними хімічними речовинами, опроміненням ультрафіолетовим, у-промінням, ультразвуком. Високі температури використовують для стерилізації такими способами, як пара або гаряча, вода (вологий жар), тривале нагрівання в печах (сухий жар), повне згоряння. Стерилізацію рідин, інструментів, посуду проводять в автоклаві при температурі 115–125°C, при тиску 0,7–1,4 атм протягом 20 хв. Посуд, інструменти можна стерилізувати сухим жаром при температурі 165° С протягом 2 год.

Бактеріоцидна дія сонячного проміння пояснюється тим, що в ньому є ультрафіолетові промені (довжина хвилі 2800–2300 А). Лампи ультрафіолетових променів застосовують в продуктових складах для запобігання псуванню м'яса та інших продуктів. Ультрафіолетові промені застосовують для стерилізації посуду, вакцин, сироваток. Під впливом височастотних коливань (ультразвук) в рідкому середовищі клітини бактерій руйнуються.

Дезинфекція – це знищення патогенних бактерій за допомогою таких хімічних речовин, як карболова кислота, формалін, хлор, йод та ін. При дезинфекції знищуються більш чутливі вегетативні клітини бактерій, а не стійкі спори.

У харчовій промисловості широко застосовують *пастеризацію*. Рідину нагрівають до 60–70°C протягом 30 хв. При пастеризації гинуть теж тільки вегетативні клітини бактерій.

У боротьбі з інфекційними хворобами людини особливо велике значення мають запобіжні заходи спрямовані на розвиток і підтримку захисних функцій організму, – дотримання особистої гігієни, правильного режиму праці і відпочинку, фізична культура, запобіжні щеплення та ін.

Важливе значення в боротьбі з бактеріозами рослин має високий рівень агротехніки вирощування рослин, висока культура землеробства, добір стійких сортів, знезараження насіння.

Поширення бактерій у природі. Бактерії зустрічаються в різноманітних природних середовищах. Особливо багато їх у ґрунті, зокрема в його поверхневих шарах. Різні типи ґрунтів відрізняються кількістю бактерій. В 1 г чорнозему налічують 5–6 млрд. клітин бактерій, підзолистого ґрунту – близько 2 млрд., піщаного – близько 1 млрд. У відносно чистій воді – 2–4 тисячі клітин в 1 ж³, брудній воді – десятки тисяч. В запиленому повітрі – сотні бактерій в 1 м³. Багато бактерій в різних рідинах (наприклад у молоці), всередині й на поверхні тіла тварин.

Клас *типові бактерії* поділяють на 4–5 порядків.

Порядок власне бактерії (Eubacteriales)

Найбільший порядок класу (близько 400 видів). Представники порядку одноклітинні, нерозгалужені, з різною формою клітин.

Найважливіші роди і види такі:

Бацили (*Bacillus*) – паличковидні, грампозитивні, рухливі аероби. Сапрофіти і паразити, утворюють ендоспори. Активні продуценти різних гідролітичних ферментів. Деякі види продукують антибіотики. Викликають псування продуктів харчування, паперу, шкіри тощо. Деякі види використовують при обробці шкіри, одержанні кофе, шовку, паперу. *Сінна паличка* (*B. subtilis*) – дуже поширена сапрофітна бактерія. Швидко розвивається в настої сіна. *Bacillus anthracis* є збудником сибірки, *B. alvei* – збудник хвороби бджіл «гнилець бджіл», *B. coagulans* псує консервовані продукти без виділення газів (плоске псування).

Клостридій (*Clostridium*) – анаеробні, грампозитивні, споротворні палички, майже всі рухливі; дуже мінливий рід. За невеликим виключенням, переважно сапрофіти. Продукують цінні ферменти та інші речовини. Викликають різні типи бродіння. Поширені в ґрунті, деякі – в кишечнику людини і тварин. *Cl. Pasteurianum* – ґрунтова сапрофітна бактерія, здатна зброджувати вуглеводи з утворенням бутилового, етилового, пропілового спиртів, масляної, оцтової, молочної кислот, ацетону та інших речовин. Це бактерія маслянокислого бродіння, здатна до біологічної фіксації азоту. Патогенні види: *Cl. botulinum* – збудник харчового отруєння – ботулізму; *Cl. tetani* – збудник правця. Кілька видів є збудниками газової гангрени (*Cl. novyi*, *Cl. septicum* та ін.).

Стрептокок (*Streptococcus*) – бактерії, кулясті клітини яких з'єднані в ланцюжки. Спор не утворюють, нерухливі, грампозитивні. *Streptococcus lactis*, *S. thermophilus* – бактерії молочнокислого бродіння, *S. pneumoniae* – збудник пневмонії, перитоніту, менінгіту та інших тяжких хвороб.

Стафілокок (*Staphylococcus*) – бактерії, кулясті клітини яких утворюють гроновидні скупчення. Золотистий стафілокок (*S. aureus*) є збудником гнійних інфекцій (фурункули, абсцеси, мастит та ін.).

Лактобактерія (*Lactobacterium*) – довгі тонкі нерухливі грампозитивні палички. Спор не утворюють. Відомі бактерії молочнокислого бродіння (*L. bulgaricum*, *L. fermenti*, *L. acidophilum*, *L. Delbruckii* та ін.).

Азотобактер (*Azotobacter*) – безспорові рухливі аероб Клітини оточені слизовою капсулою. Важливі для сільського господарства. Активні азотфіксатори (*A. chroococcum*, *A. galophilum* і ін.).

Ризобій (*Rhizobium*) — бульбочкові бактерії. Рухлі безспорові грампозитивні палички. На коренях бобових утворюють бочки (явища симбіозу клітин кореня і бактерії). Цінна азотфікаторія. Виявлено не менше шести видів чи різновидностей, при до життя в коренях певних рослин (*Rh. trifoli*, *Rh. lupini*, *Rh. phû*

Порядок псевдомонової (*Pseudomonales*)

Об'єднує паличковидні, грамнегативні форми, з різною формою клітин – прості палички, вібріони, спірили тощо. Спор не утворюють. Рухливі і нерухливі. Переважно гетеротрофи, деякі – автотрофи. Головні роди і види:

В і б р і о (*Vibrio*) – бактерії у вигляді зігнутих коротких паличок. Розповсюджені у брудній воді сапрофіти. Патогенною для людини є холерний вібріон *V. cholerae*.

Спірили (*Spirillum*) – рухливі спірально закручені бактерії. Переважно сапрофіти.

Псевдомонас (*Pseudomonas*) – дуже поширені в ґрунті сапрофіти, аероби або факультативні анаероби.

Ацетобактер (*Acetobacter*) – бактерія оцтовокислого бродіння. Рухлива паличка. Використовують для одержання оцту. *As. Xylinum* разом з дріжджовими грибами утворює драглисту масу, яку називають у побуті «японським», або «чайним грибом».

До порядку належать також такі автотрофні організми, як пурпурні сірчані бактерії, здатні до бактеріального фотосинтезу, бактерії нітрифікації (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*), які перетворюють аміак до нітратів і здатні до хемосинтезу.

Порядок хламідобактерій, або трихобактерій (*Chlamydobacteriales*, *Tzichobacteriales*)

Об'єднує нитчасті багатоклітинні бактерії. Для окремих видів властиве несправжнє галузження. Представники – залізобактерії (*Leptothrix*, *Crenotrix*), сірчані бактерії (*Beggiatoa*). У природі в анаеробних умовах деякі сірчані й залізобактерії спричиняють

мікробіологічну корозію – окислення сірки і заліза.

Порядок мікобактерії (*Mycobacteria*)

Одноклітинні слабо розгалужені нерухливі палички. Сапрофі і паразити. Представники: *Mycobacterium tuberculosis* – збудник туберкульозу, *M. leprae* – збудник прокази, *Corynebacterium diphtheriae* – збудник дифтерії. *C. michiganense* – збудник вилта, бактеріального раку помідорів.

КЛАС МІКСОБАКТЕРІЇ (*Myxobacteria*)

Рухливі паличковидні клітини, без джгутиків. Виділяють багато слизу (від грецького «міксо» – слиз). Рухаються згинанням тіла, а також відштовхуванням слизом. Клітини багатьох видів мають ядро. Утворюють різних видів плодові тіла – від простих мікроскопічних горбочків сухого слизу з численними цистами до відносно великих, розгалужених, забарвлених. В циклі розвитку виділяють стадії псевдоплазмодія – утворення слизуватих скупчень клітин, яке триває 1–7 днів, і спороношення – утворення цист. Здебільшого сапрофіти поширені в ґрунті, воді, на гниючих субстратах. Деякі види патогенні для водяних тварин. Активно розкладають органічні речовини в ґрунті. Представники – хондроміцес (*Chondoromyces*), синангій (*Synangium*).

КЛАС СПИРОХЕТИ (*Spirochaetae*)

Довгі нерозгалужені циліндричні спіральні клітини. Слизистих скупчень і спор не утворюють. Рухаються згинанням і скороченням клітин. Електронно-мікроскопічні дослідження виявили в клітинах звивисті еластичні фібрили, з'єднані в пучки. Клітини оточені тоненькою щільною цитоплазматичною мембраною (перипластом). Сапрофіти і паразити. Сапрофітні види роду спірохета (*Spirochaeta*) поширені в стоячій і стічній водах. Патогенні види: *Spirochaeta duttonii* – збудник поворотного тифу, *Treponema pallidum* – збудник сифілісу та інших хвороб.

КЛАС АКТИНОМІЦЕТИ (*Actinomycetes*)

Назва класу походить від грецьких «актис» – промінь», «мікос» – гриб.

Виразно окреслена група мікроорганізмів, які мають ознаки грибів і бактерій. Актиноміцетам властиві деякі структурні особливості плісень, зокрема міцеліальна будова вегетативного тіла. Гіфи міцелію моноподіально розгалужені, часто радіально розміщені і на кінцях утворюють спори. За будовою і розмірами гіф ці організми наближаються до бактерій. Гіфи дуже ламкі, малого діаметра – до 5 мк (у грибів гіфи мають діаметр близько 50 мк), відсутнє диференційоване ядро, в складі оболонки немає целюлози й хітину. Актиноміцети, як і бактерії, не піддаються плазмолізу. Гіфи їх легко розпадаються на окремі палички, які нагадують паличковидні бактерії. Дуже чутливі до кислот, чим теж відрізняються від грибів. Більшість – аероби, проте є й анаероби. Спори актиноміцетів стійкі проти висушування і легко розносяться течіями повітря. Поширені в ґрунті (налічується до кількох мільйонів у 1 г ґрунту), у воді, на рештках рослин. Беруть участь в амоніфікації, розкладанні целюлози та інших процесах кругообігу речовин. Діяльністю актиноміцетів зумовлюється характерний запах ґрунту. Деякі є патогенними і спричиняють актиномікози тварин і людини, а також хвороби рослин. Наприклад, *Actinomyces scabies* є збудником парші картоплі.

Актиноміцети виявились продуцентами багатьох антибіотиків. В лабораторіях

різних країн досліджують антибіотичні властивості цих організмів. Антибіотик стрептоміцин одержують з *Streptomyces griseus*, тераміцин (окситетрациклін) – з *S. rimosus*, біоміцин (хлортетрациклін) – з *S. aureofaciens*, левоміцитин – з *S. venezuelae*.

МЕТОДИ ВИВЧЕННЯ БАКТЕРІЙ

Для вивчення бактерій використовують чисту культуру, тобто таку, що містить якийсь один вид бактерій. Чисту культуру бактерій можна дістати двома способами: методом серійного розведення, запропонованим Йозефом Лістером, і висіванням бактерій на агарі, запропонованим Робертом Кохом.

Метод серійного розведення. Поживний бульйон стерилізують в автоклаві при 121° С протягом 20 хв або фільтрують крізь бактеріальний фільтр. Стерильне поживне середовище розливають у серію пробірок, по 100 мл кожна. Пробірки закривають ватними пробками.

Грудочку ґрунту, екскременти або мокроти, де міститься велика кількість бактерій, вміщують в одну із пробірок, ретельно перемішують і 1 мл суміші переносять в другу пробірку. В другій пробірці вже буде в 100 разів менше бактерій. Після багаторазового повторення цієї процедури — послідовного розведення і перенесення 1 мл суміші першої пробірки в другу, а потім у третю, четверту і т. д. — можна одержати пробірку з одним видом бактерій, потомство якої становитиме чисту культуру.

Висівання бактерій на агарі. Поживне агаризоване середовище стерилізують, розливають в чашки Петрі і охолоджують до початку затвердіння. Краплю субстрату з бактеріями змішують з поживним середовищем і суміш розливають тонким шаром в чашки Петрі. На затверділому поживному середовищі згодом з'являються колонії бактерій, які добре видно неозброєним оком. За допомогою стерильної дрючки петлі частину однієї колонії переносять в чашку з свіжим стерильним поживним середовищем. В цій чашці розвинуться бактерії одного виду.

Розпізнають види бактерій різними методами: застосовують фарбування за Грамом, вивчення здатності бактерій рости на спеціальних середовищах, вивчення хімічної природи речовин, що синтезуються чи розкладаються бактеріями.

Фарбування за Грамом проводять так: бактерії фарбують генціанвіолетом, потім обробляють розчином Люголя (1 г йоду, 2–5 г йодистого калію на 300 мл води) і діють 96% етиловим спиртом. Під дією спирту грамнегативні бактерії повністю знебарвлюються, грампозитивні зберігають чорно-фіолетове забарвлення. Зазначені відмінності різних бактерій пов'язані з певною властивістю оболонки і цитоплазматичної мембрани.

Придатність деяких спеціальних за складом середовищ для росту тільки певних бактерій також використовують для виділення чистих культур.

ПОХОДЖЕННЯ І ЕВОЛЮЦІЯ БАКТЕРІЙ

Організми, подібні до бактерій, існували вже в ранньому докембрії – 3–3,5 млрд. років тому. Сучасні бактерії є спеціалізованими нащадками стародавніх докембрійських організмів. Бактерії – чітко окреслена і стародавня група нижчих рослин, яка не виявляє філогенетичних зв'язків з більш організованими групами. Найбільш стародавні бактерії мали, очевидно, кулясту форму (*Micrococcus*), від яких виникали форми з більшою поверхнею тіла – паличковидні, нитчасті. На шляхах еволюції бактерій виникли численні види, які між собою відрізняються не морфологічними, а фізіологічними особливостями.

Висловлюються різні погляди на походження бактерій. Бактерії могли виникнути від стародавніх найпростіших джгутикових, на що вказує наявність джгутиків у деяких форм. Подібність в будові клітини, в хімічному складі клітинних оболонок бактерій і синьо-зелених водоростей свідчить про їх філогенетичну близькість.

Автотрофні хемосинтезуючі бактерії з'явилися, очевидно, задовго до хлорофілоносних організмів. На думку більшості вчених, бактерії мають поліфілетичне

походження. Можливо, нитчасті сірчані бактерії походять від синьо-зелених водоростей, що втратили пігменти. Можливі зв'язки споріднення міксобактерій і актиноміцетів, спірохет і трипанозом (найпростіші тварини). Не виключена можливість походження актиноміцетів від спільних з грибами предків.

Висловлюються також припущення про походження бактерій і вірусів від первинних безядерних організмів.

Окремі класи відділу дроб'янок пройшли тривалу самостійну еволюцію і являють собою відособлені групи мікроорганізмів, які не виявляють чітких філогенетичних зв'язків між собою.

ВІРУСИ

Вірусологія – наука про віруси, одна з наймолодших галузей мікробіологічної науки. Засновником її є видатний вітчизняний мікробіолог Д. Й. Івановський. У 1892 р. він опублікував результати своїх досліджень мозаїчної хвороби тютюну. Виявилось, що сік хворої на мозаїку рослини тютюну навіть після фільтрування через бактеріальні фільтри (фарфорові фільтри) здатний викликати хворобу в здорових рослин, тобто містить ультрамікроскопічний збудник. Д. Й. Івановський назвав його фільтрівним вірусом (від латинського «вірус» – слиzysta отруйна рідина).

Успіхи мікроскопічної техніки, удосконалення методики біологічних досліджень дають можливість глибоко вивчати будову і фізіологічні особливості вірусів та інших ультрамікроскопічних істот. Для вивчення природи вірусів тепер застосовують електронну мікроскопію, рентгеноструктурний аналіз, штучну культуру ізольованих тканин, диференційоване центрифугування, мічені атоми, хроматографію, різні методи очищення вірусів від неспецифічних білків (іонообмінні адсорбенти, імунологічний метод) та ін. Уже описано тисячі вірусів. З удосконаленням методів їх виділення й ідентифікації збільшується й кількість описаних вірусів.

Усі віруси є внутрішньоклітинними обов'язковими паразитами тварин, рослин і бактерій, збудниками багатьох дуже небезпечних хвороб. Вони бувають різної форми – кулясті, циліндричні, паличкоподібні, головчасті (переважно бактеріофаги). За розмірами близькі до молекул, вимірюються мілімікронами; величина їх коливається від 12–15 до 200–500 мкм. Наприклад, кулястий вірус некрозу тютюну має 20 мкм; вірус поліомієліту – приблизно 25 мкм; паличкоподібний Х-вірус картоплі – 10 x 500 мкм, «мантійні» віруси в поперечнику становлять близько 300 мкм.

За хімічним складом віруси є нуклеопротейдами – сполуками нуклеїнової кислоти й білка. Великі віруси, наприклад фаги, містять також ліпоїди, вуглеводи і деякі ферменти. Вірус мозаїчної хвороби тютюну містить 5% РНК і 95% білка; у складі тваринних вірусів є ДНК і білок; вірус грипу містить ДНК, РНК і білок.

За допомогою електронного мікроскопа встановили будову деяких вірусів. Частинки віруса рослин, наприклад віруса мозаїки тютюну, мають вигляд туго скрученої спіралі, яка складається з білкової захисної оболонки і містить рибонуклеїнову кислоту. Віруси теплокровних тварин часто мають форму кулі, куба чи багатокутника, всередині яких міститься ДНК, а зовні – білкова оболонка.

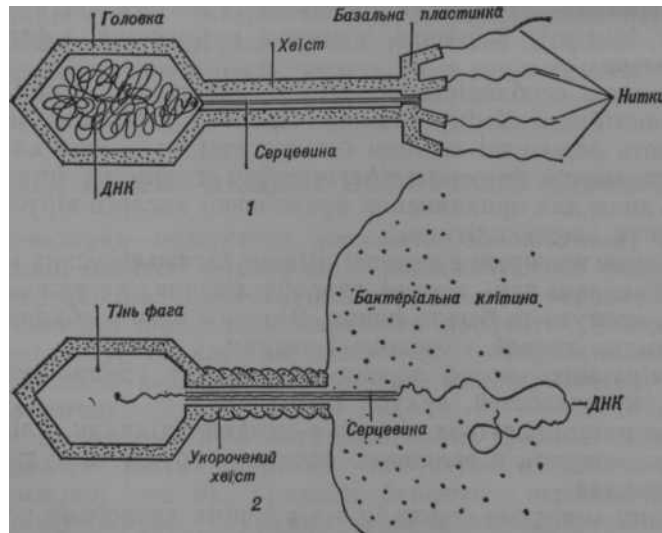


Рис. 4. Схема будови бактеріофага (1) і проникнення вірусної ДНК у клітину бактерії-хазяїна (2) (за мікрофотографією).

Фаги відрізняються від інших вірусів тим, що мають головчасту форму, яка нагадує форму сперматозоїда (рис. 4). Головка фага містить ДНК й білкову оболонку, а хвіст, або відросток, являє собою білкову трубку – продовження оболонки головки. Найбільш істотною складовою частиною вірусу є нуклеїнова кислота. Вона визначає найбільш характерні властивості й специфіку вірусів.

Отже, віруси не мають клітинної будови; вони позбавлені внутрішньоклітинних структур (ядра, клітинних мембран тощо). У них відсутній статевий процес і не виявлено ні однієї форми поділу. Проте віруси здатні розмножуватися. Це відбувається дуже своєрідно: нуклеїнова кислота вірусу, потрапивши у живу клітину, підпорядковує собі весь обмін речовин клітини, спрямовує цей обмін на синтез вірусних нуклеопротейдів.

Вірусам властиві також спадковість і мінливість. Ці ознаки проявляються тільки тоді, коли віруси проникають у живу клітину. Поза клітиною вони перебувають у стані анабіозу, витримують вплив високих і низьких температур, кип'ятіння, висушування, дію хімічних речовин і ін.

Багато вірусів витримує температуру – 76°C протягом року й більше. Окремі віруси мають дивну специфічність: вони здатні уражати лише клітини певних організмів. Наприклад, віруси рослин не уражають клітини тварин і навпаки, а віруси поліомієліту уражають лише клітини вищих приматів. Але є види вірусів, які уражають декілька різних видів і родів.

Досліджено процес проникнення фагів у клітину і їх розмноження. Фагова частинка своїм відростком прикріплюється до оболонки бактеріальної клітини. Під дією ферменту лізоциму, який є у відростку, за кілька секунд у клітинній оболонці бактерії утворюється отвір. Крізь нього ДНК головки впорскується в клітину бактерії. ДНК фага (а в інших вірусів – РНК) включається в діяльність клітини, змінює її «генетичний код», бере на себе «генетичне управління клітиною», «примушує» синтетичні механізми клітини синтезувати фагові частинки – фагову ДНК і білкову оболонку. За дуже короткий час у клітині розвивається велика кількість фагових частинок. Через 20–30 хв після проникнення вірусу (фага) в бактеріальну клітину кількість його збільшується в 200 разів і більше. Через 30–40 хв після проникнення фагової частинки настає лізис клітини бактерії. Клітинна оболонка руйнується, а фагові частинки

виходять назовні.

Характерною особливістю вірусів є відсутність у них ферментних систем і самостійного обміну речовин. Процес відтворення частинок вірусів здійснюють ферментні системи і синтетичні механізми клітин-хазяїнів. Деякі віруси мають ферменти (фаги, вірус грипу та ін.), які, очевидно, служать лише для проникнення нуклеїнової кислоти вірусних частинок крізь оболонку живої клітини.

Віруси дуже поширені в природі. Відомо багато вірусних хвороб тварин і рослин. Поширені такі вірусні хвороби людини, як віспа, грип, сказ, поліомієліт, жовтуха та багато інших. Віруси є також збудниками деяких форм пухлинних хвороб у людини і тварин.

Серед вірусних хвороб рослин розрізняють групи мозаїк, жовтух, скручувань, кучерявостей, аукуби та ін.

Переносниками багатьох вірусів є комахи-шкідники, кліщі. Рослинні віруси перезимовують в залишках рослин у ґрунті, в бульбах, цибулинах, кореневищах.

Основними методами боротьби з вірусними хворобами рослин є виведення стійких сортів рослин або штамів мікробів, боротьба з шкідниками, знищення бур'янів, хворих рослин, використання здорового садивного і посівного матеріалів, запровадження сівозмін.

Проти вірусів можна застосувати деякі хімічні й фізичні фактори. Сильні дезинфекційні засоби – карболова кислота, галогени, крезол та інші, як правило, інактивують віруси. Опромінення ультрафіолетовими променями швидко руйнує всі віруси.

У деяких галузях мікробіологічної промисловості віруси є дуже серйозною перешкодою. Наприклад, вірус актинофаг уражає *Streptomyces griseus* – продуцента стрептоміцину, вірус зимофаг уражає клітини дріжджів.

Проте віруси можуть і служити людині. З них одержують противірусні вакцини. Деякі віруси можуть бути використані в боротьбі з шкідливими комахами. Віруси й бактеріофаги є важливими об'єктами дослідження молекулярної біології.

Номенклатура й класифікація вірусів ще розробляється. Сучасні відомості про структуру і властивості вірусів цілком виправдують виділення їх в окрему таксономічну групу. Класифікують віруси залежно від організмів-хазяїнів, у клітинах яких вони розмножуються, фізіологічних властивостей, хімічного складу, характеру вірусної хвороби і ін.

Віруси найчастіше об'єднують у порядок *Virales*, який разом з порядком *Рікетсії* й включають до класу *Microtobiotes*. Деякі мікробіологи пропонують в межах порядку *Virales* виділити в окрему групу фаги (*Phagineae*), деякі пропонують віруси виділити в особливий світ доклітинних організмів (*Incellulare*, *Acytobionta* або *Probionta*).

Погляди на природу і походження вірусів різноманітні. Більшість дослідників відносить віруси до живих істот. З різних гіпотез про походження вірусів варто виділити дві:

1. Віруси походять від найпростіших, дуже давніх, нам невідомих доклітинних сапрофітних організмів. У зв'язку з паразитичним способом живлення протягом дуже тривалого історичного періоду вони добре пристосувались до організмів-хазяїнів. Еволюція вірусів відбувалася разом з еволюцією організмів-хазяїнів. Морфологічна й фізіологічна простота вірусів є первинною.

2. Віруси походять від бактерій, які перейшли до внутрішньоклітинного паразитичного способу життя. У процесі тривалого періоду еволюції, внаслідок мутацій таких бактерій та їх пристосування до паразитичного способу живлення в клітині, невпізнанно змінилась їх будова і фізіологічні функції. Проста будова вірусів, втрата ними своїх ферментних систем, власного обміну є вторинними.

ВІДДІЛ СИНЬО-ЗЕЛЕНІ ВОДРОСТІ (*Cyanophyta*)

До синьо-зелених водоростей належать одноклітинні, колоніальні та багатоклітинні нитчасті форми, що характеризуються низьким рівнем клітинної диференціації, синьо-зеленою пігментацією периферійного шару цитоплазми, сильним виділенням слизистих продуктів, утворенням чохлів, піхв, у які занурені клітини, відсутністю диференційованих органів розмноження, а також рухливих джгутикових стадій розвитку, утворенням у клітинах глікогену.

Основним елементом слані багатоклітинних форм є нитка. Ниткою називають комплекс клітин, вкритий слизуватою піхвою, а ряд клітин у піхві – трихомом (рис. 5). Трихоми бувають нерозгалужені й розгалужені. Є різні способи галуження трихом; найбільш поширене – несправжнє.

Будова клітини. Найважливішою рисою синьо-зелених водоростей є відсутність у клітині оформлених ядра і хроматофорів, чітко виявлених мітохондрій. Протопласт у багатьох видів диференційований на два шари: периферійний забарвлений – кірковий шар, або хроматоплазму, і центральний — центральне тіло, або центроплазму. Хроматоплазма має дрібнозернисту гранулярну будову і містить фотосинтезуючі пігменти – хлорофіл в різних формах, каротин, ксантофіл, а також пігменти фікобілінового комплексу – синій фікоціан і червоний фікоеритрин. Залежно від співвідношення цих пігментів синьо-зелені водорості можуть мати синьо-зелений, оранжевий, оливково-зелений, жовто-зелений, фіалковий, рожевий або коричневий колір і ніколи не бувають зеленими.

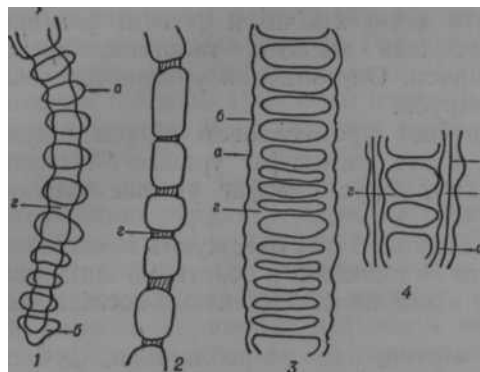


Рис. 5. Схема будови трихома:

1–2 – анабена; 3 – осцилаторія; 4 – толіпотрикс; а – клітинна оболонка; б – клітинний чохол; в – піхва; г – перегородка.

За допомогою електронного мікроскопа виявлено складну, хоча відмінну в різних видів пластинчасту (ламелярну) будову гранул хроматоплазми (рис. 6). Пластинки (ламели) гранул утворені подвійними мембранами і завжди розділені тонким шаром цитоплазми.

Систему ламел хроматоплазми називають парахроматофором. Місцями мембрани парахроматофора розширені в граноподібні утвори. В пластинках та їх розширеннях виявлені упорядковані волокнисті й ситовидні структури, які, очевидно, є місцем локалізації фотосинтезуючих пігментів. Отже, пігменти в хроматоплазмі знаходяться не в розчинному дифузному стані, а зібрані на фотосинтезуючих пластинчастих утворах парахроматофора. У вищих форм (носток) структура гранул виражена більш чітко. Мембрани хроматофора синьо-зелених водоростей є виростами внутрішньої клітинної мембрани (в інших водоростей мембрани хлоропластів не зв'язані з клітинною мембраною).

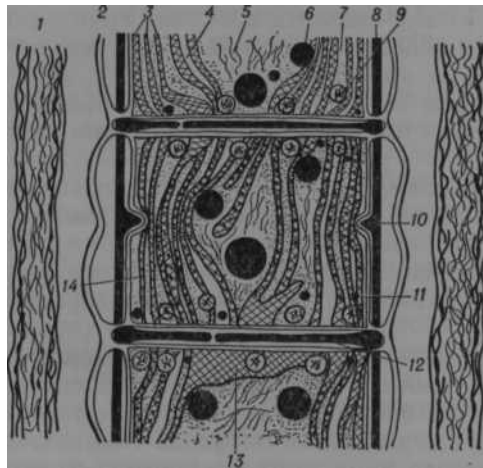


Рис. 6. Схема будови клітини осциляторії (ультратонкий зріз під електронним мікроскопом):

1 – чохол, утворений слизом; 2 – зовнішня мембрана; 3 – фотосинтетичні мембрани; 4 – газові вакуолі; 5 – ядерні речовини; 6 – волютин; 7 – цитоплазма і рибосоми; 8 – клітинна оболонка; 9 – мітохондрії; 10 – врослаюча клітинна перегородка; 11 – тіла невідомої природи; 12 – клітинна перегородка; 13 – граноподібні кристалічні структури; 14 – внутрішня мембрана.

У хроматоплазмі відкладаються деякі запасні поживні речовини – зерна білка ціанофіцину, іноді краплі олії, глікоген, кристали органічних і неорганічних речовин. Центроплазма безбарвна, містить ядерні (хроматинові) речовини – нуклеопротейди у вигляді численних зерняток, паличок чи ніжної сітки. У ній виявлено також метакроматинові тільця, що складаються з фосфатів (без ДНК), ліпоїдів, білків, та ціанофіцинові гранули. Методом кольорового мікрохімічного аналізу в центроплазмі виявлені РНК і ДНК. Крохмалю в клітинах синьо-зелених водоростей не буває.

Центроплазма виконує функцію клітинного ядра, а хроматоплазма – функцію хроматофорів.

Клітинна оболонка пориста, переважно пектинова. Вона буває в одних випадках дуже тоненькою, а в інших – набухлого, товстою, ослизненою, дво-тришаровою, у вищих представників пронизана плазмодесмами. Крізь нори клітинної оболонки часто назовні виділяються слизуваті речовини, тому окремі клітини і нитки цих водоростей звичайно вкриті слизовими піхвами (чохлами). Товщина оболонки, кількість виділюваного слизу значною мірою залежать від умов існування. Піхви бувають тонкі й товсті, одно- і багат шарові; вони можуть обгортати один або кілька трихомів. Піхви являють собою трубчасті утвори різної консистенції (шкірясті, слизуваті). Деякі водорості в складі піхв містять целюлозу і геміцелюлозу. Іноді вони бувають інкрустовані вапняком, рідше – солями заліза. У піхвах деяких синьо-зелених водоростей виявлено переплетені мікрофібрили, занурені в аморфну слизову масу.

У деяких видів (осцилаторія) клітинна оболонка має зовнішню клітинну мембрану, яка з'єднується з внутрішньою мембраною крізь пори оболонки. Отже, клітина синьо-зелених водоростей складається з різних спеціалізованих структурних елементів, містить серію паралельних мембран, які по-різному розташовані в протопласті – залежно від виду водорості, фізіологічного стану і стадії розвитку клітин. У клітинах цих водоростей типових вакуолей немає. Вони є тільки в клітинах волосків деяких представників (*Rivularia*, *Gloetrichia*). У багатьох видів є незвичайні газові вакуолі – псевдовакуолі. Їх утворення пов'язують з інтермолекулярним диханням, яке виникає через нестачу кисню. Газові вакуолі існують постійно або утворюються на певній

стадії розвитку. Це циліндричні, зібрані в пакетики міхурці, розташовані між ламелами.

У деяких нитчастих представників серед вегетативних клітин бувають особливі клітини – гетероцисти, які утворюються з вегетативних клітин, трохи більші від них, безбарвні або жовто-зелені, з товстою оболонкою. Функція гетероцист ще не з'ясована. Очевидно, їм належить певна роль у розмноженні.

Розмноження. Розмножуються синьо-зелені водорості переважно вегетативно: одноклітинні форми – поділом клітин, а нитчасті – ділянками трихому, які називаються гормогоніями (від грецького «гормос» – нитка, «гонос» – народження). Гормогонії складаються з двох-трьох або більшої кількості клітин (до кількох сот). Вони утворюються на кінцях трихом і завдяки виділенню з клітин слизу вислизують з піхви і проростають у нові нитки. Якщо нитка не має слизової піхви, то вона просто розпадається на гормогонії. Деякі види (хамесифонові) розмножуються нестатево: ендоспорами. Ендоспори утворюються внаслідок поділу вмісту материнських клітин і звільняються після руйнування їх оболонок. Екзоспори утворюються послідовним відокремленням по одній від верхнього кінця материнської клітини. У деяких нитчастих водоростей (*Rivularia*, *Nostoc*, *Anabaena* та ін.) із вмісту вегетативних клітин утворюються спочиваючі спори. Вони вкриваються товстою оболонкою, в їх густій цитоплазмі нагромаджуються запасні поживні речовини у вигляді зерен ціанофіцину. Спочиваючі спори дуже стійкі. Вони є важливим пристосуванням водоростей до виживання в несприятливих умовах. Є відомості, що ці спори можуть зберігати життєздатність до 70 років. Багато видів синьо-зелених водоростей переносять вплив несприятливих умов без видимих морфологічних змін, завдяки добре виявленій фізіологічній стійкості, тобто певним внутрішнім особливостям живого вмісту клітин.

Класифікація. Відомо близько 2000 видів синьо-зелених водоростей. Для УРСР описано 350 видів, представлених 450 формами. Сучасні системи синьо-зелених водоростей ґрунтуються на працях Єленкіна, Фріча, Гейтлера. За працями О. О. Єленкіна, відділ включає три класи: хроококові, хамесифонові, гормогонієві.

КЛАС ХРООКОКОВІ (*Chroococceae*)

Об'єднує близько 250 одноклітинних і колоніальних видів. Розміщення клітин у колоніях безладне або більш-менш правильне, дуже рідко нитчасте. Представники цього класу дуже поширені в водоймах різних типів і в наземних умовах.

Х р о к о к (*Chroococcus*) – одноклітинна водорість кулястої форми. Мерісморедія (*Merismopedia*) – вільноплаваючі мікроскопічні плоскі одношарові колонії, в яких клітини розташовані рядами в двох взаємно перпендикулярних напрямках. Колонії мікроцистис (*Microcystis*) мікроскопічні, круглі чи гронавидні, слизуваті. Ця водорість часто влітку спричинює «цвітіння» води. Глеокапса (*Gloeocapsa*) буває в вигляді поодиноких клітин чи колоній. Клітини завжди мають добре розвинуту шарувату слизисту обгортку.

КЛАС ХАМЕСИФОНОВІ (*Chamaesiphonae*)

Налічує близько 130 видів. Одноклітинні, колоніальні і нитчасті водорості. Клітини диференційовані на основу і верхівку. В нитчастих колоніях нитки часто зростаються боками, утворюючи несправжньопаренхімну слань. Плазмодесм, гормогоній і піхв немає. Розмножуються вегетативним поділом клітин і спорами. Переважно морські форми. Представники: кластидій (*Clastidium*), плеврокапса (*Pleurocapsa*), ендонема (*Endonema*).

КЛАС ГОРМОГОНІЄВІ

(*Hormogoneae*)

Налічує понад 1000 видів. Нитчасті водорості. Мають плазмодесми. Бувають гетероцисти. Розмножуються гормогоніями. Численні представники поширені в водоймах, у ґрунті й на його поверхні. Представники: ривулярія, осциляторія, лінгбія, анабена, носток (рис. 7).

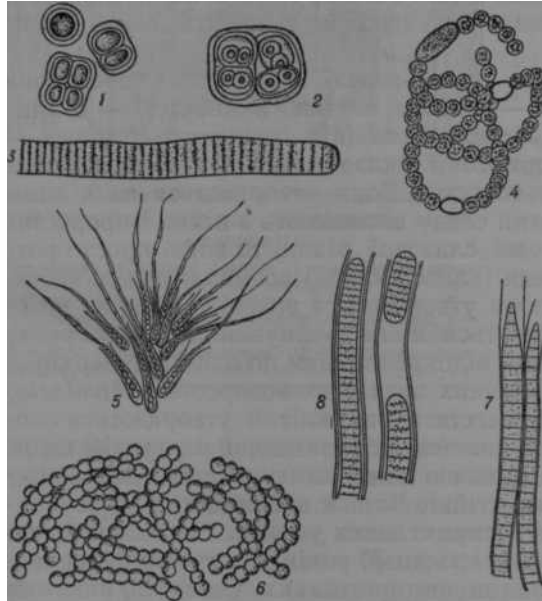


Рис. 7. Синьо-зелені водорості:

1 – хроокок; 2 – глеокапса; 3 – осциляторія; 4 – анабена з гетероцистами і спочиваючою спорою; 5 – ривулярія; 6 – носток, частина колонії; 7 – формідій; 8 – лінгбія з гормогоніями

Ривулярія (*Rivularia*) – слизові колонії з радіально розташованими нитками, звуженими на одному чи двох кінцях, з досить характерними піхвами. В основі трихома є кругла гетероциста. У водоймах досить поширена *ривулярія з'єднана* (*R. coandunata*).

Осциляторія (*Oscillatoria*) трапляється у вигляді поодиноких прямих чи зігнутих нерозгалужених ниток або ж нитки з'єднані в плівчасті дернинки. Піхв, гетероцистів немає. У водоймах часто трапляється *осциляторія тонка* (*O. tenuis*). Лінгбія (*Lyngbya*) характеризується міцними, виразно помітними піхвами. В обростаннях стоячих водойм трапляється *лінгбія гієронімусова* (*L. hieronymusi*). Анабена (*Anabaena*) – мікроскопічна нитчаста плаваюча водорість. Нитки її утворені круглими клітинами, вкриті ніжною слизовою піхвою, мають гетероцисти і спори. Влітку часто викликає «цвітіння» води (анабена цвітіння води – *A. flosaquae*). Н о с т о к (*Nostoc*) представлений здебільшого макроскопічними слизовими або драглистими колоніями різної форми – від круглої до пластинчастої. Нитки з гетероцистами, зігнуті, покручені, переплітаються в слизі. Піхви мішковидні, дуже набухлі й зливаються в загальну слизисту масу. У степу навесні на ґрунті суцільні плівки утворює носток звичайний (*N. commune*), а в водоймах часто розвивається н. сливовидний (*N. pruniforme*).

ПОХОДЖЕННЯ І ФІЛОГЕНЕЗ СИНЬО-ЗЕЛЕНИХ ВОДОРОСТЕЙ

Синьо-зелені водорості – найдавніші організми на Землі. Появу синьо-зелених водоростей відносять до нижнього протерозою (1,9–1,5 млрд. років тому). Виявлені залишки їх знайдено в докембрійських відкладах, починаючи з пізньоархейських, які сформувалися більш як півмільярда років тому. Дуже численні викопні синьо-зелені

водорості в морських осадових породах протерозою і нижнього палеозою. Вископні види осциляторії знайдено у відкладах кембрію. В утворенні покладів вапняку періоду міоцену взяли участь види, близькі до ривулярії.

Синьо-зелені водорості являють собою чітко окреслену, цілком самостійну групу організмів, найбільш примітивну серед фототрофних рослин. Вони подібні до бактерій (немає оформленого ядра, справжніх мітохондрій, справжніх вакуолей, простий поділ клітин, наявність мембранних структур у мезоплазмі, близькість складу і будови оболонки тощо) і червоних водоростей (спільні деякі фотоасимілюючі пігменти). Проте прямі філогенетичні зв'язки синьо-зелених водоростей з цими групами нижчих рослин мало ймовірні. Протопласт синьо-зелених водоростей на відміну від клітин бактерій диференційований, а червоні водорості дуже відмінні від синьо-зелених морфологічно. Бактерії мають джгутики, а у синьо-зелених водоростей їх ніколи не буває. Можна припустити, що бактерії і синьо-зелені водорості філогенетично пов'язані між собою тільки тим, що могли мати спільну предкову форму, але являють собою дві самостійні лінії еволюційного розвитку.

Одні вчені доводять походження синьо-зелених водоростей від стародавніх первинних водоростей, вважаючи, що сучасні форми є прямими їх нащадками, інші – обґрунтовують їх походження разом з бактеріями від гіпотетичних первинних безядерних організмів. Протягом дуже тривалого історичного розвитку синьо-зелені водорості зберегли примітивні, архаїчні риси організації – відсутність оформленого клітинного ядра, пластид, статевих розмноження, рухливих стадій.

У межах відділу еволюція відбувалась у різних напрямках: від поодиноких клітин до слизистих колоній, до однорядних простих і розгалужених ниток і, далі, до несправжньопаренхімних форм. В класі хроококових розвиток зупинився на простих слизистих колоніях. Тенденція до утворення нитчастих форм спостерігається у хамесифонових. Найскладнішу будову мають гормогонієві. Найбільш високого рівня розвитку досягли гетероцистні форми, наприклад носток.

ПОШИРЕННЯ, ЕКОЛОГІЯ ТА РОЛЬ У ПРИРОДІ СИНЬО-ЗЕЛЕНИХ ВОДОРОСТЕЙ

Синьо-зелені водорості характеризуються великою фізіологічною і біохімічною різноманітністю, пов'язаною з великою пластичністю життєвих процесів. їм властива значна стійкість проти найнесприятливіших умов зовнішнього середовища – високої і низької температур, відсутності світла й кисню, надлишку вуглекислого газу і сірководню, дії різноманітних хімічних речовин. Це забезпечує їм можливість жити в дуже різноманітних екологічних умовах – у різних типах водойм, на ґрунті, на скелях, у ґрунті та ін. У прісних і солоних водоймах багато синьо-зелених водоростей зустрічається в планктоні й бентосі.

Планктонні види перебувають у воді в завислому стані. Вони мають найрізноманітніші пристосування до утримання в товщі води – плоскі колонії з великою поверхнею, слизуваті виділення, газові вакуолі та ін. Масовий розвиток планктонних видів часто спричинює «цвітіння» води. В цей час в 1 см³ налічуються десятки тисяч водоростей. Планктонна морська водорість *Trichodesmium erythraeum* у період масового розвитку надає характерного червонуватого відтінку поверхні води (Червоне море). Масовий розвиток у водоймах окремих видів супроводжується нагромадженням у воді токсичних для тварин продуктів виділення. В бентичних умовах (на дні водойм, у ґрунті водойм) зустрічаються види (*Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Anabaena* та ін. Синьо-зелені водорості позитивно реагують на забруднення води органічними речовинами. Це пояснюється тим, що вони поєднують автотрофне фотосинтетичне живлення з гетеротрофним сапрофітним. Таке змішане живлення називають міксотрофним.

Планктонні й бентосні синьо-зелені водорості відіграють велику роль у житті водяних організмів, бо як автотрофні організми зумовлюють нагромадження первісної органічної речовини.

Деякі види здатні своєрідно пристосовуватись до різних умов освітлення. Пігментна система синьо-зелених водоростей досить лабільна і дуже чутливо реагує на зміну умов освітлення. Залежно від спектрального складу світла та його інтенсивності змінюється співвідношення між пігментами в клітинах цих водоростей. В дослідях відомого російського ботаніка М. М. Гайдукова водорість осциляторія під синім екраном набувала червонуватого забарвлення, а під червоним – синюватого. Це явище дістало пояснення в гіпотезі хроматичної адаптації (кольорового пристосування), запропонованої М. М. Гайдуковим і Т. В. Енгельманом. Біологічна суть хроматичної адаптації полягає в тому, що водорість набуває забарвлення, додаткового до певних променів спектра, і має можливість повніше використовувати світлову енергію, яка на неї падає.

Синьо-зелені водорості заселяють води гарячих джерел, холодних арктичних морів і навіть снігові поля. Види, які розвиваються в гарячих джерелах, називаються *термофільними*. В гарячих джерелах Камчатки з температурою води до 75° С виявлено близько 30 видів синьо-зелених водоростей. В сірчаних джерелах Гімалаїв з температурою води до 45–97° С знайдено 24 види водоростей. Стійкість термофільних видів до високої температури обумовлена фізіологічними особливостями живого вмісту клітин. У гарячих джерелах синьо-зелені водорості беруть діяльну участь в утворенні характерних для таких джерел вапнякових туфів. У процесі фотосинтезу ці водорості використовують бікарбонати як джерело вуглекислого газу, які при цьому перетворюються в нерозчинні карбонати і відкладаються у вигляді туфів. У давні геологічні періоди, коли гарячих джерел було більше, така роль синьо-зелених водоростей була ще більшою. Переважно термофільні,

синьо-зелені водорості, проте, добре витримують вплив низьких температур, зокрема заморожування при -10 , -25 , -70°C з наступним відтаюванням. Багато синьо-зелених водоростей зустрічається на поверхні ґрунту, каменях, стовбурах дерев та інших субстратах. Наземні (аерофітні) види характеризуються багатьма пристосувальними особливостями. Вони витримують тривале висушування і багато разів переходять від стану спокою до активної вегетації і навпаки. Окремі види (сцитонема, ривулярія та ін.) після тривалого висушування знову нормально розвиваються. Велике значення при цьому мають слизові піхви. Аерофіти дуже стійкі проти перегрівання й інсоляції, зокрема проти ультрафіолетових променів. Синьо-зелені водорості стійкі проти радіоактивних променів. Наземні форми мають досить мінливе вуглецеве живлення. Від автотрофного живлення вони можуть переходити до міксотрофного і навіть до гетеротрофного. Синьо-зелені водорості – єдині з хлорофілоносних організмів, які зберегли поряд з фотосинтезом здатність до засвоєння молекулярного азоту повітря — азотфіксації. Вивчено понад 30 видів, здатних до азотфіксації (види *Nostos*, *Anabaena*, *Gloecapsa*, *Phormidium*, *Plectonema* та ін.). Поселяючись на різних субстратах – піщаних, пустельних, кам'янистих, – ці водорості змінюють їх і з часом роблять придатними для поселення інших рослин. Острів вулканічного походження, що виник поблизу Яви і Суматри після виверження вулкана Кракатау, вже через 3 роки був повністю заселений синьо-зеленими водоростями.

Ґрунтові синьо-зелені водорості живуть у товщі ґрунту. В ґрунтах СРСР виявлено близько 1000 видів і форм цих водоростей (види *Nostos*, *Anabaena*, *Gloecapsa*, *Oscillatoria*) та ін.). Особливо багато їх в пустельних, степових і лісових ґрунтах. Наприклад, в 1 г темнокаштанового ґрунту біомаса синьо-зелених водоростей може становити понад 400 мг, а кількість клітин – 600–2000 тис. і більше. Ці водорості нагромаджуються в ризосфері, що, очевидно, пояснюється використанням ними корневих виділень вищих рослин. Наземні й ґрунтові синьо-зелені водорості є важливими факторами процесів ґрунтоутворення і біологічного вивітрювання гірських порід. Завдяки їх діяльності в ґрунтах нагромаджується значна кількість органічних речовин, деяка кількість азоту. Ця роль синьо-зелених водоростей дуже помітна на скельних породах, голих субстратах тундр, на примітивних ґрунтах аридної смуги. Вони спричиняють руйнування первинних мінералів і гірських порід, беруть участь в утворенні деяких вторинних речовин у ґрунті (вторинного кальциту, залізомарганцевих кірочок та ін.). Деякі синьо-зелені водорості перебувають в симбіозі з іншими організмами. Водорість *Anabaena Azolla* живе всередині клітин водяної папороті *Azolla*, *Anabaena Cycadeae* – в клітинах коренів саговника, нитки *Nostos* – в міжклітинниках моху *Anethoceras* ці водорості є одним з компонентів тіла слизових лишайників. Синьо-зелені водорості характеризуються своєрідними фізіологічними особливостями. Вони здатні фіксувати молекулярний азот на світлі, деякі з них окислюють сполуки сірки на світлі і в темноті, можуть існувати в анаеробних умовах, синтезують найрізноманітніші речовини. Важливе значення в житті природних біоценозів мають прижиттєві виділення синьо-зелених водоростей. Вони різноманітні за хімічною природою і фізіологічним значенням. Одні з них токсичні для інших організмів, другі відіграють роль стимуляторів. В експериментальних умовах виявлено прижиттєві виділення різних синьо-зелених водоростей, які токсично впливають на деякі бактерії, дрібних водяних тварин, риб. Серед речовин виділення знайдено пептиди, вільні амінокислоти, різні органічні кислоти.

Отже, синьо-зелені водорості беруть активну участь в процесах кругообігу речовин у природі, мікробіологічних процесах у ґрунті і у воді. Важливе місце вони посідають у житті водних і наземних біоценозів.

ЗНАЧЕННЯ СИНЬО-ЗЕЛЕНИХ ВОДОРОСТЕЙ У НАРОДНОМУ ГОСПОДАРСТВІ

Синьо-зелені водорості характеризуються масовим поширенням у водоймах, в ґрунті, а також своєрідними фізіологічними властивостями. Масовий розвиток у водоймах («цвітіння» води) і токсичні виділення можуть мати негативне значення. Є випадки отруєння риб, тварин і людей токсичним фітопланктоном. Синьо-зелені водорості беруть участь в утворенні сапропелів – гниючого мулу на дні стоячих водойм. Сапропелі використовують як місцеве добриво, паливо та ін. В комунальному господарстві синьо-зелені водорості є показником забруднення водойм органічними речовинами. Завдяки здатності до азотфіксації вони мають значення в підвищенні родючості ґрунту, особливо на рисових полях. Досліджується штучне внесення в ґрунт спеціально вирощених синьо-зелених водоростей. Прибавка врожаю рису становила при цьому 10–24%. Слизуваті колонії ностока в деяких східних країнах вживають у їжу. Завдяки значній біомасі бентосні синьо-зелені водорості на дні солоних і пересолених південних озер разом з бактеріями відіграють помітну роль у процесах утворення лікувальних грязей (наприклад, в деяких озерах євпаторійської групи). Останнім часом звернено увагу на використання синьо-зелених водоростей для штучного вирощування як продуцентів важливих органічних речовин. За вмістом амінокислот ці водорості не поступаються перед таким джерелом білкової сировини, як протококові водорості. Вони мають високий вміст аланіну, глутамінової кислоти, лейцинів, валіну, лізину, аргініну та інших речовин.

Відомий радянський альголог О. О. Єленкін в монографії «Синьо-зелені водорості СРСР» розробив основи класифікації цих водоростей, показав флористичну й екологічну різноманітність їх на території СРСР, важливу роль у природних процесах кругообігу речовин. Монографічне дослідження О. О. Єленкіним синьо-зелених водоростей не має собі подібних у світовій науці.

ВІДДІЛ ЕВГЛЕНОВІ ВОДОРОСТІ (*Euglenophyta*)

Одноклітинні, рідше колоніальні організми, звичайно зелені, є безбарвні, дуже рідко – червоні. Рухаються за допомогою джгутиків, яких буває 1–2. Джгутики виходять з особливої заглибини (глотки) на передньому кінці клітини. Деякі види здатні повзати на поверхні субстрату. Є прикріплені форми, але в них є вільноплаваюча джгутикова стадія. Клітини евгленових не мають твердої оболонки. Її роль виконує зовнішній шар цитоплазми, що називається перипластом, або клітинною мембраною. У більшості видів перипласт порисований. Порисованість буває поздовжня, спіральна, густа, рідка виразна, невиразна. Характер порисованості клітинної мембрани є важливою систематичною ознакою.

Види, що мають м'який перипласт, здатні до своєрідного руху, який називається метаболією (рух за допомогою зміни форми клітини). Види з твердим перипластом до такого руху нездатні.

Деякі види виділяють додаткову оболонку (будиночок), яка захищає протопласт. Будиночок звичайно просякнутий солями заліза; він може бути забарвлений, твердий і крихкий, з виступами на поверхні у вигляді шипиків, сосочків або м'який і драглистий. В будиночку є отвір, крізь який проходить джгутик. Часто джгутиковий отвір оточений спеціальним виростом різноманітної форми (комірцем). Форма будиночка у різних видів різноманітна і використовується як систематична ознака.

За формою переважають веретеноподібні клітини; часто вони бувають сплюснені, а нерідко – спірально закручені.

Протопласт одноядерний, у більшості видів із стигмою і зеленими хроматофорами різної форми, в деяких видів з піреноїдами. Хроматофори бувають дисковидні, стрічковидні, зірчасті та іншої форми. Вони мають складну ламелярну будову. Кожний хроматофор складається із системи мембран і щільної гранулярної строми. Стигма, або червоне вічко, складається з цитоплазматичної основи, містить 30–40 червоних зерняток. Продукт асиміляції – парамілон, близький до крохмалю, але не синіє від йоду. Він перебуває в клітині у вигляді круглих, видовжених або паличкоподібних зерен. Форма і розміщення парамілону є певною систематичною ознакою. Як запасна поживна речовина

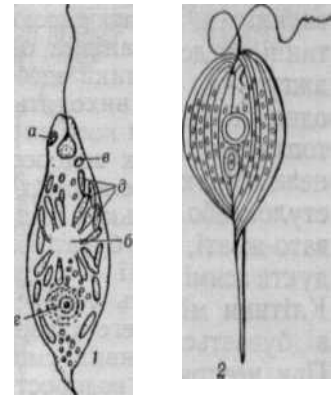


Рис. 8. Евгленові водорості: 1 — евглена: а—вічко (стигма), б—головна вакуоля, в—пульсуюча вакуоля, г—ядро, д—хроматофори; 2 — факус.

трапляється також олія. Клітини мають складну систему вакуолей (головна вакуоля, скоротливі, додаткові вакуолі тощо). Зелений колір клітин зумовлений зеленим пігментом хлорофілом, а червоний – гематокромом. У видів, що мають будиночок, зелений колір маскується коричневим або іншим кольором будиночка.

У несприятливих умовах клітини евгленових втрачають джгутики, ослизнюються і утворюють слизові скупчення. Цей стан називають пальмелоїдним, він є тимчасовим захисним пристосуванням. Втрата рухливості спостерігається при переході в стадію спокою, утворенні цист. Цисти звичайно червоні. Клітини в стадії спокою округлюються, навколо них виділяються слизові оболонки. Для евгленових характерне автотрофне живлення, проте у багатьох хлорофілоносних форм спостерігається міксотрофне живлення. Безбарвні форми живляться виключно сапрофітно. Багато видів здатні змінювати спосіб живлення залежно від умов культури. Розмножуються евгленові поздовжнім поділом клітини.

Евгленові дуже поширені в малих водоймах, у тимчасових калюжах, у прісній, гуміновій, осолоненій воді, на дні, в товщі води, серед водних макрофітів тощо. Завдяки міксотрофному живленню вони є активними учасниками процесів самоочищення води і можуть бути індикаторами забруднення водойм.

До відділу евгленових належать три родини, з яких тільки представники родини евгленових мають пігменти і близько стоять до водоростей.

Рід евглена (*Euglena*) об'єднує одноклітинні вільноплаваючі, звичайно видовжені, з добре виявленим порисованим перипластом форми (рис. 8). Представлений переважно метаболічними видами. Передній кінець клітини звужений, має глотку, з якої виходить один джгутик. Задній кінець звужений, загострений або видовжений, у гостру голку.

Головна вакуоля зв'язана з глоткою. Є додаткові вакуолі. Вічко розташоване в передньому кінці клітини. Клітина містить одне ядро і кілька різної форми зелених хроматофорів з піреноїдами або без них. Іноді хроматофори безколіорові. Зерна парамілону частіше дрібні, кулясті або довгасті, рідше крупні, паличковидні, дощечковидні або видовженокільчасті.

Евглена може перебувати в пальмелоїдному стані і в стані спокою і цисти.

Поліморфний рід, що налічує близько 155 видів, які населяють стоячі води і часто спричиняють їх цвітіння. Різні види евглени неоднаково реагують на забруднення води. *Euglena viridis*, *E. pisciformis* є полісапробними, тобто здатними жити у дуже забрудненій органічними речовинами воді. *Euglena geses*, *E. intermedia* розвиваються у

значно забрудненій воді (а-мезосапробний вид), *E. acus*, *E. granulata* – у воді, близькій до чистої (Р-мезосапробні види), *E. oxyuris*, *E. neglecta*, *E. Ehrenbergii* – у чистій від органічних речовин воді (олігосапробні види).

Види роду ф а к у с (*Phacus*, рис. 8) – одноклітинні, вільноплаваючі, поодинокі, плоскі, з порисованим перипластом, неметаболічні організми. У кількох видів на рисочках перипласта є ряд сосочків або шипиків. Порисованість частіше поздовжня, рідше – спіральна або скісна. Джгутик один, на передньому кінці. Задній кінець клітини частіше видовжений у хвостовий додаток, то незначний, то довгий, то прямий, то зігнутий або скошений. Хроматофори численні, дрібні, дисковидні. Зерна парамілону часто великі, кільчасті, розташовані в різних місцях клітини залежно від виду. Численні види факуса населяють різноманітні водойми, переважно прибережну зону, зарості макрофітів. У чистій воді трапляються *Phacus alata*, *Ph. Arnoldi*, *Ph. granulata*, *Ph. caudata* та ін., в середньозабрудненій – *Phacus pusilla*, *Ph. striata*.

У різних водоймах УРСР досить поширені також види родів *Lepocinclis*, *Trachelomonas*. Види останнього мають будиночок, часто з різними виступами. Види роду Соїасіт ведуть прикріпленний спосіб життя. Своїми слизовими ніжками-шнурами вони прикріплюються до планктонних тварин.

Погляд на евгленові як на рослинні організми утвердився завдяки працям видатного російського вченого Л. С. Ценковського. Він виявив пальмеловидний стан у розвитку евгленових і цю ознаку вважав не менш важливим доказом рослинної природи евгленових, ніж наявність хлорофілу.

Найновіші електронно-мікроскопічні і біохімічні дослідження евгленових підтверджують висновки про їх рослинну природу. Наприклад, амінокислотний склад білків евглен дуже близький до амінокислотного складу білків інших рослин, а хроматофори, як і в інших водоростей, мають складну ламелярну структуру. Евгленові водорості відрізняються від зелених водоростей будовою протопласта, способом розмноження, відсутністю крохмалю і наявністю парамілону, наявністю одного джгутика. Вони являють собою бічну й сліпу гілку еволюції нижчих рослин.

ВІДДІЛ ПІРОФІТОВІ ВОДРОСТІ (*Pyrrhophyta*)

Характерною рисою пірофітових водоростей є дорзовентральна будова клітин. Організми одноклітинні, пальмелоїдні або нитчасті. Одноклітинні представники здебільшого рухливі, мають два неоднакової довжини джгутики, які виходять з особливих борозен в оболонці. Борозен буває одна, розміщена косо чи поперечно, або дві – поздовжня і поперечна. Протопласт в одних водоростей голий, з перипластом, в інших — одягнений целюлозною оболонкою, а в третіх – панциром, що складається з двох стулок або кількох щитків. Хроматофори буро-жовті, темно-бурі, зеленувато-жовті, голубувато-зелені і навіть червонуваті. Є безбарвні форми. Продукти асиміляції – крохмаль, олія, лейкозин, рідко–глікоген, парамілон. Клітини містять 1–2 скоротливі вакуолі, вічко (стигму). Розмноження відбувається вегетативним поділом клітин, зооспорами, автоспорами. При несприятливих умовах часто утворюється циста.

Пірофітові водорості живляться автотрофно, сапрофітно і міксотрофно. Поширені в прісноводних і морських водоймах. Безбарвні представники розвиваються переважно у малих, забруднених органічними речовинами водоймах. Забарвлені форми поширені в планктоні, серед заростей, в калюжах, болотах, де часто спричиняють «цвітіння» води. Значна кількість цих водоростей є поживою для личинок і мальків риб, багатьох організмів зоопланктону.

До пірофітових водоростей зараховують близько 1100 видів, які поділяються на два класи.

КЛАС КРИПТОМОНАДИ (*Cryptomonadineae*)

Рухливі одноклітинні організми типової дорзовентральної будови. Клітини стиснуті збоку, з навкіс зрізаним переднім кінцем, з борозенкою, що проходить прямо і навкіс по спіралі. У більшості організмів на передньому кінці або збоку є лійкоподібна чи коритоподібна заглибина (глотка), що заходить глибоко, у вигляді кишені, в цитоплазму. Перипласт в одних слабо диференційований, в інших більш щільний, порисований. Під перипластом є особливі слизові тільця – трихоцисти, що виштовхуються крізь пори у вигляді тонких ниток. Джгутиків два, спрямовані вперед.

Більшість криптомонадових – морські водорості. У наших стоячих водоймах поширені криптомонада обгризена (*Cryptomonas erosa*, рис. 9), хіломонада парамецієва (*Chilomonas paramecium*).

КЛАС ПЕРИДИНЕЇ (*Peridineae*)

Одноклітинні дводжгутикові організми, рідше нерухливі, без джгутиків. Джгутикові форми мають поперечну і поздовжню борозенки. Клітини яйцевидно-кулясті, часто з довгими різноманітними виростами. Протопласт вкритий ущільненим перипластом або целюлозною оболонкою типу панцира, що складається з щитків-пластинок і двох стулок. Хроматофори світло-жовті, темно-коричневі або зелені, різноманітної форми. Клітини мають своєрідну вакуольну систему, що складається з особливих нескоротливих вакуолей – пузлу і звичайних вакуолей.

Розмножуються поділом і брунькуванням, утворюють цисти. Переважно морські планктонні форми. Прісноводні форми поширені в дрібних ставках і озерах.

Характерні роди – перидиній (*Peridinium*), цератій (*Ceratium*), види яких зустрічаються в прісних водоймах УРСР (рис. 9).

Знаходження панцирів перидиней у відкладеннях юрського і крейдяного періодів свідчать про давнє походження пірофітових водоростей. Панцирі цих водоростей використовують для визначення віку, походження і стратиграфії осадових порід.

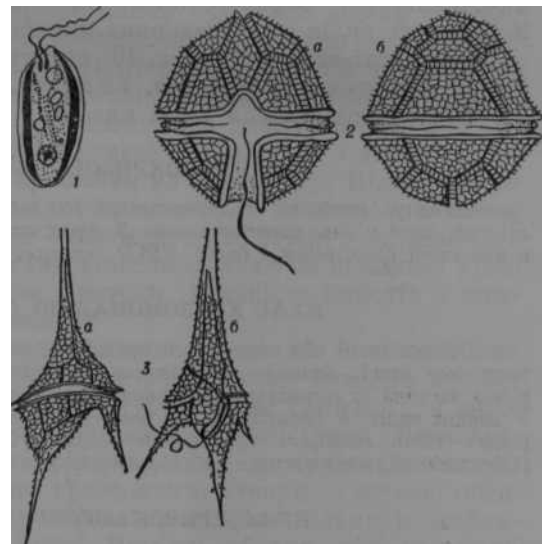


Рис. 9. Пірофітові водорості:
1 – криптомонада; 2 – перидиній;
а – вигляд панцира з черевного, б – з спинного боку,
3 – цератій: а – вигляд з спинного,
б – вигляд з черевного боку.

Пірофітові водорості не виявляють філогенетичного споріднення з іншими відділами водоростей, вони є сліпою гілкою еволюційного розвитку нижчих рослин.

ВІДДІЛ ХРИЗОФІТОВІ, АБО ЗОЛОТИСТІ, ВОДОРОСТІ (Chrysophyta)

Характерною рисою золотистих водоростей є їх золотисто-жовтий колір, який залежить від вмісту в хроматофорах трьох пігментів: золотистого фікохризину, зеленого хризохлорофілу, жовтого хризоксантофілу. У деяких виявлений хлорофіл с. Залежно від співвідношення цих пігментів забарвлення може бути золотисто-жовте, бурувато-зелене, зеленувато-жовте.

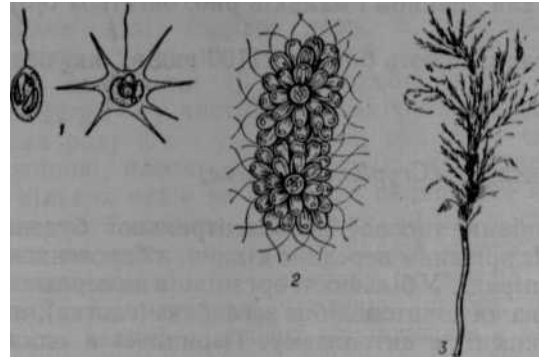


Рис. 10. Золотисті водорості:
1 – хризамеба; 2 синура, колонія; 3 – гідрурус, колонія

Одноклітинні або колоніальні, рідше багатоклітинні організми, здебільшого активно рухливі, пасивно плаваючі або прикріплені. Надзвичайно поліморфна група, представлена амебоїдними, джгутиковими, пальмелоїдними, кокоїдними, нитчастими і пластинчастими формами, переважно мікроскопічних розмірів. Більшість хризофітових має 1–2 джгутики на передньому кінці клітини. Відомі види з джгутиками різної довжини і будови, іноді поряд з джгутиками утворюється псевдоподій. Клітини голі, іноді покриті панциром або мають будиночок. Протопласт одноподібний. Хроматофори пристінні, в кількості 1–2, різноманітної форми. Продукти асиміляції – лейкозин і олія. В одних видів є лише скоротливі вакуолі, в інших, крім скоротливих, розвивається ще й нескоротлива вакуоля – пузула, що відкривається назовні вузьким каналом.

Розмноження вегетативне і нестатеве. Вегетативне розмноження відбувається поділом клітин в рухливому стані або під час спокою і брунькуванням; нестатеве – зооспорами. Вказівок на статеве розмноження дуже мало. У багатьох видів з вегетативних клітин або із зиготи утворюються цисти.

Золотисті водорості (рис. 10) досить поширені в водоймах різних типів, їх розвиток відбувається, як правило, в холодну пору року.

Відділ поділяється на 5 класів.

КЛАС РИЗОХРИЗОВІ (*Rhizochrysidineae*)

Об'єднує амебоїдні голі організми або з будиночками. Джгутикова форма, пальмелоїдний стан у них короткочасний. З представників цього класу найбільш поширена в планктоні озер, річок і боліт УРСР хризамеба промениста (*Chrysamoeba radians*).

КЛАС ХРИЗОМОНАДОВІ (*Chrysomonadineae*)

Одноклітинні або колоніальні організми, мають джгутики і лише тимчасово, у вегетативному стані, бувають амебоїдними. Клітини без спеціальної оболонки, але периферична частина їх цитоплазми (перипласт) така щільна, що надає клітинам певної форми. У деяких видів в перипласті є кремнієві включення. На території УРСР у водоймах різних типів поширені представники родів дінобріон (*Dinobryon*), хромуліна (*Chromulina*), маломонада (*Mallomonas*), синуга (*Synuga*) та ін.

КЛАС ХРИЗОКАПСОВІ (*Chrysocapsineae*)

Переважно колоніальні організми, прикріплені або вільно плаваючі. Колонії безформні або певної форми, слизуваті. Клітини без оболонок, з перипластом, в якому іноді бувають кремнієві включення. На території УРСР зустрічаються хризостефаносфера кульоносна (*Chrysostephanosphaera globulifera*), гідрур смердючий (*Hydrurus foetidus*).

КЛАС ХРИЗОСФЕРОВІ (*Chrysosphaerineae*)

Одноклітинні, рідше колоніальні організми, прикріплені до субстрату. Клітини з більш-менш щільною оболонкою або з будиночком. Із представників класу на території УРСР зустрічається епіхризис болотний (*Epichrysis*).

КЛАС ХРИЗОТРИХОВІ (*Chrysotrichineae*)

Об'єднує багатоклітинні прикріплені водорості, що мають нитчасту будову. У водоймах УРСР зустрічаються феодермацій річковий (*Phaenodermatium rivulare*), феотамній та ін.

Золотисті водорості – древня група організмів, їх викопні рештки відомі з кембрійських відкладів. Добре виявлена спорідненість цих водоростей з діатомовими та жовто-зеленими водоростями. Однак це самостійні стовбури розвитку.

У межах відділу еволюція відбувалася від амебоїдних і джгутикових форм до колоніальних і нитчастих.