

Міністерство освіти і науки України
Уманський державний педагогічний університет
імені Павла Тичини

ОСНОВИ ФІЛОГЕНІЇ РОСЛИН І ТВАРИН

Навчально-методичний посібник для студентів
природничо-географічних факультетів педагогічних вузів

Укладач І. В. Красноштан

Умань
ФОП Жовтий О. О.
2014

УДК [582+592/599](075.8)

ББК (28.58+28.69)я73

Ф 50

Схвалено на засіданні кафедри біології та методики її навчання
(протокол № 2 від 23 вересня 2014 р.)

Рекомендовано до видання Вченою радою
природничо-географічного факультету
Уманського державного педагогічного університету
імені Павла Тичини
(протокол № 2 від 25 вересня 2014 р.)

Рецензенти: канд. біол. наук, доцент кафедри біології та методики її навчання Л. М. Містрякова (Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини); докт. педаг. наук, професор кафедри хімії, екології та методики її навчання С. В. Совгіра (Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини)

Основи філогенії рослин і тварин :
навчально-методичний посібник для студентів
природничо-географічних факультетів педагогічних
вузів / уклад. І. В. Красноштан : – Умань :ФОП
Жовтий О. О., 2014. – 145 с.

Основи філогенії рослин і тварин

Навчально-методичний посібник для студентів
природничо-географічних факультетів педагогічних вузів

Укладачі І. В. Красноштан.

Посібник укладено відповідно до навчальної програми з курсу "Основи філогенії рослин і тварин" для студентів природничо-географічних факультетів університетів. Багато уваги приділено розкриттю такої системи рослин, яка відображала б дійсно шляхи історичного розвитку рослинного світу, історичні процеси макроеволюції і макрофілогенії вищих таксонів – родин, порядків, класів, типів на базі відкриття геохронології, палеоботаніки, географії рослин, порівняльної морфології і т.п. Достатньо повно викладено поняття та терміни, що стосуються рослин та тварин, прогресивні ознаки наступної групи безхребетних та хребетних тварин в порівнянні з попередньою.

© І. В. Красноштан 2014

Зміст

Передмова	4
РОЗДІЛ 1. ОСНОВИ ФІЛОГЕНІЇ РОСЛИН	6
1.1. Принципи та завдання біологічної систематики	6
1.2. Походження рослин	13
1.3. Філогенетика вищих рослин і її розвиток	23
1.4. Філогенетичні системи рослин	29
1.5. Філогенез і еволюція організмів	37
1.5.1. Віруси як форма живої матерії	37
1.5.2. Відділ Дроб'янки – Schizophyta	38
1.5.3. Відділ Гриби (Mycota). Філогенез і еволюція	40
1.6. Філогенез і еволюція нижчих рослин	44
1.6.1. Відділ Синьо-зелені водорості – Cyanophyta	46
1.6.2. Відділ Зелені водорості – Chlorophyta	47
1.6.3. Відділ Золотисті водорості – Chrysophyta	48
1.6.4. Відділ Червоні водорості – Rhodophyta	49
1.6.5. Відділ Жовто-зелені, або Різноджгутикові, водорості Xantophyta, Heterocontae	50
1.6.6. Відділ Діатомові водорості – Diatomeae	50
1.6.7. Відділ Бурі водорості – Phaeophyta	51
1.6.8. Відділ Пірофітові водорості, або Пірідінеї – Pyrophyta	53
1.6.9. Відділ Евгленові водорості – Euglenophyta	53
1.6.10. Відділ Слизовики – Mucomicota	57
1.6.11. Відділ Лишайники – Lichenophyta	57
1.7. Філогенез і еволюція вищих рослин	59
1.7.1. Відділ Мохоподібні - Bryophyta	63
1.7.2. Відділ Папоротникоподібні – Pteridophyta	65
1.7.3. Відділ Голонасінні – Gymnospermophyta	68
1.7.4. Покритонасінні Angiospermophyta	69
1.8. Історія розвитку рослинного світу Землі	74
РОЗДІЛ 2. ОСНОВИ ФІЛОГЕНІЇ ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН	82
2.1. Різноступіньовість еволюції земноводних	89
2.2. Походження і еволюція плазунів	90
2.3. Походження і еволюція птахів	109
2.4. Походження і еволюція ссавців	123
РОЗДІЛ 3. ПРАКТИЧНІ ЗАВДАННЯ	139
3.1. Системність розвитку рослинного світу.	139
3.2. Еволюція і філогенія життєвих форм рослинних організмів.	139
3.3. Філогенетика рослинних організмів.	139
3.4. Філогенетика тваринних організмів.	140
РОЗДІЛ 4. САМОСТІЙНА РОБОТА	141
4.1. Завдання для самостійної роботи	141
4.2. Напрямки тематичних досліджень ІНДЗ	142
4.3. Критерії оцінювання результатів роботи	143
РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА	145

ПЕРЕДМОВА

В умовах науково-технічного прогресу і еволюції наших уявлень про навколишній матеріальний світ, який все ширше і інтенсивніше втягується в сферу людської діяльності, вкрай необхідний розвиток фундаментальних теоретичних досліджень в різних галузях природознавства, особливо в біології. Філогенія рослин як самостійна наука виникла на стику матеріалістичної філософії і систематики органічного світу. Вона узагальнює свідчення багатьох природничих наук: космогонії і геології, виникнення і розвиток життя на Землі, ботаніки і зоології, цитології і генетики, екології і географії, соціології і історії розвитку суспільства. В філогенії рослин використовується діалектико-матеріалістичний метод пізнання, який дозволяє показати еволюцію рослинного світу, значення рослин в природі і житті людини.

Філогенія рослин в якості самостійної науки сформувалася порівняно недавно, коли в процесі пізнання світу рослин виникла необхідність створення такої класифікації, яка відображала б не тільки різноманітність форм, але і історичний процес їх еволюції, формування груп рослин, відображала філогенетичні зв'язки між окремими систематичними групами рослин, які відрізняються різними рівнями еволюційної досконалості.

Головне і основне завдання філогенії рослин полягає в побудові такої системи рослин, яка відображала б дійсно шляхи історичного розвитку рослинного світу, історичні процеси макроеволюції і макрофілогенії вищих таксонів – родин, порядків, класів, типів на базі відкриття геохронології, палеоботаніки, географії рослин, порівняльної морфології і т.п. Подібне завдання вимагає вивчення еволюції нижчих таксонів: видів, підвидів, форм. Розкриття процесів видоутворення, внутрішньовидової диференціації, їх механізмів в конкретних умовах неможливе без пізнання загальних магістральних шляхів еволюції рослинного світу.

До теперішнього часу ще не вирішені проблеми походження перших рослинних організмів, хоча логічно уявити, що гетеротрофи були першими, а автотрофи – другими групами живих форм. Кінцеве вирішення проблеми еволюції життєвих форм сучасних рослин, походження і еволюції водоростей, грибів і інших відділів нижчих і вищих рослин створює широкі передумови для вирішення багатьох особистих запитань, які мають практичне значення в діяльності людей, визначення місця людини в системі природи. Селекція і генна

інженерія рослин потребують даних з філогенетичних зв'язків окремих видів і форм при підборі батьківських пар для схрещування, щоб отримати високопродуктивні і стійкі сорти культурних рослин. Збагачення складу корисних рослин методами інтродукції немислиме без знання походження видів, можливостей їх акліматизації і адаптації, закодованих і спадкових структурах. Для того щоб втручання людини в історичні системи природи приносило максимальний господарський і екологічний ефект, необхідні вичерпні знання шляхів історичного формування рослинного покриву конкретних природних зон і регіонів. Покращення і підвищення продуктивності природних фітоценозів, створення нових довговічних біогеоценозів, відновлення біологічної значимості і продуктивності порушених людиною земель і ландшафтів неможливе без знання законів історії становлення рослинного покриву.

Мета курсу: оволодіння закономірностями історичного розвитку органічного світу на поверхні Землі, характером еволюціонування прокариотичних та еукаріотичних організмів їх таксономічним різноманіттям.

У результаті вивчення навчальної дисципліни студент повинен знати:

- реконструкцію еволюційних перетворень рослин, тварин, мікроорганізмів, установлення на цій основі їх походження і родинних зв'язків між таксонами, до яких відносяться вивчені організми.

Студент повинен уміти:

- характеризувати відмінності у розвитку органічного світу залежно від геологічних епох формування материків і океанів; набути навички аналізу гербарних матеріалів; опанувати методики порівняння тварин різних таксономічних груп; оволодіти методами обліку та спостережень за тваринами в природних і лабораторних умовах; володіти методиками вивчення еколого-біологічних особливостей рослин; трактувати поняття та терміни, що стосуються рослин та тварин; розуміти і встановлювати прогресивні ознаки наступної групи безхребетних та хребетних тварин в порівнянні з попередньою.

РОЗДІЛ 1. ОСНОВИ ФІЛОГЕНІЇ РОСЛИН

1.1. Принципи та завдання біологічної систематики

Перші спроби класифікації рослин були знайдені в працях Аристотеля, Теофраста, Віргілія, які на основі одної або декількох ознак хотіли розмістити рослини в якомусь порядку без обліку їх походження і реальної взаємної близькості. Подібні системи носять назву штучних. Вони мали чисто прикладне значення для першої і швидкої класифікації відомих на той час рослин. В історії створення штучних систем виділяють два послідовних етапи. На першому етапі ознаки систематизувалися доволі довільно за суцільно зовнішньою подібністю або відмінностям. На другому етапі штучні системи будувалися за одною або декількома ознаками, які прослідковуються у різних близьких або далеких один від одного видів. подібні штучні системи називають ще «габітуальними» класифікаціями. До них відносять систему Теофраста (IV-III ст. до н.е.), Альберта Великого (Больштадського, XIII ст. н.е.), А. Чезальпіно (XVI ст.), Ж. Турнефора і Дж. Рея (XVII ст.). В Росії на початку XVIII ст. вперше для систематики стали застосовувати системи Ж. Турнефора і Дж. Рея. Рослини поділялися на основі деяких ознак, які прослідковувалися в всіх групах. Частіше всього в якості головної ознаки приймалася структура генеративних органів. Вершини штучна систематика досягла в працях Карла Ліннея (1707-1778 рр.).

В Росії вперше самостійні системи, які порвали з традиціями А. Чезальпіно, Ж. Турнефора, Дж. Рея і Карла Ліннея, були розроблені М.А. Максимовичем, П.Ф. Горяїновим, І.Т. Раджицьким. Як вказує Б.А. Старостин (1979 р.), їх системи піднялися до рівня штучної систематики.

В відкритому за ініціативою М.В. Ломоносова Московському університеті на базі «аптекарьського городу» був створений ботанічний сад, рослини в якому класифікувалися за системою Турнефора (1720 р.), яка відрізнялася заманливою простотою. Рослини поділялися на класи в залежності від будови віночка квітки. Основними діагностичними ознаками

були наявність або відсутність пелюсток, зростання пелюсток, їх актиноморфність або зигоморфність. Трави і кущі були об'єднані в 17 класів, дерева і кущові форми – в 5 класів. Споріві попали в класи трав разом з однопокривними.

В дисертації М.А. Максимовича (1827 р.) «О системах растительного царства» критично викрита суть штучної систематики і викладені методичні передумови штучних систем рослин. Детально М.А. Максимович розглянув переваги і недоліки систем Б. Жюссє (1758 р.) і О.П. Декандоля (1826 р.), які були дуже популярні в Росії. М.Г. Попов (1967 р.) відгукувався про систему Декандоля як про найбільш досконалу із всіх штучних систем.

Найбільш досконала із штучних систем – система російського ботаніка П.Ф. Горяінова (1796-1865 рр.), яка є частиною його загальної системи природи. Вчений вказував, що головними завданнями систематики є виявлення юродства між видами і групами і розміщення їх в систематичному порядку для отримання уявлень про їх історичний розвиток. Б.М. Козо-Полянський (1947 р.) відмічав, що система Горяінова – перша оригінальна російська класифікація рослин, яка створена в ХІХ ст.

Серед систем рослин, розроблених в ХІХ ст. заслуговує на увагу класифікація Р.Е. Траутфеттера (1809-1889 рр.).

Розвиток філогенетичної систематики в Росії пов'язаний з поширенням еволюційного вчення Ч. Дарвіна. При визначенні положення таксонів рослин широко використовуються комплексні методи з залученням даних палеоботаніки (І. Ауербах, Г.І. Фішер, К.Ф. Рульє, К.Є. Мерклін), еволюційної морфології (О.П. Декандоль, К.І. Мейєр), ембріології (К.І. Мейє, С.М. Розанов) і інших дисциплін. Великий внесок в розвиток еволюційної морфології і ембріології вніс І.Н. Горяінов, який висказав ідею про ступінь розвитку рослинного світу, яка розвинена потім Н.І. Кузнецовим, В.М. Арнольдї (1871-1924 рр.). В.М. Арнольд висунув теорію походження покритонасінних від голонасінних.

В другій половині ХІХ ст. поширюється використання в систематиці географічного критерію (Ю.О. Александрович,

А.А. Бунге, К.І. Максимович, С.І. Коржинський). В 60-70-і роки ХІХ ст. розвивається біохімічний метод (Г. Драгендорф), Є.А. Швацький в 90-х роках розробляє «теорію генетичного зв'язку між продуктами рослин і їх ботанічною морфологією». Останні десятиліття ХІХ ст. відрізнялися значним прогресом в біології. На передові позиції світової біологічної науки висуваються праці таких видатних російських вчених, як А.Н. Бекетов, А.М. Бутлеров, братів А.О. і В.О. Ковалевських, Д.І. Менделєєва, І.І. Мечникова, Н.І. Пирогова, К.А. Тімірязєва, Л.С. Ценковського і ін.

В праці «Гармонія в природі» А.Н. Бекетов (1861 р.) відмічав, що гармонія в природі проявляється в вигляді закону всесвітньої необхідності, суть якого полягає в взаємній залежності, яка існує між всіма матеріальними частинками і явищами природи. В 1897 р. А.Н. Бекетов видає «Підручник ботаніки», в якому пропонує свою систему покритонасінних. В 1866-1868 рр. петербургський ботанік Н.Н. Кауфман (1834-1870 рр.) розробляє курс систематики рослин, в якому чітко проявляється еволюційний підхід з використанням історичного методу. Істотній внесок в розвиток еволюційної систематики належить І.П. Бородіну (1847-1930 рр.), анатомічні дослідження якого були використані авторами філогенетичних систем.

З відкриттям С.Г. Навашина (1898 р.) подвійного запліднення у рослин починається нова ступінь розвитку ботаніки, яка привела до створення перших філогенетичних систем рослин. Виходячи з положень еволюційної теорії Н.І. Кузнецов (1920 р.) в своїй класифікації виділяє три класи – три ступеня організації квіткових рослин, встановив в їх межах порядки, які відрізняються різними «архаїчними ознаками». Система Н.І. Кузнецова і її принципи потім стала основоположною для подальшого розвитку філогенетики рослин.

Після Жовтневої революції почався бурхливий розвиток всіх природничих наук. Створюється регіональна флора, тридцяти томна «Флора СРСР». Головною теоретичною передумовою при розробці «Флори СРСР» був еволюційний принцип. Розміщення видів рослин за родами, родинами,

порядками відображало філогенетичні зв'язки між таксонами і історію формування груп. В «Флорі СРСР» описано 17520 видів, 1676 родів, 160 родин. Розміщення родів і порядків було зроблено за системою А.Г. Енглера як найбільш розроблену до того часу. По мірі виходу в світ окремих томів «Флори СРСР» підвищується рівень і арсенал методів дослідження філогенезу видів, ширше використовуються матеріали палеоботаніки, ембріології, генетики. Морфології і біохімії, вивчається еволюція квітки і її походження, вегетативні органи, онтогенез і т.п. Розвиток методів біосистематики пов'язаний з багатьма іменами видатних радянських вчених.

Значний внесок в становлення палеоботаніки внесли А.Н. Криштофович (1885-1953 рр.), Б.М. Козо-Полянський, І.В. Палібін і А.В. Ярмоленко. Починаючи з 30-х років, за ініціативою В.Л. Комарова розробляється анатомічна систематика або філогенетична анатомія (А.А.Яценко-Хмелевський, З.Т. Артюшенко і ін.) проводяться широкі дослідження з еволюції квітки і плоду (З.Т. Артюшенко, Н.В. Первухіна, В.А. Поддубна-Арнольдї), вегетативних органів (В.А. Поддубна-Арнольдї, Л.М. Кречетова, А.Л. Тахтаджян). Значну роль в розвиток філогенетики рослин відіграли дослідження з еволюційної морфології (Я.С. Модилевський, В.А. Поддубна-Арнольдї, І.Д. Романова, Є.Н. Герасимова-Навашина, К.І. Мейєр, Ф.Є. Руденко, С.С. Хохлов, М.С. Яковлєв і ін.), цитології і каріосистематиці (Л.П. Бреславець, Л.Н. Делоне, Н.Т. Кахидзе, Г.А. Левитський, М.А. Розанова, Г.Д. Карпенченко, М.С. Навашин, Є.Н. Сінська і багато інших). Розробляються фізіолого-біохімічні методи в еволюційній систематиці рослин (Є.В. Вульф, С.Л. Іванов, В.І. Шилов, Н.Л. Гурвич, А.А. Рябінін), географічні методи (Є.В. Вульф, Б.М. Козо-Полянський, Є.М. Лаврінко, В.Б. Сочава, А.І. Толмачьов). Особливе місце в вивченні еволюції покритонасінних рослин належить М.Г. Попову (1963 р.), створюється філогенетичний (фітогеографічний) метод. Особливо слід відмітити дослідження і розробки з теорій виду, видоутворення (В.Л. Комаров, Н.І. Вавілов, П.М. Жуковський,

С.В. Юзепчук, К.М. Завадський), які дозволяють встановити межі видів в філогенетиці.

В радянській ботанічній науці перша самостійна філогенетична система покритонасінних створена в 1922 р. Б.М. Козо-Полянським (1965 р.). Вона базується на уявленні, що покритонасінні пішли від псилофітів, а насінні папоротники і кейтонієві є проміжною групою. В 1927 р. Н.А. Буш, базуючись на морфологічних і анатомічних ознаках, запропонував систему покритонасінних. Їх еволюцію він пов'язував з еволюцією комах і зміною клімату. Під впливом ідей Н.І. Кузнецова Н.А. Буш визнав поліфілетичне походження покритонасінних, вважаючи, що однопокривні пішли від вимерлих простіших голонасінних в вигляді чотирьох самостійних гілок.

В книзі «Курс вищих рослин» М.І. Голенкін (1937 р.) запропонував класифікацію покритонасінних, в складі яких він виділив два класи: дводольні і односім'ядольні.

Після 1945 р. з'являється ряд систем покритонасінних А.А. Гроссгейма, А.Л. Тахтаджяна, А.Я. Вагі, Н.А. Комарницького, А.А. Уранова і деяких інших.

Система А.А. Гроссгейма (1888-1948 рр.) базується на ознаках побудови стробілу квітки в різних груп рослин. Графічно система Гроссгейма являє собою ряд концентрованих кіл, які утворюють як би «проекцію родословного дерева покритонасінних». В 50-х роках А.Я. Вага запропонував загальну систему, або схему, класифікації рослинного світу Землі. В схемі вказується, що основні групи рослин пішли від якихось давніх предків. Система Н.А. Комарницького і А.А. Уранова являє собою уточнену і дещо модифіковану систему Н.А. Буша.

Найбільш досконалою і розробленою в СРСР вважається система покритонасінних А.Л. Тахтаджяна (1954, 1961, 1966, 1987 рр.). Розробляючи систему, А.Л. Тахтаджян виходив з теорії філембріогенезу А.Н. Северцова і уявлень І.Т. Васильченко про неотенії. Тахтаджян вважає, що всі сучасні покритонасінні походять від магнолієвих. Однодольні походять від них монофілетично в більшості випадків через лілійних.

Сучасні методи філогенії рослин

Як показує історія становлення філогенії рослин, зараз як в систематиці, так і в побудові філогенетичних систем використовуються багато методів визначення еволюційного стану видів, родин, порядків, відділів.

Порівняльно-морфологічний (екоморфний) метод застосовується дуже широко при описі видів або других таксонів. Його суть полягає в порівняльному вивченні особливостей вегетативних і генеративних органів. Специфічні риси органів і їх частин, співставлення вихідних і відмінних ознак, стійкість структур дозволяє встановлювати спорідненість по висхідним і низхідним лініям філогенезу. Частіше всього для порівняння приймаються органи, ознаки яких стійкі, модифікують слабо. Всі ознаки оцінюються з точки зору походження органів і їх функціональної направленості. Вчення про життєві форми рослин І.Г. Серебрякова, яке відображає еволюцію (морфогенез) органів і організмів як елементарних одиниць живого, майже повністю побудоване за порівняльно-морфологічним методом.

Анатомічний (ендоморфний) метод вперше був застосований А. Декандалем, який поділив всі рослини на судинні і несудинні. Анатомічний метод доповнював морфологічний. Наприклад, анатомічні структури, особливо провідні системи, відрізняються значною постійністю і дозволяють відрізнити групи рослин рівня класів і порядків, а також відмінності між видами, родами і родинами. Анатомічний метод успішно застосовували Б.М. Козо-Полянський, Н.А. Буш, А.Л. Тахтаджян.

Палеоботанічний метод застосовується для вивчення флор давніх геологічних епох, встановлення історії флори, побудови і форми викопних рослин. Використовує морфологічні і анатомічні характеристики залишків рослин.

Ембріологічний метод полягає в дослідженні розвитку макро- і мікроспорангіїв, зародкових структур, ембріональних стадій онтогенезу, які відображають в той чи іншій мірі філогенез.

Географічний метод полягає в характеристиці географічного поширення видів і їх груп, родів або родин, що дозволяє в тій чи іншій мірі визначити споріднені зв'язки між окремими таксонами, походження видів, закономірності їх поширення на земній поверхні. Основоположниками географічного методу вважаються А. Декандоль і А. Енглер.

Біохімічний метод базується на відмінностях речовин і з'єднань, які синтезуються різними видами рослин. С.І. Івановим встановлено, що систематично близькі види синтезують фізіологічно близькі або подібні речовини і відрізняються показниками метаболізму.

Екологічний метод полягає в встановленні екологічних особливостей видів. чим ближче види за своєю екологією, тим більш вони подібні за походженням і еволюцією.

Генетичні методи базуються на встановленні генетичних структур порівняльних видів і більш крупних таксонів, побудові каріотипів, можливостях схрещування, утворенні віддалених або близькоспоріднених гібридів і т.п.

Методи філогенії і систематики рослин постійно вдосконалюються, їх перелік поширюється завдяки досягненням природничих наук: геології і геохронології, молекулярної фізики і хімії, генетики і селекції, палеографії і палеоботаніки, біохімії і фізіології рослин, цитології і ембріології, біоніки і математики. Вдосконалюються методи філогенії рослин в зв'язку з рішенням ряду чисто прикладних питань раціонального використання, охорони и відтворення рослинного світу, підвищення продуктивності рослин, створення нових форм культурних рослин, корінного покращення існуючих природних рослинних співтовариств.

Методологічною основою сучасної філогенетики є діалектичний матеріалізм. Тільки філогенетика обґрунтовує його із фундаментальних положень матеріалістичної діалектики про історичний характер розвитку матеріального світу.

1.2. Походження рослин

Сьогодні на Землі нараховується більше 500 тисяч видів рослин, із яких тільки вищих біля 300 тисяч. Перші форми живого на Землі («білкові тіла» за А.І. Опаріним) були гетеротрофними протобіонтами, які використовували в якості їжі органічні речовини, які містилися в водах Світового океану. Скорочення кількості органічних з'єднань, а потім і майже повна їх відсутність привела до виробітку здатності у протобіонтів до хемосинтезу в вигляді анаеробної хемоавтотрофії, на основі якої у деяких груп організмів виробилася здатність до фотосинтезу. Поява фотосинтезу стала важливим етапом еволюції, завдяки якому накопичувалось все більше запасів енергії в вигляді органічних речовин і посилювався біологічний колообіг.

Першими фотосинтезуючими організмами були, по-видимому, ціанобактерії і синьо-зелені водорості. Їх залишки знаходять в осадових породах архейського часу (3-3,5 млрд. років тому). В протерозої в водах Світового океану мешкали різні представники зелених і золотистих подорослів, з'явилися перші прикріплені форми. На безжиттєвому суходолі утворювалися первинні примітивні ґрунти внаслідок дії кліматичних факторів, вивітрювання кристалічних порід, поселення первинних мікроорганізмів автотрофного живлення (бактерії, ціанеї). З'явлення ґрунтів, сирий і теплий клімат створили передумови для виходу деяких форм рослин на сушу. Цей період тривав біля 2 млрд. років. Точно не встановлено, яка група подорослів першою вийшла на сушу. В кінці кембрійського періоду в палеозої з'являються доволі добре вивчені рослини – псилофіти, які росли на прибережних заболочених або добре зволжених місцях існування.

Вихід рослин на сушу був важливим еволюційним стрибком. Почалися перебудови покривних тканин. В зв'язку з необхідністю підвищення контакту фотосинтезуючих органів з газоподібним середовищем ускладнювалися життєві форми, диференціювалася надземна частина, органи прикріплення і забезпечення водою і мінеральними речовинами. Всі ці перебудови супроводжувалися ускладненням провідних і механічних тканин, вичленуванням фотосинтезуючих органів і

тканин. Подальша еволюція привела до зростання компактності тіла, появу коренів, розвитку епідермісу, зміні способів розмноження, пройшло ускладнення провідних систем. Сама примітивна провідна система складалася спочатку із витягнутих уздовж первинних стеблин клітин, які шляхом спеціалізації поступово розвивалися в систему трахеїд. Сама примітивна судинна система складалася із трахеїд. З посиленням посушливості клімату диференціювалися провідні пучки і судини, створювалася можливість швидкого підняття води на значні висоти. Перші судини утворювалися в коренях, потім в стеблах і листках.

Як бачимо, морфологічний прогрес рослин пов'язаний з їх функціональним розвитком. Початкові етапи еволюції наземних рослин пов'язані також і з вдосконаленням статевого процесу за рахунок покращення захисту генеративних органів і гамет від випадковостей середовища, звільнення від можливості злиття гамет в водному середовищі. Виникали археогоніальні форми: мохоподібні, папоротникоподібні і голонасінні. Припускають, що перші наземні рослини виникли від бурих водоростей.

Коли вони вийшли на сушу, то розвивалися в двох напрямках: вдосконалювалися гамети офіт і спорофіт. Ускладнення гаметофіта спостерігалось переважно у мохоподібних, спорофіту – у всіх вищих рослин, включаючи квіткові. Спорофітна гілка еволюції стала більш пристосованою до наземних умов. Еволюція їх проходила за геологічними мірками порівняно швидко. Вже в девонському періоді зустрічалися пишно розвинуті ліси із хвощів, плаунів і папоротників, давніх голонасінних – кордаїтових. Максимального поширення і розвитку подібні рослини досягли в кам'яновугільному періоді: з'явилися перші насінні – голонасінні (птерідосперми, деревовидні кордаїти, гінкгові).

Еволюція папоротникоподібних на суші йшла по шляху перетворення безстатевого покоління (спорофіту). З'являлися не тільки деревні, але і кущові, і трав'янисті форми. В зв'язку з підвищенням сухості клімату проходила редукція гамет офіту (статевого покоління). З'явилися різноспорові папоротники, в

пазухах спорофілів яких формувалися мега- і макроспорофіли. Ця диференціація привела до появи гаметофітів різних розмірів, їх роз'єднанню на жіночий і чоловічий. Редукція і все більша спеціалізація гаметофіта сприяла подовженню диплоїдної фази, ускладненню онтогенезу. Тому перші різноспорові досягали гігантських розмірів (сігіллярії, лепідодендрони, каламіти, гігантські папоротники).

В карбоні і пермському періоді все ширше поширювалися і почали панувати в покриві голонасінні, витісняючи лепідодендрони, каламіти, сігіллярії. В більш досконаліх голонасінних мегаспорангій перетворювався в насінний зародок, а потім – і в сім'ябруньку зі складними захисними покривами, що привело до повного звільнення статевого процесу від крапельно-рідкої води. Мікроспорангії еволююють в пильники. Чоловічі гамети були нерухомі, і перенос їх до архегоній відбувався шляхом утворення і росту пилкових трубок. Чоловічий гаметофіт, який загубив самостійність, зумовив редукцію до пилкової трубки з вегетативним ядром і двома сперміями. Голонасінні перехресно запилюються за допомогою вітру. Після запилення насінний зародок перетворюється в насіння. Утворення насіння проходило ще в насінних папоротників задовго до появи квітки.

Розмноження насінням давало цілий ряд еволюційних переваг. Зародок в насінні захищений багатьма покривами від неблагодійних впливів середовища, забезпечений запасними поживними речовинами, має диплоїдне число хромосом, насіння мають різне пристосування, які допомагають їм переміщуватися за допомогою вітру, води, тварин і т.д. Всі ці ознаки привели до дуже швидкого і широкого поширення покритонасінних на всій суші планети.

Активні гірськоутворювальні процеси в мезозої, дрейф материків привели до скорочення площі Світового океану, поширення суші, подальшого підвищення сухості клімату. Вимерли гігантські папоротники, деревовидні хвощі, кордаїти і плауни. З'явилися саговники, перші покритонасінні рослини.

Серед голонасінних як викопних, так і сучасних не відомі трав'янисті форми. Первинні покритонасінні були, видно, вічнозеленими рослинами, листки мали прості, цільні з перистим жилкуванням, розміщені почергово на стеблі. Квітка за будовою нагадувала стробіл якогось предка, була доволі крупною, не утворювала суцвіть. Віночка, вірогідно, ще не було, оцвітина складався лише із однієї чашечки. Одна по мірі вдосконалення ентомофілії з'явився білий віночок, а потім різнокольоровий, пелюстки якого утворювалися внаслідок метаморфозу тичинок, які спочатку ставали стерильними (стамінодії), а потім розросталися, перетворюючись в пелюстки. Квітки перших покритонасінних були актиноморфними, двостатевими і ентомофільними. Плодолистки захищали насінний зародок від неблагодієвливих фізичних факторів. Насіння первинних покритонасінних були з рясним ендоспермом, дуже маленьким зародком і двома сім'ядолями. Насінна шкірка мала потужний паренхімний шар, плід представляв собою примітивну багатолістовку зі спіралью розміщеними плодолисточками.

Переважаючі по суші поширювалися форми, у яких завдяки перехресному запиленню сформувалися висока пластичність, що посилювало вірогідність зав'язування і утворення насіння, сприяло широкому поширенню, поширенню ареалу і проникненню в різні екологічні ніші. Подальший природний відбір йшов по шляху взаємного пристосування рослин і комах, які здійснювали перенос пилка. З'явилися яскраві квітки, нектарники, залози з ароматичними речовинами і т.п.

Початок кайнозойської ери характеризувався новим періодом бурного гірсько утворення, формуванням гірських систем Анд, Піренеїв, Гімалаїв, уособленням Середземного і Каспійського морів, виникненням близьких до сучасних ботаніко-географічних областей. Почався період бурного розквіту і завоювання суші покритонасінних.

Четвертинний період відрізнявся збільшенням опадів і похолоданням клімату, почалося зледеніння значної частини поверхні планети, яке визвало міграцію теплолюбної флори на південь, виникнення холодостійких трав'янистих і кущових

форм рослин. На величезних територіях з відступанням льодовиків утворилися степи, напівпустелі і пустелі, сформувалися ксерофітна і ефемерна рослинність з вираженою сезонністю розвитку, складалася сучасна флора.

Історія розвитку рослин і рослинності відрізняється рядом особливостей. По-перше, в процесі еволюції пройшов перехід від гаплоїдності до диплоїдності: гаплоїдні водорості і мохи, диплоїдні папоротники, повна редукція гаметофіта у голонасінних і покритонасінних, по-друге, - звільнення статевого процесу від крапельно-рідкої води, втрата рухливості чоловічих гамет, переважання спорофіту в життєвому циклі, перехід від зовнішнього запліднення до внутрішнього. Відбувалася швидка і кардинальна еволюція, перебудова життєвих форм в зв'язку з переходом до наземного способу життя і, на кінець, спеціалізація запилення, поширення насіння, зростання незалежності організмів рослин від випадкового середовища.

Еволюція вищих рослин йшла по шляху зростання пристосованості до наземного способу життя. Як уже згадувалося, загальноприйнято вважати, що вищі рослини пішли від зелених або від бурих водоростей. Це підтверджується доволі багаточисельними фактами. Життя зародилося в водах Світового океану в архейську еру 3-3,5 млрд. років тому назад. Водні організми за 2,6-3,1 млрд. років еволюції досягли величезного різноманіття і складності структур, а потім в середині силурійського періоду палеозойської ери (400-410 млрд. років назад) з'явилися перші наземні рослини. У деяких груп водоростей ускладнився статевий процес, виникло чергування поколінь, яке властиве і вищим рослинам (архегоніатам), тобто чергування поколінь у вищих рослин проходило від водоростей. Подальший розвиток статевого процесу пішов в двох напрямках: у мохоподібних – до переважання гаметофітного покоління, у папоротникоподібних – до переважання спорофіту і поступової редукції гаметофіта.

Статевий процес у всіх архегоніат, крім голонасінних, відбувався тільки в водному або в крапельно-рідкому середовищі, що свідчить про їх походження від водних рослин

– в тропічних водах знаходять водні папоротники. Перші відомі нам викопні наземні рослини – псилофіти – за своїми життєвими формами нагадували водорості. У псилофітів і бурих водоростей статеві органи відрізняються багатоклітинністю, що також доказує в відповідній мірі їх спільність. У водоростей і перших архегоніат однакова будова хлоропластів, які виконують фотосинтезуючі функції. Всі ці факти підтверджують походження вищих рослин від водоростей, які на відповідному етапі еволюції рослин вийшли на сушу.

Вихід рослин на сушу знаменував собою початок нового етапу еволюції життя на Землі, який проходив в напрямку підвищення пристосованості до наземних умов, і відрізнявся більш різноманітними, складними, динамічними і диференційованими екологічними факторами. Адаптаціогенез до наземного існування виражався в формуванні спеціалізованих органів і тканин для асиміляції поживних речовин з повітря і ґрунту, вдосконаленні покривних і захисних тканин, органів всмоктування води, прикріплення до субстрату, органів, які впливають на самовиробництво і поширення видів по поверхні суші.

Гаметофітна і спорофітна гілки еволюції наземних рослин проходили по-різному. Форми, які вийшли з води поступово поширювалися в більш високі і посушливі частини суші, або там була відсутня конкуренція зі сторони інших видів рослин (їх там не було). Спорофіт розвивався по шляху ускладнення фотосинтезуючих структур, механічних тканин, органів прикріплення і всмоктування води, поширення діаспор, тобто еволюція відбувалася по шляху виростання незалежності рослин від факторів середовища, що виражалось в ускладненні спорофіту, збільшенні чисельності спорофітного покоління в життєвому циклі, скороченні зміни поколінь в часі.

Диференціація спорофіта і гаметофіта привела до розчленування і подальшої спеціалізації. Генеративні органи, які розміщувалися на верхівках філів у вигляді колосовидного утворення – стробіла – поступово перетворювалися в спеціалізовані органи розмноження. Вегетативна частина, яка

знаходилася під стробілом набувала все більш складної структури. В покривних тканинах з'явилися різноманітні вирости, бугри, потовщення (в якості допоміжних утворень), які потім служили початком пластинчатим потовщенням, потовщеним органам, листкам. Спорангії поступово почали з'являтися не тільки на верхівці стебла, але і на бокових виростах, первинних листках. Стебло було першим органом, з якого і почалася еволюція особисто спорофіта.

У філогенетиків немає єдиної думки про походження кореня. Видно, корінь з'явився в вигляді допоміжного органу після того, як стебло (первинна вісь) досягло відповідного рівня розвитку. Корінь виник в якості пристосування, яке дає можливість спорофіту існувати самостійно і не залежати від гаметофіта. Це припущення підтверджується ембріогенезом діаспор рослин, при розвитку яких корінь закладався дуже рано.

Перші етапи еволюції рослин характеризувалися збільшенням розмірів спорофіту, що, природно, відобразилося на еволюції судинної системи. Судинна система примітивного спорофіту мала будову геплостелі і була винайдена зовсім недавно у деяких викопних форм псилофітів. З збільшенням розмірів спорофіту збільшився об'єм і ускладнилися структури судинних систем і їх елементів. В межах стебла (оси) спорофіту все більш вичленовувався компактний циліндр, в центрі якого потім з'явилася паренхіма.

Подальше ускладнення вегетативних органів виражалось в тому, що дихотомічне гілкування поступово змінювалося моноподіальним, на гілках якого з'явилися лусковидні вирости. Їх еволюція йшла в двох напрямках – макрофілії і мікрофілії. При макрофілії лусковидні вирости сильно розвивалися, поступово перетворюючись в листки з диференційованою судинною системою, яка з'єднувалася з судинами стебла. При мікрофілії проходило збільшення числа мікрофілів, скорочення відстаней між ними на стеблах, розвиток в них асиміляційних здібностей.

Як вказує К.І. Мейер (1958 р.), при виході нитчастих форм водоростей на сушу спостерігалися наступні моменти:

утворення системи ниток, яка стелилася по субстрату; виробіток однією або декількома нитками паренхімної будови шляхом поздовжнього поділу клітин, диференціація утвореної паренхіми на зовнішні і внутрішні тканини, утворення в поверхневих шарах хлоропластів, а в внутрішніх – витягнутих в довжину і пристосованих до транспортування групи клітин, утворення провідних тканин і вичленовування елементів флоєми і ксилеми, утворення покривних тканин, кутикули і розвиток продихів.

Таким чином, можна вважати, що після виходу предків мохоподібних і папоротнекоподібних на сушу еволюція гаметофіта і спорофіта пішла в різних напрямках. У спорофітних розвивалися переважно висхідні частини (вегетативні органи), що впливало на підняття плодових органів на велику висоту і кращому розсіюванню діаспор в просторі. При цьому спорангії переміщувалися до верхівок кінцевих відгалужень талому. Покращувалися також умови фотосинтезу і асиміляції.

Гаметофіт все більше наближався до поверхні ґрунту, так як для статевого процесу було необхідна крапельно-рідке середовище (вільна вода). В зв'язку з цим у гаметофіта еволюїровали переважно сланкі частини. В кінцевому рахунку, гаметофіт папоротникоподібних і мохоподібних зайняв підлегле положення, а спорофіт став домінуючим поколінням.

Перші наземні рослини мали дихотомічне гілкування, яке розглядалося зараз як первинна форма гілкування, від якої пішли всі інші типи гілкування. В процесі еволюції одна із дихотомічних гілок отримала більш сильний розвиток, друга – росла слабше. Так виникло симподіальне гілкування. В подальшому частини симподія, які склали головну ось, прийняли один напрям і система набула характер моноподія. На цій основі виникли всі послідовні типи складного гілкування наземної частини рослин.

Листки макрофільного типу сформувалися шляхом диференціації дихотомічно розгалужених пагонів, один із яких перетворився в симподіальну головну вісь, а інші поступово потовщувалися, утворивши листову пластинку і черешок. Припускається, що листки могли виникнути на головній вісі із

придатків в вигляді виростів покривних тканин. Пагони з мутовчастим розміщенням листків сформувалися внаслідок вкорочення міжвузлів пагонів зі спіральним листкорозміщенням.

В цілому, диференціація спорофіту вищих рослин на стебло і листок могла проходити в двох напрямках: шляхом виникнення на недиференційованих пагонах виростів, які перетворювалися потім в листки, або перетворенням окремих частин первинного дихотомічного стебла в макрофільні, мегафільні і кладодієві листки.

На думку багатьох еволюціоністів-морфологів, корінь представляє собою змінену в ході філогенезу наземну вісь, яка пристосована до підземного існування і поступово отримавшу типову для коренів форму і структуру. Це підтверджується тим, що принципової різниці між анатомічною будовою кореня і стебла не спостерігається.

Еволюція тканин до цих пір вивчена мало. Загальноприйнято вважати, що тканини і клітинні структури виникли на самих ранніх етапах філогенезу і збереглися до тепер. Покривні тканини виникли і еволюціонували як пристосування до повітряно-сухого середовища. Щоб епідерміс не затруднював газообмін, розвивалася система отворів – устьиц. Еволюція провідної системи проходила в трьох напрямках: від протостели через ряд сифностелей до сифноеусти, еустели і актиностели; від протостели через актиностель до плектостели; від актиностели і сифностели до полістели. Описані ряди еволюції провідних систем повторювалися в всіх трьох основних лініях еволюції вищих рослин.

Внутрішня диференціровка рослинного організму – утворення тканин – почалася з того моменту, коли в ході еволюції багатоклітинний рослинний організм почав набувати тканинної будови. К.І. Мейєр виділяв чотири етапи внутрішньої диференціровки організму рослин. Перший почався з виникненням фотосинтезу, коли вичленовувалися фотосинтезуючі клітини. Ці клітини розміщалися ближче до поверхні тіла, де умови освітлення внутрішніх частин більш

благоприємні. Другий етап – виникнення і формування покривних тканин, які забезпечують захист організму від неблагоприємної дії середовища. Але разом з тим покривні тканини повинні забезпечувати вільний газообмін, тому появились специфічні утворення – продихів, черевички і ін. Третій етап диференціації був пов'язаний з збільшенням розмірів рослин, що спричинило появу механічних і провідних тканин. Четвертий етап почався з появу і вдосконаленням провідних систем.

Зараз не існує єдиної складеної думки про походження генеративних органів. Існує припущення, що генеративні органи пішли від багатоклітинних статевих органів бурих водоростей. З переходом гіпотетичних предків до наземного способу життя виникла необхідність в захисті статевих елементів від висихання, що привело до формування різноманітних захисних елементів. В подальшому чоловічі гаметофіти ставали все мілкішими, кількість їх збільшувалася, жіночих гамет стало утворюватися менше, розміри їх виростили, і вони поступово втратили рухливість. Нерідко окремі гамети втрачали статеві функції і перетворювалися в вегетативні клітини, а потім – і в органи.

Більшість дослідників дотримувалися думки про первинності деревних і вторинних трав'янистих форм покритонасінних. Але для побудови ряду еволюції життєвих форм потрібно визначити два поняття: яка із форм може бути прийнята за найбільш примітивну, вихідну, первинну і що слід розуміти під життєвою формою у рослин.

І.Г. Серебряков (1962 р.) дав наступне визначення життєвої форми у рослин: «Еколого-морфологічну життєву форму у вищих рослин ми визначаємо як своєрідний загальний вигляд (габітус) відповідної групи рослин (включаючи їх наземні і підземні органи – підземні пагони і кореневі системи), який виникає в їх онтогенезі в результаті росту і розвитку в даних ґрунтово-кліматичних умовах як вираз пристосованості рослин до цих умов».

Виходячи із такого розуміння життєвої форми у рослин і передумов, що деревна форма була первинною, І.Г. Серебряков

розробив еволюційну систему життєвих форм вищих рослин. Еволюція вищих рослин йшла по шляху не тільки утворення нових видів, які змінюються на протязі геологічної історії Землі, але і шляхом формування відповідних еколого-морфологічних груп. Рушійною силою еволюції життєвих форм були історично змінені умови існування. Головний зміст еволюційного процесу життєвих форм І.Г. Серебряков пов'язує з скороченням тривалості онтогенезу, яке супроводжувалося перетворенням зовнішніх і внутрішніх структур.

В загальних рисах схема І.Г. Серебрякова відображає філогенетичні відношення основних груп покритонасінних і представлена в вигляді послідовних рядів «від дерев до трав»: дерева – багатоствольні дерева – чагарники - кущі – трав'янисті полікарпики – трав'янисті монокарпики. Паралельні еколого-морфологічні ряди життєвих форм відображають етапи філогенезу вищих рослин.

1.3. Філогенетика вищих рослин і її розвиток

За більш ніж двохтисячну історію пізнання світу рослин робилися неодноразові спроби класифікації і систематизації їх різноманіття. Систематика протягом декількох століть займалася описом видів рослин, які росли на Землі, і розміщуємо їх в спорідненні групи – роди, родини, порядки, класи і ін. Але для обґрунтування виділення цих таксономічних груп, встановлення їх взаємозв'язків, співставлення еволюційної продвинутості і ступеню досконалості, послідовності необхідна була узагальнена система взаємного розміщення споріднених груп. Система повинна показувати також історію розвитку світу рослин, відображати складений історичний порядок, створювати зручну для огляду картину, яка охоплювала б не тільки існуючі зараз рослини, але і відомі деревні форми.

Історія ботаніки виділяє доволі багато систем рослин, які змінювалися і вдосконалювалися по мірі накопичення знань про рослини, розвитку теоретичних передумов про закони розвитку матеріального світу і живої природи. В історії систематики рослин доволі чітко, хоча в відповідній мірі дещо

умовно, виділялись наступні системи рослин: утилітарні, штучні, природні і філогенетичні.

Утилітарні системи рослин

Утилітарні системи з'явилися в незапам'ятні часи і проіснували майже до кінця XVI ст. Маловідомо, коли людина стала відрізняти і використовувати рослини. Рослини ділилися за господарським значенням: їстівні, отруйні, лікарські, текстильні і ін.

Розвиток людського суспільства, багато століть пізнання і господарського використання рослин, поширення кругозору, розвиток землеволодіння і медицини супроводжувалися деталізацією розміщення рослин за ознаками їх корисності. Перші документовані утилітарні класифікації ми знаходимо в працях Аристотеля, який розглядав рослинний світ як частину природи і ділив його на дерева, трави і культурні рослини. На жаль, ботанічні праці Аристотеля загублені. Найбільш повне відображення утилітарної класифікації рослин, які дійшли до нас, знаходимо в працях Теофраста, який, наслідуючи народні традиції, відомі йому види поділив на дерева, кущі, напівчагарники і трави, виділив також наземні і водні (морські і прісноводні), вічнозелені і листопадні, дикоростучі і культурні, корисні і шкідливі, квітучі і не квітучі. В складі корисних були виділені злаки, бобові, городні і садові форми і ін.

Існували і більш дрібні класифікації, які пропонувалися давніми лікарями лікарські властивості тих або інших видів рослин. До таких утилітарно-медичним класифікацій можна віднести списки лікарських рослин Гіппократу (460-370 до н.е.), Галена ((130-200 н.е.) і інших. Вершини класифікації рослин з їх лікарською метою використання досягли списки Діоскорида (I ст. н.е.), який описав біля 600 видів лікарських рослин, вказав їх ознаки і способи застосування в медицині. Відомий римський вчений і історик Пліній Старший (23-79 рр. н.е.) описав біля 1000 видів рослин, вказав їх практичне застосування. Таким чином, хоча утилітарні класифікації і не містили уявлень про історичне походження рослин, їх спорідненість і зв'язки, все ж це впливало на накопичення знань про рослини, збагачення флористичного матеріалу,

ставило запитання про необхідність систематичного підходу при характеристиці різноманіття світу рослин.

Штучні системи рослин

Епоха Середньовіччя мало додала знань про різноманіття рослинного світу Землі. Разом з тим географічні відкриття XIII-XVI ст., праці таких видатних вчених, як Авіценна (980-1037 рр.), Конрад Геснер (1516-1565 рр.), Лука Гіні (1490-1556 рр.), створення гербаріїв (травників) рослин, будівництво ботанічних садів в Італії (Салерно, Венеція), Німеччині, Празі, Голландії, Франції сприяло розвитку описової ботаніки, формуванню потреби в їх класифікації. З'являються перші штучні морфологічні системи (класифікації).

Перша штучна класифікація була запропонована видатним італійським ботаніком Андреа Чезальпіно (1519-1603 рр.), який в 1583 р. опублікував 12-томну наукову працю «Жизнь растений». Основним принципом класифікації Чезальпіно було розміщення всіх рослин в групи по одній довільно взятій ознаці – будові плодів і насіння. Тому його система і названа карпологічною. Весь рослинний світ Чезальпіно розділив на дві групи рослин: дерев'янисті і трав'янисті. В межах цих двох груп виділив 15 класів з будови плодів і розміщення насіння в плодах.

В XVI-XVII ст. з'являються штучні системи Ж.П. Турнефора (1656-1708 рр.) і Джона Рея (1627-1705 рр.), в яких були використані принципи класифікації Чезальпіно і більш повно деталізувати описи окремих видів. Турнефор в якості головної класифікаційної ознаки прийняв будову віночка квіток. Він не відмовився від поділу рослин на дерева, кущі і трави. В системі Турнефора всі рослини розподілені на 22 класи, із яких перші 14 поєднували трави і напівчагарники, до класу 15 віднесені трави з квітками без пелюсток, до 17 – трави без квіток і плодів. В класи 18-22 ввійшли дерева і кущі, в тому числі дерева з квіткам без пелюсток, з однією пелюсткою і з багатьма пелюстками. В системі є не тільки класи, але і секції, роди, види.

Майже одночасно з Турнефором англійський ботанік Джон Рей в книзі «История растений» вперше в ботаніці розглянув

поняття виду не як логічної одиниці, а як таксономічної категорії, дав перше визначення виду.

Вищим досягненням штучної систематики була система рослин видатного шведського вченого Карла Ліннея. Він згрупував всі відомі рослини на основі подібності їх зовнішніх ознак в 24 групи вищого рангу – класи. Система Ліннея базувалася на кількості тичинок в квітці, характер їх розміщення і прикріпленні в квітці, одно- і дводомності квіток різних видів. Тичинки і маточки Лінней ототожнював з половими органами, тому його систему до цих пір нерідко називають «сексуальною».

Перші 10 класів системи Ліннея виділені за числом тичинок в квітці: 1-й клас – однитичинкові, 2-й – двотичинкові, 3-й клас – трьох тичинкові і т.д. до десяти. До класу 11 були віднесені рослини, які мають від 12-ти до 19-ти тичинок; до класу 12 – рослини, у яких навколоматочкових тичинок більше 20. Рослини з тим же числом тичинок, але розміщених під маточкою, складала клас 13. Потім шли класи рослин, в квітках яких лише по 4 тичинки, але 2 із них більш довгі, 2 – більш короткі; або 6 тичинок в квітці, але 2 – більш короткі, 4 – більш довгі. Всі вони віднесені до класу 15 (родина хрестоцвітих-капустяних). Наступні 4 класи відрізняються характером зростання тичинкових ниток. В клас 20 ввійшли обхідні, у яких пиляки зростаються зі стовпчиками. Наступні 2 класи – рослини з одностатевими тичинковими або маточними квітками; клас 21 – однодомні квіткі, клас 22 – дводомні квіткі, клас 23 поєднує полігамні види, у яких на одній рослині утворюються чоловічі і жіночі квіткі. До останнього 24 класу віднесені рослини, які не утворюють квіток. Перші 23 класи Лінней назвав явношлюбними, 24-й – таємношлюбними.

В системі Ліннея, крім класів, виділені три таксономічні категорії: порядок, рід і вид. В книзі «Виды растений», яка видана в 1753 р., описані більше тисячі рослин, які були поєднані в 116 порядків і майже 1000 родів.

Головним недоліком лінеєвської системи було те, що віднесення рослин до одного і іншого порядку обґрунтовувалося лише однією ознакою і не відображало

дійсно спорідненості і походження, а було випадковим співпаданням. Наприклад, у злаків 3 тичинки в квітці, у рису – 6 тичинок. Тому рис віднесений до 6 класу, а не до 3.

Таким чином, в класи поєднувалися рослини, які не зв'язані між собою спорідненістю і походженням, послідовність класів не відображала ходу природного розвитку світу рослин, його еволюцію.

Карл Лінней бачив і осмислював недоліки своєї системи. При всій штучності система Ліннея володіла і достоїнствами: легкістю огляду всіх груп рослин, їх класифікації і опису. Вже через декілька років після опублікування ліннеєвської системи число описаних в Європі рослин досягло більше 10 тисяч.

Природні, або штучні, системи рослин

Послідовне накопичення ботанічного і зоологічного матеріалу створювало передумови для порівняння і систематизації різних форм рослин і тварин. Формується новий напрям в біології – трансформізм, який стверджує, що види тварин і рослин з зміною умов життя також зазнають змін. З'являються ботанічні праці, які свідчать про новий підхід до вивчення і класифікації видів рослин і тварин.

В 1759 р. в королівському парку Великий Тріанон біля Парижу відомий ботанік і садівник Бернар Жусьє створює Малий тріанон, в якому рослини висаджувалися поступово, за принципом їх досконалості, тобто за принципом штучної систематики. Однак якихось записок і схем, за якими розбивався сад, не збереглося. І тільки через 30 років його племінник Антуан-Лоран де Жусьє (1748-1836 рр.) в 1789 р. публікує книгу «Виды растений», в якій пропонує ескіз природної системи, яка створена Бернардом Жусьє в натурі.

Основна ідея системи полягала в тому, що всі види рослин розміщуються в відповідній системі, яка виражає взаємні відношення, існує між різними видами рослин. За цією системою весь рослинний світ поділяється на 5 рядів, 15 класів і 100 порядків. Порядки відповідають сучасному поняттю «родини». В класифікації А. Жусьє вперше групи рослин поєднуються не за однією-двома ознаками, а за їх сукупністю. Причому ознаки вказуються не для одного, а для різних

органів. Цим самим усувався елемент випадковості. Хоча Жусьє відмічав, що зовнішня подібність не завжди точно відображає дійсну спорідненість видів.

В п'ять груп, або родів, входили:

1. Безсім'ядольні (1-й клас від нижчих спорових до папоротникоподібних включно).

2. Однодольні (класи 2-4, всі види однодольних рослин);

3. Дводольні безпелюсткові (класи 5-7);

4. Дводольні однопелюсткові (класи 8-11);

5. Дводольні багатопелюсткові (класи 12-14).

До 15 класу віднесені «неправильні» рослини типу молочайних, кропивових, сиріжкоцвіткових, хвойних.

Якщо в штучних системах основна мета полягала в встановленні відмінностей між видами, порядками, класами, то в системі Жусьє явно прослідковується тенденція до поєднання родин (порядків) за ступенем спорідненості і наступності їх розвитку. За влучним визначенням К.А. Тімірязєва, рослинний світ був розміщений в ряд, який виразив ті взаємні відношення, той безперервний ланцюг, який представляють живі істоти в природі.

Принцип штучної класифікації Жусьє мав великий вплив на розвиток систематики рослин і визвав появу цілої серії штучних систем в різних країнах, з яких найбільш відомі і значні О. Декандоля і П.Ф. Горяїнова.

Швейцарський ботанік Огюстен – Пірам Декандоль (1778-1841 рр.) запропонував систему, в якій при розміщенні порядків і родин в рядах використані не тільки морфологічні ознаки, але і анатомічні. Рослини в системі розміщені в низхідному порядку – від вищих до нижчих. Вся різноманітність рослин в системі Декандоля розділена на два відділи (ряди):

1) рослини судинні, з сім'ядолями;

2) рослини несудинні, без сім'ядолей.

В свою чергу, судинні поділяються на дводольні рослини з відкритими судинно-волокнистими пучками, які розміщені по колу в стеблі, і рослини однодольні з закритими судинно-волокнистими пучками, розміщеними в стеблі без відповідного порядку. В складі дводольних Декандоль виділив три групи:

роздільнопелюсткові з нижньою зав'яззю і терміновопелюсткові. Однодольні трави поділяються на явношлюбні, або справжні однодольні, і таємношлюбні.

До несудинних рослин віднесені листяні (мохи, печіночники) і безлистяні (гриби, лишайники, водорості). Потім Декандоль розрізняв окремі класи папоротників до голонасінних і відмовився від понять явношлюбні і таємношлюбні.

Система Декандоля була дуже популярною в свій час і широко використовувалися в систематиці.

Видатний російський вчений і ботанік П.Ф. Горяінов (1796-1865 рр.) в 1841 р. запропонував оригінальну систему рослин. Він відрізняв 4 великих групи справжніх рослин: 1) спорові (лишайники, мохи, папоротники), 2) ложнонасінневі (цикадові, хвойні, казуаринові), 3) зернонасінневі (однодольні рослини), 4) справжні насінневі (дводольні рослини). Гриби і водорості П.Ф. Горяінов відніс до проміжної форми організмів – «середньоорганічної» групи рослин-тварин.

Другі природні системи відрізнялися від розглянутих лише в деталях і більш детальних характеристиках рядів і класів. І все ж їх значення в розвитку систематики і класифікації рослинного різноманіття безсумнівно. Природні класифікації будувалися, по-перше, за сумою анатомо-морфологічних ознак і, по-друге, відрізнялися за ознаками, які свідчать про більшу або меншу досконалість рядів, класів і порядків. Разом з тим ні одна із природних, або штучних, систем не давала відповіді на два питання: які фактори визначають спільність багатьох видів, рядів і родин рослин, і які ж причини переходу між родинами, які визначають як би єдиний ряд розвитку. Відповіді на ці питання були отримані пізніше, після створення першої еволюційної теорії Ж.Б. Ламарка і вчення Ч.Дарвіна про походження видів.

1.4. Філогенетичні системи рослин

Еволюційна теорія Ч. Дарвіна, яка підтвердила історичний метод в біології, мала прогресивний вплив на розвиток еволюційних уявлень в біології і створення систем рослин на філогенетичних принципах. З другої половини XVIII століття в

різних країнах поширюються філогенетичні дослідження і розробляються десятки еволюційних систем рослин. Часто ці системи відрізняються не тільки в графічних схемах ходу розвитку, але навіть в розвитку поняття вихідного типу для великих ланок і таксономічних одиниць тих або інших систем. В побудові філогенетичних систем важливу роль відіграли дослідження радянських вчених Н.І. Кузнецова, Б.М. Козо-Полянського, А.А. Гроссгейма, А.Л. Тахтаджяна і ін.

Філогенетична систематика виросла і сформувалася із штучної системи. Головним принципом філогенетичної систематики стали історичний підхід, тобто вивчення історичного процесу розвитку різноманіття форм від простіших до найбільш складних (філогенез рослин), а також знання вихідних форм тих або інших типів, класів, порядків, родин, родів.

Одна із перших філогенетичних систем, яка належала німецькому ботаніку О. Брауну, була розроблена через декілька років після виходу в світ книги Дарвіна «Происхождение видов». О. Браун поділяв рослини на великі розділи, які назвав «ступенями розвитку», і розмістив їх в висхідному порядку. Покритонасінні в системі поєднували в три групи: безпелюсткові, терміновопелюсткові і вільнопелюсткові. Слід відмітити, що в систематиці в якості окремих розділів квіткових рослин виділені голонасінні і покритонасінні. Безпелюсткові Браун розглядав як найбільш примітивні форми.

В 1887 р. з'являється система німецького ботаніка-географа Адольфа Енглера, яка перетерпіла 12 видань. Від видання до видання система Енглера доповнювалася, деталізувалася, уточнювалася. В останньому виданні, яке вийшло в 1864 р., система доведена до родів, а в деяких випадках – і до видів. За системою Енглера класифіковані гербарії майже в всьому світі, видані багаточисельні «Флори», в тому числі «Флора СРСР» і «Флора УССР».

В системі Енглера виділено 17 відділів, із яких 13 охоплює 17 відділів, із яких 13 охоплюють нижчі рослини, 14-й відділ – мохоподібні і папоротникоподібні (папоротники, хвощі і плауни), 16-й відділ – голонасінні і 16-й – покритонасінні. В

складі покритонасінних найбільш примітивними Енглера вважав рослини з анемофільними квітками без навколоквітника, які він називав первіснопокривними. Наприклад, однополі анемофільні квіткі верб, тополі, берези, дуба, горіха, казуаринових і ін.

В 1897 р. І.Н. Горожанкін незалежно від О. Брауна і Енглера розробляє систему, в якій рослини поєднані в крупні групи за будовою статевих органів. І.Н. Горожанкін поділив рослинний світ на три головних відділи і сім класів.

Відділ I. Простіші, або оогоніати

Клас 1. Водорості.

Клас 2. Гриби.

Відділ II. Архегональні рослини

Клас 1. Мохоподібні

Клас 2. Папоротникоподібні

Клас 3. Найдавніші насінні, або голонасінні.

Відділ III. Маточкові рослини

Клас 1. Односім'ядольні

Клас 2. Двосім'ядольні

В 1901 р. австрійський ботанік Р. Веттштейн запропонував філогенетичну систему рослинного світу Землі, в якій всі рослини поділив на 9 відділів. Перші 8 відділів включали нижчі рослини від синьо-зелених водоростей і бактерій до зелених водоростей і грибів. В відділ 9 ввійшли вищі, або листостеблові рослини. В складі листостеблових рослин розрізнялися однопокривні (мохоподібні і папоротникоподібні) і квіткові, або покритонасінні. Веттштейн вважав однопокривні самим примітивним відділом дводольних. Від однопокривних пішли центронасінні як родоначальні двопокривні.

Найбільший інтерес представляє оригінальна система Н.І. Кузнецова, яка запропонована ним в 1914 р. В книзі «Введение в систематику растений» Н.І. Кузнецов наводить своєрідну схему виходячи із припущення: полікарпики і простіші голонасінні представляють собою найдавніші покритонасінні рослини. Від беннеттітів через багатоплідникові здійснено розвиток більшості гілок еволюції покритонасінних.

Однопокривні Н.І. Кузнецов виробляє від невідомих простіших голонасінних, можливо споріднених з кордаїтами.

Система Н.І. Кузнецова філогенетична, хоча питання про реальних предків покритонасінних в ній залишається відкритим.

В більш пізній системі Н.А. Буша всі квіткові рослини походять від вимерлої групи первинноквіткових, які дали початок трьом напрямам еволюції: багатоплідниковим, однопокривним і мутовчатим. Багатоплідникові виступають як основний і центральний напрямок, який дав початок чотирьом гілкам філогенезу, а однопокривні і багатоплідникові – дві незалежні лінії розвитку.

Оригінальні погляди на походження і еволюцію рослин запропонував Б.М. Козо-Полянський в книзі «Введение в филогенетическую систематику высших растений» (1965 р.), яка була опублікована вперше в 1922 р. Він представляв філогенез рослин як розвиток покритонасінних в двох напрямках: відкритоплодолисткові і закритоплодолисткові.

На основі двох головних форм гінецею кожна гілка еволюції в своє чергу поділялася в залежності від типу плацентації на два ступені. За Б.М. Козо-Полянським, вищі рослини пішли від групи сланцевих нижчих рослин, а саме – від водоростей (імовірно від зелених водоростей). З виходом водоростей на сушу, в атмосферу (субареальна трансміграція) проходить розчленування на листки в стебло, виникнення кореня, розвивається статевий процес від крапельно-рідкого середовища, чергуються покоління і т.д. Проходить еволюція тих, які вийшли на сушу водоростей до псилотовидних, які стали початком по меншій мірі восьми гілок філогенезу, утворивши чотири групи сучасних вищих рослин: мохоподібні, папоротникоподібні, голонасінні і покритонасінні.

В 1945 р. видатний радянський ботанік А.А. Гроссгейм запропонував графічну схему філогенезу квіткових рослин, в якій відображена доволі точно еволюція покритонасінних. Схема виконана в вигляді горизонтальної проекції взаємного розміщення відділів, типів, порядків і родин і нагадує горизонтальну проекцію крони дерева, в якій від двох

центральных стовбурів відходять бокові гілки. Вихідною групою, як би центральними стовбурами, від яких відгалужуються бокові напрями фільми, А.А. Гроссгейм вважає Раналієві і Анонові. Від цих двох стовбурів відбрунькувалися в процесі еволюції вищих рослин 10 різних напрямів: 3 – від Анонових і 4 – від Раналієвих. В схемі доволі чітко прослідковуються напрями історичного розвитку рослин, які відображають ступеня і стадії розвитку, шляхи еволюції, час і темпи, просторові масштаби розвитку. В системі А.А. Гроссгейма відсутній поділ на дводольні і однодольні, який він вважав штучним. В той же час в системі філи дуже обширні і потребують в подальшому диференціації.

Найбільш сучасною до останнього часу вважалася система покритонасінних, яка запропонована в 1954 р. академіком А.Л. Тахтаджяном (1954, 1961, 1966 рр.). Розробляючи філогенетичну систему вищих рослин, А.Л. Тахтаджян виходив із теорії філеембріогенеза А.Н. Северцова і уявлень І.Т. Васильченко про неотенію. Всі сучасні покритонасінні беруть початок від Магнолієвих, які дали початок 8 групам головних напрямів еволюції. Деякі напрями виявилися тупіковими (Нелюмбові, Арістолохієві, Лаврові, Перечні), інші диференціювалися на багато порядків. В першому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна було виділено 94 порядки, в наступних допоміжних схемах вказується вже 166 порядків. В процесі роботи над вдосконаленням системи А.Л. Тахтаджян широко використовував дані палеоботаніки, еволюційної морфології, каріосистематики, хорології і ін. Предками квіткових рослин А.Л. Тахтаджян вважає примітивні насінні папоротники або якісь проміжні форми між папоротникоподібними і беннеттітовими. Кінцевий вид система набула в так названій системі магноліофітів.

Система магноліофітів А.Л. Тахтаджяна

Остаточне завершення філогенетичної систематика квіткових рослин отримала в праці А.Л. Тахтаджяна «Система магноліофітів», яка була опублікована в 1987 р. В книзі пропонується перероблений варіант еволюційної системи квіткових рослин 1966 р. Всі квіткові рослини поділені на два

класи: однодольні і дводольні. В межах класів виділені підкласи, надпорядки, порядки, родини, роди і види.

Система магноліофітів А.Л. Тахтаджяна (1987 р.)

Класи	Підкласи	Надпорядки	Порядки	Родини	Роди	Види
Дводольні	8	37	128	429	10000	190000
Однодольні	4	16	38	104	3000	63000
Всього магноліофітів	12	53	166	533	13000	253000

Дводольні включають 8 підкласів: Магноліїди, Ранункуліди, Каріофілліди, Гамамеліди, Ділленіїди, Розиди, Ляміди і Астериди.

Підклас Магноліїди представлений переважно деревними рослинами. Квітки двостатеві, рідше одностатеві, геміциклічні або ациклічні. Гінецей великою частиною апокарпний, рідше синкарпний або паракарпний, насіння з мілким зародком і рясним ендоспермом. Поєднує найбільш архаїчні порядки квіткових рослин, які характеризуються вираженою гетеробатмічністю, наявністю примітивних ознак і значним числом вторинних, похідних ознак. Багато рядів спеціалізовані, хоча пов'язані спільністю походження. Походять від поки невідомих предкових магноліофітів. Автор розглядає магноліїти як останки колись квітнувших примітивних квіткових рослин. Підклас поєднує 5 надпорядків, 18 порядків.

Підклас Ранункуліди представлений одним надпорядком і чотирма порядками. Переважно трав'янисті форми, квітки двостатеві або рідко одностатеві, геміциклічні і циклічні, гінецей апокарпний, синкарпний або паракарпний. Насіння з маленьким або великим зародком. Ранункуліди близькі до Магнолід, але більш еволюційно продвинуті. Передбачається, що мають спільне походження.

Підклас Каріофілліди поєднує 3 порядки і 3 надпорядки багаторічних трав'янистих форм, напівчагарників, деяких кущів і невеликих дерев. Квітки двостатеві і одностатеві, гінецей апокарпний або цінокарпний, насіння з прямим або зігнутим зародком часто без ендосперму. Передбачається, що пішли від давніх Ранункулідів. Еволюція походила в напрямку

пристосування до азидних і семіаридних умов. В складі порядків немало лісових, лугових і високогірних представників.

Підклас Гамамеліди представлений 4 надпорядками і 17 порядками. Деревя або кущі з черговими, рідко супротивними простими і перистими листками з прилистками і без прилистків. Квітки двостатеві і одностатеві, циклічні, безпелюсткові або навіть без навколоквітника. Гінецей апокарпний і синкарпний. Гаммамеліди – дуже давня група рослин, яка висхідна до надпорядку Магноліана. Головним напрямом еволюції був перехід від ентомофілії до анемофілії.

Підклас Ділленіїди містить 9 надпорядків і 31 порядок рослин різних життєвих форм: дерев, кущів, трав з простими і складними листками. Квітки вельми різних типів, звичайно з подвійним навколоквітником, гінецей апокарпний або цінокарпний. Ділленіїди – один із найбільш крупних дводольних, в філогенетичному відношенні представляє центральну групу, примітивні представники якої розглядаються як пов'язана ланка між Магнолідами і Розидами.

В підклас Розиди віднесені 9 надпорядків і 39 порядків. Життєві форми самі різні: трави, дерева, кущі з простими або складними листками. Квітки в суцвіттях одинокі, двостатеві і одностатеві, гінецей апокарпний, але частіше цінокарпний, плоди самого різного типу. Розидимають спільне походження з Ділленідами, вірогідно, походять безпосередньо від Магноліан.

Підклас Ляміди встановлений тільки в 1983 р., а до цього розглядався як частина підкласу Астериди. В підкласі виділені 4 надпорядки і 11 порядків: дерев, кущів, напівчагарників і трав самих різноманітних форм. Листки чергові і супротивні, нерідко мутовчаті, квітки звичайно зрослопелюсткові. Ляміди скоріше всього походять від Розидів.

Підклас Астериди представляється самим великим серед дводольних, переважають трав'янисті форми, рідко кущі і чагарники. Характерно наявність запасного вуглеводу інуліну, у більшості представників в вегетативних органах є молочні судини. Квіти одинокі, частіше в суцвіттях, двостатеві, актиноморфні або зигоморфні. Астериди походять від найбільш

архаїчних корнане, вірогідніше всього від найближчих предків сучасних гідрангеалес.

Клас Ліліопсиди (однодольні) – поєднує 4 підкласи, 16 надпорядків і 38 порядків, 104 родин, в які віднесені 63 тисячі видів.

Підклас Алісматиди містить 3 надпорядки і 11 порядків. Це переважно водні або болотні трав'янисті рослини з черговими, супротивними або мутовчатими листками звичайно з пазушною (вагінальною) основою. Судини відсутні або є тільки в коренях. Квітки в різноманітних суцвіттях, двостатеві або одностатеві, актиноморфні або зигоморфні, гінецей апокарпний або парикарпний, рідше синкарпний. Алісматиди є однією із найбільш архаїчних груп ліліопсид, однак розглядаються як бокова гілка ліліопсид.

Підклас Тріурідиди включає тільки один невеликий порядок тріурідалес. В першому варіанті системи А.Л. Тахтаджяна (1966 р.) цей підклас був включений в Алісматиди. Однак дещо пізніше (1970, 1980) він цей порядок переніс в Ліліїди. Доволі своєрідний порядок, який має багато спільного з вказаними підкласами. Представники підкласу пристосовані до мікотрофного способу життя.

Підклас Ліліїди містить 7 надпорядків і 21 порядок. Самий обширний підклас ліліопсид. В нього входить сама крупна родина орхідних. В складі підкласу є відносно архаїчні групи і групи доволі продвинуті і високо спеціалізовані. Самі архаїчні ліліїди із родини мелантіцає характеризуються деякими архаїчними ознаками (неповне зростання карпелл), насіння з рясним ендоспермом, пилкові зерна примітивної будови. Однак переважне число родини підкласу відрізняються високою спеціалізацією і досягло рівня еволюційного розвитку (родини мятликові, орхідні).

До підкласу Арециди А.Л. Тахтаджян відніс 5 надпорядків і 5 порядків. Підклас представляється дуже давньою лінією ліліопсид, відрізняється великим екологічним і морфологічним різноманіттям форм рослин. Поряд з переважанням трав'янистих рослин, серед яких багато епіфітів і ліан, є водні і вторинно деревовидні форми (пальмові). В процесі еволюції

Арецид проходила зростаюча редукція квітки, що компенсувалося виникненням спеціалізованих складних суцвіть. Арециди, видно, мають спільне походження з Алісматидами і Ліліїдами.

В переробленому і доповненому варіанті еволюційної системи квіткових рослин в межах порядків вказані родини, системи родин, надродини і тріби, а також важливі роди.

1.5. Філогенез і еволюція організмів

1.5.1. Віруси як форма живої матерії

Віруси – обширна група організмів, які відрізняються дуже малими розмірами (менше 200 мікрон), відсутністю клітинної диференціації і облігатно-паразитичним способом життя. Вірус мозаїки тютюну відкритий в 1892 р. російський вчений Д.І. Іванівський. З розвитком електронної мікроскопії, аналітичної біохімії і молекулярної біології наші знання про віруси значно вирости. Їх побачили, вивчили будову і хімічний склад. Краще других груп вірусів вивчені збудники хвороб рослин, тварин, людини.

Будова вірусів край примітивна. За хімічним складом віруси є нуклеопротейдами – з'єднаннями, які включають в свій склад нуклеїнові кислоти і білки. Деякі крупні форми вірусів – фаги – містять також вуглеводи і деякі ферменти. У всіх форм вірусів молекула нуклеїнової кислоти розміщується в центрі і оточена симетрично розміщеними молекулами білків (в вигляді туго скрученої піраміди), яка утворює ніби оболонку. Частіше всього у вірусних нуклеотидів спостерігається два види оболонки в залежності від симетрії розміщення білків: спіральна і кубічна. В першому випадку молекули білка утворюють навколо нитки РНК спіраль. Зовнішній вигляд цієї групи вірусів нагадує палочку (вірус картоплі, мозаїка квасолі). Друга група вірусів має форму колбочки з доволі чіткими гранями. Головка містить ДНК і білкову оболонку, а відросток колбочки продовжує оболонку.

Проникаючи в організм рослини або тварини, нуклеїнова кислота віруса підпорядковує весь обмін речовин в клітині, направляючи його в сторону синтезу нуклеопротейдів вірусу.

Номенклатура і класифікація вірусів ще розробляється. Віруси класифікують в залежності від організму-господаря, в клітинах якого вони паразитують. Уявлення про природу і походження вірусів доволі різні. Однак всі дослідники розглядають віруси як живі організми. Одні вчені вважають, що віруси пішли від давніших простіших, доклітинних сапрофітних організмів, які на протязі історії пристосувалися до організмів рослин-господарів. Еволюція вірусів проходила паралельно еволюції організмів-господарів. Деякі дослідники притримуються думки, що віруси пішли від бактерій і внаслідок паразитичного способу існування втратили присутні їм пристосування.

1.5.2. Відділ Дроб'янки – Schizophyta

Відділ включає більше 3000 видів переважно одноклітинних організмів, які не мають хлорофілу, сформованих ядер, мітохондрія і хроматофор. Відділ поєднує п'ять класів: Зубактерії (Eubacteria), Актиноміцети (Actinomycetes), Мікоплазми (Mollicutes), Спірохети (Spirochaetae) і Міксобактерії (Mixsobacteria). Клас Типові бактерії – простіші одноклітинні організми без хлорофілу з твердою жорсткою оболонкою, які не мають оформлених ядер і пластид. За зовнішньою будовою розрізняють сферичні, циліндричні і спіральні форми. Основний спосіб розмноження – ізоморфний поділ клітин. Розрізняють автотрофні і гетеротрофні бактерії. До автотрофних відносять хемосинтезуючі, сіробактерії, залізобактерії, нітріфікуючі і фотосинтезуючі бактерії. Гетеротрофні – сапрофітні, бактерії гниття, бродіння, патогенні бактерії. Бактерії зустрічаються практично в всіх середовищах біосфери, особливо багато їх в ґрунті. В 1 г чорноземного ґрунту нараховують 5-6 млрд. клітин, піщаного ґрунту – біля 1 млрд.

Прокаріоти – прадавні організми, поява яких сходить до самих ранніх етапів виникнення життя на Землі. Відкладання органічних речовин бактеріального походження має вік біля 3,2 млрд. років. На думку радянських вчених А.Г. Вологодина і Г.А. Заварзіна, дроб'янки з'явилися значно раніше, приблизно 3,5 млрд. років тому. Сучасні бактерії є спеціалізованими

нащадками давніх докембрійських організмів. Бактерії представляють собою чітко окреслену групу нижчих примітивних рослин, зв'язки яких не прослідковуються з більш організованими групами.

Першими організмами були, видно, анаеробні гетеротрофи, які близькі за будовою до мікоплазм. В ході біохімічної еволюції архібіонтів проходило ускладнення осмотичного живлення, вдосконалювався ферментативний апарат. На наступному етапі еволюції з'явилися залізо- і магніймісткі порфіріни, що послужило передумовою для утворення пігментів типу хлорофілу. Виникли перші фотосинтезуючі бактерії, які були анаеробами і мешкали в мінералізованих джерелах. Із живучих бактерій зараз подібні особливості мають пурпурні сіробактерії. Потім в процесі еволюції у прокариотів виникає фотосинтез – фотоліз води. Припускають, що тільки в цей період з'явилися синьо-зелені водорості, або ціанобактерії. В атмосферу почав поступати кисень і стали можливими аеробні процеси, в першу чергу – дихання. В ті часи в давній атмосфері Землі в значних кількостях містився водень, метан, вуглекислота, аміак і інші гази, а водні джерела були насичені солями сірчаної кислоти, сірководнем. У давніх дроб'янок виник новий спосіб автотрофії – хемоавтотрофія.

Логічно припустити первинність анаеробного фотосинтезу. Без сумніву, що автотрофність – явище вторинне, а першими живими утвореннями на Землі були гетеротрофи. З розвитком автотрофного живлення з'являються і перші багатоклітинні організми – прокариоти. Це пройшло 3-3.1 млрд. років тому назад.

На думку більшості вчених, бактерії мають поліфілетичне походження. Можливо, що нитчасті сіробактерії пішли від синьо-зелених водоростей, які втратили пігменти. Вірогідні зв'язки між міксобактеріями і актиноміцетами, не виключається можливість походження актиноміцет від спільних з грибами нащадків.

Окремі класи пройшли довгу самотійну еволюцію і представляють самотійне обособлення групи, і не мають зв'язків один з одним.

Філогенетичні зв'язки дроб'янок поки не виявлені, хоча і доказано спільне походження багатоклітинних нитчастих бактерій і синьо-зелених водоростей. Допускається, що порядки *Beggiatoales*, *Chlamidobacteriales*, *Cariophanales* є гілкою синьо-зелених водоростей.

Еукаріоти з'явилися пізніше прокаріот (біля 1,6 млрд. років тому назад). З тих пір еволюція еукаріот і прокаріот йде в тісному контакті. Припускають, що органели еукаріот – мітохондрії, пластиди – клітини аеробних прокаріот, асимільованих на ґрунті трофічних зв'язків. Симбіотичні агрегати формувалися поступово (Т.Д. Брок, 1970; Г. Шлегель, 1972; Е. Брода, 1978).

Є навіть космічні гіпотези про походження перших еукаріотних водоростей (Дж. Брукс, Г. Шоу, 1973; К.А. Біссет 1973).

Всі ці припущення носять чисто гіпотетичний характер, не мають достатнього підтвердження і не завжди дозволяють пояснити напрям еволюції прокаріот.

Більшість видів дроб'янок представлені одноклітинними організмами, еволюція яких пішла не по шляху морфологічного ускладнення структур, а по шляху зростання генетичної і біохімічної пластичності, високої метаболічної активності. Дроб'янки мають різноманітну здатність адаптації до різного екологічного середовища, зустрічаються в самих екстремальних умовах. Швидкість розмноження – 20-40 хв. чергового покоління.

1.5.3. Відділ Гриби (*Mycota*). Філогенез і еволюція.

Одна із найбільш багаточисельних груп нижчих рослин. Відомо більше 100 тисяч видів грибів. Переважно наземні рослини, рідше водні. Зустрічаються одноклітинні, багатоклітинні, крупні і дрібні форми. У більшості видів грибів вегетативне тіло складене гіфами – нитчастими утвореннями, які або гілкуються або мають вигляд коротких і довгих ниток. Сукупність гіф утворює міцелій, або грибницю. У паразитичних форм грибів міцелій розвивається в тканинах господаря, в ґрунтовій товщі, багатій органічними речовинами. Розмножуються гриби вегетативно, безстатевим і статевим шляхом. Вегетативне розмноження відбувається частинами

міцелію, бруньками і склероціями, оідіями, хламідоспорами і т.п., безстатеве – різними типами спор, статеве – копуляцією статевих клітин.

Відділ Гриби включає 8 класів:

Клас Хітрідієві (*Chytriomycetes*) поєднує три порядки – хітрідієві, бластокладієві і моноблефаридові;

Клас Гіфохітрідієві (*Hyrochytriomycetes*) представлений одним порядком;

Клас Ооміцети (*Oomycetes*) поєднує три порядки – лептомітові і пероноспоріві, сапролегнієві;

В клас Зигоміцети (*Zygomycetes*) входять порядки – мукорові, ендогонові, ентомофторові, зоопагові;

До класу Аскоміцети (*Ascomycetes*) віднесені два підкласи з порядками – ендоміцетові, тафринові, піреноміцети, дискоміцети, евроцієві, мікроаскові, боршносторосі, сферійні, діапортові, гіпокрейні, споринєві, лабульбенієві, гелоцієві, фіцідієві, пеціцеві, трюфелеві, міріангієві, дотидейні і плеоспорові;

Клас Базидіоміцети (*Basidiomycetes*) включає два підкласи і дві обособлені групи, в які входять порядки: екзобазидіальні, афілофорові, агарикові, аурикумерієві, дріжжалкові, головневі, іржасті, гіфоміцети;

Клас Трихоміцети (*Trichomycetes*) представлений одним порядком;

Клас Дейтероміцети (недосконалі гриби) (*Deuteromycetes*) з двома порядками – меланконієві і сферопоїдні.

Викопні рештки грибів знайдені в відкладах силурійського періоду. Їх будова і форми дозволяють віднести їх до класу фікоміцетів. В відкладах карбону знайдені аскоміцети і базидіоміцети, яких деякі дослідники вважають більш молодими в філогенетичному відношенні.

Є декілька точок зору на походження грибів, які в однаковій мірі обґрунтовані і настільки ж протилежні. Одні дослідники вважають, що гриби виникли із водоростей, які в силу тих або інших причин втратили хлорофіл. Інші вказують, що гриби слід розглядати як бокову гілку розвитку нижчих безхлорофільних організмів, яка потім розвивалася як

самостійна лінія. Треті спеціалісти притримуються думки, що гриби монофілетичного походження від водоростей або якихось безхлорофільних організмів. Не менш обґрунтоване припущення про поліфілетичне походження грибів від різних предків. Деякі вчені називають предками грибів зелені водорості, інші – різноджгутикові і червоні водорості, давні безхлорофільні амебоїдні організми і т.д.

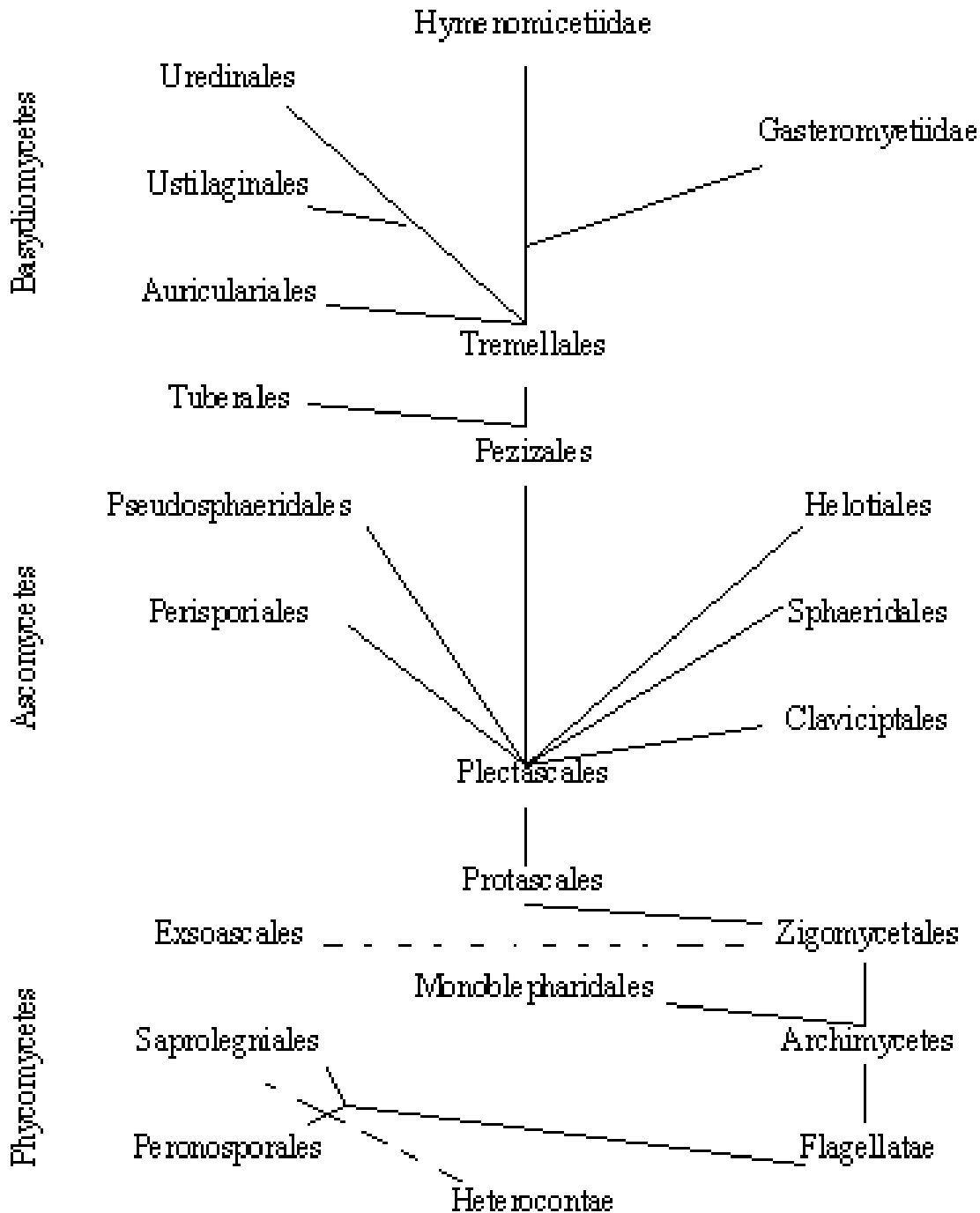


Рис. 1.5.4. Схема філогенезу грибів (за Д.К. Зеровим і М.Я. Зеровою)

Найбільш обґрунтовано представляється теорія походження грибів від зелених водоростей, з якими їх ріднить зовнішня подібність вегетативних і генеративних органів, наприклад нитчастих водоростей і фікоміцетів. Ближче всіх до предкових форм давніх безкольорових організмів стоять архіміцети, які зберегли первинну структуру.

Від архіміцет пішли фікоміцети. Хоча є твердження, що фікоміцети пішли від одноклітинних одноджгутикових водоростей. Якщо приймати до уваги наявність або відсутність джгутиків, серед нижчих грибів виділяють, на думку Д.К. Зернова і М.Я. Зерової, декілька самостійних гілок еволюції грибів: хітридієві, дводжгутикові фікоміцети і зигоміцети (рис.1.5.4.).

Простіші нижчі гриби пов'язані з водним середовищем, в якому вони виникли і довгий час еволюціонували. Найбільш розвинутими є зигоміцети, в яких виробилася пристосованість до наземного способу існування. Від зигоміцетів пішли простіші аскові гриби – протаскальні, а потім сумчасті з плодовими тілами – плектаскальні. Примітивні форми на зразок сучасних протаскальних дали початок плектаскальним.

Базидіоміцети виявляють зв'язок з акоміцетами, що проявляється в гомології стадій розвитку статевого розмноження, спільності будови міцелію. У базидіальних грибів органи статевого розмноження відсутні, а статевий процес відбувається в вигляді злиття двох вегетативних клітин.

В основу філогенетичної системи базидіоміцетів можна поставити порядки тремелальних або нижчих афілофоральних, які відрізняються вираженою примітивністю багатьох ознак. Еволюція аскоміцетів і базидіоміцетів відбувалася трьома рядами, в яких проявилися тенденції прогресивного або регресивного розвитку в залежності від паразитичного або сапрофітного способу життя.

Періодом бурхливого розвитку грибів в повітряному наземному середовищі була поява покритонасінних рослин, які утворювали величезні маси органічних речовин в ґрунті і навіть стали самі субстратом для існування грибів. Це стимулювало еволюцію багатьох порядків грибів, зростанню їх видового

різноманіття, нових форм спеціалізації і паразитизму. Тільки в цей геологічний період з'являються такі паразитичні форми, як іржасті, борошносторосі, головневі, багато симбіотичних форм.

Історичний розвиток грибів в відповідному ступені залежав від зміни в біосфері, накопиченні органічних речовин, бурхливого зростання різноманіття тваринного і рослинного світу і привело до виникнення чітко обмежених напрямів еволюції з тенденціями прогресивного або регресивного розвитку.

Зараз гриби знаходяться в стадії посиленого видоутворення, що визначається швидким і бурхливим видоутворенням вищих і деяких нижчих рослин, які служать трофічним субстратом для грибів. Цим пояснюється існування в біосфері одночасно архаїчних давніх і високоорганізованих або вторинно спрощених редукованих форм.

1.6. Філогенез і еволюція нижчих рослин

Нижчі рослини представляють собою обширну збірну групу організмів (біля 150 тис. видів), тіло яких не розчленовано на вегетативні органи і має вид слані або талому. Іноді у нижчих рослин спостерігається конвергентна подібність з вищими із-за утворення листостеблових органів або їм подібних. Відрізняються нижчі від вищих рослин будовою органів розмноження. В складі нижчих рослин зустрічаються одноклітинні організми, колоніальні, неклітинні (сифонові), нитчасті, багатоклітинні, складні морфологічно. Нижчі рослини розмножуються вегетативно, безстатевим і статевим шляхом. Деякі групи взагалі втратили здатність до статевого розмноження. В межах груп чітко прослідковується поступово ускладнення статевого процесу від ізогамії до оогамії, а також зміна функцій органів в зв'язку з переходом від водного до наземного способу життя. Величезна кількість форм нижчих рослин проявляється в різноманітних формах безстатевого розмноження, різних типах ядерних фаз в циклі розвитку, морфологічних формах пристосованості до різних умов існування.

За способами забезпечення органічними речовинами всі нижчі рослини поділяються на дві групи – автотрофи і

гетеротрофи. Для водоростей типова наявність хлорофіла і деяких пігментів іншої природи, які в тій або іншій мірі визначають забарвлення фотосинтезуючих органів. Другу групу нижчих рослин складають безхлорофільні організми, які здійснюють свої життєві процеси за рахунок готових органічних речовин. Рослини цієї групи – гриби, міксоміцети, бактерії – гетеротрофи. Виключення складають тільки дві невеликі групи бактерій: перша – здатні до фотосинтезу, друга – здатні до хемосинтезу. До гетеротрофних наближуються лишайники – комплексні організми, утворені грибами і водоростями.

За широким поширенням в природі і чисельності деяких видів нижчі рослини дуже перевершують вищі, і їх роль в природних процесах величезна. Нижчі рослини визначають напрями і інтенсивність коло обігу речовин в біосфері, виступаючи активними факторами процесів розпаду органічних речовин. Тільки нижчі рослини визначають напрями ґрунтоутворення, біологічного вивітрювання гірських порід, утворення корисних копалин (вугілля, залізо, крейда, мергель, сланці і т.п.). Нижчі рослини виступають як головні накопичувачі органічних речовин в водах Світового океану. Багато нижчих рослин використовуються як продуценти біологічно активних речовин, які визначають різноманітність груп рослин і тварин в екологічних системах і ландшафтах земної поверхні.

З нижчими рослинами пов'язані багато процесів в біосфері: колообіг речовин і енергії в біосфері і екосистемах, в житті і діяльності людини – раціональне використання ресурсів біосфери, відтворення біологічних ресурсів, їх охорона і т.п. Нижчі рослини широко використовуються в господарській практиці, житті і діяльності людей.

До нижчих рослин відносяться віруси, дробянки, або бактерії, а також еугленові, слизовики, гриби, лишайники, водорості – синьо-зелені, червоні, зелені, золотисті, жовто-зелені, діатомові, бурі, пірофітові.

1.6.1. Відділ Синьо-зелені водорості – *Cyanophyta*

До синьо-зелених водоростей відносять одноклітинні, колоніальні і багатоклітинні організми, які відрізняються низьким рівнем клітинної диференціації, синьо-зеленими пігментами периферичних шарів цитоплазми, утворенням чохликів, які занурені в порожнину клітини, відсутністю спеціалізованих органів розмноження, рухомими джгутиковими стадіями розмноження і здатністю синтезувати глікоген. Синьо-зелені водорості – давні організми на Землі.

В сучасній систематиці і філогенії синьо-зелені водорості, бактерії і актиноміцети поєднуються в одну філогенетичну групу. Основні ознаки, які дозволяють провести таке поєднання: загальний план будови протопластів, відсутність клітинного ядра, роль якого виконують нуклеотиди. Протопласт синьо-зелених водоростей диференційований на периферичну, забарвлену в синьо-зелений колір хроматоплазму, і на безкольорову центроплазму. Хроматоплазма виконує в відповідній мірі фотосинтезуючі функції, а центроплазма – функцію ядра. Ядерні елементи – нуклеотиди – в вигляді джгутів або тяжів, містять ДНК. Вони не відокремлені якимись оболонками, лише відрізняються великою в'язкістю колоїдних систем і більш вираженою оптичною щільністю. Спільність дроб'янок, міксоміцет і синьо-зелених водоростей підтверджується також характерними для них вірусами – ціанофагами, бактеріофагами і актинофагами.

Походження синьо-зелених водоростей чітко не встановлено, хоча передбачаються їх предкові гетеротрофні організми анаеробного типу, які в силу недоліку в середовищі органічних речовин виробили здатність до автотрофного живлення (фотосинтезу).

Філогенетична спорідненість синьо-зелених водоростей і бактерій підтверджено наявністю між ними проміжних форм (*Cariophanon*, *Oscillospira*). В кембрійських вапняках знайдені плями відбитків ціанофей в вигляді безформених слизових мас, які містять багаточисельні клітини типу колоній. В силурі з'являються складні колонії, а в кембрії – різноманітні нитчасті форми.

Таким чином, можна уявити, що еволюція синьо-зелених водоростей пішла від одноклітинних до слизових колоній і, на кінець, до нитчастих сланким формам. Автотрофність і висока пластичність синьо-зелених водоростей дозволила їм зберегти дотепер основні ознаки і властивості, не перетерпівши значної еволюції.

1.6.2. Відділ Зелені водорості – Chlorophyta

Зелені водорості представлені на Землі більше ніж 5000 видами одноклітинних, колоніальних, ценобіальних і багатоклітинних форм різноманітної будови. Головна відмінна риса зелених водоростей – яскраве зелене забарвлення. Тип Зелені водорості включає три класи: рівноджгутикові (Isocontae), кон'югати (Conjugatophyta) і харові (Charophyta). Зелені водорості походять від зелених джгутикових предків, хоча деякі вчені вважають, що вони пішли від давніх амебоїдних форм. Ближче всього до джгутикових предків стоять вольвоксові, які зберегли рухливість і в вегетативному стані. Від вольвоксових еволюція йшла по шляху втрати рухливості і виробітку із одноклітинних ценобіальних багатоклітинних, переважно нитчастих форм.

Рівноджгутикові найбільш різноманітні, із них більш примітивні вольвоксові, які через поліблефаїродові пов'язані зі джгутиковими і хламідомонадовими. Подальша еволюція проходила по шляху збільшення розмірів клітин і багатоклітинності, утворення колоніальних форм, втрати зооспор і статевого розмноження. Вихідною групою протококкових вважаються одноклітинні хлорококкові.

Другий напрям еволюції протококкових представлений сцендесмовими, які розмножуються безстатевим способом (наприклад, плеврококкові). Від цих двох груп протококкових пішли і пластинчасті форми, які об'єднані в порядок улотриксів. Сучасні типи – *Ulotrix* (нитчасті) і *Ulva* (пластинчасті). Від протококкових намічається перехід до сифонових багатоядерних форм зелених водоростей. Таким чином, прослідковується доволі правдоподібна схема еволюції рівноджгутикових.

Сифонові водорості з'явилися в силурійському періоді і дали багато форм, але після трасового періоду прийшли як тупікова лінія еволюції. Від протикоккових виникли кон'югати – бокова гілка еволюції рівнодзгугутикових. Харові є самостійним класом зелених водоростей, хоча деякі систематик вважають, що завдяки складності і різноманіттю форм їх потрібно розглядати в якості самостійного типу (Голлербах, 1971 р.). Харові з'явилися в девоні, збереглися і зараз. Їх походження до цих пір не уточнено: то вони пішли від улотриксів, то від сифонових (мутовчатих форм) водоростей.

1.6.3. Відділ Золотисті водорості – Chrysophyta

Відділ Chrysomonadophyceae включає біля 250 видів з одноклітинними (рід хлор амеба), колоніальними (рід ботридіопсис), багатоклітинними нитчастими (рід конферва) і неклітинними (рід ботридів, вошерія) формами організмів.

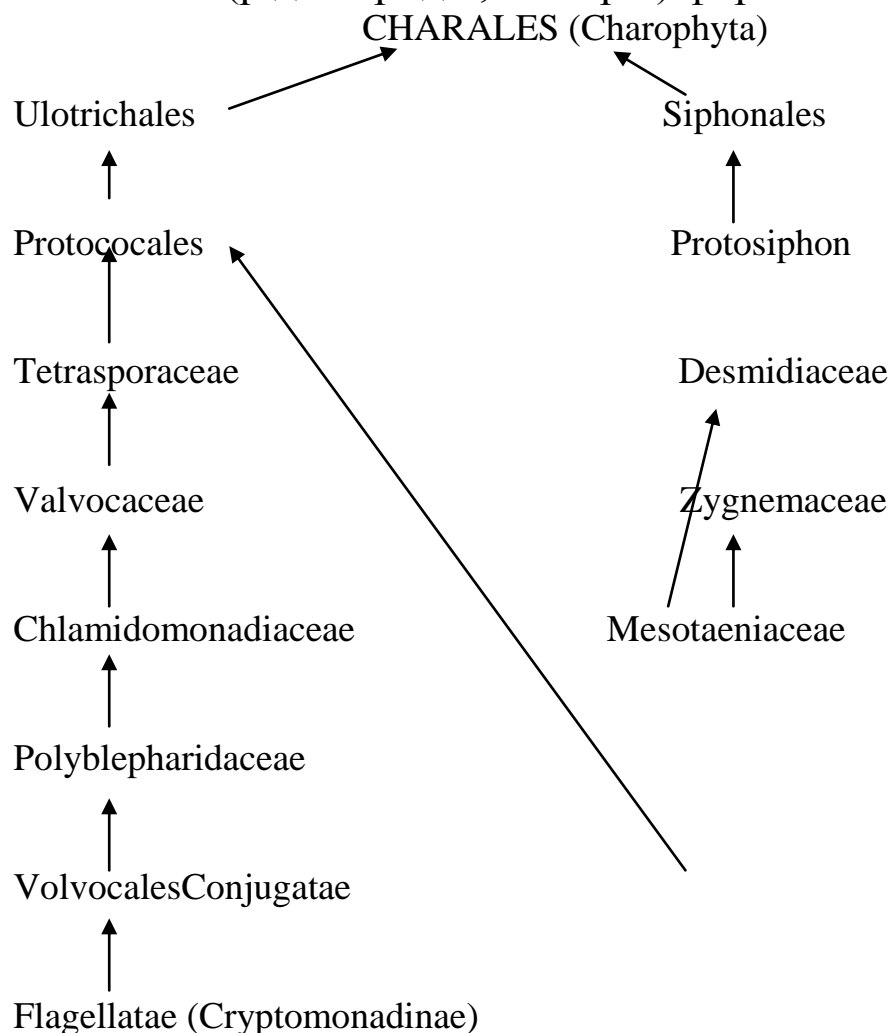


Рис.1.6.1. Схема еволюції і філогенезу зелених водоростей

Відділ поєднує п'ять класів: хризомонадові (*Chrysomonadophyceae*), хризоподові (*Chrysopodophyceae*), хризокапсові (*Chrysocapsophyceae*), хризосферові (*Chrysosphaerophyceae*) і хризотрихові (*Chrysotrichophyceae*).

Для всіх груп золотистих водоростей характерна будова клітинних оболонок, бідних на целюлозу, але вони містять багато кремнезему. У зооспор два джгутика різної довжини: один нитковидний, гладенький, другий – перистий. Запасні речовини в вигляді жирного масла.

В зовнішньому шарі цитоплазми є 1-2 хроматофори, які містять хлорофіли α , каротин і ксантофіли – лютеїн і фукоксантін, які і визначають своєрідну забарвленість водоростей.

Золотисті водорості – одна із давньої груп, яка знайдена в відкладах кембрію. Альгологи-філогеністи встановлюють споріднені зв'язки золотистих водоростей з жовто-зеленими і діатомовими.

1.6.4. Відділ Червоні водорості – Rhodophyta

Поширені в морях тропічних і субтропічних країн, рідше в області помірного клімату (Чорне море). Всього відділ поєднує біля 4000 видів, які поділяються на два класи: Бангієві (*Bangioideae*) і Флоридові (*Florideae*), які включають 11 порядків, 50 родин і 400 родів. Талом червоних водоростей трохи подібний за будовою з бурими водоростями. Забарвлення водоростей дуже різне, що пояснюється різним кількісним вмістом пігментів: хлорофілу, фікоетрину, фікоціану. Але від інших водоростей червоні відрізняються особливою структурою органів статевого розмноження. Талом варіює від нитчастого, пластинчастого до кущистого з осьовим стержнем і боковими відгалуженнями. Клітини диференційовані, включаючи органели, містять ядра, хроматофори, вакуолі. В цитоплазмі зустрічаються білкові кристали і зерна крохмалю. Статеве розмноження ооспорами, безстатеве – нерухомими голими спорами.

Еволюція червоних водоростей була довгою, походження не встановлене. Серед інших груп червоні водорості розглядаються як дискретна ізольована група, яка не проявляє

спорідненості з іншими типами. Наявність голих спор і спермаціїв дозволяє припустити, що вони пішли від голих ядерних організмів. Бангієві більш примітивні в порівнянні з флоридовими. Еволюція червоних водоростей відбувалася по шляху вдосконалення автотрофності і ускладнення талому.

1.6.5. Відділ Жовто-зелені, або Різноджгутикові, водорості Xanthophyta, Heterocontae

В відділ входять біля 250 видів з одноклітинним, колоніальним, багатоклітинним, неклітинним таломом. Зустрічаються вільноплаваючі і прикріплені форми. Поширені в водоймах з солоною і прісною водою. Ядро – одне, хроматофори містять хлорофіл, каротин і ксантофіл. Жовто-зелені водорості проявляють паралелізм в історичному розвитку з зеленими водоростями, поєднують 6 класів і 5 порядків. Походять жовто-зелені водорості від первинних монадних одноклітинних форм, які мають сформоване ядро. Найбільш примітивні водорості цього відділу – голі одноклітинні (хлорамеба), неклітинні (ботридій, вощерія) і нитчасті (трибонема). Еволюція жовто-зелених водоростей відбувалася в напрямку ускладнення статевого процесу і збільшення поверхні талому без ускладнення внутрішніх структур.

1.6.6. Відділ Діатомові водорості – Diatomeae

Багаточисельний відділ, який включає біля 10000 видів мікроскопічних і рідше колоніальних організмів. Для діатомових характерна наявність кремнієвого панциру, цитоплазма займає пристінне положення, в центрі клітини крупна вакуоля. Клітини мають ядра. Розмножуються поділом клітин, статевим шляхом. За формою і будовою панцира діатомові поділяються на два класи: Центричні (Centrophyceae) і Перисті, або Пеннатні (Pennatophyceae).

Діатомові широко поширені в прісних і морських водах всіх зон земної кулі. Переважна маса діатомових є автотрофними організмами, відіграє дуже велику роль в коло обігу речовин водних біогеоценозів.

Викопні знахідки діатомових відносяться до відкладень юрського періоду. В крейдяному періоді проходив швидкий

розвиток центричних діатомових водоростей, який продовжувався майже весь третинний період. Представники пеннатних досягли самого високого рівня розвитку в кінці третинного і на початку четвертинного періодів. Діатомові пов'язані з золотистими водоростями, що підтверджується подібністю пігментів, запасних поживних речовин, відсутністю крохмалю і ін.

Більшість ботаніків вважають, що діатомові пішли від давніх джгутикових, хоча припускаються і амебоїдні предкові форми. Філогенетичні діатомові водорості пов'язані з золотистими. Більшість ботаніків притримуються думки, що діатомові – самостійна і високоорганізована група нижчих рослин, еволюція якої відбувалася в межах одноклітинної організації. Морфологічна еволюція закінчилася утворенням колоніальних форм – нитчастих колоній. Центричні і пеннатні розглядаються як дві паралельні лінії еволюції діатомових, більш давніми є центричні. Припускається, що подальша еволюція діатомових буде проходити по шляху екологічного і біологічного напрямку з зростанням пластичності і стійкості до неблагоприємних умов середовища.

1.6.7. Відділ Бурі водорості – Phaeophyta

Бурі водорості поєднують біля 1500 видів і 190 родів крупних багатоклітинних організмів, які відрізняються великим різноманіттям форм і які мешкають переважно в прибережних мілководних місцях. В Саргасовому морі поширено немало представників бурих водоростей. Характерне буре забарвлення слані пояснюється сумішшю різних пігментів – хлорофілу, каротиноїдів, фукоксантину. За формою слоевища зустрічаються від одноклітинних мікроскопічних нитчастих до гігантів, які досягають іноді 30-50 м довжини (род Макроцистис) і більше.

Відділ поділяється на три класи: ізогенератні (Isogeneratae), гетерогенератні (Heterogeneratae) і циклоспорові (Cyclosporeae) і шість порядків.

Вважають, що бурі водорості були доволі розвинутими вже в палеозойській ері. Вископні залишки знаходять в відкладах силуру і девону. Бурі водорості є самостійною групою

високоорганізованих нижчих рослин за походженням, яка не показує ознак спорідненості з іншими водоростями. Наявність рухомих джгутикових стадій свідчать про їх зв'язок зі джгутиковими. Наявність пігменту фукоксантину і складний гілчастий талом вказують на їх можливий зв'язок з золотистими водоростями.

В процесі філогенезу бурі водорості розвивалися в двох напрямках: ізоморфному (Isogeneratae) і гетероморфному (Heterogeneratae) зміною поколінь. За цими напрямками еволюції ускладнювалися способи і форми статевого розмноження від ізогамії до оогамії, морфологічна і анатомічна будова талому.

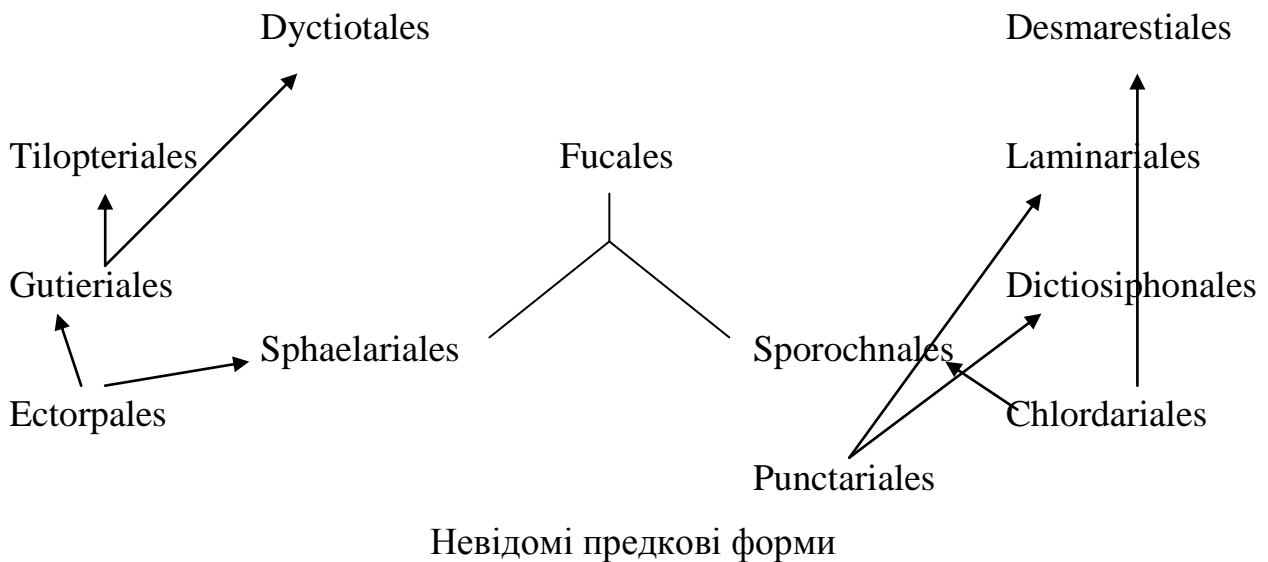


Рис. 1.6.2. Схема філогенезу бурих водоростей

Як в першій, так і в других гілках еволюція відбувалася послідовно. В гілці ізогенерат найбільш примітивними є водорості порядку ектокарпових, у гетерогенерат – порядку хардарієвих, а найбільш досконалыми виступають ламінарієві. Клас циклоспорових представлений одним порядком фукусових, в якому нараховується 30 родів. Початок цього порядку не встановлений, перехідні форми вимерли і до наших днів не збереглися.

1.6.8.Відділ Пірофітові водорості, або Пірідінеї – Pyrophyta

Майже виключно одноклітинні організми, переважно автотрофні. Характерною рисою клітин є дорзовентральна структура і рухомість. Розмножуються безстатевим способом і статевим (злиття дорослих клітин, апланоспор і однакових монад). В відділ входять два класи: Криптофітові (*Cryptophyceae*) і Пірідінеї (*Dinophyceae*). Про родинні зв'язки пірофітових висказуються самі різні думки. Відомий альголог А. Пашер пов'язує їх з крипт офітовими. Залишки панцирних форми пір офітових водоростей знаходять в відкладах крейдяного і юрського періодів, що свідчить про їх давність. Філогенетичні зв'язки поки не знайдені, частіше всього їх трактують як сліпу гілку еволюції нижчих рослин.

1.6.9.Відділ Евгленові водорості – Euglenophyta

Одноклітинні і рідше колоніальні організми, які позбавлені вторинної стінки, звичайно зелені, дуже рідко – червоні, рухаються за допомогою джгутиків. Клітини покриті товстим шаром пери пласту (плазмалеми) з вираженою спіральною структурою. Нерідко клітини захищені своєрідним чохлаком, інкрустованими солями заліза і марганцю. Форма клітин переважно еліпсоїдна або веретеноподібна. Типовий представник – евглена зелена. Поширені в прісноводних водоймах, тимчасових калюжах.

Відділ включає один клас, один порядок і три родини. Новітні електронно-мікроскопічні дослідження підтверджують рослинну природу евгленових. Евгленові відрізняються від зелених водоростей будовою протопласту, способами розмноження, відсутністю крохмалю і наявністю парамілону. Розглядаються як бокова гілка еволюції нижчих рослин. Уявлення про рослинну природу евгленових водоростей підтвердилося дослідженнями видатного російського вченого Л.С. Ценковського, який встановив наявність пальмелевидного стану у евгленових, крім наявності хлорофілу.

Філогенія водоростей

Водорості представляють собою збірну групу фотосинтезуючих нижчих рослин. Відділи водоростей доволі

чітко відображають самостійний напрям еволюції, хоча родинні зв'язки між окремими відділами не завжди повністю виявлені.

Водорості виникли і еволюціонували в умовах водного середовища, яке відрізняється відносною стабільністю, і утворювали велике різноманіття еколого-морфологічних і генетичних форм. Загально визнано, що водорості були першими фотосинтезуючими організмами на планеті. Хлорофіли і інші пігменти, супутники хлорофілу, з'явилися на межі архейського і протерозойського періодів 3,2-3,5 млрд. років назад. В анналах ботанічних наук немає чітко встановленого походження хлорофільних рослин.

Простіші білкові тіла не мали ядра, внутріклітинної диференціації, являлися гетеротрофами. Згідно сучасним уявленням, їх еволюція йшла по шляху переходу від первинної гетеротрофності до хемосинтезу і фотосинтезу, виникненню автотрофного живлення.

Виникнення фотосинтезу сьогодні розглядається як важливий етап в еволюції життя. Першими хемосинтезуючими організмами були забарвлені бактерії. Забарвлення, яке поступово виникло і стало більш різноманітним сприяло інтенсифікації трофічних механізмів. В природі виростає кількість по-різному забарвлених видів простіших. З'являються бактерії, які забарвлені в зелений колір – ціанеї. В результаті більш активної життєдіяльності ціанеї протягом сотень мільйонів років із океану в атмосферу Землі виділявся кисень, що сприяло появі нових форм бактерій – аеробних. На якомусь ще не встановленому геохронологічному етапі розвитку біосфери ціанеї (згідно теорії симбіогенезу), гіпотетичні прокаріотні амебоїдні організми злилися в єдині біологічні системи, давши початок синьо-зеленим водоростям. За другими припущеннями, проходило злиття ціануй не з прокаріотними організмами без структур в цитоплазмі, а з прокаріотами, у яких вже є мітохондрії, клітинні мембрани і джгутики. Припускають, що подібний симбіоз виник як наслідок поглинання рухомими джгутиковими прокаріотних ціаней.

В сучасній систематиці переважає думка, що предками водоростей були примітивні первинні безкольорові

гетеротрофні організми, від яких і з'явилися первинні зелені водорості. Видно, вони мали нестійку фізіологічну природу – міксотрофне живлення. Запропонована група первинних зелених водоростей послужила початком різних типів водоростей. Близькими до цих форм є синьо-зелені водорості, клітини яких не мають сформованих ядер, пластид, мітохондрій і вакуолю. Синьо-зелені водорості з'явилися біля трьох мільярдів років тому, мало змінилися і збереглися до нашого часу.

Можна припустити спільне походження синьо-зелених і червоних водоростей, так як їх зближують відсутність джгутиків і склад пігментів. Але в порівнянні з синьо-зеленими водоростями червоні водорості відрізняються більш складною морфологічною будовою і виглядають як спеціалізована гілка еволюції.

Від первинних водоростей пішли зелені джгутикові, золотисті, пірофітові, евгленові, бурі і частково діатомові. Л.І. Курсанов, Н.А. Комарницький, М.М. Голербах вказує, що джгутикові (монадна структура яких представляється первинною (є предками багатьох відділів нижчих рослин: діатомових, бурих, зелених водоростей). Д.К. Зеров і А.В. Топачевський вважають, що більшість відділів водоростей, крім бактерій, вірусів і синьо-зелених водоростей, представляють собою незалежні гілки еволюції від первинних ядерних організмів.

Діатомові еволюціонували в межах одноклітинної організації. В залежності від планктонного або придонного існування виникли морфологічні форми з оболонками, панцирами, своєрідним розмноженням. Як вказує А.Н. Криштофович, представники центричних водоростей вже були в юрському періоді, пеннатні – в палеогені. Як свідчать відклади палеозою, бурі водорості в ті часи відрізнялися найбільш високим рівнем організації анатомо-морфологічних структур.



Рис. 1.6.3. Схеми еволюції основних груп водоростей:
1 – за Кірсановим і Комарницьким; 2 – за Зеровим

Зараз відомо більше 70000 видів водоростей самих різних форм і філогенетичного положення, способів розмноження, еколого-генетичних особливостей і ознак. Виявлені рештки і сліди водоростей достовірні в відкладах кембрію і девону. Різні відділи водоростей мають, видно, своїх самостійних предків і особисті шляхи еволюції, філогенетичні зв'язки встановлені лише для деяких груп.

Слід відмітити, що в становленні і розвитку рослинного світу планети водорості відіграли дуже велику роль, в свій час

вийшли на сушу і дали початок вищим рослинам. Безпосередній зв'язок між водоростями і примітивними вищими рослинами встановлюється з великими труднощами.

1.6.10. Відділ Слизовики – Мухomicota

Своєрідна група гетеротрофних безхлорофільних організмів, більшість яких ведуть сапрофітний або паразитичний спосіб життя. Тіло слизовиків в вегетативному стані – плазмодій – цитоплазматична багатоядерна слизова маса. Клітинні оболонки утворюються тільки на органах спороношення. Найбільш часто слизовики зустрічаються на рослинних залишках, живляться їх органічними рештками. Плазмодій безкольоровий або зафарбований в різні неяскраві кольори, досягає до одного метра в поперечнику. Здатен рухатися внаслідок цитоплазматичних течій в його тяжках.

Походження слизовиків не в'яснене, хоча і нерідко їх відносять до нижчих грибів – архіміцетів. Очевидно, слизовики розвивалися із безкольорових або джгутикових амебоїдних форм організмів. Про це свідчить наявність амебоїдних і джгутикових стадій в процесі розмноження. Паразитичні форми – вторинного походження. В зв'язку з внутріклітинним паразитизмом ними втрачена здатність утворювати спорангії і еталії. В процесі еволюції проходив морфо-фізіологічний регрес. Деяка подібність нижчих грибів і слизовиків дозволяє припустити спільність їх походження від первинних безхлорофільних організмів.

Слизовики (виражені космополіти) поширені по всій поверхні в місцях мешкання, де є рослинні рештки. Найбільше число представників слизовиків зареєстровано в лісах помірної зони.

Слизовики відіграють значну роль в колообігу речовин в біосфері, беруть участь в процесі мінералізації органічних речовин.

1.6.11. Відділ Лишайники – Lichenophyta

Лишайники - своєрідна група рослин, яка складається з двох компонентів: автотрофного фікобіонту (водорості) і гетеротрофного мікобіонту (гриб), які утворюють єдиний симбіотичний організм. Лишайники відрізняються від інших

груп нижчих рослин морфолого-анатомічно, фізіолого-біохімічно і екологічно. Вегетативне тіло лишайників (талом) не диференційоване на листки, стебло і корінь. Забарвлення залежить від складу пігментів і може бути сірим, сизим, зеленим, зеленуватим, буро-коричневим, жовтим, оранжевим, темним або майже чорним і т.п. За формою талому відрізняють три основних типи лишайників: в вигляді корку (накипні), листоваті, кущисті. Переважна частина видів грибів, які утворюють лишайники, відносяться до сумчастих грибів порядків піреноміцетів і дискоміцетів. Водорості в своїй більшості відносяться до зелених і рідше до синьо-зелених. Відповідні види лишайників в своєму складі містять звичайно відповідний вид водоростей.

Існує три думки про характер взаємовідношень гриба і водорості в симбіотичному таломі лишайника: а) паразитизм гриба на водорості; б) ілоти́зм і в) мутуалі́зм. В випадку «а» гриб утворює агресії, які давлять на клітинні оболонки водорості, і гаусторії, які проникають всередину клітин водоростей. Крім того, клітини водорості розмножуються, відмирають в процесі онтогенезу. Гриб може житися як вмістом клітин водорості, так і потребляючи відмерлі клітини і продукти обміну, які поступають в слизистий шар клітинних оболонок грибу, тобто відбувається двійне живлення гриба. А.А. Єленкін і А.І. Данилов назвали подібні взаємовідношення гриба і водорості ендопаразитосапрофітними. В випадку «б» гриб виконує регулюючу роль, експлуатуючи водорості і створюючи їй умови для живлення і відтворення. В випадку «в» спостерігається таке співжиття гриба і водорості, при якому вони співіснують гармонійно, забезпечуючи один одного рівномірно середовищем і продуктами живлення.

Класифікація лишайників до сьогоденного часу ще не розроблена. Більшість ботаніків-ліхенологів притримуються точки зору, що лишайники слід систематизувати за мікобіонтом (гриби). В відділі виділено чотири класи: фіколіхенес (Phycolichenes), Сумчасті (Ascilichenes), Базидіальні лишайники (Basidiolichenes) і Дійтероліхенес (Deuterolichenes). Клас Сумчастих лишайників включає два підкласи, які поєднують

чотири порядки і серії. Інші класи представлені кожен одним порядком. Клас Фіколіхенес включає гриби з неклітинним міцелієм і синьо-зелені водорості із роду носток. Базидіальні лишайники нараховують тільки два види грибів, у яких фікобіонтами виступають синьо-зелені або зелені водорості. Клас Дейтероліхенес включає два порядки. Грибними компонентами виступають телофора, афаліна і синьо-зелені водорості сцитонема, хроокок, кокмікса і т.п. Відомо 15 видів лишайників цього класу, поширених переважно в тропіках.

Симбіоз лишайників виник в результаті тривалої еволюції. Передбачають два шляхи виникнення симбіогенезу: від байдужих взаємовідношень між симбіонтами, коли гриб живиться тільки за рахунок слизистих виділень водорості, і подальше ускладнення цих взаємовідношень, коли до чистого сапрофітизму грибу додається сапропаразитизм, а потім і чистий паразитизм, при якому гаусторії гриба впроваджуються в клітини водорості.

Тенденція до симбіозу з'явилася незалежно в різних групах грибів на основі паразитизму. Гриби, із яких виникли лишайники, почали паразитичний спосіб існування на водоростях, не вбиваючи їх, поступово втратили фізіологічну самостійність і без водоростей існувати вже не можуть. Разом з водоростями вони утворювали комплексні організми з новими морфологічними ознаками і фізіологічними особливостями. На протязі еволюції проходило ускладнення талому лишайників від накипних до листуватих, а потім – від кущистих в напрямі збільшення асиміляційної поверхні талому і пристосованості до наземного існування. Найбільш давні знахідки лишайників відносяться до відкладення верхньої крейди.

За своєю екологією лишайники поділяються на наземні, скельні, епіфітні і кочівні. До кочівних лишайників відносяться широко відомі «лишайникова манна». Лишайники є рослинами-піонерами, вони перші заселили безплідні місця і підготували умови для послідуєчого поселення інших рослин.

1.7. Філогенез і еволюція вищих рослин

Вищі рослини пішли від нижчих. Але на відміну від нижчих характеризуються цілим рядом ознак, більш високою

організацією. Вищі рослини, переважно наземні, мешкають в умовах повітряного середовища. В зв'язку з переходом до повітряного способу життя в процесі еволюції в них виробилися різні специфічні ознаки. Тіло розчленовано на стебло, корені і листки. Для здійснення асиміляції в нових умовах відбулася перебудова фотосинтезуючого апарату, який необхідно було при підняти над землею, щоб розвинути велику поверхню і забезпечити максимальний контакт з газоподібним середовищем. Це виразилося в розвитку великої і складної крони і листової поверхні. На суші рослини вже не могли сприймати воду всією поверхнею тіла, як водні рослини. Першочергово функції всмоктування води, мінеральних солей, прикріплення до субстрату виконували ризоїди – вирости поверхневих клітин переважно базальної частини рослини. З появою листостеблової конституції і збільшенням розмірів в наземних рослин виникли корені. Пройшло розділення функцій: корені забезпечували рослини водою і розчиненими в ній мінеральними речовинами, а листки забезпечували продуктами асиміляції.

Щоб забезпечити нормальне функціонування цих двох просторово віддалених систем (коренів і листків), необхідно швидке пересування води до листків і органічних речовин з листків до коренів. Це привело до формування провідної системи всередині тіл рослини в вигляді спеціалізованих клітин – трахеїд, трахей і судин, а потім і ситовидних трубок. В подальшому провідні елементи групувалися в організованому поєднанні – провідні пучки. Виникає центральний циліндр, спочатку в вигляді простійшої протостели, а потім і більш складних спеціалізованих провідних тканин.

Розвиток рослин проходило при періодичному, а не постійному зволоженні, чергування тривалих сухих періодів. В результаті у рослин в процесі еволюції розвивалася складна система покривних тканин, які захищають від великої втрати води, понижених температур, механічних пошкоджень і т.п. На листках виник складний продиховий апарат, який забезпечує газообмін і регулює випаровування води при транспірації.

Одночасно потужний розвиток отримали механічні тканини, які забезпечують постійність форм в повітряному середовищі.

По шляху зростання незалежності вищих рослин від випадкових факторів наземного середовища проходила еволюція способів їх розмноження. Статеві органи вищих рослин: чоловічі – антеридії, жіночі – архегонії. Вони завжди багатоклітинні. В антеридіях розвиваються спермогенні клітини, із яких формуються статеві клітини, рухомі сперматозоїди, чоловічі гамети. В архегоніях утворюються нерухомі жіночі гамети, яйцеклітини. Вдосконалення статевих органів в першу чергу проходило по шляху захисту від висихання статевих клітин і утворення складних покривних тканин. Архегонії і антеридії характерні для більш простих форм вищих рослин. Архегонії відсутні в найбільш високоорганізованих покритонасінних і деяких голонасінних, тобто в процесі еволюції проходило спрощення і редукція статевих органів.

Антеридії і архегонії пройшли, видно, від багатоклітинних гаметангіїв водоростей, і подібні гаметангіям сучасних бурих водоростей. З часом статеве диференціювання все більш виростало.

В архегоніях зменшувалося число гамет, вони ставали більш крупними і менш рухомими. На початку всі гамети були здатні до запліднення, потім стала запліднюватися тільки одна найбільш крупна гамета – яйцеклітина. Інші клітини стали стерильними і набули інші функції (проведення сперматозоїдів до яйцеклітини).

Характерною рисою вищих рослин є зміна поколінь в циклі розвитку. Проходить правильне чергування, зміна гаметофіту спорофітом, на якому розвиваються органи статевого розмноження – спорангії. В спорангіях утворюються спори шляхом редукційного тиску. Гаметофіт завжди гаплоїдний, його клітини мають одинарний набір хромосом. Гаметофіт завжди гаплоїдний, його клітини мають одинарний набір хромосом. Перехід від гаплоїдного стану диплоїдного проходить при злитті гамет в процесі запліднення. Зигота диплоїдна, із неї в подальшому розвивається спорофіт.

Вищі рослини пішли від водоростей, вихід на сушу здійснився в ранньому палеозої, вірогідніше всього в кембрійському періоді. Які водорості вийшли на сушу, достовірно не відомо. Деякі ботаніки виводять їх від псилофітів (рінієвих), А.Л. Тахтаджян, Г. Гаскель, Т.Фрай і А.Кларк – від нитчастих форм зелених водоростей, Б.М. Козо-Полянський, Г. Шенк, Л. Кірсанов, К. Мейє – від бурих водоростей і т.п. Очевидно, що вищі рослини пішли від сучасних, а від примітивних давно вимерлих бурих або зелених водоростей.

Перші наземні рослини, які вийшли із води на сушу, змінювали покоління, вірогідно, однаковим розвитком гаметофіту і спорофіту. Простіші із відомих рослин – псилофіти, залишки яких зустрічаються в відкладах силурійського періоду, були вже високоорганізованими рослинами, добре пристосованими до життя на суші. Вони мали провідну систему в вигляді пучків, покривні тканини з продихами, покриті товстою оболонкою.

З моменту виходу рослин на сушу вони розвивалися в двох основних напрямках, утворивши дві гілки еволюції: гаплоїдну і диплоїдну. Перша гілка представлена мохоподібними, які характеризуються прогресивним розвитком гаметофіту; друга – всіма іншими групами вищих рослин. Розвиток цих груп пов'язане з вдосконаленням спорофіту, який в наземних умовах є набагато життєздатними, ніж гаметофіт.

Вихід рослин на сушу ознаменував початок етапу в розвитку рослинного світу Землі. З цього часу еволюція вищих рослин йшла по шляху зростання пристосованості рослин до наземного існування. Нові умови обумовили глибокі перетворення внутрішніх і зовнішніх структур самого різного функціонального призначення. Поступово вдосконалюючись в новій обстановці, наземні рослини дуже швидко дали початок ряду самостійних груп, які пристосувалися до самих різних умов існування і поширилися по всій суші. Вищі рослини представлені більш ніж 300 тисячами видів, в тому числі архегоніальних – біля 50 тисяч вдів, квіткових – 250 тисяч. Вищі рослини зараз панують на Землі, квіткових – 250 тисяч. Вищі рослини зараз панують на Землі, населяючи її від

арктичних пустель до екваторіальних вологих лісів, утворюючи рослинність лісів, лугів, боліт, пустель і т.п.

При класифікації вищих рослин не так давно їх ділили на дві крупні групи: архегоніати і квіткові. До архегоніат відносяться мохоподібні (Bryophyta), папоротникоподібні (Pteridophyta) і голонасінні (Gymnospermophyta). Але зараз всі вищі рослини ділять на чотири відділи: мохоподібні (Bryophyta), папоротникоподібні (Pteridophyta), голонасінні (Gymnospermophyta) і покритонасінні, або квіткові (Angiospermophyta).

1.7.1. Відділ Мохоподібні - Bryophyta

До мохоподібних відносяться рослини, які близькі по організації і екології до водоростей. Це не крупні наземні і водні рослини доволі примітивної будови з чітко вираженою зміною поколінь, переважанням в життєвому циклі гаметофіту (статевого покоління). Гаметофіт представляє собою зелені рослини, які імітують пагін, розчленований на стебло і листки, або має вид листковидного талому (слані) або вертикального стебла з дрібними листочками-філоїдами і ризоїдами замість коренів. Провідна система примітивна. Багато із менш організованих мохів не мають розчленування на стебло і листок.

Мохи є дуже давньою групою рослин, викопні залишки яких відносяться до кам'яновугільного періоду. Але залишки показують доволі високий рівень розвитку, що дозволяє передбачити, що ця група вищих рослин з'явилася значно раніше – можливо в девоні або в силурі. У деяких псилофітів відомі ознаки, які вказують на їх подібність з мохоподібними. Мохоподібні і псилофіти виникли від простіших наземних рослин, у яких гаметофіт і спорофіт були розвинуті однаково.

Питання походження і еволюція мохоподібних частіше всього розглядаються в зв'язку з походженням вищих рослин. Існує три точки зору на походження мохоподібних. По-перше, передбачали, що вони пішли від водоростей і являють собою проміжну форму між водоростями і папоротникоподібними. По-друге, мохоподібні пішли від псилофітів в результаті редукції спорофіту і перетворення його в спорангій. Вперше це

положення було висказане Б.М. Козо-Полянським, а потім широко розвинуте А.Л. Тахтаджяном, який мохоподібні розглядав як прямих нащадків псилофітів. І, на кінець, існує твердження, що мохоподібні і папоротникоподібні являють собою дві паралельних гілки еволюції, родоначальниками яких були спільні водоростеподібні предки з багатоклітинними гаметангіями і різними типами чергування поколінь. При цьому в гілках еволюція проходила за двома шляхами дивергенції: еволюція гаметофіту у мохоподібних і спорофіту у папоротникоподібних. Мохоподібні не стали початком більш високоорганізованих рослин, а папоротникоподібні дали голонасінні і потім покритонасінні рослини. Неясні і шляхи еволюції мохоподібних. Основні передбачення можна поєднати в дві групи. Печіночники як більш просто організовані типи мохоподібних представляються більш примітивною групою мохоподібних. Цієї точки зору притримується більшість ботаніків-бріологів, К.І. Мейєр, Д.К. Зеров. Але Б.М. Козо-Полянський, А.Л. Тахтаджян, Р. Ветштейн і інші висказують думку, що печіночні мохи не вихідна група, а є результатом редукції листяних мохів, які слід розглядати як більш примітивну групу.

Відділ мохоподібних включає три класи: Антоцеротові (*Anthocerotopsida*), Печіночні (*Hepaticopsida*) і Листяні (*Bryopsida*) мохи.

Антоцеротові мохи мають простий пластинчастий талом, який гілкується дихотомічно, клітини якого практично не диференційовані. Гаметофіт двостатевий з архегоніями і антеридіями, які занурені в тіло талому, ризоїди прості. Спорофіт в вигляді довгого спорогонію з центральною колонкою, навколо якої сформована спорогенна тканина. Печіночники також зберегли багато примітивних ознак. Талом має ряд рис водоростей, але спорофіт в порівнянні з антоцеротовими побудований більш складно і наближається до листяних мохів. В спорофіті вже намічені меристематичні тканини. В деяких порядках печіночників зустрічаються листяні форми. Слань листяних мохів завжди розчленована на стебло і листок, хоча внутрішня диференціровка відрізняється

деякою простотою. Антеридії і архегонії утворюються переважно на верхівках стебла або ж на кінчиках бокових гілок. У найбільш розвинутих складних форм листяних мохів провідна система нагадує стелярну будову з добре розвинутим пучком, який спостерігається у простіших папоротникоподібних.

Існуючі системи філогенезу мохів до цих пір базуються на будові спорофіту і головним чином перистома. Гаметофіт вивчений ще недостатньо, особливо на ранніх етапах розвитку. Побудову системи мохоподібних ще потрібно зробити в майбутньому.

1.7.2. Відділ Папоротникоподібні – Pterydophyta

Папоротникоподібні, як і всі вищі рослини, характеризуються зміною поколінь, але на відміну від мохоподібних в циклі розвитку переважає спорофіт. Звичайно він представлений в вигляді дорослої рослини, на якій утворюються спори. Гаметофіт розвинутий слабкіше спорофіту, він представлений заростком – своєрідною сланню (таломом), який не розчленований на стебло, листок, корінь. На заростках розвиваються статеві органи – антеридії і архегонії. Сперматозоїди рухомі завдяки наявності джгутиків. Архегонії, які містять яйцеклітини занурені в тканину заростка, яйцеклітина нерухома, захищена тканинами.

Заростки розвиваються в достатньо зволжених місцях існування, так як запліднення можливе тільки в крапельно-рідкому середовищі. Заростки недовговічні, живуть декілька неділь. У плаунів і деяких папоротників (мараттієвих) – декілька років. Із заплідненої яйцеклітини розвивається спорофіт. У багатьох видів папоротників гаметофіт в значній мірі редукований.

Сучасні папоротникоподібні широко поширені на Землі, представлені великим числом видів і приймають значну участь в формуванні рослинного покриву, особливо в помірних зонах. Відомі деревовидні тропічні форми. Розвиток папоротникоподібних досяг апогею в палеозойській ері, особливо в кам'яновугільному періоді. Серед них переважали деревовидні форми (лепідодендрони, сигілярії, калам іти і

клинолистяні із хвощових і т.д. Внаслідок тривалого періоду росту спорофіту в життєвому циклі папоротники досягали величезних розмірів. Залишки цих рослин утворювали поклади кам'яного вугілля. Папоротникоподібні дали початок насінневим рослинам.

В філогенезі папоротникоподібних самими примітивними були псилофіти, які сьогодні розглядаються як перші наземні рослини. Від них потім розвинулися інші групи вищих рослин: псилотоподібні, плауноподібні, хвощеподібні і папоротникоподібні. Всі вони поєднані рядом спільних ознак: структурою статевих органів, циклом розвитку, способами розмноження і т.п. Відділ папоротникоподібних включає п'ять класів: Псилофітові (Psilophytopsida), Псилотовидні (Psilopsida), Плауновидні (Lycopsida), Клинолистяні, або хвощові (Sphenopsida) і Папоротникоподібні (Pteropsida).

Ще недавно вважали, що папоротникоподібні пішли від мохоподібних. Але в останній час переважає точка зору, що папоротникоподібні пішли одночасно з мохоподібними від водоростеподібних предків і являють собою паралельні лінії еволюції. В процесі еволюції відбувалася дивергенція розвитку: у мохоподібних почав переважати гаметофіт, у папоротникоподібних – спорофіт. Це припущення підтвердилося після надходження залишків псилотоподібних. За висказуваннями А.Л. Тахтаджяна, псилофіти являють собою первинний філогенетичний вузол, із якого починається вся гілка еволюції вищих рослин. Але новітні палеоботанічні свідчення свідчать, що філогенетичне значення псилофітів дещо перебільшене і вихідною групою еволюції папоротникоподібних є не псилотоподібні, а ринієві або інші ще не знайдені форми.

Спробуємо розібратися в філогенетичних зв'язках і шляхах еволюції папоротникоподібних виходячи із передумови, що псилотоподібні були вихідною першочерговою групою. Доказом їх спорідненості є подібність спорангієносців, відсутність справжніх коренів, будова антеридіїв і архегоніїв.

Плауноподібні відрізняються дрібними листками і розглядаються як мікрофільна група еволюції

папоротникоподібних. Перші представники плауноподібних вже в силурійському періоді. Це були дрібні трав'янисті рослини з дрібними листками-філлоїдами. Їх пагони гілкувалися дихотомічно, провідна система мала будову подібну актиностелі з декількома трахеїдами, але спорангії знаходились не на кінцях пагонів, як у псилофітів, а в пазухах філоїдів або між філоїдами. Вважається, що від них виникли рівноспорові безязичкові форми і різноспорові язичкові. Клинолистяні, або хвощові, розглядаються як лінія розвитку членистих дрібнолистяних форм. Їх предкові форми знайдені в нижньому девоні, і класифікуються як порядок генієвих (Huetiales). Стебла були слабчленистими, гілкувалися дихотомічно, спорангії розміщувалися на кінцях бокових гілочок. Передбачається, що тільки від них пішли астерокаламіти, каламіти хвощові і клинолистяні.

Папоротникоподібні відрізняються перистими листками і представляють лінію розвитку крупнолистяних форм (макрофільна лінія еволюції). Цей клас був найбільш життєвим, пластичним і стійким і дав багато різноманітних форм.

Примітивні папоротникоподібні відомі в девонському періоді, хоча ще не давали крупнолистяних форм, спорангії розміщувалися на кінцях пагонів, які гілкувалися дихотомічно. Деякі із цих форм займали проміжне подовження між псилофітами і папоротниками.

Особливий інтерес являють папоротникоподібні із роду археоптерикс, широко поширених в девоні. Вони мали крупні двояко перисті листки з дихотомічним і променем жилкуванням. Ці папоротники були різноспоровими, і багато ботаніків бачать в них предків насінних папоротників.

Найбільш розвинутими і багаточисельними є папоротники з тонким спорангієм. До них відноситься більшість сучасних тропічних видів папоротників, яких нараховується біля 8680 видів, які об'єднані в 200 родів. Різноспорові марсилієві і сальвінієві немалочисельні, передбачається що вони виникли від різноспорових папоротників.

1.7.3. Відділ Голонасінні – *Gymnospermyta*

Голонасінні відрізняються від попередніх груп архегоніат наявністю незахищених насінневих бруньок (мегаспорангіїв), які розміщені відрито на мегаспорофілах, в яких розвиваються насіння з зародками. Насінневі зародки – видозмінені в процесі еволюції мікроспорангії. Голонасінні є різноспоровими рослинами, а циклі розвитку яких переважає спорофіт. Чоловічий і жіночий гаметофіти редуковані. При цьому жіночий гаметофіт не втрачає зв'язку з материнським організмом, розвивається всередині насіннебруньки, і утворює мегаспору. Чоловічий гаметофіт також редукований майже до втрати вегетативних клітин у найбільш високоорганізованих представників. Сформовані в чоловічому гаметофіті мікроспора (порошинка) тим або іншим шляхом попадає безпосередньо на жіночий гаметофіт (насінневу бруньку), проростає в пилкову трубку, проникає всередину, досягає мегаспори, впроваджуються всередину, де і проходить злиття ядер статевих клітин. Запліднена яйцеклітина (зигота) утворює зародок, який не покидає оболонку мегаспори. Звичайно зародок складається із корінця, заплідненої бруньки і зародкових листків (сімядолей) в кількості від 2 до 15. Із зародка, який попадає в ґрунт, розвивається нове, спорове покоління – спорофіт. Спорофіт має двійне число хромосом, тобто є гаплоїдним. В межах відділу чітко прослідковується від класу до класу поява і вдосконалення пилкової трубки, найбільш розвинутої у порядку хвойних. Сперматозоїди голонасінних е мають джгутиків, за виключення гінкгових і саговникових.

Голонасінні – доволі давні рослини, які з'явилися на Землі ще в верхнє крейдяному періоді палеозойської ери. Як викопні, так і сучасні форми голонасінних представлені деревовидними життєвими формами: деревами, кущами, ліанами. Тип гілкування – моноподіальний, вторинна деревина із трахеїд. Сучасні голонасінні поширені по всій планеті. В їх складі виділені три класи: Саговникоподібні (*Cycadopsida*), Шишконосні (*Coniferopsida*) і Оболонконасінні (*Chlamidospheropsida*).

За своїм походженням голонасінні пов'язані з сучасними папоротникоподібними і до недавнього часу виводилися від простіших девонських різноспорових папоротникоподібних. Проміжною формою між папоротникоподібними і голонасінними вважалися насінні папоротники. Але в 1960 р. американський ботанік Ч. Бек відкрив групу викопних рослин, які він назвав праголонасінними (*Progymnospermae*). Це відкриття свідчить про незалежне від насінних папоротників походження голонасінних. Вивчення різних типів провідних систем праголонасінних і сучасних голонасінних показало послідовність їх ускладнення і дозволило зробити висновок, що голонасінні пішли від праголонасінних, а не від насінних папоротників.

В відділі голонасінних чітко прослідковуються два напрями еволюції: мікрофільна і макрофільна. Голонасінні мікрофільного ряду пішли, видно, від кордаїтових, які пов'язані в деякій мірі з насінними папоротниками, які дали гінкгові і хвойні.

Проблема подібності між окремими класами голонасінних ще не вирішена. В ряду хвойних найбільш давні і примітивні аракуарієві і подокарпові. Наприклад, деякі аракуарієві (рід агатис), які зустрічаються в південній півкулі, за формою листків, деяким анатомічним ознакам, будові стробілів і т.п. подібні до викопних кордаїтових. Тісові і близькі до них форми виникли, як думають, від подокарпових. Деякі ботаніки вважають, що соснові з'явилися незалежно від араку арієвих і ведуть початок від хвойних.

Передбачають також, що предками оболонконасінних є бенеттітові або інші давні предки, спільні для цих двох гілок еволюції. Деякі ботаніки вказують, що покритонасінні можна розглядати як проміжну групу між сучасними формами, так як всі вони зв'язані спільністю походження.

1.7.4.Покритонасінні Angiospermophyta

Покритонасінні відрізняються від голонасінних будовою квітки, особливостями структури органів статевого розмноження і ходом статевого процесу. Сімязародок в покритонасінних знаходиться під покривом мегаспоролистків

(плодолистків); жіночий гаметофіт в вигляді зародкового мішку з 8 клітинами; розвиток сімязародка проходить дуже швидко (особливо у трав'янистих форм). Чоловічий гаметофіт (пиллок) складається із двох клітин – вегетативної і генеративної. Спостерігається подвійне запліднення. Статеве покоління (гаметофіт) редуковане до декількох клітин. Квітки покритонасінних звичайно мають навколоквітник (простий або забарвлений), тичинки і маточку. Перехресне запліднення, як правило, відбувається через посередників. На відміну від інших відділів вищі рослини мають в деревині трахеї, або судини. Для квіток завжди характерні одна і та ж послідовність розміщення елементів на квітколожі. В будові квіток спостерігається як висока спеціалізація, що пов'язане з пристосуваннями до перехресного запилення, так і примітивність, що свідчить про їх давність. Але нерідко подібна примітивність будови квітки може бути і результатом більш пізньої редукції.

Неповторна особливість покритонасінних полягає в відкритому С.Г. Навашиним в 1898 р. подвійному заплідненні.

В циклі розвитку покритонасінних переважає автотрофний спорофіт і спостерігається слабкий розвиток гетеротрофного роздільностатевого гаметофіту.

Всі ці особливості доволі чітко віддаляють покритонасінні рослини від голонасінних і в той же час свідчать про їх історичний зв'язок. В ряду вищих рослин з переважанням в життєвому циклі спорофіту спостерігається спочатку втрата гаметофітом самостійності, прогресує прискорення дозрівання, досягнення статевої зрілості без розвитку вегетативного тіла. Чітко прослідковується головна лінія – редукція статевого покоління на всіх основних шляхах еволюції наземних рослин. В онтогенезі наземних рослин переважає статеве покоління, спостерігається скорочення затрат речовини і енергії на здійснення відтворення виду.

Історичні зв'язки між голо- і покритонасінними проявляються і в хронології розвитку рослинного покриву Землі, коли перші покритонасінні, які з'явилися в середині крейдяного періоду, дуже швидко потіснили голонасінні і зайняли пануюче положення в біосфері.

Питання про конкретних предках покритонасінних рослин залишається дискусійним. Велике різноманіття викопних залишків, які знайдені в відкладах середньої і верхньої крейди, свідчить, що покритонасінні рослини менш давні, ніж голонасінні.

В якості можливих предків розглядалися різні групи голонасінних і навіть вищих спорових: бенеттітові, гнетові, насінні папоротники і ін. Висказувалася навіть полігібридна теорія походження покритонасінних рослин. Таким чином, походження покритонасінних можна уявити лише в загальних рисах, базуючись на структурі вегетативних і репродуктивних органів, даних про фізіологічну і біохімічну еволюцію.

В історичній еволюції рослин звичайно розрізняють три етапи, або періоди: водорості, вищі спорові і насінні рослини. Більшість ботаніків притримуються думки тільки такої лінії еволюції рослин. Палеоботанічні знахідки свідчать, що вік покритонасінних 230-250 млн.років росте число публікацій, в яких батьківщиною покритонасінних називають тропіки. Г. Галлір висказує припущення про появу перших покритонасінних на гіпотетично затонулому материка, який називав Панфік. М. Голенкін також висказувався про користь такого материка, тільки затонулу сушу називав Південна Ангарида або Океанія. І. Бейлі вважав батьківщиною покритонасінних праматерик Гондвану. Проаналізувавши поширення сучасних покритонасінних і їх примітивних форм, А.Л. Тахтаджян прийшов до висновку, що первинним вогнищем виникнення покритонасінних є Південна Азія, назвав цей давній материк – Катазія.

Більшість ботаніків все ж притримуються думки, що першими покритонасінними були багатоплідникові (наприклад, магнолієві). Але багатоплідникові представляються збірною групою і тяжко чітко вказати, яка із них найбільш близька до голонасінних.

Одним із важливих показників еволюції покритонасінних вважається рівень спеціалізації і організації квітки. Еволюція квітки проходила від квіток з витягнутим (подовженим) квітколожем, двостатевих, актиноморфних, зі спіральним

розміщенням вільних частин, з верхньою зав'яззю і багато чисельними сім'ябруньками (багатоплідникові) – до квіток з циклічним відповідним числом членів, нерідко які зрослися один з одним частинами квітки, розміщеними на плоскому квітколожі, або ввігнутому, зигоморфному, з нижньою зав'яззю і однією або декількома сім'ябруньками.

Загальноприйнятої системи покритонасінних рослин ще немає, хоча, як вказує А.Л. Тахтаджян, їх було запропоновано біля трьох десятків. Корінним питанням всіх філогенетичних систем покритонасінних є визначення вихідної групи як самої примітивної.

В кінці ХІХ-початку ХХ ст. широким визнанням користувалася система А.Енглера і Р. Веттштейна, в якій за вихідну групу були прийняті родини однопокривних з непоказними анемофільними квітками (казуаринові, перечні, вербові, березові, букові).

В прийнятих зараз системах першими ставлять родини з добре розвинутими багаточисельними, роздільнопелюстковими, двопокривними ентомофільними квітками (магнолієві, лютикові і ін.). Родини з однопокривними і безпокривними квітками вважаються вторинно спрощеними, так як багато із них мають цінокарпний гінецей, нижню зав'язь, що служить ознакою еволюційної продвинутості. На викладених передумовах базуються системи Буша, Гроссгейма, Козо-Полянського, Кузнецова, Галліра, А.Л. Тахтаджяна, Бессі, Гетчисона і ін.

В 30-х роках проходила доволі бурхлива полеміка в колах систематиків і філогенетиків про походження квітки покритонасінних. Висувалися дві головні теорії походження квітки: едвантова (стробілярна) і псевдантова. Едвантова теорія висувалася американськими ботаніками Д. Паркіном і Н. Арбер. Виходячи із палеонтологічних даних і матеріалів вивчення сучасних типів квітки вони розглядали первинну квітку як видозмінений стробіл, квітколоже – як вкорочену і метаморфізовану вісь стробілу, тичинки і плодолистки – як видозмінені спорофіли. Тому вихідним типом квітки покритонасінних слід прийняти квітку типу магнолієвих.

Подібної точки зору притримується відомий радянський філогенетик рослин А.Л. Тахтаджян.

Псевдантова теорія походження квітки покритонасінних, запропонована ще в кінці минулого століття Енглером і Веттштейном, виходить із положення, що еволюція квітки йшла по шляху поступового ускладнення від більш примітивних форм однопокривних анемофільних квіток до більш досконалим ентомофільним квіткам з подвійним навколоквітником. Двостатева квітка покритонасінних виникла в результаті спрощення суцвіття (складна квітка), зібрана із одностатевих чоловічих і жіночих квіток вищих голонасінних (наприклад, ефедр).

Ці дві теорії по суті є фоліарними, які трактують квітку як метаморфізований листковий орган пагонової природи, на що вказував в свій час Гете.

Німецький ботанік В. Цингер (1959 р.) вважав, що всі органи вищих рослин, в тому числі і квітка, виникли в процесі еволюції із таломів псилофітів, спорангії на кінцях яких могли дати початок тичинкам. Пелюстки і чашкає метаморфізованими листками.

Всі послідувачі системи Козо-Полянського, Гроссгейма, Кузнєцова, Буша, Страссбургера, Гегеля, Пармантьє, Гетчисона і ін. побудовані із передумов квантової теорії квітки, але збагачувалися матеріалами досліджень з морфогенезу насіння, плодів, пилка, вегетативних органів і різних анатомічних структур по мірі розвитку біосистематики.

До теперішнього часу єдиної філогенетичної системи рослин взагалі і покритонасінних, особливо, не завершено, багато родин все ще штучні (розанні), слабо відображена філогенія родів, родин.

Особливої уваги заслуговує філогенетична система покритонасінних рослин академіка А.Л. Тахтаджяна, яка набуває все більше прибічників. Зараз ця система найбільш розроблена з врахуванням всіх сучасних матеріалів, отриманих систематикою. В основу системи покладені багатоплідникові, від яких пішли всі інші порядки в вигляді дев'яти самотійних ліній еволюції.

1.8. Історія розвитку рослинного світу Землі

Органічний світ нашої планети розвивався поступово від простіших форм до високоорганізованих, спеціалізованих. Цей розвиток проходив в тісному зв'язку з міною середовища. Геологічна історія Землі багата різними різкими і несподіваними змінами в вигляді гірськотворчих процесів, тектонічних коливань, землетрусів, вулканічної діяльності, зміною берегових ліній материків і т.п. В більшості випадків подібні перетворення поверхні планети супроводжувалися якісними змінами живих організмів в зв'язку зі змінами умов їх існування. Починаючи від виникнення із неорганічної матерії простіших організмів майже до теперішнього часу проходив і проходить безперервний процес вдосконалення живих форм матерії.

Без сумніву, що сучасне життя на Землі – результат довгого історичного процесу розвитку. Передбачають, що життя на Землі виникло 3,2-3,5 млрд. років назад. Вік сонячної системи приймають в межах 10 млрд. років, Землі – 5-5,2 млрд. років. Сьогодні точно не встановлено, коли з'явилися перші рослинні організми, але більшість палеонтологів, ботаніків, біохіміків вважають, що першими живими організмами були автотрофні форми, які здатні до самостійного живлення. Використання новітніх методик фізичної хімії, біохімії, історичної геології свідчать, що вже 3 млрд. років тому існували фотосинтезуючі одноклітинні організми. Їх хімічні залишки знайдені в останній час на території Південної Африки. Вірогідніше всього це залишки синьо-зелених водоростей. Майже такий і вік давніх бактерій. В відкладах, вік яких не менш 2,8 млрд. років, знайдені стромаліти – вапнякові панцирі деяких простіших водоростей. Майже 2 млрд. років тому назад з'являються нитчасті синьо-зелені водорості, видно перші багатоклітинні організми. Мільярд років тому назад з'являються перші ядерні зелені водорості і гриби. В останні 400-500 млн. років спостерігався бурхливий розвиток різних форм водних рослин. 300-350 млн. років тому назад в результаті різних тектонічних процесів зміни материкових берегових ліній, припливних процесів рослин виходять на сушу, і починається етап

бурхливого наростання різноманіття органічних форм, в тому числі і рослинних.

Геологічна історія нашої планети поділяється на геологічні ери, ери – на періоди, періоди – на епохи, епохи – на століття і т.д.

Всім цим відрізкам геологічного часу присутні характерні геологічні гірські породи, які визначають вік окремих періодів, їх тривалість, включають залишки тих або інших живих форм, за якими можна доволі переконливо прослідкувати історію розвитку рослинного світу Землі.

Катархейська ера тривала в межах 2-2,5 млрд. років. В цей період проходить утворення планети, формування її поверхні, охолодження розплавлених мас, їх перерозміщення під дією сил тяги, утворення земної кори і газоподібної оболонки.

Архейська ера тривала приблизно 900 млн. років. Вже сформувалася стійка земна кора, в якій утворилися різноманітні метаморфічні гірські породи: гнейси, гранітогнейси, кристалічні сланці, рідше кварцити, вапняки. Ці гірські породи утворили величезні товщі і склали геологічну основу всіх матеріалів, утворивши платформи і кристалічні щити (Російська платформа, Український кристалічний щит). Перші знахідки живих організмів відносяться до кінця архейської ери. В вапняках знайдені дрібні трубки, які зафарбовані оксидами заліза. Ці трубки представляють собою слизові чохла організмів, які пропитані оксидами заліза, асимільованого із навколишнього середовища залізобактеріями, або синьо-зеленими водоростями. Єдиної точки зору на це питання немає.

Протерозойська ера тривала біля 600 млн. років. В складі гірських порід багато гранітів, сланців, доломітів, піщаників, кварцитів. Товщі протерозою поширені на Україні, в Прибалтиці, Сибіру, Південній Америці і т.п. В товщах сланців і піщаників знаходять залишки водоростей, деякі колоніальні форми із групи синьо-зелених водоростей. Знайдені залишки грибів, які подібні на фікоміцети. Проходить подальший розвиток бактерій. Предполагають, що в протерозої з'явилися червоні водорості.

Палеозойська ера тривала 325 років. Товщі осадових гірських порід досягають потужності 25 км, різні за літологічним складом і складаються переважно з вапняків, доломітів, мергелів, сланців, конгломератів, піщаників. Залягають вони на докембрійських породах. В залежності від знайдених залишків організмів ера поділяється на шість періодів: кембрій, ордовик, силур, девон, карбон, перм.

В кембрії і родовику були синьо-зелені, золотисті і частково зелені водорості. В силурі з'являються бурі водорості. Кембрій, ордовик і силур нерідко називають епохою водоростей. Про це свідчать потужні відкладення так названих граптолітових сланців, які утворилися із слані водоростей.

В кінці силуру в історії Землі проходять бурхливі гірськоутворювальні процеси, з'являються складчасті гірські системи, із водяної товщі Світового океану піднімаються гірські масиви, з'являються нові материки. Спокійний розвиток водоростей переривається, багато із них попадають в болота, озера, моря, які поступово опрісняються, пересихають. Це визвало ряд істотних змін в екології і фізіології водоростей. В кінці силуру з'являються перші наземні рослини.

Вважають, що першими наземними рослинами були псилофіти, які розглядаються сьогодні в якості родоначальних багатьох груп рослин. Псилофіти зростали по берегах водоймищ, морів на мілководних ділянках.

Девонський період розглядався як етап масового виходу рослин на сушу і бурхливої еволюції в наземних умовах. В морях продовжуються дальша еволюція і поширення бурих, червоних і зелених водоростей. На суші проходить бурхлива еволюція псилофітових, формується своєрідна «псилофітові флора». До кінця девонського періоду спостерігається зростання різноманіття наземної рослинності, з'являється своєрідна «архептеридієва» флора, деревовидні форми плаунових (протолепідодендрон, лепідодендрони), астерокаламіти, клинолистяні і перші папоротникоподібні (археоптерикс, протоптеридіум) і можливо навіть праголонасінні – предки голонасінних. В морях зафіксовані залишки харових водоростей і нижчих грибів.

Карбон, або кам'яновугільний період, відрізнявся потужним розвитком папоротникоподібних. В вологих і заболочених місцях існування формуються потужні зарості гігантських каламітів, лепідодендронів, сігіллярій, деревовидних папоротників, птеридосперм, кордаїтових і гінкгових. Клімат цього періоду був теплим і рівномірним, про що свідчить відсутність річних кілець у деревовидних форм рослин. Розвиваються на значних площах дрімучі ліси. Залишки цих лісів і утворювали на дні боліт товщі кам'яного вугілля.

До кінця карбону зникають псилофіти, що пов'язано з підвищенням сухості клімату, в північній півкулі розвивається пишна субтропічна і тропічна рослинність, в південній півкулі в зв'язку з похолоданням тропічна флора заміщується більш бідною глоссоптерієвою флорою, яка представлена переважно кущовими і трав'янистими формами з дрібними кожистими листками.

Пермський період – останній в палеозойській ері – виділяється підвищенням сухості і похолоданням клімату. З'являються і поширюються перші праголонасінні, саговники і деякі викопні гінкгові. Але в першій половині періоду все ж в покриві панують деревовидні плауноподібні гігантські хвощі (калам іти), клинолистяні і багаточисельні папоротникоподібні і папоротники. До кінця періоду вимирають тропічні форми (сігіллярії, деревовидні хвощі і насінні папоротники). Все більш широко поширені хвойні, саговникові і гінкгові. В південному півкулі починається різке похолодання і висушення клімату.

Мезозойська ера (тривалістю 173 млн. років) відрізнялася активними гірськоутворювальними процесами. Утворюються гігантські гірські системи на Балканах, в Криму, на Кавказі, в Індокитаю і Північно-Східній Азії, посилюється вулканічна діяльність. Збільшуються розміри материків, протяжність берегових ліній. Мезозойська ера поділяється на три періоди: тріасовий, юрський і крейдяний.

В тріасовому періоді в Європі і Північній клімат стає все сухішим, пишна тропічна флора поступається місцем флорі багатом хвойним, гінкгових і саговниковим, майже повністю вимирають кордаїтові, скорочуються хвощі і плауни. Юрський

період відрізняється відносно постійним кліматом, вологим і теплим в помірних областях Землі. Це впливало на поширення бенеттітових, проходить подальший розвиток хвойних, гінкгових і саговникових. В юрському періоді зареєстровані кейтонієві, які порівню з бенеттітовими вважаються можливими предками покритонасінних.

Для крейдяного періоду характерний розвиток хвойних, гінкгових стає в покриві меншим, до середини періоду вимирають бенеттіти. Покритонасінні все більш поширюються, займають панівне положення в рослинному покриві. В значному числі з'являються магнолієві, лаврові, платанові, деякі бобові, букові, вербові, евкаліптові, тутові і т.п. Із однодольних зареєстровані пальми, драцени, пандану сові і деякі злаки, із хвойних до кінця періоду поширюються таксодієві (секвойя, таксодій), тіссові, окремі види сосни. Одночасно з покритонасінними розвиваються і гриби, які пов'язані в своїй життєдіяльності з вищими рослинами.

Кайнозойська ера в геологічній історії Землі займає біля 70 млн. років і поділяється на два періоди: третинний і четвертинний. Хоча в деяких працях виділяють три періоди: палеогеновий, неогеновий і антропогеновий, або четвертинний. Ера характеризується формуванням сучасної картини материків і океанів. В третинному періоді спостерігалася доволі сильна тектонічна і вулканічна активність, з'явилися гірські масиви і Європі, Північній Америці, Південній Азії. Майже вся Південна Європа і південь колишньої території СРСР були під водою. Клімат відрізнявся м'якістю і вологістю. Майже в всій території Європи і Азії росла теплолюбима флора із вічнозелених рослин (марти, лаври, дуби, пальми, фікуси, тропічні папоротники і ін.). Ця флора була поширена і на території сучасної України. А.М. Криштофович назвав цю флору «полтавською».

До середини олігоцену теплолюбна полтавська флора постійно витісняється помірною листопадною флорою, яка проникла з сходу і півночі. А.Н. Криштофович назвав цю флору «тургайською» (за однойменною назвою низовини в Казахстані). В складі тургайської флори переважали листопадні

дуби, клени, берези, тополі, із хвойних – тис, секвойя, метасеквойя, таксодій і т.п. До кінця олігоцену клімат стає холоднішим і сухішим, ліси на рівнинах замінюються степами.

Початок четвертинного періоду характеризувався подальшим похолоданням і збільшенням сухості клімату, виросла маса зимових опадів і почалася епоха льодовикового періоду. Лід наступав з півночі, саме велике і тривале похолодання в другій половині плейстоцену називають «рисским» і, або «дніпровським». Обледеніння захватило великі території на всій північній півкулі. Нерідко товщі материкового льоду досягали двох кілометрів.

Геохронологія розвитку рослинного світу на Землі

Ера	Період	Групи рослинних організмів	Вік періодів, млн. років
Кайнозойська	Четвертинний (антропогенний)	Панування сучасних видів, поява культурних рослин. Панування покритонасінних	70
	Крейдяний	Поява лишайників, поширення діатомових водоростей. Вимирання бенеттітів, розвиток і поширення покритонасінних	67
Мезозойська	Юрський	Розвиток діатомових. Панування голонасінних – хвойних і цикадофітів. Виникнення покритонасінних.	137
	Тріасовий	Поява діатомових, розвиток голонасінних – саговників, гінкгових, хвойних. Вимирання насінних папоротників, кордаїтів. Обмежене поширення хвоців	195
	Пермський	Поширення гінкгових і деревовидних папоротникоподібних. Поява травнистих форм папоротникоподібних. Поява і поширення	240

		хвойних, саговників. Розділення флори на тропічну і неотропічну.	
Палеозойська	Кам'яновугільний (карбон)	Розвиток грибів, поширення папоротникоподібних (каламіти, лепідодендрони, сігілярії, деревовидні папоротники) і деяких голонасінних (насінні папоротники, кордаїти, гінкгові), вимирання псилофітів	285
	Девонський	Розвиток бурих, червоних і зелених водоростей, поява харових і грибів. Масовий вихід рослин на сушу, розвиток псилофітової флори і її згасання. З'являються перші папоротники, лепідендрони, клинолистяні і насінні папоротники	350
	Силурійський	Панування водоростей. Вихід перших рослин на сушу, поява перших наземних рослин – псилофітів	410
	Родовик	Поява бурих водоростей. Панування морських водоростей.	440
	Кембрійський	Поширення синьо-зелених, зелених, золотистих водоростей	550
Протерозойська		Бактерії. Поява синьо-зелених і, видно, червоних водоростей	2030
Архейська		Виникнення життя. Поява в кінці архейської ери бактерій	2600

Льодовики обумовили міграцію флори з півночі на південь, привели до зміни складу флори Європи, Північної Америки, Азії. Третинна теплолюбива флора майже повністю загинула, її місце зайняла холодостійка флора, яка складалася переважно із трав'янистих форм, кущів. За пониженнями рельєфу і річковим долинам зберігаються лише більш холодостійкі види: ялинки, модрина, піхта, в'язи, берези, верби, клени і т.д. Відступ льодовиків привів до формування сучасної флори і поширенню формацій лісостепу, степу, байрачних лісів і т.п. Порівняно менше змінилися флори тропічних і субтропічних областей Північної Америки і Східної Азії.

Таким чином, відповідно змінам умов на Землі безперервно змінювався і її рослинний світ. Виникали і зникали класи і порядки, а нерідко – і цілі флори. Зникали широко поширені в давності псилофіти, вимирали деревовидні лепідодендрони і сігіллярії, калам іти, які дали потужні товщі кам'яного вугілля. Давні деревовидні кордаїти, насінні папоротники, бенеттіти і кейтонієві відомі сьогодні тільки в вигляді викопних решток. На зміну вимерлим прийшли більш пристосовані до сучасного нестійкого клімату види, які проникли в самі різні екологічні ніші суші і Світового океану.

З появою людини сформувалася специфічна флора культурних рослин, яка є вищою ступінню розвитку рослинного покриву планети.

РОЗДІЛ 2. ОСНОВИ ФІЛОГЕНІЇ ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

Питання походження і еволюції земноводних всюди описано досить поверхово, в загальних рисах; по-перше, основна увага приділена не стільки особливостям еволюції класу в цілому, скільки опису конкретних викопних форм. По-друге, певні положення, які констатуються в літературі, часом застарілі й потребують уточнення, корегування. Особливо це стосується питання про причини переходу рибоподібних предків земноводних до наземного існування, про середовище, в якому відбувався цей перехід, і про спосіб життя перших наземних хребетних. Саме про це і буде йти мова у пропонованому нами навчально-методичному посібнику.

Про безпосередніх предків земноводних розбіжностей думок зараз немає. Загальновизнаною є теорія походження земноводних від вимерлих кистеперих риб палеозою. Одним з перших на користь цієї теорії висловився найкрупніший зоолог, академік П.П.Сушкін (1910).

Слід згадати анатомічні особливості кистеперих риб, які вивчалися на прикладі латимерії: особливості будови скелету парних кінцівок — трудних і черевних плавців; наявність легень, як органів повітряного дихання; своєрідне розміщення покривних кісток черепа тощо. Ці риси зближують кистеперих риб з земноводними і, таким чином, дають наукове обґрунтування тезі про виникнення наземних хребетних від прісноводних кистеперих риб (так званих рипідистієвих). Дане положення незаперечне.

Розглядаючи ж дальшу еволюцію хребетних, потрібно критично оглянути різноманітні теорії з цього приводу. Проте, спочатку ми рекомендуємо уважно проробити той матеріал про походження і еволюцію земноводних, який є у підручниках. Після цього можна приступати до критичного аналізу різних теоретичних концепцій, які стосуються умов існування тварин у палеозої, причин та біологічних передумов виходу хребетних на сушу.

Широко поширена думка про те, що перехід хребетних з водного до наземного життя відбувався в умовах посушливого клімату девонського періоду, коли сталось масове пересихання

прісноводних басейнів. Рибоподібні предки наземних хребетних були ніби примусово витиснені на сушу. В пошуках води вони переповзали з одного водоймища (всохлого) до іншого, де ще зберігалась вода. Поступово внаслідок такого переповзання у них виникали риси наземного існування, і вони ставали дійсно наземними тваринами.

На перший погляд, така теорія витискання рибоподібних предків на сушу здається цілком логічною. Але успіхи палеонтології, зокрема знахідки, *емболомерних* лабіринтодонтів, внесли зміни до зазначеної теорії (рис.2.1).



Рис.2. 1. Емболомер

Англійський вчений Д.Уотсон(1926), який досліджував давніх карбонівих земноводних, виявив у емболомерів такі «водні» риси, як слабкий зв'язок тазового поясу з хребетним стовпом, відсутність шийного відділу, увігнутий, як у риб, потиличний виросток, що робить голову практично нерухомою, хвіст «риб'ячого» типу з наявними лепідотрихіями, чудово виявлені органи бічної лінії та ін. Разом з тим, емболомери мали вже 5-палі кінцівки наземного типу. Але вони були настільки малі, що навряд чи могли служити для пересування видовженого тіла на суші. На підставі своїх досліджень, Д.Уотсон робить висновок про первинноводний спосіб життя перших земноводних.

Наступні роки додали нові факти на користь поглядів Д.Уотсона. Особливо цікаві матеріали були одержані при вивченні найдавніших з відомих земноводних — іхтіостегів, виявлених у 1931 р. у верхньодевонських відкладах Гренландії. Поруч з іншими ознаками «риб'ячого» типу, у них хорда далеко проникала в череп (як у кистеперих риб), через що при живленні вони «націлювались» на здобич всім тілом, а не тільки головою, як роблять наземні хребетні.

Незалежно від Д.Уотсона до того ж висновку про водне походження земноводних прийшов і найкрупніший вітчизняний морфолог О.М.Северцов.

Проте, зазначені погляди Уотсона-Северцова утруднюють розуміння біологічних передумов формування типових рис наземних тварин у рибоподібних предків, які жили у воді. Особливо це стосується кінцівок. Можна погодитись з тим, що легені, як орган повітряного (наземного) дихання, могли бути успадковані земноводними від кистеперих риб. А для чого тварині, яка живе у воді, стало потрібним перетворити плавці у 5-палі кінцівки? Зрозуміти це, приймаючи погляди Уотсона-Северцова про водне походження земноводних, дійсно, важко.

Цей парадокс намагався розв'язати відомий американський палеонтолог *А.Ромер*(1934). Своєю цікавою гіпотезою він пояснює доцільність розвитку 5-палих кінцівок у «проземноводних», які вели ще водний спосіб життя, як і їх рибоподібні предки. На думку А. Ромера, предки земноводних жили в пересихаючих водоймах, з яких під час посухи переповзали по суші у більш повноводні водойми. На такій поведінці й базується екологічний розподіл предків наземних хребетних, з одного боку, і дводишних та кистеперих риб, з другого боку: перші під час посухи виповзали на сушу, другі — заривались у мул на дні водойм і впадали в анабіоз. Переповзання з водойми у водойму й визначило доцільність розвитку 5-палих, «наземних» кінцівок у тварин, які вели по суті водний спосіб життя. Таким чином, А.Ромер залишається на загально визнаній точці зору *проте*, що риси наземного існування у земноводних виникають і поступово вдосконалюються в процесі переповзання тварин з одних водойму інші, але, враховуючи дані Д.Уотсона, *коректує* погляди попередніх учених на *спосіб життя перших* земноводних, *стверджує*, що амфібії жили у воді.

В 50-ті роки гіпотеза А.Ромера була піддана суворій критиці з боку американського зоолога К.Гойна. Будучи спеціалістом по сучасних земноводних, прекрасно знаючи біологію амфібій світової фауни, К.Гойн вказує, що предки земноводних, мабуть,

не могли виповзати на сушу під час пересихання водойми. Таку думку він обґрунтовує тим, що сучасні земноводні при пересиханні водойм ніколи не переповзають в інші водойми, а залишаються на місці, зариваючись у мул, де зберігається певна вологість. Сучасні земноводні, які мають голу шкіру, не захищену від висихання, взагалі не тримаються тривалий час на суші. Тим більш, важко уявити, що більш-менш тривале переселення по суші могли здійснювати кистепері риби та їх нащадки — перші земноводні.

Проти теорії переповзання виступив і видатний вітчизняний академік І.І.Шмальгаузен(1964), який зазначив, що в сухому повітрі девонського періоду подібні міграції здійснюватися не могли.

Отже, проблема розвитку 5-палих кінцівок у предків земноводних, які вели ще водний спосіб життя, знову загострилася.

А, тим часом, успіхи геології поставили під сумнів саму першооснову для доказів того, що формування земноводних йшло в умовах посушливого клімату. Американський геолог П.Кринін (1951) зазначає, що клімат у девоні був вологий, і аргументує свою думку численними й цікавими фактами.

Цими даними скористався американський зоолог Р.Інгер (1957), який подав зовсім нову концепцію всієї проблеми походження наземних хребетних. За Р.Інгером, земноводні формувались все ж таки у зв'язку з переходом до наземного існування, але цей перехід відбувався в умовах вологого і теплого мусонного клімату, який сприяв рибоподібним тваринам освоєння суші. Між іншим, Р. Інгер зауважує, що і серед сучасних риб є чимала кількість амфібіотичних форм, які періодично виповзають на сушу і ведуть, таким чином, земноводний спосіб життя. А поширені вони саме в умовах вологих тропіків (басейн Амазонки) або вологого мусонного клімату (Південно-Східна Азія), де перебування на суші полегшується сильнонасиченим вологою повітрям, що гальмує швидке висихання зябр і всього тіла.

Але чому ж мало місце переповзання земноводних з одних водойм в інші, якщо клімат був вологий і, отже, не було причин для висихання водойм?

А справа в тому, що в другій половині палеозою (силурський період) на Землі відбувся так званий *каледонський* цикл горотворення, в процесі якого йшов перерозподіл суші й вод Світового океану. Поява високих гірських хребтів посилила ерозію і знесення деструктивних матеріалів у пониження рельєфу. Формування гірських систем призводило до того, що частина водних басейнів зменшувалась, міліла, посилювалось їх заростання, що супроводжувалось зменшенням вмісту кисню у воді. Крім того, відсутність на пізньодевонських материках розвиненого лісового покриву робила водний режим континентальних басейнів дуже нестійким і, навіть в умовах відносно м'якого клімату, рівень їх вод міг різко коливатися. Внаслідок всього цього, певні водойми ставали перенаселеними біотою, в них сильно загострювались антагоністичні взаємовідносини, які значно посилювали боротьбу за існування і змушували тварин шукати нові місця, зокрема освоювати наземні біотопи.

Таким чином, перехід хребетних до наземного існування стимулювався, за Р.Інгером, не пересиханням водойм, а загостренням міжвидових взаємовідносин у водних біоценозах, потребою уникнути дуже посиленої конкуренції у перенасичених гідроценозах. А наявність на суші вільних «напівводних» біотопів, придатних для освоєння рибоподібними тваринами, сприяла цьому. Отже, перші земноводні були наземними тваринами, але жили вони в дуже м'яких, «напівводних» умовах.

Концепція Р.Інгера, очевидно, найбільш близька до істини. Вона була сприйнята більшістю вчених як вітчизняних, так і зарубіжних.

Далі цю концепцію розвинув видатний палеонтолог Л.П.Татарінов. На його думку, перші земноводні не були наземними формами, як стверджує Р.Ігнер, але, в той же час, не можна їх назвати й звичайними водними тваринами, як це робили А.Ромер і Д.Уотсон. Найбільш ймовірно припустити, що давні земноводні за способом життя наближались до

сучасних амфібіотичних риб. Розвиваючись протягом багатьох мільйонів років (пізній девон — ранній карбон) у напівводному середовищі (наприклад, у прибережних болотистих рівнинах), давні земноводні вдосконалювали свої пристосування до наземного життя і дали початок першим дійсно наземним хребетним, появу яких можна датувати серединою кам'яновугільного періоду.

Не виключено, що в напівводних біотопах девону розвивався цілий «пучок» форм, перехідних між рибами і земноводними. Підтвердженням цього може служити порівняно недавня знахідка у верхньому карбоні США гесперогерпетона, ознаки якого вказують на його проміжне положення між кистеперими рибами і земноводними, але ще більш примітивного, ніж емболомери й іхтіостеги. Мабуть, ці тварини, як і лабіринтоданти, були тісно зв'язані з водою, але їх все ж таки не можна назвати справжніми водними тваринами (рис.2.2.).

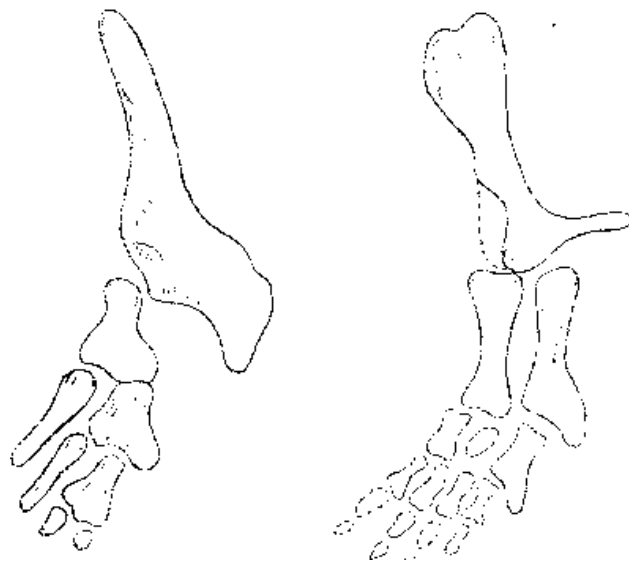


Рис. 2. 2. Скелет кінцівок кистеперої риби (а)
і гесперогерпетона (б)

Тривалість перехідного періоду при становленні наземних хребетних дозволяє зрозуміти, яким чином земноводні спромоглися виселитися на сушу. Різка зміна водного середовища на наземне поставила б перед першими

земноводними дуже важке завдання освоєння зовсім нових умов, які сильно відрізняються від попередніх за своїми фізико-хімічними властивостями. Особливе значення при цьому мають сили гравітації, дія яких у водному і наземному середовищах не однакова. У водному середовищі її інтенсивність мінімальна, питома вага тіла там близька до одиниці завдяки дії сил виштовхування (згідно закону Архімеда), внаслідок чого водні тварини практично невагомі. В наземному ж середовищі інтенсивність сил гравітації максимальна, тварини повністю відчують силу земного тяжіння, внаслідок чого відносна вага тварин на суші зростає в сотні разів. На це звернув увагу ще академік І.І.Шмальгаузен (1957), який висловив думку про те, що перші земноводні були буквально притиснені власною вагою до землі, що не дозволяло їм вільно ні житися, ні дихати, ні рухатися на суші. Таким чином, він показав, що водне і наземне середовище розділяє величезна прірва, подолання якої можливе лише при тривалому існуванні перехідних форм у «напівводному» середовищі, при м'яких кліматичних умовах, що дозволяє більш-менш довге перебування на суші навіть рибоподібним тваринам.

Л.П.Татаринов вважає, що у переселенні предків земноводних з водного в напівводне і наземне середовище важливу роль відіграв, очевидно, комплекс різних факторів. Ними могли бути і незначні за масштабами переповзання предків земноводних з одних водойм в інші, але це було можливе лише в тих форм, які вже освоїли «напівводне» середовище. Причиною виселення хребетних на сушу могла бути й нестача кисню у воді, яка сталась внаслідок обміління її заростання девонських водойм. Але цей фактор, стимулюючи розвиток органів повітряного дихання — легень, не визначив, проте, обов'язкової зміни середовища. Вирішальним фактором, на думку Л.П.Татаринова, була загострена конкурентна боротьба за Існування серед мешканців прісноводних водойм девонського періоду і наявність вільних біотопів (наприклад, прибережних псилофітових ценозів), не заселених хребетними і придатними для освоєння рибоподібними тваринами.

Спосіб життя найдавніших земноводних відрізнявся від того, який ведуть сучасні амфібії. Оскільки вони були в значній мірі водними мешканцями, то їхня їжа складалась, в основному, з риб (як і в їх предків — кистеперих риб). Поступово найдавніші земноводні все більше й більше часу починали проводити на суші й переходили, відповідно, на живлення наземними тваринами, зокрема комахами, які в кінці девона — на початку карбона вже були досить поширені. Саме в цей час і відбувалось перетворення плавців кистеперих риб у 5-палі кінцівки, які дозволяли тваринам долати зрослу в наземному середовищі силу тяжіння і пересуватися по суші в пошуках їжі.

2.1.Різнострамованість еволюції земноводних

Засвоївши найбільш важке питання про біологічні передумови виходу хребетних на сушу і появу нового класу — земноводних, можна приступити до з'ясування наступного питання про особливості філогенії амфібій.

Цей процес виглядає, приблизно, так. В кінці девона від перших земноводних іхтіостегів — відокремились дві гілки, які привели до утворення відповідних підкласів: тонкохребцевих та дугохребцевих стегоцефалів.

Наступний - кам'яновугільний період характеризувався широкою адаптивною радіацією палеозойських амфібій. Адже, крім них на суші тоді не було інших хребетних, не було конкурентів і хижаків, а в той же час кормів було достатньо, і земноводні почали швидко займати вільні екологічні ніші в напівводних біотопах.

У зазначених двох підкласах зразу ж виділились різноманітні ряди (за сучасними даними, їх нараховується не менше 9), які панували на суші протягом всього кам'яновугільного і, частково, пермського періодів. Опис окремих представників з цих рядів студент знайде у рекомендованій літературі.

У кінці пермського періоду палеозою вимирає більшість лабіринтодонтів і лише деякі з них зберігаються до середини тріасового періоду мезозойської ери (стереоспондильні амфібії).

Причина такого відносно швидкого вимирання земноводних криється в біотичних факторах. У середині карбону від одного з рядів лабіринтодонтів — антракозаврів — відокремились і перші примітивні плазуни, так звані сеймуріаморфи, які еволюціонували по шляху набуття все більшої наземності й рухливості. Вони заселили ті самі біотопи, що й земноводні. Але, будучи більш рухливими й більш пристосованими до наземного існування, маючи більш складну поведінку, плазуни виявились більш конкурентноспроможними і поступово витиснули земноводних з їх місцеперебувань.

Збереглись лише деякі земноводні, які вели переважно водний спосіб життя і, тим самим, уникали конкуренції з переважно наземними плазунами. Саме ці нечисленні групи земноводних і дали початок трьом рядам сучасних земноводних. На жаль, безпосередніх предків сучасних амфібій ми не знаємо: бракує речових доказів через те, що рештки земноводних досить погано зберігаються у викопних відкладах.

Представники сучасних рядів починають зустрічати тільки у відкладах юрського періоду мезозойської ери. Можна лише припускати, на підставі порівняльно-анатомічних досліджень, що безхвості земноводні пішли, мабуть, від примітивних рахітомових лабіринтодонтів. Ряд хвостатих земноводних, представники якого починають зустрічатися у відкладах крейдяного періоду, очевидно, пішов від палеозойських (пермських) мікрозаврів з підкласу лепоспондильних стегоцефалів, хоча і не знайдені поки що проміжні форми між ними. Ймовірно, що якісь мікрозаври дали початок і ряду безногих амфібій, які ніколи не були численними.

Аналізуючи питання про різноспрямованість філогенії амфібій, слід звернути увагу також на те, що в кінці мезозою на початку кайнозою спостерігався другий пік інтенсивності видоутворення, що привело до освоєння земноводними різноманітних місць перебування і становлення сучасних видів.

2.2. Походження і еволюція плазунів

Різноманітні гіпотези з цього питання викладені у спеціальній науковій літературі, але у студентів не завжди є можливість її дістати й використати, і самим розібратися в розбіжностях та, часом, протиріччях окремих думок. Найбільш повно висвітлює це питання академік Л.Ш.Давіташвілі (1969). Крім того, окремі статті й замітки трапляються у періодичній пресі.

Вважаємо за потрібне навести список деяких літературних джерел по питанню причин вимирання плазунів, які студенти змогли б дістати в бібліотеці й використати їх, як суттєвий додаток до підручників.

Умови існування в кінці палеозою і причини швидкого розвитку плазунів та їх панівного положення в мезозої

В кінці палеозою (кінець карбону — перм) відбувалось інтенсивне горотворення (так званий герцинський цикл), що супроводжувалось дальшим розчленуванням рельєфу Землі, посиленням зональних контрастів у зв'язку з похолоданням у високих широтах, зменшенням площ вологих районів і збільшенням посушливих територій. Ці докорінні фізико-географічні зміни і пов'язані з ними зміни життєвих умов не могли не відбитися на розвиткові тварин.

Земноводні, які в девонському і кам'яновугільному періодах були господарями суші, опинилися в кінці карбону в дуже ускладненому становищі. Над ними нависла загроза загибелі, яку несли з собою жарке сонце і пересихання боліт. Це поставило перед земноводними гостру життєву дилему. Спасіння могло бути лише тоді, якщо яйця, які ці тварини звичайно відкладають у воду, вкрились би захисною від висушування оболонкою.

Середовище завжди здійснювало потужний вплив на еволюцію, але рушійною силою останньої був і є природний добір. Саме він сприяв збереженню тих індивідів, які з покоління в покоління відкладали яйця з більш щільною оболонкою, для розвитку яких було вже не потрібне водне середовище. Поступово всередині яйця розвивалась система оболонок (амніон, сероза, алантоїс), які відокремлювали

зародок в амніотичній порожнині, заповненій амніотичною рідиною, і забезпечували його нормальний розвиток навіть у сухому наземному середовищі. Знаходячись у своєрідному «мікробасейні», нижній зародок переживає всі небезпечні стадії свого розвитку, існуючи в середовищі, близькому до того, де жили його далекі предки. Докладніші відомості про таке амніотичне яйце студенти повинні взяти з курсу гістології з основами ембріології.

Одним з факторів, що сприяли формуванню амніотичного яйця, могло бути й зростання числа хижаків в озерах і болотах, які поїдали ікру і беззахисних личинок.

Одночасно з утворенням амніотичного яйця, ці тварини виробляли в себе також особливу форму розмноження — внутрішнє запліднення.

Все це разом забезпечило високий ступінь успішності розмноження і стало вирішальною ланкою в ланцюгу безперервного вдосконалення біологічної організації тварин, а врешті поклато початок новому прогресу в еволюції хребетних — виникненню трьох нових класів з групи амніот (плазунів, птахів, ссавців).

Поряд з амніотичним яйцем і внутрішнім заплідненням з' плазунів розвивався й ряд анатомічних рис, відмінних від земноводних. Відокремився шийний відділ хребта з багатьох рухомо з'єднаних між собою хребців, що дало можливість вільно рухати головою. Це дуже важливий ароморфоз, адже в новому середовищі, яке плазуни почали завойовувати, вони musiли бути рухливими, швидко орієнтуватися в просторі і реагувати на зовнішні події. Особливо це важливо для розшукування і добування їжі. Серйозних змін зазнали кінцівки плазунів. Якщо у земноводних вони розміщуються по боках тіла, то у плазунів вони побудовані так, що дозволяють підняти тіло над землею і забезпечити можливість швидкого руху. Вдосконалювалися мускулатура, дихання, кровообіг.

Слід відмітити, перш за все, еволюцію жувальної мускулатури. Вона супроводжувалась відповідною перебудовою первинно суцільного (стегального) черепа, характерного для давніх земноводних — стегоцефалів. У черепі

утворились особливі вирізки — вискові ями, внаслідок чого звільнилось місце для жувальних м'язів. А збільшення маси жувальної мускулатури, разом з іншими перетвореннями, дозволило розширити спектр кормів, особливо рослинних. Легені набули складної губчастої будови, що суттєво збільшило загальну дихальну поверхню і, відповідно, інтенсивність дихання. Завдяки цьому потреба організму плазунів у кисні цілком забезпечується тільки легневим диханням. До речі, поява замкненої, але рухомої грудної клітки забезпечила не тільки посилення опорної функції кінцівок, але й більш активну вентиляцію легень і також сприяла інтенсифікації дихання.

Поява неповної перегородки в шлуночку серця і самостійне відходження від різних його частин трьох артеріальних стовбурів сприяло досить повному розподілу потоків артеріальної і венозної крові, забезпечивши цим самим кращу енергетику організму.

Важливе значення в еволюції наземних хребетних мало перетворення видільної системи. На зміну фільтруючому типу нирки земноводних (мезонефросу) утворилась метанефрична нирка, видільні каналці якої зовсім втратили зв'язок з порожниною тіла. Метанефрос — нирка секреторного типу, для якої характерне зворотнє всмоктування води з первинної сечі у кров. А це призвело до того, що в процесі виділення продуктів дисиміляції організм втрачає менше води, що дуже важливо для мешканців суші.

Весь комплекс зазначених особливостей, які забезпечують більш економний водний баланс плазунів, лежить в основі остаточного відриву вищих наземних хребетних від водного середовища і широкого заселення ними різноманітних біотопів суші.

Суттєвих змін зазнала центральна нервова система. Вона характеризується зростанням відносних розмірів головного мозку і прогресивним розвитком півкуль переднього мозку, що забезпечило більш складну, порівняно з земноводними, популяційну організацію і поведінку плазунів.

Сукупність всіх прогресивних рис (ароморфозів) обумовила загальне підвищення енергії життєдіяльності плазунів і появу

серед них великої різноманітності життєвих форм, які відбивають пристосування тварин до різних умов існування.

Так поступово, з накопиченням ароморфозів, від примітивних емболомерних лабіринтодонтів — антракозаврів — відокремились і розвинулись тварини, які характеризувались вже більшою наземністю. В еволюції тваринного світу відбувся черговий великий стрибок уперед: від більш низько організованих земноводних виник більш високо організований клас первинноназемних хребетних — клас плазунів. Це сталось, мабуть, в середньому карбоні (приблизно 320 млн. років тому). А вже в кінці пермського періоду — на початку тріасу склалась різноманітна фауна плазунів, яка включала 13-15 рядів.

Плазуни витиснули з життєвої арени більшість земноводних і не тільки заселили найрізноманітніші місця на суші, але й вторинно повернулись у воду і опанували навіть повітряне середовище. Протягом всієї мезозойської ери — понад 160 млн. років — вони займали панівне положення в усіх наземних і багатьох водних біотопах. Тому мезозойську еру цілком справедливо називають «віком плазунів». Історія еволюції не знає іншої групи тварин, яка б так швидко досягла такої фантастичної різноманітності, як плазуни. Така широка адаптивна радіація і розквіт плазуніву мезозойській ері були забезпечені тими ароморфозами, які згадувались вище.

Але мезозой називають ще і «віком великого вимирання», бо саме в кінці цієї середньої ери Землі після епохи бурхливого розквіту зникає більшість могутніх володарів суші того часу. Це становить одну з найбільших загадок у палеонтології. Дійсно, як могло статися, що, проіснувавши на Землі 160 млн. років, будучи єдиними і повновласними господарями суші, раптом (у геологічному розумінні) вимирає понад 250 видів — трав'яних і хижих, наземних і морських, вагою до 50 тонн і розміром не більше кішки?

Причини вимирання плазунів

Це питання має виняткову важливість. Адже, від його успішного розв'язання залежить і дальший розвиток еволюційного вчення, яке становить теоретичну основу всієї

біологічної науки, і висвітлення деяких складних питань історичної геології. Без чіткого уявлення про причини вимирання видів важко зрозуміти дію факторів видоутворення і еволюції. А знання цих факторів, умов і закономірностей вимирання необхідне для повноцінного використання палеобіологічного методу в геохронології, у вивченні геологічної будови земної кори.

Проте, зазначене питання дуже складне і ще далеке від остаточного вирішення. До того ж, драматична доля мезозойських плазунів виявилась не єдиною подією в історії Землі. Сьогодні наука має відомості й про інші подібні катастрофи. Встановлені факти масових вимирань організмів, які відбувались 204, 245, 360, 420 млн. років тому. Причому, найсильнішим було третє вимирання, коли зникло 96% всіх видів.

Чим же були викликані подібні події?

Існує безліч поглядів на причини вимирання організмів, у тому числі й мезозойських плазунів. Всі їх можна згрупувати в 3 основні категорії.

Одні гіпотези виходять з положення про послідовне вичерпання життєвого потенціалу і зв'язаний з цим процес згасання філогенетичних гілок, або ж базуються на тезисі про втрату мінливості, «пластичності» в еволюції, що, в свою чергу, зв'язано з надмірною спеціалізацією, яка знижує темпи і обмежує масштаби еволюційних змін. Це так звані гіпотези «внутрішніх» причин вимирання.

Другу групу створюють гіпотези і теорії «монодинамічних», або «ударних» факторів вимирання. Вся література з цього питання підтримує ідею катастрофічної раптовості одночасного поголовного винищення динозаврів, іхтіозаврів, плезіозаврів та інших мезозойських плазунів.

Третя група поглядів на причини вимирання організмів побудована на дарвіністській ідеї розвитку і вимирання органічних форм внаслідок природного добору.

Оскільки ще немає єдиної теорії, яка б пояснювала вимирання організмів, то доцільно хоча б коротко

охарактеризувати кожен із згаданих груп гіпотез і критично їх проаналізувати.

Гіпотези «внутрішніх» причин вимирання

Дуже широке поширення серед біологів мали й мають гіпотези, що виходять з уявлення про «старіння» і «смерть» видів.

Італійський палеонтолог Дж.Броккі (1814) відкидав ідею повного знищення всіх живих істот будь-якими катастрофами. На його думку, роди і види мають граничні строки життя. Подібно до того, як поодинокий організм зношується, старіє і невминуче вмирає, так і роди та види проходять відповідні стадії і нарешті вмирають.

Американський палеонтолог Ч.Бічер (1898) вважав, що деякі морфологічні особливості тварин вказують на їхнє старіння (наприклад, розвиток шипів на тілі вказує на спад життєвості; з віком вони стають все більш і більш химерними).

Про «філогенетичну старість» говорили також Б.Сміт (1906), Дж.Дзунші (1933), К.Бойрлен (1933) та інші.

Ідею Броккі відхилив у свій час Ч.Дарвін. Здавалось би, що після перемоги еволюційного вчення ця ідея повинна втратити будь-який смисл. Проте, вона живе і зараз. Однією з різновидностей сучасного броккізму є теорія німецького дослідника Г.Кайзера (1955-1964). В цілому, вона базується на антидарвіністській концепції старіння і смерті філогенетичних гілок. Але деякі положення теорії Кайзера є раціональними і заслуговують на увагу біологів-еволюціоністів. Зокрема, справжньою причиною вимирання великих плазунів — динозаврів, на думку Кайзера, була децентралізація нервової системи та інших, корелятивно зв'язаних з нею, органів, що стало наслідком надмірного видовження тіла і відносного зменшення головного мозку. Керування діяльністю різних внутрішніх органів маленьким і значно віддаленим від них головним мозком ставало неможливим. Із збільшенням розмірів тіла зростала також дисгармонія співвідносин між окремими органами.

Ці погляди Кайзера близькі до теорії В.О.Ковалевського (1873) про інадаптивну еволюцію, суть якої полягає в тому, що

інадаптивні ознаки певний час можуть забезпечувати існування тварин, але з появою організмів з досконалішими органами інадаптивні форми витісняються. Отже, праці Кайзера можуть допомогти у пошуках наукового вирішення питання про причини вимирання органічних форм взагалі і плазунів зокрема.

Але, все ж таки, всі «броккістські» теорії, різноманітні варіанти концепції старіння й смерті філогенетичних ліній є суто ідеалістичними. Вони не можуть пояснити, якими саме процесами всередині організмів могло бути викликано «старіння» філогенетичних гілок без впливу зовнішніх факторів. Адже, чимало тварин та інших організмів існує на Землі з дуже давніх часів без ознак ослаблення їх життєдіяльності. І якщо деякі з них зараз є реліктами, то це залежить від певних умов їхнього історичного розвитку, а не від того, що нібито вичерпались їх життєві сили.

Гіпотези «монодинамічних», або «ударних» факторів вимирання

Гіпотези другої групи базуються на уявленні, що вимирання організмів є результатом дії одного чи багатьох швидко, навіть раптово, діючих факторів.

1.«Тектонічні» гіпотези.

Автори цих гіпотез бачать причину вимирання тварин у змінах в розподілі суші і моря, в конфігурації материків і океанів.

Одну з таких гіпотез запропонував Б.Л.Личков (1945). На його думку, в історії Землі було кілька тектонічних революцій, кожна з яких створювала новий рельєф земної поверхні, а це, в свою чергу, вело до змін рослинності і тваринного населення. Одна така тектонічна революція була в кінці крейдяного періоду і стала причиною масового вимирання плазунів.

На зв'язок вимирання тварин з певними орогенетичними періодами вказували також П.Ескола (1956), М.Вашидчек (1959) та інші.

Однак, жодна з цих тектонічних гіпотез не може пояснити вимирання відразу і всюди великої кількості видів плазунів.

Подібні причини могли викликати вимирання якихось видів лише на певних обмежених ділянках.

2.«Газові» гіпотези.

Деякі вчені шукають причини вимирання організмів у змінах кількісного співвідношення газів у земній атмосфері.

А.П.Павлов (1924) відмічав, що в періоди тектонічних рухів земної кори (в тому числі, і в кінці мезозою) посилювалась вулканічна діяльність. В результаті могло відбуватись масове отруєння тварин продуктами вулканічних вивержень.

Д.М.Соболев (1928) вважає, що причиною вимирання тварин міг статися «газовий голод». З посиленням вулканічної діяльності збільшувалась кількість вуглекислого газу в атмосфері, що порушувало нормальний газообмін у наземних та водних тварин і створювало для них газову кризу.

А.Шатц (1957), продовжуючи цю думку, стверджує, що зростання вулканічної діяльності в кінці мезозою і збільшення, внаслідок цього, кількості вуглекислоти в атмосфері, могли викликати бурхливий розвиток зелених рослин, які вбирали підвищений запас вуглекислоти і почали виділяти відповідну кількість кисню. Саме зросла кількість кисню, на думку Шатца, могла мати шкідливий фізіологічний вплив, вибірково діючи на деякі групи плазунів, наприклад динозаврів.

Між іншим, вимирання динозаврів у крейдяному періоді дійсно співпадає з експансією в цей час покритонасінних рослин.

Але, і «газові» гіпотези не можуть пояснити вимирання всіх або більшості груп мезозойських плазунів. До того ж, вони не враховують, що в кінці мезозою появились дві групи теплокровних тварин — птахи і ссавці, які посилено споживали кисень і, таким чином, перешкоджали його надмірному накопиченню в атмосфері.

3.«Кліматичні» гіпотези.

Ряд учених (Сушкін, 1922; Яковлев, 1922; та ін.) вбачають основною причиною вимирання плазунів зміну клімату в кінці мезозойської ери, що створювало несприятливі умови існування для цих тварин.

Досить детально це питання розглянув А.Аудова (1929), який підкреслює, що зниження температури на межі між мезозоєм і кайнозоєм мало негативний вплив, перш за все, на процеси розмноження таких теплолюбних тварин, як плазуни. Це й призвело до їх вимирання.

Про вимирання пойкилотермних плазунів, викликане загальним похолоданням у кінці крейди — на початку палеоцену, вказують також бельгійський палеонтолог Е.Казьє (1960), Г.Бінге (1964) та інші.

Цікаві міркування з цього приводу наводить відомий вітчизняний вчений М.І.Будико (1967, 1968). Він також вважає, що важливою причиною вимирання плазунів було похолодання, і стверджує, що це було наслідком посиленої в кінці мезозою вулканічної діяльності. Вулканічний пил, потрапляючи в атмосферу, затримував сонячну радіацію і, тим самим, знижував середню температуру повітря.

Але і «кліматичні» гіпотези, при всій своїй привабливості, не можуть пояснити повсюдне вимирання плазунів у кінці мезозойської ери. Адже, клімат Землі не змінювався раптово і всюди однаково. В більшості випадків тварини при погіршенні кліматичних умов можуть мігрувати в інші місця. А якщо такі міграції за якихось причин не могли бути здійснені, то тоді можливе було вимирання, але, по-перше, воно повинно було носити місцевий, локальний характер, а по-друге, стосуватись лише деяких окремих видів, а не всієї такої широко поширеної групи тварин, як плазуни.

4.«Радіоактивні» гіпотези.

Деякі вчені висловлюють думку про те, що причиною вимирання мезозойських плазунів могла бути підвищена радіоактивність внаслідок інтенсивного вулканізму в той час. На думку Ф.М.Дисси з співавторами (1960), під час орогенезу радіоактивні елементи, які містяться у продуктах вулканічних вивержень, забруднювали атмосферу і гідросферу і визначали, тим самим, вимирання різних груп організмів.

Безумовно, такий фактор, як радіація, не можна скидати з рахунку при пошуках причин вимирання плазунів. Але, слід підкреслити, що автори «радіоактивних» гіпотез не

замислювались над причинами і умовами вибіркового вимирання тих чи інших груп тварин. Справді, чому такий сильно діючий фактор, як підвищена радіація, згубив динозаврів, але пощадив крокодилів, ящірок, змії та черепах, які дожили до наших днів? Аналогічну картину ми бачимо і в інших класах тварин: у той же період зникли зубасті птахи, а вижили беззубі; зникли амоніти, але збереглися інші представники головоногих молюсків тощо.

Отже, і «радіоактивні» гіпотези не можуть вважатися доскональними, а можуть бути лише додатковими, другорядними.

5. «Припливно-відпливна» гіпотеза.

Оригінальна теорія вимирання плазунів була висунута німецьким ученим М.Вільфартом (1938, 1949). Він припустив, що всі динозаври жили в припливно-відпливній зоні давніх морів. А оскільки в мезозої, зокрема протягом всього крейдяного періоду, Місяць, на думку Вільфарта, знаходився ближче до Землі, ніж зараз, то й припливи і відпливи були більшими, ніж в сучасних морях і океанах. Внаслідок цього, припливні хвилі повинні були затопляти величезні площі прибережних територій. Ось до життя в цій незвичайній зоні й пристосувались нібито динозаври, які були, таким чином, типовими амфібіотичними тваринами. Коли ж Місяць віддалився від Землі і почався альпійський цикл горотворення, припливи етили меншими, припливно-відпливна зона різко зменшилась, що й стало причиною вимирання динозаврів.

Проте, зараз стає зрозумілою безпідставність поглядів Вільфарта, оскільки астрономами доведено, що в мезозої не було таких великих припливів і, отже, не було широкої припливно-відпливної зони. Гіпотезі Вільфарта протирічить також анатомія скелетів багатьох динозаврів (стегозавр, цератопс та інші), яка свідчить про їх наземне, а не амфібіотичне існування. Отже, ця гіпотеза може бути застосована лише для тих форм плазунів, які жили біля самого берега моря.

6.«Світлові» гіпотези.

Американський вчений Г.Маршалл (1928) висунув гіпотезу, згідно якої вимирання плазунів у значній мірі залежало від

нестачі ультрафіолетової радіації. Різке посилення вулканічної діяльності в мезозої призвело до викиду в атмосферу великої кількості пилу, який затримував ультрафіолетові промені, від чого почали страждати тварини. Серед них поширювались такі захворювання, як рахіт. Рослини ж, значно менш чутливі до ультрафіолету, не гинули.

Думку Маршалла підтримав і розвинув Ю. Вільзер (1931), підкресливши, що зміни в короткохвильовій сонячній радіації — не єдиний, але виключно важливий, провідний фактор еволюції і вимирання, який діє однаково як на наземних, так і на водних тварин.

Ще один варіант «світлової» гіпотези подав А. Кларк (1953), який намагається пояснити загибель плазунів і швидке заміщення їх ссавцями: всі плазуни світлолюбиві тварини, вони є типовими фотофілами, в той час, як ссавці, зокрема крупні нічні, є незалежними від сонячного світла, а тому зміни у кількості та характері сонячної радіації цілком могли стати головним фактором зникнення плазунів, що, в свою чергу, привело до панування ссавців. При цьому Кларк посилається на дані геології про збільшення пилу в атмосфері внаслідок посилення вулканічної діяльності та розширення площі суші, що, зрештою, різко зменшило освітленість поверхні Землі.

Аналогічні погляди ми знаходимо у В. І. Красовського та І. С. Шкловського (1957), які також вважають, що «велике вимирання» плазунів у кінці крейдяного періоду було обумовлене катастрофічним підвищенням рівня інтенсивності космічних променів.

Цікаві думки висловив Е. Штехов (1954), який припускає, що вимирання плазунів сталося не тільки від сильної сонячної радіації, але й від раптових стрибків температури протягом доби і в різні сезони, що було обумовлене, мабуть, розривом суцільного хмарного покриву. Саме в цьому Штехов бачить основну причину вимирання пойкилотермних плазунів (і, до речі, світлочутливих амонітів з головоногих моллюсків). Таких стрибків температури і надзвичайно сильної сонячної радіації могли уникнути, на думку Штехова, лише дрібні форми, які ховалися в певні тріщини й інші заглибини в фунті. Але

динозаврам сховатися не було де, і вони гинули від сильної полуденної радіації та нічного й сезонного холоду.

7. «Космічні» гіпотези.

МЛаубенфелс (1956) висунув цікаву «метеоритну» гіпотезу. Суть її полягає в тому, що короткочасний сильний жар знищив не тільки мешканців суші, але й тих динозаврів, які жили у воді, але дихали повітрям. Таке швидке й сильне підвищення температури могло статись внаслідок удару об Землю великого метеорита. При цій катастрофі збереглись лише деякі дрібні плазуни (наприклад, ящірки, змії), які могли сховатись у тріщинах і щілинах землі, дуплах дерев тощо.

Але ця гіпотеза викликає ряд зауважень і заперечень, ставлячи певні питання. Дійсно, чому від сильного жару не загинули птахи і ссавці, які в кінці мезозою були вже досить поширені? Чому вижили членистоногі, наземні молюски й інші наземні тварини? Чому ці удари метеоритів були тільки на суші, хоча вона займає меншу частину земної поверхні, а мешканців океану, в тому числі мілководних організмів, це лихо не торкнулось? Чому не згоріла вся рослинність на суші?

Найбільшої популярності за останні десятиріччя ХХ ст. набула гіпотеза про зв'язок масових вимирань з падінням на Землю астероїдів діаметром близько 10 км. Лауреат Нобелівської премії, американський фізик Л.Альварес (1980), досліджуючи в Італії осадові породи віком 65 млн. років, виявив у 1979 р. дивну аномалію: концентрація в них іридію та деяких інших металів платинової групи майже в 30 разів вища від звичайної. Ще вища — в 160 разів! — виявилась концентрація цих елементів в аналогічних шарах землі на території Данії. Пізніше іридієві аномалії були зареєстровані в 30 пунктах земної кулі — в Іспанії, Новій Зеландії, Китаї, США, в Середній Азії тощо. Внаслідок цього Альварес висловив припущення, що виявлена аномалія має глобальний характер і є результатом зіткнення Землі з великим астероїдом.

Справа в тому, що в земних породах іридій мало поширений. У великій кількості він міститься лише в метеоритах і тому може бути своєрідним геохімічним

індикатором присутності в земних надрах позапланетної речовини.

Мабуть, при зіткненні астероїда з Землею відбувся вибух і астероїд перетворився у пилову хмару, яка розсіялась в атмосфері. Осідання цього пилу й привело до рівномірного розподілу надлишкового іридію по всій Землі. На думку Альвареса, запилення атмосфери після падіння астероїда було настільки сильним, що фотосинтез рослин на деякий час повністю припинився. Це призвело до загибелі рослин, а згодом і тварин, спочатку — рослинної, а потім — і хижих.

Деякі інші вчені вважають, що сильне запилення атмосфери стало перепорою для нормального потоку на Землю сонячного випромінювання, а це привело до різкого похолодання і на Землі наступив короткочасний льодовиковий період, який і погубив пойкилотермних плазунів.

В останній час публікуються нові дані про періодичність найбільш масових вимирань організмів. Одними з перших таку думку висловили американські вчені А.Фішер і М.Артур (1977). Вони констатують, що масові вимирання відбуваються через кожні 32 млн. років. Пізніше американські палеонтологи Д.Рауп і Дж.Сепкоський (1982) встановили, що за останні 250 млн. років масові вимирання відбувались з періодичністю через кожні 26 млн. років. Всього за цей період виділяється 12 піків вимирання. Ці вчені навіть прогнозують наступне найближче вимирання, яке має статися через 14-15 млн. років.

Така чітка періодичність свідчить про її астрономічну природу. Цікаві думки з цього приводу висловили американські й англійські астрономи Д.Уайтмор, Р.Меллер, А.Джексон та ін. Вони припускають, що періодичні масові вимирання тварин і рослин на Землі можуть обумовлюватися зіркою Немезидою, яка обертається навколо Сонця по довгій еліптичній орбіті, то віддаляючись від Сонця на 20 трильйонів кілометрів, то наближаючись до нього на 5 трильйонів кілометрів. Це наближення настає якраз через кожні 26 млн. років. При цьому Немезида проходить крізь так звану Оортову кометну хмару, що веде до бомбардування планет Сонячної системи астероїдами з цієї хмари. Кожний раз Немезида «вибиває» від

10 до 100 астероїдів, частина яких падає на Землю. А наслідком цього є вимирання організмів, інтенсивність яких зв'язана з тією чи іншою інтенсивністю бомбардування.

«Космічна» гіпотеза О. Шиндевольфа — особлива і своєрідна. О. Шиндевольф — один з найкрупніших палеонтологів-теоретиків сучасності, який в цілому ряді своїх праць (починаючи з 1953 р.) розвиває теорію «космічних» факторів вимирання тварин. Він говорить, що космічні фактори могли діяти на всю земну кулю, знищуючи одні форми і викликаючи в інших хромосомні мутації, які згодом приводили до утворення нових таксонів. Шиндевольф має на увазі не тільки пряму дію космічних променів, але й посилення утворення в земній корі під їх дією радіоактивних ізотопів, які проникали в тіла організмів і відповідним чином мали мутагенний вплив на речовину спадковості, що міститься в хромосомах.

Шиндевольф категорично стверджує, що ідея дії іонізуючої радіації дає найбільш вірогідне пояснення вимирання тварин.

Далі він зауважує, що шкідливі, летальні мутації накопичуються найбільше у тих тварин, які дуже пізно приступають до розмноження, тобто у крупних форм, а саме такими й були динозаври та інші плазуни мезозойської ери. Ці гігантські тварини вимирали в першу чергу.

Ми розглянули численні, але далеко не всі гіпотези про причини вимирання плазунів.

Оцінюючи в цілому «ударні», «монодинамічні» гіпотези, слід підкреслити, що вони, часом дуже привабливі, проте виключно однобічні, бо надають перевагу лише якомусь одному катастрофічному фактору.

Тому вони справедливо викликають чимало питань. Дійсно, чому зникли птерозаври, плезіозаври, мозазаври, динозаври, але продовжували існувати такі групи плазунів, як крокодили, змії, ящірки і черепахи? Чому зникли амоніти, але залишились інші головоногі молюски, до речі, більш високо організовані? Чому вимирання багатьох пойкилотермних тварин мало такий вибіркового характер: вимирали одні групи, зате швидко розвивались і поширювались інші? І чому кожний раз група,

що вижила, була більш високо організована, ніж та, яка вимерла?

Всі зазначені вище теорії й гіпотези не можуть дати вичерпну і доказову відповідь на ці питання. Кожна з гіпотез може пояснити чисто локальне зникнення популяцій окремих видів, а не екстермінацію таксонів вищих порядків.

Крім того, пізніше вчені абсолютно точно довели, що загального одночасного процесу вимирання мезозойських тварин на межі крейди і кайнозою не було, що цей процес був тривалий і досить складний. Процеси вимирання окремих видів почались за сотні тисяч або навіть мільйони років до передбачуваних катастроф.

Зрозуміло, що потрібно шукати інші причини вимирання плазунів.

Проте, наведені вище гіпотези не можна зовсім відкидати: кожна з них містить такі елементи, які заслуговують на увагу при створенні загальної теорії вимирання організмів.

Дарвіністські концепції проблеми вимирання організмів

Ч. Дарвін приділяв велику увагу явищам вимирання організмів. У своїх працях, перш за все у «Походженні видів» (1859), він подав узагальнене, матеріалістичне вирішення цієї проблеми. Він переконливо довів, що процес вимирання одних форм нерозривно пов'язаний з розвитком, шляхом природного добору, інших форм. Дарвін показав, що основна причина вимирання широко поширених видів полягає в їх складних взаємовідношеннях з іншими видами. При цьому процес вимирання не буває катастрофічно раптовим. Остаточному вимиранню будь-якого виду передують скорочення його ареалу і зменшення чисельності окремих популяцій.

Таким чином, Ч. Дарвін вперше наголосив на тому, що вирішальну роль у вимиранні тварин відіграють біоценотичні фактори.

Отже, еволюція життя на Землі проявляється в постійному формуванні нових і вимиранні старих видів. Однак, вона здійснюється нерівномірно. В історії Землі виділяються періоди, коли докорінно змінюється весь органічний світ, повністю перебудовуються біоценози.

Одним з таких етапів був перехід від мезозою до кайнозою, який почався приблизно 65 млн. років тому і характеризувався вимиранням плазунів і широкою експансією нових класів — птахів і ссавців. Процес заміни мезозойської біоти на кайнозойську був тривалим і багатоетапним. Протягом крейди з'являлися все нові й нові групи тварин на зміну іншим, але темп вимирання динозаврів різко прискорився в кінці цього періоду.

Але, як вірно зауважує академік П.П.Татаринів (1985), немає рації пояснювати це раптовою спустошувальною дією глобальних катастроф.

Такі катастрофи не повинні були мати ту вибірковість, про яку вже говорилося при розгляді абіотичних факторів вимирання. А локальні катастрофи на обмежених територіях не могли дати настільки глибокі перетворення біоти всієї планети, які характерні для кінця мезозою. Адже, в кінці мезозойської ери вимирання охопило не тільки плазунів (до речі, самих різних — динозаврів, птерозаврів, іхтіозаврів, плезіозаврів, мозазаврів та ін.). Вимерли також амоніти і белемніти з головоногих молюсків, пахіодонти — з червононогих, іноцерами, велика група квіткових рослин тощо. В той же час поступово збільшувалось розмаїття й чисельність птахів і ссавців, що вело до формування нових біоценозів, утворення нових біоценотичних зв'язків.

Птахи і ссавці, будучи більш високо організованими хребетними, ніж плазуни, могли успішно конкурувати з екологічно близькими до них формами рептилій.

Літаючі птахи могли бути конкурентами і ворогами літаючих ящерів — птерозаврів, які не витримували суперництва з своїми більш прогресивними супротивниками через менш досконалу конструкцію крил. Нерозчленованість крил і відсутність твердих опор на всій площі літальних перетинок у птерозаврів обмежувало маневреність цих плазунів. Крім того, травма, пошкодження в будь-якій точці створювало небезпеку для всього крила в цілому.

Водоплавні птахи являли собою велику загрозу для водних плазунів, зокрема плезіозаврів, мозазаврів. Порівняльно-

анатомічні дослідження показати переваги головного мозку крейдяних птахів, зокрема гесперорнісів, перед мозком мозазаврів. А це, безумовно, повинно було мати велике, навіть вирішальне значення в їхній боротьбі за існування в одних і тих же біотопах — крейдяних морях.

Наземним плазунам загрожували гігантські бігаючі, «вторинноназемні» птахи — діатрими, які були широко поширені на початку кайнозою і, можливо, існували вже у крейді.

Таким чином, прогресивний розвиток птахів, зокрема значне вдосконалення центральної нервової системи і поведінки, забезпечувало їм перемогу над плазунами всюди, де представники цих двох класів починали сумісно існувати.

На хід еволюції плазунів впливало й збільшення на кінець крейди різноманітності ссавців, підвищення їх активності, вдосконалення локомоції і травного апарату, виникнення у них гомотермності і живородіння. Особливе значення мало вдосконалення головного мозку ссавців і ускладнення популяційної поведінки. Вони швидше і ефективніше пристосовувались до життя в мінливих ландшафтах, скоріше опановували нові місця перебування, інтенсивніше використовували нові корми.

Навіть дрібні ссавці становили небезпеку для плазунів, в тому числі й для велетнів-динозаврів. Відомо, що сучасні дрібні звірки (наприклад, мишовидні гризуни) здатні часом надзвичайно сильно підвищувати чисельність своїх популяцій, і тоді вони спричиняють значне лихо природі, знищуючи майже всю рослинність на великих площах. Мабуть, подібні «спалахи» масового розмноження ссавців могли мати місце і в кінці мезозойської ери, внаслідок чого плазуни-фітофаги залишались без корму.

Дрібні наземні й підземні ссавці могли також поїдати яйця і молодь динозаврів, тим більш, що вища нервова система плазунів була занадто примітивною для ефективного захисту яєць і молоді від цих ворогів. Великі, незграбні динозаври навряд чи були здатні переслідувати швидко рухливих і поворотких невеличких ссавців.

Отже, немає сумніву в тому, що прогресивний розвиток ссавців, їх оофагія і знищення ними молоді плазунів були, ш рівні з птахами, ще одними значними факторами вимирання рептилій.

Поступово могла виявитися відносна недосконалість самих динозаврів в умовах, що змінились. В кінці крейдового періоду на Землі почався новий цикл горотворення — альпійський, який викликав зростання загальної посушливості клімату, далі збільшення сезонних контрастів температур тощо. Разом з тим, йшла відповідна зміна рослинності: саговники і хвойні уступили місце покритонасінним, плоди і насіння яких мають більш високу кормову цінність. Все це не могло не відбитися на успіхові існування всіх тварин, в першу чергу таких односторонньо спеціалізованих, якими були мезозойські плазуни. Навіть гігантизм деяких динозаврів міг мати серйозні негативні наслідки, обмежуючи швидкість реакцій, оскільки координація відчуттів, які надходять з різних частин тіла, потребує певного часу. Та і сам головний мозок, мізерно малий відносно розмірів тіла динозаврів, не міг обслуговувати функції величезного тіла цих тварин.

Цілком можливо, що вимирання мезозойських плазунів у деякій мірі могло залежати від еволюції більш нових форм плазунів. Г. Віланд (1925) давно висловив думку, що мезозойські змії і варани могли поїдати молодь і яйця динозаврів.

Проте, найважливішим було те, що внаслідок всіх цих змін вся біота, в якій жили динозаври, поступово ставала іншою.

Таким чином, дарвіністське тлумачення проблеми вимирання базується на всебічному вивченні як біотичних, так і абіотичних факторів середовища. Надаючи вирішальне значення у вимиранні видів біотичним факторам, при цьому не применшується роль абіотичних причин. Адже, міжвидові стосунки, які можуть вести до зникнення одних видів і експансії інших, створюються на фоні фізичних і хімічних умов середовища, від яких, безумовно, залежить дія біотичних факторів.

Саме так, комплексно, слід підходити до вирішення питання про вимирання плазунів і всіх інших організмів.

2.3. Походження і еволюція птахів

Проблема походження птахів до цього часу залишається ще далекою від свого остаточного вирішення. Існує чимало точок зору, кожна з яких, проте, містить певні раціональні моменти. Справа в тому, що палеонтологічні матеріали по птахах дуже бідні й фрагментарні. Причина цього — тоненькі й пневматичні кістки, які легко руйнуються і погано зберігаються у викопному стані, через що знахідки кісток викопних птахів випадкові й нечисленні. Тому говорити про предків птахів доводиться, переважно, базуючись на морфологічних особливостях сучасних груп і, в дуже малій мірі, на уривчастих палеонтологічних даних.

В цілому, принципово ясним є безпосередній зв'язок птахів з плазунами, але по питаннях шляхів диференціації птахів та їх предків на ранніх етапах еволюції цієї групи існують досить різноманітні думки. Немає єдиної думки і на питання про співвідносини між основними групами сучасних птахів.

Критичний огляд теорій походження птахів

В кінці минулого століття багатьох захопила ідея походження птахів від динозаврів типукомпсогнатус, яка вперше була висвітлена Т.Гекслі (1866, 1870). Він же був автором гіпотези про деревний спосіб життя предків птахів, у яких, на думку Гекслі, поступово розвивались крила внаслідок все більшого пристосування до планеруючого польоту при стрибках з дерева на дерево.

В тому ж 19 ст. Віллістон (1890) висунув досить екстравагантну гіпотезу про походження птахів не від деревних, а від бігаючихбіпедальних динозаврів, які мешкали у відкритих ландшафтах. За Віллістоном, наземні предки птахів переходили до польоту від бігання або стрибків з допомогою змахуючих рухів передніх кінцівок, які поступово перетворювались у крила. Свою ідею Віллістон аргументував значною подібністю в будові скелету давніх птахів і дрібних хижих динозаврів, які були типово біпедальними і, очевидно, вели бігаючий спосіб життя.

Хоча зазначені гіпотези — «деревна» і «бігаюча» — по різному тлумачать етап набуття предками птахів здатності до польоту і вироблення в них крил, але вони констатують, що предками птахів були динозаври.

Поступово почало складатися переконання, що динозаври, в цілому, були занадто спеціалізовані, щоб їх можна було вважати предками птахів, яких слід шукати, мабуть, серед ще більш примітивних плазунів.

По мірі накопичення знань про викопних плазунів почала викристалізовуватися думка щодо походження птахів від якихось архозаврів — величезної і дуже різноманітної групи плазунів, яка панувала у мезозої і включала динозаврів, крокодилів, птерозаврів.

Безпосередніх предків птахів почали шукати серед найбільш давньої і примітивної групи архозаврів — текодонтів, або псевдозухій.

Вперше цю думку висловили Р.Брум (1913) і Ф.Хюне (1914), які вбачали можливих предків птахів у таких псевдозухіях, як еупаркерія та орнітозух.

За багатьма морфологічними особливостями (деталі будови черепа, таза тощо) ці тварини були дуже подібні до птахів, але задні кінцівки були набагато довші за передні й під час бігу вони служили основною опорою для тіла. У деяких псевдозухій були видовжені рогові луски з чітко виявленим поздовжнім гребенем, від якого в обидва боки відходили дрібні поперечні реберця. Такі луски, мабуть, можна розглядати, як структуру, з якої шляхом наступного її розчленування могло виникнути пташине перо.

Зазначені палеонтологічні знахідки внесли певні корективи у вищезгадані гіпотези Гекслі та Віллістона. І в ХХ ст. найбільшого поширення набула так звана комбінована теорія походження птахів. Вперше цю теорію висунув М.Фюрбрингер (1888), а пізніше її підтримали Х.Осборн (1900), Р.Брум (1908, 1913), Ф.Хюне (1914), Г.Хейльман (1926), Д.Уотсон (1928) - та інші. Згідно з нею, предки птахів — псевдозухії, хоча і вели деревний спосіб життя, але попередньо пройшли у своїй еволюції стадію біпедальних бігаючих тварин.

Посередньо на біпедальність предків птахів вказує сам факт унікальності їх адаптації до польоту — відсутність шкіряної перетинки між передніми та задніми кінцівками, в той час, як у типових деревних тварин, які користуються стрибком-польотом, така перетинка добре розвинена. Крім того, будова задніх кінцівок з протиставленим першим пальцем відповідає будові такої кінцівки у біпедальних хижих динозаврів.

Такі погляди на походження птахів залишались майже незмінними протягом 50 років — з середини 20-х до початку 70-х років ХХ ст. Але згодом з'явилися нові публікації, в яких згадана проблема вирішується по-новому.

Найбільш цікавою є праця А.Уолкера (1972), де автор несподівано споріднює птахів з крокодилами тріасового періоду мезозойської ери, начебто на підставі подібності в будові черепа птахів і одного з найдавніших крокодилів — сфенозуха. Це стосується, наприклад, особливостей розміщення квадратної кістки та її кінетичного зчленування з лускатою. Цікавими є й інші прояви кінетизму черепа у сфенозуха, що зближає його з птахами: рухоме з'єднання квадратно-виглядної кістки з лускатою і квадратною, носової й лобної кісток тощо. Є й інші структурні особливості, які зближують сфенозуха з птахами, особливо пневматизація його черепа.

Але, в той же час, у жодного крокодила не розвинене справжнє інтартарзальне зчленування. Через це ряд вчених (Кребс, 1963, 1974 та ін.) не погоджуються з Уолкером, вважаючи, що така структура, стопи виключає можливість виведення птахів навіть з найбільш примітивних крокодилів. Найімовірнішим буде припустити паралельний розвиток певних краніологічних ознак у предків птахів і давніх крокодилів — сфенозуків.

Наступні десятиріччя ознаменувались, з одного боку, відкриттям нових екземплярів первоптахів — археоптериксів (максбергського, гаарлемського, ейхштетського), а з другого — певними успіхами у вивченні «довгоруких» хижих динозаврів.

Ці дослідження підтвердили думку про значну морфологічну схожість скелету археоптерикса з «довгорукими» динозаврами. Схожість виявляється, перш за все, у будові

коракоїда, на підставі чого вчені роблять висновок, що літальний апарат у археоптериксів принципово відрізнявся від того, який характерний для сучасних птахів. Рептилійні риси в археоптерикса були виявлені також в будові тазового поясу, кінцівок (вільні, не зрослі між собою гомілкові кістки, відсутність цівки тощо).

Особливо вразливою виявилась схожість в будові скелета крила археоптерикса і передньої кінцівки «довгоруких» целурозаврів (рис. 3) — орнітолестеса, дейноніхуса, дейноніхозавра, галімімуса, на що звернули увагу Г.Осборн (1917), Дж.Остром (1969), Д. Рассел (1969), Х.Осмольська, Е.Роневич, Р.Барсболд (1972). Так, у археоптерикса не було ще характерної для птахів «пряжки» — зрослого карпо-метакарпального комплексу в кисті. Цей відділ крила археоптерикса мав добре розвинені 3 пальці й кисть була типово хватальною, як у плазунів. Проте, порівняно з «довгорукими» целурозаврами, передня кінцівка в археоптерикса була помітно довшою; у динозаврів вона становила не більше 0,7 від довжини задньої кінцівки, а в археоптерикса — 0,88-1,0.

Таким чином, завдяки найновішим палеонтологічним дослідженням, в останні десятиріччя почала відроджуватись «динозаврова» теорія походження птахів, яку особливо відстоює професор Польського університету (штат Коннектикут, США) Дж. Остром (1973, 1974-1975).

На думку Острома, і пір'я з'являлось у птахів не в зв'язку з польотом; воно виникало ще у динозаврів, зокрема «довгоруких» целурозаврів, які були дрібними бігаючими тваринками. Живились вони комахами, яких зганяли з рослин і ловили своїми довгими передніми кінцівками — «руками» — на льоту. Довге пір'я, що розвивалось на «руках», збільшувало їх поверхню і утворювало своєрідну ловильну сітку, яка сприяла кращому вилову комах. І лише пізніше оперену передню кінцівку предки птахів стали використовувати для плануючих стрибків-польотів. Отже, мабуть, археоптерикс перейшов до деревного способу життя, пройшовши перед тим наземну, «бігаючу» стадію.

Гіпотеза Дж. Острома про виникнення і первинну функціональну значимість пір'я у віддалених динозаврових предків птахів посередньо підтверджується тим, що в одного з представників біпедальних псевдозухій верхнього тріасу Південної Америки — еупаркерії — рогова луска мала пір'єподібну будову: вона мала центральну вісь і симетричні зарубки по краях лускової пластинки.

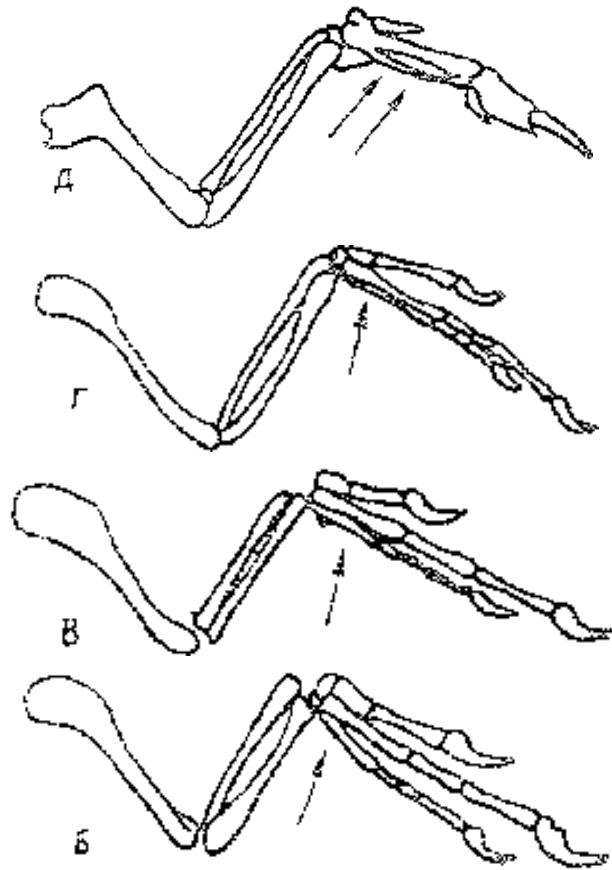


Рис.2.3. Скелет передньої кінцівки *Ornithosuchus* (А), *Demonichus* (Б), *Omitholestes* (В), *Archaeopteryx* (Г), *Columba* (Д).

Гіпотеза походження птахів від «довгоруких» целурозаврів стала дуже популярною. Але їй є чимало заперечень.

Так, встановлено, що всі найбільш схожі з археоптериксом «довгорукі» целурозаври (дейноніхус, велоціраптор, стеноніхозавр, струтіоміус, дейнохейрус та ін.) є геологічно молодшими формами, ніж археоптерикс, а тому археоптерикс не може бути їх нащадком. Більш ймовірно, що «довгорукі» целурозаври є не прямими предками птахів, а лише спорідненою з ними групою, яка розвивалась паралельно.

В зв'язку з цим, відомий вітчизняний вчений, академік Л.П.Татаринов (1980) висловлює цікаві «компромісні» думки, суть яких зводиться до слідуєчого.

Беручи до уваги висловлювання А.Уолкера (1964), Р.Евера (1965) про те, що верхньотріасові архозаври сфенозухового вигляду, як і хижі динозаври, беруть початок від біпедальних псевдозухій типу еупаркерій, а також враховуючи описану вище морфологічну схожість скелетів «довгоруких» хижих динозаврів, тріасових крокодилів і археоптерикса, можна припустити, що сфенозухи, целурозаври і птахи с трьома паралельними групами, які розвивались від біпедальних бігаючих псевдозухій, але досягли різного ступеню еволюційного прогресу, різного характеру адаптацій і довговічності.

Крокодили, які в тріасі розвивались паралельно з целурозаврами і предками птахів, вже в юрі змінили напрямок свого розвитку, поступово пристосовуючись до водного способу життя і стаючи типово чотириногими.

Целурозаври, особливо довгоруки представники цієї групи динозаврів, розвивались паралельно з птахами аж до крейдяного періоду. Але в кінці крейди предки птахів перейшли до деревного способу життя, в той час, як целурозаври залишились бігаючими біпедальними тваринами, а хватальна функція передніх кінцівок у них вдосконалювалась незалежно від предків птахів.

Ймовірні напрямки і шляхи еволюції птахів у мезозої

Відокремлення птахів від плазунів відбулось, мабуть, вже в кінці тріасу— на початку юри (190-170 млн. років тому). Проте, викопні рештки птахів того часу поки що відсутні.

Найдавніші птахи були знайдені пізніше, у відкладах верхньоюрського періоду (вік 140-150 млн. років) — у сланцевих пісковиках біля Золенгофена (Баварія). Цей перший птах був названий археоптериксом і віднесений до окремого підкласу ящерохвостих птахів — археорнітес. На сьогодні відомо 6 знахідок археоптерикса. За зовнішнім виглядом, внутрішніми морфологічними ознаками і, очевидно, способом життя археоптерикс був давнім, дуже примітивним, але ж

птахом, хоча й мав чимало рис рептильного характеру. Безсумнівно, це була типово еволюційно перехідна форма між плазунами і птахами.

Докладніші відомості про особливості будови археоптерикса студент може знайти в будь-якому з рекомендованих підручників з зоології хребетних.

Між іншим, заслуговує на увагу недавнє (1986 р.) повідомлення Національного географічного товариства США про знахідку професором С.Чаттерджі на заході штату Техас решток найдавнішого птаха, вік якого був обчислений у 225 млн. років. Його було названо протавіс, тобто «первоптах». Але знайдені рештки настільки фрагментарні, що не можна зробити такий детальний опис виявленого птаха, який було подано для археоптерикса, а тому поки що можна з впевненістю говорити лише про те, що найдавнішим з добре досліджених викопних птахів є все ж таки археоптерикс.

Підклас справжніх, або віялохвостих птахів — неорнітес, являє собою прямих нащадків якихось ящерохвостих птахів. Але не обов'язково такими безпосередніми предками були археоптерикси. Більшість вчених зараз вважає, що археоптерикси — це примітивна і, в той же час, спеціалізована бічна й сліпа гілка в еволюції, а предками сучасних птахів мусять бути інші, ще більш примітивні ящерохвості птахи, які досі ще не знайдені.

Найраніші викопні рештки віялохвостих птахів виявлені тільки в крейдяному періоді мезозойської ери.

Найбільш давні з них: галорніс (вік близько 135 млн. років), схожий на фламінго і, водночас, на гусеподібних, та еналіорніс (вік близько 120 млн. років), мабуть предок гагар. Решта 30 видів виявлена у відкладах верхньої крейди (вік 90-60 млн. років). Серед них найкраще вивчені гесперорніс та іхтіорніс (вік 90-80 млн. років). Гесперорніс, мабуть, добре плавав і пірнав, про що свідчить будова його скелету. Ці птахи нагадували гагар або норців, але ця схожість, очевидно, конвергентна; їх рахують сліпою гілкою в еволюції. На відміну від гесперорнісів, іхтіорніси були справжніми літаючими

птахами. Вони мали вже типовий скелет крила і груднину з добре розвиненим кілем.

Крейдяні птахи відрізняються від сучасних наявністю зубів і дуже малим об'ємом головного мозку. Вірогідно, вони були бічними спеціалізованими гілками примітивних віялохвостих птахів.

Адаптивна радіація і різноманітність птахів кайнозойської ери

Палеонтологічні знахідки дають підставу припускати, що в кінці крейди — на початку третинного періоду кайнозойської ери (приблизно, 70-35 млн. років тому, в палеоцен-еоцені) проходила інтенсивна адаптивна радіація віялохвостих птахів, у процесі якої вже на кінець еоцену (40-35 млн. років) з'явилась більшість сучасних рядів птахів.

Слід відмітити, що процес формування сучасних рядів птахів співпав з бурхливою еволюцією комах і покритонасінних рослин. Безсумнівно, що зростання потенціальних харчових ресурсів забезпечувало інтенсивне видоутворення в межах класу птахів.

Більшість родин, мабуть, сформувались у міоцені (25-13 млн. років), а родини з ряду горобцеподібних відокремлювались пізніше — у пліоцені (13 млн. років).

Сучасні види, очевидно, формувались в кінці пліоцену — у плейстоцені (тобто, приблизно 2-1 млн. років тому і менше).

Таким чином, становлення сучасних груп птахів відбувалось на кілька мільйонів років пізніше від появи найдавніших птахів — археоптериксів.

Отже, еволюція птахів є дуже тривалим і складним процесом, який прослідкувати у всіх деталях ще немає можливості через фрагментарність і неповноту палеонтологічного літопису.

Сучасний рівень вивченості викопних птахів дозволяє уявити, приблизно, ту кількість видів, які мешкали на Землі у минулі часи. Так, в юрському періоді було 100 видів птахів, у крейдяному — 1000, в третинному й четвертинному періодах кайнозою — відповідно, 10200 і 11600 (Бродкорб, 1971). Зараз клас птахів налічує 8600 видів. Отже, в цілому, темпи еволюції

птахів знизились порівняно з минулими періодами. Багато видів вимерло. Але, в той же час, відбувався бурхливий розквіт ряду горобцеподібних, які становлять тепер більше половини світової орнітофауни.

Які ж взаємовідносини серед сучасних груп птахів?

До цього часу неясними є співвідносини між пінгвінами, страусоподібними (безкілевими) і кілевими птахами.

Г.Гадов (1891, 1893) усіх рецентних і викопних крупних нелітаючих птахів виділив в окремий надряд безкілевих, підкреслюючи цим їх схожість і філогенетичну спорідненість (тобто монофіліад) та певну відокремленість від інших груп птахів.

М.Фюрбрингер (1888) і більшість сучасних авторів (*Штреземак*, 1951; *Уетмор*, 1960; та ін.) вважають страусоподібних птахів *поліфілетичною* групою і розбивають її на самостійні ряди, яких ставлять в основі системи, чим підкреслюють їх примітивність та ізольованість, а їхню схожість (великі розміри, втрата здатності до польоту, адаптації до швидкого бігу тощо) рахують наслідком конвергенції.

Не вирішено остаточно і питання про шляхи еволюції зазначених груп птахів.

Найбільш поширеним є уявлення про проходження страусами літаючої стадії. Про це ніби свідчать рештки викопного палеострауса з меотичних відкладів села Гребеники Молдавської РСР (Бурчак-Абрамович, 1953), який мав невеликий кіль на груднині і, отже, міг, хоча й погано, але ж літати. Очевидно, страуси, які мають багато примітивних рис у будові, є дуже давніми птахами, тому відокремлення їх від загального стовбура літаючих птахів повинно було відбутись дуже давно, не пізніше третинного періоду (еоцен), після чого вони розвивались самостійно, з збереженням архаїчних рис і поступовим перетворенням у бігаючих птахів.

Що стосується пінгвінів, то до цього часу немає не тільки єдиної, але й найбільш вірогідної думки про їх походження і еволюцію. Є кілька, принаймні три, протилежних точок зору.

Згідно першої, пінгвіни пішли від наземних птахів і перейшли згодом на плаваючий спосіб життя.

Згідно другої, вони виникли від літаючих птахів, але спочатку вели наземний спосіб життя.

Згідно третьої, пінгвіни виникли від літаючих птахів і спочатку були здатні літати.

Щодо співвідносин між іншими птахами, то найбільш повно і суттєво це питання розглянуто М.Фюрбрингером, філогенетична схема якого виглядає, приблизно, так* (рис.4).

* Номенклатура Фюрбрингера трохи відрізняється від сучасної, уетморівської; тому до назв деяких рядів подано в дужках сучасні найменування.

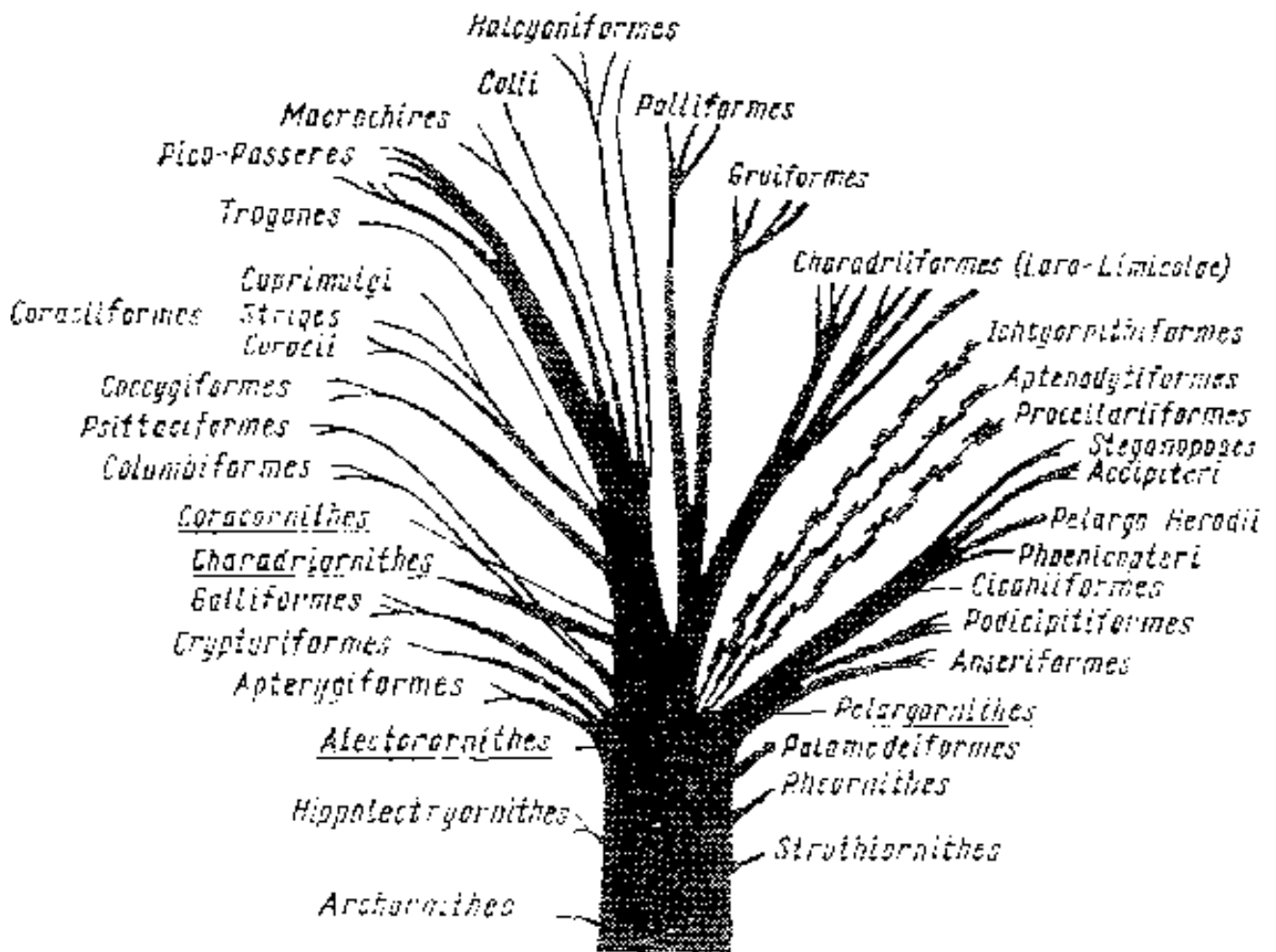


Рис.2.4. Філогенетичні зв'язки у класі птахів

Від предкових форм примітивних птахів внаслідок адаптивної радіації зразу ж відійшло 4 великих потужних

стовбури:пеларгорніси, куликоподібні, куроподібні, ракшоподібні

Стовбур пеларгорнісів розпадається на кілька груп (рядів): гусеподібних, норців, гагар, лелекоподібних. Згодом останній ряд розділився на власне лелекоподібних (чаплі, лелеки, ібіси, фламінго), денних хижаків (за Уетмором, соколоподібних), веслоногих (пеліканоподібних).

Стовбур куликоподібних розгалузився на ряди: сивкоподібних (кулики, мартини, чистуни), журавлеподібних (журавлі, сонячні чаплі, кагу, каріами, дрофи), пастушкоподібних (за новою системою Уетмора пастушки належать до журавлеподібних).

З цими двома стовбурами мають давній зв'язок пінгвіни і трубконосі (буревісничкоподібні).

Стовбур куроподібних розділився на безкрилих (ківіподібних — ківі, моа), тинамуподібних і власне куриних.

Стовбур ракшоподібних являє собою одну з найбільш різноманітних і великих за об'ємом груп, близьких до предків куликоподібних.

Найпотужнішою гілкою цієї групи є дятли і горобині (за новою системою — відповідно, дятлоподібні та горобцеподібні)»

Від основи цієї гілки відокремились стрижі й колібрі (за Уетмором, вони належать до одного ряду стрижеподібних), птахи-миші, трогони.

Одночасно з гілкою «Дятли — Горобині» відокремились ще три гілки: зозулеподібні (турако, зозулі), зимородкоподібні (збірна група — зимородки, одуди, бджолоїдки, птахи-носороги; за Уетмором, ці птахи належать до різних рядів), ракшоподібні (у Фюрбрингера — це також мішана група з ракні, дрімлюг і сов; у сучасній системі вони є окремими рядами).

До ракшоподібних наближаються ряди голубоподібних (голуби, рябки) і папуг, які, проте, займають відокремлене положення.

Філогенетична близькість всіх цих груп не викликає сумніву, але взаємовідносини між ними не зовсім ясні. Мабуть,

сови і дрімлюги ближче стоять до зозуль, ніж до ракш, а ракші — близькі до зимородків. Тому зараз, згідно загальноновизнаної системи А.Уетмора (1960), зимородків разом з ракшами і бджолоїдками об'єднують в один ряд ракшоподібних, а совам і дрімлюгам надають ранг окремих рядів, підкреслюючи цим їхнє велике роз'єднання.

Слід мати на увазі, що еволюція птахів не завершилась, вона продовжується. Досить згадати, що в наш час, відносно недавно, в умовах острівної ізоляції відбулась інтенсивна адаптивна радіація галапагоських в'юрків (зараз їх нараховується 14 видів у межах 4 родів). Відокремлення видів від якогось одного вихідного виду йшло в напрямку харчової спеціалізації, що відбилось на різноманітності будові дзьобів цих птахів.

Аналогічну картину дає мадагаскарська родина вангових (11-14 видів і 9-11 родів).

Найбільш яскраво проявилась адаптивна радіація в родині гаванських квіткарок: нащадки якогось одного американського виду, потрапивши на Гавайські острови і освоюючи різноманітні біотопи архіпелагу, утворили 21-22 види (7-11 родів), які різко розрізняються між собою за зовнішнім виглядом, поведінкою, способом життя тощо.

Адаптивна радіація характерна не тільки для острівних, але й для інших груп птахів.

Наприклад, у межах родини качиних окремі види розрізняються своїми розмірами і характером живлення.

Ще більш виразно адаптивна радіація виявлена в родині чистунів, де роди і види розрізняються за розмірами, формою дзьоба, місцями гніздування, поведінкою, характером пересування по суші і специфічним польотом, за звуками і, навіть, за гематологічними показниками (різна кількість еритроцитів, вмісту гемоглобіну тощо).

Адаптивна радіація, в процесі якої у птахів виникали ті чи інші морфологічні й фізіологічні особливості (ідіоадаптації), забезпечила освоєння ними практично всіх біотопів Землі та формування різноманітних екологічних груп: чагарниково-деревних, наземно-деревних, наземних, біляводних, водних, хижих, падальників, полюючих на льоту тощо.

Отже, екологічне багатство і різноманітність, а також надзвичайно широке географічне поширення класу є наслідком того, що еволюція птахів йшла переважно шляхом широкої адаптивної радіації.

Потрібно зауважити, що антропогенні зміни ландшафтів, які охоплюють величезні території і суттєво змінюють умови існування багатьох видів, можуть викликати прискорення еволюційних перетворень на рівні популяцій, підвидів і видів. Підтвердженням цього може бути приклад з хатнім горобцем, який, будучи акліматизований на Гавайських островах і в Північній Америці, вже зараз виробив деякі ознаки, що відрізняють ці популяції від вихідної; раніше ж вважалось, що для таких змін потрібно не менше 4 тисяч років.

Розглядаючи проблему походження і еволюції птахів, доречно зупинитись і на такому питанні, як походження свійських птахів.

Для качок, гусей, індиків, голубів це питання вирішено.

Всі вчені погоджуються з тим, що предком свійських качок є один дикий вид — крижень, широко поширений у північній півкулі.

Свійські гуси пішли, як ще встановив Ч.Дарвін, від двох диких видів: сірої гуски, поширеної в Євразії, та гуся-сухоноса, який зустрічається в Східній Азії (зокрема, саме від нього пішли так звані китайські свійські гуси).

Сучасні породи індиків пішли від північноамериканського виду — звичайного індика.

А ось щодо походження свійських курей не можна обминути деякі нові гіпотези, що висуваються в останні роки.

З часів Дарвіна, біологи вважають, що предком всіх порід свійських курей є один вид — банківська курка, яка і зараз поширена в лісах Індії, Бірми і Малайського архіпелагу. Одомашнювання її, гадають, відбулось за кілька тисячоліть до нашої ери, спочатку в Індії. В Європу ці кури були завезені за 1-2 тисячоліття до нашої ери і шляхом селекції виведено близько 100 свійських порід.

Саме так і висвітлено дане питання в підручниках. Проте, дослідження останніх десятиріч вносять певні зміни у встановлені погляди.

Відомий український вчений, доктор біологічних наук, професор М.А.Воїнственський (1959, 1967), досліджуючи викопних птахів з алювіальних відкладів нижнього і середнього Дніпра та археологічних матеріалів з печер Криму (датуються плейстоценом), серед яких були знайдені рештки своєрідної дикої курки, вперше висловив оригінальну думку про те, що, можливо, в плейстоцені на півдні України існувала якась дика курка з роду галлюс, порівняно невеликих розмірів, яка й була пізніше одомашнена.

Цю думку ніби підтверджують і наші дослідження плейстоценових птахів Кривчанської печери на півдні Тернопільщини (Марисова, Татарінов, 1962; Марисова, 1974): в складі викопної орнітофауни нами були виявлені фрагменти дикої курки (рід галлюс), в скелеті якої поєднуються ознаки сучасної свійської курки і фазана.

В світлі наведених фактів дещо по-іншому, ніж до цього часу було прийнято в літературі, можна розглядати історію одомашнювання курей. Мабуть, не треба, категорично стверджувати, що кури були завезені в Європу зі Сходу; вони цілком могли бути одомашнені в країнах південної Європи, адже за палеозоологічними даними дикі кури були характерними мешканцями степів і саван великого Середземномор'я (в тому числі й Причорномор'я) в кінці неогену — на початку антропогену.

Отже, навряд чи потрібно було завозити з Індії дику (банківську) курку в Європу кілька тисячоліть тому, якщо там ще в плейстоцені (тобто кілька сотень тисяч років тому) жив близький вид, який з успіхом міг бути одомашнений в одному з середземноморських давніх культурних центрів.

Ймовірно, курка була одомашнена не в одному географічному пункті, а в декількох і в різний час: породи курей, поширених в південній та південно-східній Азії, мають своїм предком дику банківську курку, а європейські *породи* —

викопну примітивну курку, рештки якої і трапляються серед кісток плейстоценових хребетних України.

Таким чином, вірогідно припустити, що сучасні різноманітні породи свійських курей мають не монофілетичне, а поліфілетичне походження.

2.4. Походження і еволюція ссавців

Слід знати, що питання походження ссавців довгий час являло собою велику загадку для дослідників, які виступали з зовсім різними поглядами на нього.

Так, один з найкрупніших зоологів XIX ст. Е.Геккель зазначав, що ссавці виникли від примітивних ящіркоподібних, близьких до гатерії, плазунів. Він обґрунтовував свою теорію тим, що і в ссавців, і в плазунів у процесі раннього онтогенезу утворюються особливі зародкові оболонки — амніон і алантоїс. Отже, в основу своєї теорії Е.Геккель поклав ембріологічні докази.

Сучасник Е.Геккеля, також видатний вчений XIX ст., Т. Гекслі висловив іншу думку. Базуючись на результатах порівняльно - анатомічних досліджень наземних хребетних, Гекслі вказував на ту обставину, що в будові ссавців є ознаки, які властиві земноводним, а не плазунам. Серед цих рис Гекслі особливо підкреслював такі:

а) шкіра у ссавців, як і в амфібій, багата на залози, в той час, як у плазунів вони майже відсутні;

б) в черепі у ссавців, як і в земноводних, є 2 потиличні виростки, а не один, як у рептилій, та й сама будова черепа — з широкою основою (череп платибазальний) — нагадує череп земноводних, а не плазунів;

в) в кровоносній системі у ссавців зберігається лише ліва дуга аорти, в той час, як у плазунів, хоча й є дві дуги, успадковані від амфібій, однак сильніше розвинена права. Це дає підставу припускати, що у ссавців і плазунів були спільні предки, які мали добре розвинені обидві — ліву і праву — дуги аорти (а саме це й властиве земноводним), але подальша еволюція зазначених двох класів пішла різними шляхами: у ссавців редукувалась права дуга аорти, у плазунів же зазнала значної дегенерації ліва дуга;

г) нирки у ссавців мають добре розвинені гломерули, що вказує на їх пристосування виводити з сечею велику кількість води (як і в земноводних). До того ж, кінцевим продуктом білкового обміну у ссавців, як і Б амфібій, є сечовина, а не сечова кислота, як у більшості плазунів і птахів.

Отже, на думку Гекслі, ссавці могли піти від якихось давніх земноводних.

Наступні дослідження показали, що прямих предків ссавців не можна шукати ні серед земноводних, ні серед сучасних плазунів, в тому числі й таких примітивних, як гатерія.

Американський вчений Е. Коп (1878) вперше чітко сформулював ідею походження ссавців від найдавніших викопних звіроподібних плазунів — тероморф. Ці плазуни спочатку були знайдені у пермських відкладах Росії, Північної Америки і Південної Африки. Тероморфи існували досить тривалий час — з середини кам'яновугільного періоду палеозойської ери до юрського періоду мезозойської ери, тобто протягом 150-160 млн. років. Особливо численними вони були у пермському і тріасовому періодах, коли домінували, мабуть, у всіх біоценозах того часу.

Відкриття звіроподібних плазунів привело до початку палеонтологічної ери в питанні про походження ссавців. Найбільший вклад у вивчення тероморф на початку ХХ ст. зробив південноафриканський палеонтолог Р.Брум.

Серед тероморф особливий інтерес являють теріодонти — звірозубі плазуни, яких слід розглядати як найближчих предків ссавців. Теріодонти, особливо хижі представники цієї групи — цинодонти, характеризуються наявністю таких рис, як вторинне кісткове піднебіння, диференційована зубна система і т. д. що властиве саме ссавцям.

Досліджуючи цинодонтів, вчені виявили у найбільш прогресивних з них — іктидозаврів — надзвичайно своєрідну будову щелепного з'єднання. Як відомо, у плазунів (так само, як і в інших наземних хребетних, крім ссавців) щелепне з'єднання утворене зчленівною і квадратною кістками; у ссавців же, в зв'язку з тим, що задні кістки нижньої щелепи і боків черепа частково редукуються, частково входять до складу

середнього вуха (зчленівна і квадратна кістки перетворюються у відповідні слухові кістки - молоточок і ковадло; кутова кістка — в барабану), щелепне з'єднання здійснюється безпосередньо зубною і лускатою кістками. А в іктидозаврів щелепне з'єднання було подвійним: поряд з давнім «рептилійним» суглобом було й нове, «мамальне», з'єднання, характерне для ссавців. На цій підставі вчені почали вбачати в іктидозаврах прямих предків ссавців.

Тим часом, паралельно з успіхами у вивченні теріодонтів, намітився значний прогрес і в справі дослідження найдавніших мезозойських ссавців. В результаті почали виникати нові теорії походження ссавців.

Між іншим, в історії поглядів на проблему походження ссавців мала місце неодноразова зміна концепцій, зокрема й по питанню монофілії чи поліфілії цих тварин. При цьому, перехід від однієї системи поглядів до іншої завжди був пов'язаний з тим, що відкриття нових фактів кожний раз змушувало переглядати старі концепції.

Заслуговує на увагу гіпотеза американського палеонтолога Дж.Симпсона (1945, 1959) про поліфілетичне походження ссавців. Вивчаючи скелети викопних ссавців, Симпсон прийшов до висновку, що в різних групах мезозойських ссавців кутні зуби формувались з простих рептилійних зубів цілком самостійно. Таким чином, на його думку, ссавці нібито пішли від теріодонтів 4-6 самостійними лініями розвитку.

Але подальші поглиблені дослідження найдавніших ссавців з верхньо-тріасових відкладів Південної Африки, Китаю, Англії спростувати думку Симпсона. Перш за все, було встановлено, що зуби всіх ссавців походять з одного типу зубів найпримітивніших цинодонтів. По-друге, у викопних ссавців верхнього тріасу виявився дуже своєрідний характер змикання (оклюзії) зубів під час пережовування їжі. За цією ознакою всі верхньотріасові теріодонти чітко розділяються на 2 групи, в кожній з яких самостійно встановлювалась оклюзія зубів і здійснювався перехід від подвійного щелепного з'єднання до одинарного (рис.2.5).

В першу групу входять так звані морганукодонтиди, у яких при змиканні щелеп головна вершина нижніх кутніх зубів входить між двома передніми вершинами верхніх.

В другу групу входять кюнеотеріїди, в яких головна вершина нижніх кутніх зубів входить між двома суміжними верхньокутніми зубами.

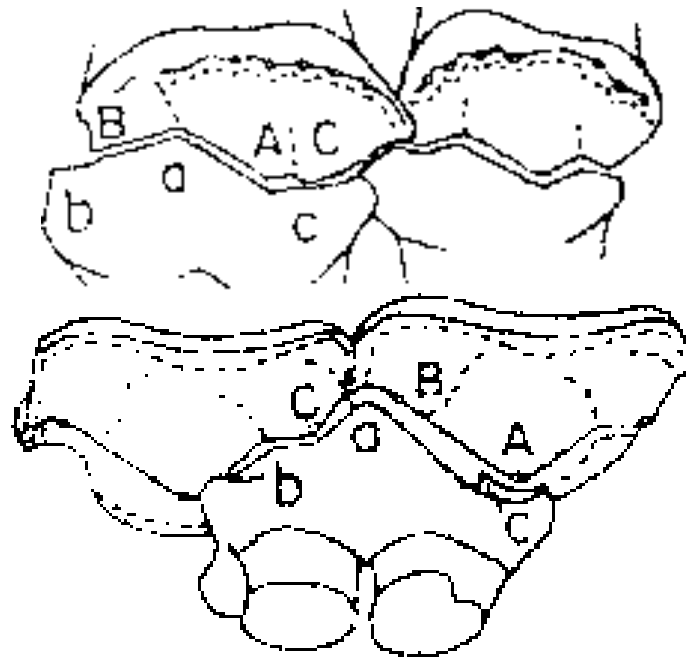


Рис.2.5.Окклюзія зубів у верхньотріасових ссавців:

1-морганукодонтиди; 2- кюнеотеріїди.

Латинськими літерами (А,В,С- верхні зуби; а, в, с - нижні зуби) зазначені гомологічні горбки зубів

Наступна еволюція ссавців вела до того, що з зубів морганукодонтид розвинулись зуби викопних триконодонтів та докодонтів, а з зубів кюнеотеріїд — зуби викопних симетродонтів та пантотеріїв, а також сучасних сумчастих і плацентарних.

До речі, в групу морганукодонтид слід віднести ще викопних багатогорбкуватих (мультитуберкулят) і сучасних однопрохідних (монотремат), спільною ознакою яких і відмінною від інших ссавців є відсутність (редукція) алісфеноїда — крилоклиновидної кістки — в передвусній ділянці черепа.

На підставі всіх цих даних в останні роки широкого поширення дістали погляди про те, що клас ссавців з самого початку свого розвитку — в тріасі — розділився на 2 основні групи (підкласи): первозвірі (прототерії) і справжні звірі (терії), які еволюціонували паралельно.

Отже, найновіші відкриття спростували гіпотезу Симпсона про широку поліфілію ссавців. Зараз цілком обґрунтовано доведено, зокрема дослідженнями видатного радянського палеонтолога академіка Л.П.Татарінова (1975), що обидва сучасні підкласи ссавців виникли в тріасовому періоді мезозойської ери від однієї вихідної групи звіроподібних плазунів — хижих цинодонтів з примітивними тригорбкуватими («протриконодонтівими») зубами. Інші мамалоподібні цинодонти, в тому числі й іктидозаври, були, на думку Татарінова, не прямими предками ссавців, а лише бічними гілками теріодонтів, які розвивались паралельно з цими предками.

Абсолютно точно вказати момент розподілу предків ссавців на прототеріїв і теріїв поки що неможливо за браком відповідних палеонтологічних матеріалів, але немає сумніву, що відбулось це дуже давно, ще до того, як предкові форми досягли організаційного рівня ссавців.

Характер переходу від плазунів до ссавців

Для вирішення проблеми походження ссавців принципове значення має також питання про характер переходу від теріодонтів до ссавців, ступінь його безперервності, особливості процесу мамалізації теріодонтів.

Проте, це важливе питання в підручній літературі з зоології висвітлене лише в загальних рисах.

Ми вважаємо, що при вивченні даного питання слід обов'язково звернути увагу на те, коли, в якій послідовності й які саме зміни в мамальному напрямі відбувались у теріодонтів у процесі еволюції. В зв'язку з цим, нижче подаємо відповідний довідковий матеріал.

Палеонтологічні дослідження свідчать про те, що «мамальні» риси виникати у тероморф не відразу, не всі одночасно, а поступово накопичуватись, починаючи від першої

появи цих тварин у кінці середнього карбону і кінчаючи межею між тріасом і юрою, коли з'явилися перші справжні ссавці. Тому нижчі представники тероморфних плазунів ще дуже мало відрізнялись від найдавніших і найпримітивніших наземних хребетних — котилозаврів, в той час, як вищі теріодонти вже дуже близько підійшли до ссавців.

Процес маматизації теріодонтів включає набуття ними верхніх нюхових раковин, тригорбкуватих кутніх зубів, збільшених великих півкуль головного мозку, м'яких губ, додаткового щелепного зчленування, типово «мамального» середнього вуха з трьома слуховими кісточками, вторинного кісткового піднебіння та інших більш складних рис, властивих ссавцям.

На думку Л.П. Татарінова (1975), в різних групах теріодонтів незалежно виникати «мамальні» риси. Вже у перших теріодонтів помічаються прогресивні перетворення локомоторного апарату, що супроводжувалось збільшенням розмірів мозочка, де концентруються центри координації рухів тварин.

Нижчі теріодонти вже мали, мабуть, і діафрагму, на користь чого говорить добре розвинений поперековий відділ хребта. Отже, і вентиляція легень в них була, очевидно, мамального типу.

У вищих теріодонтів сформувалось вторинне кісткове піднебіння, яке з'явилося разом з тригорбкуватими кутніми зубами, розміщеними за іклами і здатними до оклюзії (у рослинноїдних цинодонтів, іктидозаврів, бауріїд); тобто помічається вже перебудова зубної системи, що зробило можливим справжнє пережовування їжі.

У вищих хижих звірозубих плазунів — цинодонтів — відбулась редукція задніх кісток нижньої щелепи, що супроводжувалось розвитком жувальної мускулатури мамального типу.

У деяких вищих теріодонтів (цинодонтів і бауріоморф) помічаються ознаки розвитку зачаткових м'яких губ. Це дуже важливе новопридбання, яке робило можливим ссання і перехід хребетних до вигодовування малят материнським молоком.

Виявлені у тритилодонтів сумчасті кістки вказують на існування у цієї групи тероморф сумки, де могли виношуватись яйця і молодь. Можна допустити, що молочні залози, які розвивались у паховій області з потових залоз, спочатку мали функцію лише зволоження яєць і молоді, підтримуючи в сумці оптимальний для розвитку мікроклімат, і лише згодом паралельно з появою у тварин м'яких губ, вони стали виконувати свою основну, «молочну» функцію.

У всіх теріодонтів у носовій порожнині була сформована верхня нюхова раковина. Але те, що вона була вистелена не слизовим, а сенсорним епітелієм, свідчить про неможливість її мамального функціонування - підігрівання і зволоження повітря, яке вдихалось. Це може посередньо вказувати на те, що навіть вищі теріодонти, не дивлячись на підвищення своєї активності, ще не стали теплокровними тваринами.

Мабуть, і волосся, яке почало розвиватись у теріодонтів, ще не сформувало типового для ссавців шерстного покриву, а концентруючись в губній області, виконувало лише дотикову функцію — функцію вібрис.

У вищих теріодонтів помітно збільшувались великі півкулі головного мозку, проте співвідношення їх до інших відділів ще не було мамальним: найбільш розвиненим відділом у них залишався мозочок. Тому, до речі, теріодонтів називають «метенцефалічними» (від слова «метенцефалои» — задній мозок, мозочок) тваринами на відміну від «телецефалічних» («теленцефалон» — передній мозок) ссавців.

Отже, «мамальні» ознаки в будові тероморфних плазунів розвивались поступово, весь час співіснуючи з надзвичайно архаїчними, типово рептилійними або, навіть, амфібійними рисами.

Цей процес накопичення ароморфозів був дуже тривалим. Формування мамальних особливостей, яке в широких масштабах почалось у тероморф в середині пермського періоду палеозою, завершилось лише в кінці крейди — на початку кайнозою.

Особливо розтягнутою в часі була еволюція центральної нервової системи. Так, на утворення теленцефалічного

головного мозку ссавців пішло вдвічі більше часу (понад 100 млн. років, починаючи з кінця тріасового періоду мезозойської ери), ніж на всю еволюцію від найпримітивніших теріодонтів до перших ссавців (близько 50 млн. років, починаючи з середини пермського періоду палеозойської ери). Різке збільшення великих півкуль не завершилось у ссавців, навіть, ще в палеоценову і еоценову епохи кайнозою.

Таким чином, процес прогресивних морфо-фізіологічних перетворень, які привели до формування ссавців, здійснювався дуже повільно і без особливих стрибків. Морфо-фізіологічний прогрес, як вірно зауважує академік Л.П.Татаринов, став реальним лише тоді, коли накопичилась значна кількість дрібних і малопомітних змін, які в сукупності вивели організацію плазунів на більш високий рівень.

Протягом двох третин своєї геологічної історії ссавці були нечисленними дрібними тваринами, які не відігравали великої ролі у природних біоценозах. Причини такого депресивного стану ссавців у мезозої різноманітні: це і ще недосконала їх терморегуляція (гіпотеза А.Кромптона), і незавершений ще перехід до живородіння (гіпотеза С.О.Северцова), і загострена конкуренція з домінуючими в той час численними групами динозаврів тощо. Але одну з головних причин такого характеру еволюції, на думку Л. П. Татаринова, слід вбачати у відносній морфофізіологічній недосконалості перших представників ссавців, причому її не можна зводити до однієї окремо взятої ознаки.

Поступово накопичився значний комплекс ароморфозів, які піднесли рівень всієї організації і життєдіяльності тварин на вищий щабель — живородіння, терморегуляція, прогресивний розвиток головного мозку, підвищення активності й удосконалення локомоції тощо. Все це, а також вимирання динозаврів, які панували в середині мезозою, сприяло розвитку і становленню нового класу хребетних — ссавців, які стали процвітаючою групою в кайнозойську еру.

Здійснилась найбільш загадкова подія в історії життя на Землі — перехід від мезозойської ери плазунів до кайнозойської ери ссавців. «Враження,— пише Дж.Симпсон,—

як на спектаклі, в якому всі головні ролі виконували рептилії, і особливо юрби найрізноманітніших динозаврів; завіса спадає на мить і знову піднімається, відкриваючи ту саму декорацію, але зовсім нових акторів; жодного динозавра, а решта рептилій — на задньому плані, як статисти. В головній ролі — ссавці, про яких у попередніх діях майже не згадували».

Основні лінії філогенії ссавців

Логічним висновком з попереднього є узагальнення наших уявлень про основні лінії філогенії ссавців. Матеріал по цьому питанню можна знайти в підручній літературі. Але висвітлене воно, часом, з різних позицій, і тому студенти можуть зіткнутися з певними труднощами щодо встановлення уніфікованого тлумачення філогенезу ссавців. В зв'язку з цим, ми вважаємо за потрібне допомогти студентам у самостійному опрацюванні матеріалу, подавши єдину схему філогенії ссавців з урахуванням нових сучасних даних.

Відокремлення ссавців від звірозубих плазунів — архаїчних цинодонтів — слід віднести на початок тріасу або навіть на кінець пермі (тобто, на кінець палеозойської ери).

Верхньотріасові ссавці вже поділяються на 2 гілки (підкласи) — Первозвірі та Справжні звірі, еволюція яких відразу ж пішла різними шляхами. Специфіка їх полягає в різному формуванні у них зубної системи (різний характер оклюзії кутніх зубів верхньої і нижньої щелеп у кожної з цих груп).

Перша гілка — первозвірі (підклас Прототерії) - привела до утворення багатогорбкуватих і однопрохідних.

Багатогорбкуваті (ряд Мульти-туберкуляти) існували з кінця тріасу до кінця крейдяного періоду мезозойської ери. Череп і зуби такого представника, як тілодус виявляють значну конвергентну схожість з гризунами і, отже, вказують на те, що ці тварини були надзвичайно спеціалізованими рослинноїдними звірками, яких не можна вважати предками наступних груп ссавців.

Однопрохідні (ряд Монотремати) з'явилися пізніше: вони відомі лише з плейстоценового періоду кайнозою; до наших днів дійшли у вигляді качконоса, єхидни й проєхидни.

Відсутність проміжних форм між мультитуберкулятами і однопрохідними не дозволяє говорити про філогенетичну спорідненість цих двох груп ссавців. Але те, що зуби мультитуберкулят і зародка качконоса схожі між собою, дає підставу вважати ці дві групи ссавців дуже близькими одна до одної, і, навіть, припускати, що ранні форми багатогорбкуватих могли дати початок однопрохідним.

Друга гілка — справжні звірі (підклас Терії) дала початок більшості сучасних рядів ссавців.

В середині юрського періоду мезозойської ери з'явилися так звані тригорбкуваті (ряд Трітуберкуляти), які були переважно дрібними комахоїдними тваринками (наприклад, амфітеріум та ін.). Деякі з них — такі, як ряд Симетродонтів — являли собою бічні відгалуження і згодом безслідно вимерли, але основний ряд — Пантотерії — став вихідним для сумчастих і плацентарних, які пішли від нього незалежно один від одного.

Інфраклас Сумчасті відокремився від тригорбкуватих, очевидно, ще на початку крейди, хоча перші викопні рештки їх (еодельфіс та інші представники родини опосумів) знайдені у верхньокрейдяних відкладах Північної Америки і нижньотретинних відкладах Євразії. На початку кайнозойської ери сумчасті були вже широко поширені по всій земній кулі. Але пізніше їх стали витісняти більш високоорганізовані плацентарні ссавці, через що в середині третинного періоду (міоцен) сумчасті залишились тільки в південній півкулі — в Австралії та Південній Америці, де й дожили до нашого часу.

Справа в тому, що Австралія відокремилась від інших частин південної суші — Гондвани — ще в кінці палеозою, тобто раніше, ніж туди потрапили плацентарні. Тому сумчасті в Австралії стали найвищою і процвітаючою групою ссавців. Вони зайняли більшість екологічних ніш, утворивши безліч життєвих форм, серед яких є лісові й степові, лазячі, стрибаючі й риючі, хижі та рослинноїдні, великі й малі тощо, продемонструвавши тим самим результат дуже успішної адаптивної радіації.

В багатьох випадках сумчасті, подібно до плацентарних, знайшли схоже вирішення екологічних проблем, внаслідок чого

розвинулись аналогічні до плацентарних вікарні форми - сумчастий кріт, сумчаста білка, сумчастий вовк, сумчастий щур, сумчастий борсук, сумчаста куниця, сумчасті миші, сумчасті тушканчики та інші.

Така конвергентна еволюція зумовлена, з одного боку, схожістю загального плану будови обох інфракласів (сумчастих і плацентарних), а з другого — аналогічною структурою біоценозів, до складу яких завжди входять автотрофні продуценти та їх споживачі консументи (фітофаги— споживачі первинної продукції; зоофаги — споживачі вторинної продукції).

Інфраклас Плацентарні виник також з тригорбкуватих у крейдяному періоді і являє собою самостійну еволюційну гілку ссавців, яка розвивалась паралельно з сумчастими. Перші викопні рештки плацентарних, які належать до ряду комахоїдних, відомі з верхньокрейдяних відкладів Монголії (заламбдалест, дельтатеридій).

В наш час плацентарні становлять ядро фауни ссавців і представлені великою різноманітністю життєвих форм. Численні адаптації ссавців сприяли освоєнню ними не тільки суші, але й усіх інших біотопів у прісних і морських водоймах, ґрунті, повітрі тощо.

Внаслідок широкої адаптивної радіації в інфракласі плацентарних ссавців сформувалось 32 ряди, з яких 18 є сучасними, а 14 - повністю вимерли. Цей процес рядоутворення тривав з середини юрського періоду мезозою до олігоценової епохи кайнозою — приблизно, 120 млн. років. Поступовість формування окремих рядів ссавців можна проілюструвати такими прикладами.

Клас ссавців існує майже 200 млн. років.

В юрському періоді мезозойської ери (150 млн. років тому) сформувалось 6 рядів архаїчних ссавців — *триконодонти*, *мультитуберкуляти*, *симетродонти*, *докодонти*, *трітуберкуляти*, пантотерії.

В палеоценову епоху третинного періоду кайнозойської ери (60 млн. років тому) існувало вже не менше 16 рядів, 9 з яких — однопрохідні, сумчасті, комахоїдні, шерстокрили, примати,

неповнозубі, зайцеподібні, гризуни, хижі — збереглись до нашого часу.

В еоцені (50 млн. років тому) виникли сучасні ряди рукокрилих, парнокопитних, *непарнокопитних*, хоботних, сиренових тощо.

В кінці еоцена — на початку олігоцена (40-35 млн. років тому) від хижих відокремився ряд водних ссавців — ластоногих.

В кінці третинного - на початку четвертинного періоду від мавпоподібного предка виникла людина, і вік крупних ссавців, які панували в третинний період, змінився віком людини. Це був величезний стрибок в еволюції, викликаний, в першу чергу, не природними, а соціальними факторами. Аrenoю виникнення людини, як свідчать останні археологічні знахідки (Луїс та Ричард Ліккі та інші), була, мабуть, Східна Африка. Проте, це питання залишається ще й досі дискусійним: чимало вчених визначають центром походження людини Південно-Східну Азію.

Додаткову детальнішу інформацію про еволюцію ссавців, характеристику окремих таксонів (викопних і сучасних) можна знайти в рекомендованій літературі.

Зараз же вважаємо за потрібне довести до відома студентів відомості про деякі нові сучасні дані, відсутні в підручниках. Вони стосуються етапів еволюції ссавців, шляхів їх адаптивної радіації, історії формування фаун і шляхів міграцій ссавців під час цього процесу.

Ранні етапи еволюції плацентарних

Азія - прабатьківщина давніх плацентарних

Найбільш давні плацентарні (еутерії) були відомі, в основному, з ранньокрейдяних відкладів пісковиків Триніті в Техасі (США); вони представлені лише однією формою — *гіпсоніктопсом*. Але в останні роки були зроблені цікаві палеонтологічні відкриття в Монголії, які внесли певні корективи в наші уявлення про місця формування перших плацентарних ссавців.

У Північній Гобі, в місцезнаходженні Хобур були виявлені численні представники ранньокрейдяних еутерій з ряду

комахоїдних. В цілому, фауна Хобура близька до північноамериканської фауни Триніті; але кидається в очі помітно різке переважання в азіатській фауні саме плацентарних (вони становлять 80% всіх знахідок), в той час, як в американській домінують архаїчні ссавці — багатогорбкуваті та сумчасті.

Відкриття численних плацентарних у ранньокрейдяних відкладах Монголії наводить на думку, що у крейдяному періоді (а, можливо, й раніше) помірні області Азії були тією зоною, де відбувалось формування перших еутерій.

Палеонтологічні знахідки у Південній Монголії (місцезнаходження Баін-Дзак, Немерет, Хермінцав) свідчать про те, що серед крейдяних комахоїдних вже намітилась диференціація, яка привела згодом до утворення різних рядів. Мабуть, саме тут проходила рання адаптивна радіація справжніх комахоїдних, зайцеподібних, приматів, давніх хижих, давніх копитних (кондилартр) тощо.

Отже, основні якісні зміни ссавців відбувались понад 100 млн. років тому в крейдяному періоді мезозойської ери на території Азії. Цьому в значній мірі сприяло широке поширення в той час покритонасінних рослин і, в зв'язку з цим, зміна фауни комах, які становили основну їжу давніх плацентарних ссавців.

Пізніше, в кінці крейдяного періоду, відбулась міграція плацентарних з Азії в Північну Америку, де вони також зазнали бурхливої адаптивної радіації, пристосувавшись до нових умов і витіснивши широко поширених там, але значно примітивніших від них, сумчастих.

*Вторинна адаптивна радіація азіатських форм ссавців
і формування неоген-антропогенової фауни*

Протягом раннього кайнозою — в палеоцені і, особливо, в еоцені й ранньому олігоцені — відбувалась посилена вторинна адаптивна радіація азіатських еутерій і формування їх основних рядів. В еоцені з'являються і поширюються нові групи — різноманітні гризуни, справжні зайцеподібні, хижі, непарнокопитні та парнокопитні.

Хоча в цей час азіатська фауна мала деякі спільні елементи з північноамериканськими фаунами, але в цілому вона дещо бідніша порівняно з ними і досить своєрідна, завдяки наявності багатьох автохтонних родин і родів. В Азії особливо широко були поширені різноманітні непарнокопиті, серед яких найбільш численні тапіроподібні, які відрізнялись від сучасних лісових форм тим, що нагадували копитних мешканців відкритих ландшафтів. На це вказують не тільки морфологічні особливості скелетів цих тварин, але й їх масові захоронення тут.

Очевидно, в еоцені на території Монголії стали широко розвиватися степові формації, які й служили ареною виникнення стадних асоціацій у різних груп копитних.

Процес аридизації центральних районів Азії посилювався в олігоцені. В фауні цього регіону почали домінувати різноманітні гризуни з високо-коронковими зубами, пристосованими до перетирання жорсткої степової рослинності, а також жуйні парнокопитні, спеціалізовані до степових ландшафтів.

В неогені формування азіатської фауни степово-саванного типу завершилось. В цей же час йшло оновлення всієї євразійської фауни ссавців.

На початку міоцену, в зв'язку з виникненням широких сухопутних «мостів» між континентами Європи, Азії й Африки, почалась надзвичайно швидка міграція тварин, внаслідок чого в кінці міоцену помітно збільшилась кількість спільних елементів у фаунах цих материків.

В пліоцені посилювався прохорез (проникнення) азіатських форм (наприклад, жирафів, антилоп, даманів тощо) в Африку.

Особливо показова фауна перехідного періоду між пліоценом і четвертинним періодом, виявлена в долині р. Куруксай. В її складі знаходились гризуни, різноманітні хижаки, численні коні, носороги, жирафи, олені, антилопи та ін.

Заслуговує на увагу ще один зареєстрований палеонтологами факт: неоген-четвертинна азіатська фауна характеризується найбільшою різноманітністю викопних ссавців у передгірських районах Паміру і Гімалаїв. Спільність

деяких груп ссавців в обох регіонах вказує на те, що в неогені й антропогені ці території являли собою єдиний ареал для ссавців, які їх населяли. Ці регіони, мабуть, були ще одним центром, звідки йшло розселення багатьох форм ссавців у Європу і Африку.

Особливий інтерес становлять знахідки в Північній Індії викопних решток людиноподібних мавп, близьких до стовбура гомінід (рамапітеки, гігантопітеки).

Справа в тому, що досі так і невирішено остаточно питання про географічний центр походження людини. Погляди на центри первинної еволюції гомінід були і залишаються досить різними.

Знахідки пітекантропів на о.Ява і синантропів у Китаї дали підставу вважати Південно-Східну Азію прабатьківщиною людини.

Американський палеонтолог Г.Осборн вважав, що спочатку людина виникла і розвивалась у Центральній Азії.

Видатний вітчизняний вчений П. П.Сушкін (1928) висловлював думку про те, що ймовірною батьківщиною первісної людини були передгір'я великих гірських систем, зокрема Паміро-Алаю.

Вчення академіка М.І.Вавілова про світові центри походження культурних рослин і свійських тварин, зокрема його твердження, що одним з таких центрів було Припамір'я, дозволяє припускати, що саме тут, мабуть, містився центр одомашнювання козлів, баранів, биків, свиней, коней, тобто центр найдавнішого скотарства і землеробства. Тим самим нібито підкреслюється думка про можливе походження людини в згаданому азіатському регіоні.

Але сенсаційні дослідження Л.Ліккі та його послідовників у Східній Африці, які ведуться починаючи з 60-х років ХХ ст., начебто заперечують азіатські гіпотези походження людини.

Однак, не слід забувати, що пліоценова епоха, до якої належать знахідки африканських презинджантропів та інших африканських і азіатських людиноподібних приматів, характеризувалась інтенсивним обміном різноманітними групами ссавців між Азією і Африкою, причому переважав, як

показано вище, прохорез саме азіатських форм. Таким чином, знахідки вищих приматів в Африці не обов'язково вказують на місце походження людини; вони, скоріше, лише уточнюють час формування первісної людини, «удавнюючи» її вік.

Логічно визнати, що знахідки різноманітних приматів на Памірі та в Гімалаях, а також в Африці, свідчать про досить широке поширення різних груп давніх приматів. Разом з тим, ці знахідки говорять про те, що зона формування найдавнішої людини була значно більшою, ніж уявлялось раніше.

Отже, аналізуючи й узагальнюючи всі наявні матеріали з питання походження і еволюції ссавців, можна зробити такий висновок. У мезозої на території Центральної Азії відбувалось формування плацентарних ссавців. У палеоген-неогені *сюди поширилась* степова фауна. Центри розвитку нізньонеогенових і четвертинних груп ссавців змістились у більш західні й південні передгірські райони Паміру і Гімалаїв. Ця зона, ймовірно, відіграла також роль одного з центрів виникнення і розселення найдавніших вищих приматів.

В останні роки у північних передгір'ях Паміру знайдені нові рештки багатьох ссавців — приматів, даманів, халікотеріїв, жирафів-сиватеріїв, різноманітних антилоп і коней, близьких до передньоазіатських і північноіндійських форм. Наступний ретельний аналіз цих знахідок може принести нові факти для виявлення шляхів ранньої адаптивної радіації ссавців, виникнення їх основних рядів і родин, для з'ясування шляхів формування протягом антропогену сучасної фауни Субарктики.

РОЗДІЛ 3. ПРАКТИЧНІ ЗАВДАННЯ

3.1. Системність розвитку рослинного світу

3.2. Еволюція і філогенія життєвих форм рослинних організмів

Мета: сформувати уяву про систему рослин і навчитися характеризувати окремі її компоненти в ході історичних процесів макроеволюції та макрофілогенії вищих таксонів.

Хід роботи

1. Обґрунтуйте філогенію рослин як науку, яка відображає різноманітність форм, але й вказує на історичний процес їх еволюції та філогенетичні зв'язки між окремими систематичними групами рослин, які відрізняються рівнями еволюційної досконалості. Зазначте основне завдання філогенії рослин.

2. Охарактеризуйте етапи формування штучних систем, відзначивши вчених-основоположників філогенії рослин.

3. Охарактеризуйте сучасні методи філогенії рослин.

4. Зробіть висновки.

3.3. Філогенетика рослинних організмів

Мета: навчитися характеризувати системи рослин в історії розвитку систематики. Сформувати уяву про формування окремих таксонів за окремими ознаками рослинних організмів.

Хід роботи

1. Охарактеризуйте утилітарні, штучні, природні і філогенетичні системи в історії розвитку систематики. Зазначте їх відмінності і принцип організації окремих груп рослин за домінантними ознаками.

2. Обґрунтуйте систему магноліофітів Тахтаджяна як остаточне завершення філогенетичної систематики квіткових рослин.

3. Дайте характеристику підкласів однодольних рослин і дводольних рослин, використовуючи альбом наочних посібників «Розвиток життя на Землі» й побудуйте родові дерева рослинних організмів і замалюйте основні рослини кам'яновугільного і пермського періоду, а також основних

представників рослинного світу мезозойської і кайнозойської ери.

4. Зробіть висновки.

3.4. Філогенетика тваринних організмів

Мета: навчитися характеризувати системи тваринних організмів, формувати уяву про виділення окремих груп за їх якісними ознаками.

Хід роботи

1. Походження і еволюція земноводних.
2. Філогенетика та еволюція плазунів.
3. Філогенетика та еволюція птахів.
4. Походження та еволюція ссавців.
5. Основні лінії філогенії ссавців.

РОЗДІЛ 4. САМОСТІЙНА РОБОТА

4.1. Завдання для самостійної роботи

1. Теоретичне значення праць О. О. Ковалевського та О. М. Северцова для вивчення філогенезу хребетних тварин.
2. Філогенія одноклітинних.
3. Теорія симбіогенезу Мережковського-Маргеліс.
4. Етапи розвитку первинних рослинних організмів у водному середовищі
5. Цикл розвитку синьозелених водоростей
6. Система теорій походження еукаріотичної клітини
7. Сучасна клітинна теорія
8. Типи поділу клітин прокариотів і еукаріотів
9. Клітини-організми різних еволюційних ліній рослин
10. Особливості морфологічних структур клітин-організмів
11. Відміни автотрофних і гетеротрофних клітин-організмів
12. Філогенетичний ряд вегетативних органів рослин
13. Біологічна суть вегетативного розмноження
14. Біологічна суть безстатевого розмноження
15. Напрямки еволюції форм статевого процесу у рослин
16. Біологічна суть статевого розмноження.
17. Місце мейозу в життєвих циклах рослин
18. Пігментні групи водоростей
19. Типи життєвих циклів вищих рослин.
20. Роль різноспоровості в еволюції рослин.
21. Особливості запліднення у голонасінних і покритонасінних.
22. Предкові форми мікрофільних рослин.
23. Предкові форми макрофільних рослин.
24. Рідкісні і зникаючі види рослин з території України, які охороняються у світовому масштабі.
25. Характеристика рослинних угруповань, що внесені до Зеленої книги.
26. Філогенія підцарства найпростіших.
27. Філогенія жалких.
28. Філогенія плоских червів.
29. Філогенія первиннопорожнинних червів.
30. Філогенія кільчастих червів.

31. Філогенія членистоногих.
32. Філогенія молюсків.
33. Палеонтологічний метод у філогенії.

4.2. Напрямки тематичних досліджень

Виконання індивідуальної творчої роботи з навчальної дисципліни «Основи філогенії рослин і тварин» – є однією із форм індивідуальної роботи, яка проводиться при вивченні навчальної дисципліни.

Мета такої роботи – зацікавити студентів можливістю проведення наукового дослідження, дати можливість самостійно спостерігати те чи інше явище, проводити експеримент, систематизувати результати, робити висновки, пов'язувати теорію і практику.

Крім того, виконання індивідуальної творчої роботи з навчальної дисципліни «Основи філогенії рослин і тварин» допоможе студенту при проходженні різних видів педагогічних практик та майбутньої роботи в школі, зокрема при проведенні уроків, організації факультативних занять, гурткової та інших форм позакласної роботи.

Творча робота є результатом навчально-пошукової діяльності студентів, яка містить теоретичний матеріал, опрацьований та трансформований в вигляді графічних робіт, які інтерпретуються автором як цілісний матеріал за окремою темою.

Написання роботи розпочинається вступом, де висвітлюється проблеми процесу чи явища, що відбувається в рослинному організмі; характеризується його значимість у розвитку біосфери, господарське значення, зазначається мета роботи та ставляться завдання, характеризується об'єкт та предмет дослідження.

Використовуються стовпчасті та кругові діаграми, схеми, рисунки, графіки, муляжі, демонстраційні досліди. Відображені дані характеризуються в текстовій частині роботи, де в логічній послідовності завершуються висновком.

Об'ємні величини зазначеної структури:

1. Титульний лист – 1 ст.
2. Зміст – 1 ст.
3. Вступ – до 3 ст.
4. Графічні роботи – до 5 ст.
5. Текстове пояснення даних – до 10 ст.
6. Висновки – до 1 ст.
7. Література – від 3 джерел.
8. Додатки(*кількість необмежена*).

Тематика індивідуальної творчої роботи з навчальної дисципліни «Основи філогенії рослин і тварин» має в цілому проблемний характер і включає такі теми:

1. Виникнення та походження рослинних організмів.
2. Гіпотези та теорії . Теорія ендосимбіогенезу.
3. Виходи рослин на сушу.
4. Гіпотези походження еукаріотичних організмів та їх дивергенція.
5. Етапи виникнення еукаріот.
6. Роль первинних та вторинних ендосимбіозів в утворенні еукаріот.
7. Філогенетичні зв'язки основних груп вищих рослин.
8. Чергування ядерних фаз та поколінь в циклі розвитку водоростей.
9. Чергування ядерних фаз та поколінь в циклі розвитку мохоподібних.
10. Чергування ядерних фаз та поколінь в циклі розвитку судинних рослин.
11. Різноманіття життєвих циклів в рослинному царстві.
12. Еволюція життєвого циклу рослин.
13. Порівняльний аналіз циклів розвитку прокаритів, рослин, грибів і тварин.
14. Предкові форми вищих рослин.
15. Мікрофільна і макрофільна, домінантногаметофітна і домінантноспорофітна лінії еволюції.
16. Вегетативні органи рослин у філогенетичному ряду рослинних організмів.

17. Генеральна лінія еволюції рослинного світу та “сліпі” еволюційні лінії.

18. Філогенія підцарства найпростіших.

19. Значення молюсків у природі та житті людини.

20. Філогенія червононогих молюсків.

21. Три напрямки еволюції.

22. Плезіоморфні та апоморфні риси будови червононогих молюсків.

23. Напрямки еволюції двостулкових молюсків.

24. Філогенія головоногих молюсків.

4.3. Критерії оцінювання результатів роботи

Розподіл балів, які отримують студенти

Модуль 1				Модуль 2 ІНДЗ	ПТ	Сума
Поточне тестування та самостійна робота						
Змістовий модуль 1		Змістовий модуль 2				
30		40				
T1	T2	T3	T4	20	10	100
15	15	20	20			

Шкала оцінювання: національна та ЄКТС

Сума балів за всі види навчальної діяльності	Оцінка за національною шкалою	
	для екзамену, курсового проекту (роботи), практики	для заліку
90-100 A	відмінно	зараховано
82-89 B	добре	
75-81 C		
69-74 D	задовільно	
60-68 E		
35-59 FX	незадовільно з можливістю повторного складання	не зараховано з можливістю повторного складання
1-34 F	незадовільно з обов'язковим повторним вивченням дисципліни	не зараховано з обов'язковим повторним вивченням дисципліни

ОСНОВИ ФІЛОГЕНІЇ РОСЛИН І ТВАРИН

Навчально-методичний посібник для студентів
природничо-географічних факультетів педагогічних вузів

Укладач І. В. Красноштан

Підписано до друку 19.02.2014. Формат 60x90 1/32
Папір офсет.
Обл.-вид. арк. 6,8. Ум. друк. арк. 6,2.
Тираж 300. Зам. № 2211.

**Видавець та виготовлювач
ФОП Жовтий О.О.**

20300, м. Умань, вул. Садова, 2
(УДПУ, навчальний корпус № 1)
Тел. 097 255 65 07
047 44 3 51 33
093 540 78 82
e-mail: nastek@meta.ua
www.foto-na.net.ua

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції
Серія ДК, № 2444 від 22.03.2006 р.