

BRONISŁAW SZAFRAN

## ZAGADNIENIE EWOLUCJI MCHÓW

Wyjaśnienie dróg ewolucyjnych mchów jest zagadnieniem nadzwyczajnie trudnym. W rozpoznaniu kierunków ewolucji tej klasy mszaków obracamy się w ramach mniej lub więcej pewnych przypuszczeń i hipotez, a twierdzenia nasze wskazują tylko na możliwości i prawdopodobieństwa dróg rozwoju mchów, które nie są z wymaganą w nauce, znacznieszą dozą prawdopodobieństwa udokumentowane.

Rozpoznanie tajemniczych dróg ewolucji mchów opieramy na wynikach przede wszystkim dwóch dyscyplin botanicznych — paleobotaniki i morfologii porównawczej. Z tych nauk paleobotanika daje nam dobrze udokumentowane, lecz na razie z powodu złego zachowania się delikatnych (brak u nich twardszych tkanek) organów mchów, zbyt szczupłe dowody. Należy jednak dodać, że według M. F. Nejbura brak lub wielka rzadkość szczątków mchów w starszych warstwach geologicznych polega zasadniczo na mało starannym poszukiwaniu przez paleobotaników kopalnych szczątków roślin niższych, a także może być rezultatem niestosowania nowoczesnych metod badania. Z tych przyczyn jesteśmy zmuszeni w szerszej mierze polegać na mniej pewnych przypuszczeniach wysnutych na podstawie morfologii porównawczej.

Jak wiadomo, odkrycie w r. 1851 przez Hofmeistra przemiany pokoleń u wyższych roślin zarodnikowych ugruntowało przekonanie, do dzisiaj utrzymujące się w nauce, o pośrednim położeniu systematycznym mszaków, a więc i mchów, między niżej położonymi glonami a wyżej mieszczącymi się paprotnikami. Te wyniki badań morfologiczno-porównawczych Hofmeistra, po zapanowaniu darwinowskiej teorii descendencji, uznano także za pewniki filogenetyczne. Jest to słabo umotywowana teza, gdyż wszystkie wywody Hofmeistra opierają się na ontogenii organów tych grup roślin zarodnikowych, a więc na wspólnocie rozwojowej obecnie żyjących organizmów.

Brak dowodów kopalnych stwarza dużą trudność w rozpoznaniu filogenetycznego pokrewieństwa mszaków z glonami, ponieważ u tych grup spotykamy zgoła różny rozwój i budowę gametangiów. W gametangiach glonów wszystkie komórki są płodne, z każdej powstaje gameta, brak jest więc u nich, w przeciwieństwie do mchów, warstwy płonych komórek tworzących ścianę gametangium. Filogeneza przejścia gametangiów glonów od pozbawionych

płonych ścian do charakterystycznych dla mszaków gametangiów otoczonych dokoła płonymi komórkami wyjaśnia nam dość przekonująco teoria sterylizacyjna Davisa. Gametangia wyżej rozwiniętych glonów (np. u *Ectocarpus* z klasy Brunatnic) w związku z wodnym życiem powstają w ten sposób, że komórka macierzysta gametangium dzieli się na kilka komórek, które wszystkie zamieniają się na gamety, a u mszaków według teorii Davisa w związku z przejściem do życia na lądzie zewnętrzne komórki gametangium stają się płone i tworzą warstwę ściany tak w antheridium, jak i w archegonium jako ochronę przed wysychaniem. W archegonium dalszym stadium rozwojowym jest postępująca sterylizacja komórek, tak że płodna pozostaje jedynie komórka jajowa.

Przypuszczenia Davisa potwierdzają znajdowanie czasem w archegonium powyżej komórki jajowej, komórek spermatozoidalnych oraz niekiedy więcej komórek jajowych, gdy normalnie tworzy się tylko jedna. Jako dowód potwierdzający teorię Davisa przyjmuje się także bardzo wielkie podobieństwo w stanie młodocianym antheridium i archegonium u wątrobowca *Calobryum Blumei*, które są niemożliwe do odróżnienia, a z których oczywiście rozwijają się później antheridium albo archegonium.

Niektórzy autorowie (Campbell) sugerują także możliwość powstawania otoczonych ścianami gametangiów mchów przez obrastanie nitkami zygoty, jak widzimy u rodzaju *Coleochaete* lub u oogonium u *Charales*. Wyprowadzenie jednak mszaków od tak wysoko jednostronnie wyspecjalizowanych form glonów wydaje się mało prawdopodobne, chociaż, jak zobaczymy później, najłatwiej da się przedstawić przejście od zygoty glonów u *Coleochaete*, pokrytej wegetatywnymi komórkami, do najprostszego sporofitu mszaków.

Nielatwo jest też wyjaśnić powstanie przemiany pokoleń i rozwoju sporofitu u mszaków. Przebieg przemiany pokoleń u mszaków uwydatnia się morfologicznie przez wytwarzanie trwałego, rozwiniętego w kształcie plechy lub ulistnionego pędu gametofitu i przez powstanie prawie pasożytniczego na gametoficie krótkotrwałego, zredukowanego do sety i puszki, sporofitu. Obydwa te pokolenia są ze sobą ściśle połączone.

Według Stebbinsa pokolenie diploidalne (sporofit) powstało przez fizjologiczną zmianę podziału zygoty z mejozy w diploidalną mitozę (Swedelius, Kylin), przy czym przejście cyklu haploidalnego w diploidalny połączone jest ze zmianą złożoności strukturalnej organizmu. U mchów więc powstanie diploidalnego sporofitu umożliwiło wytwarzanie i rozsiew zarodników, czego prawdopodobnie nie mógł spełniać gametofit. Korzyści, jakie otrzymują tu mchy, związane są z powstaniem heteromorfizmu, gdyż u form izomorficznych oba pokolenia poza rozmnażaniem niczym się strukturalnie nie różnią.

Poglądy na powstawanie i sposoby dalszego rozwoju sporofitu u mszaków nie są wśród botaników zgodne. W tym względzie istnieją dwie hipotezy:

1) Interkalarna albo też antytetyczna (nazywana też interpolacyjną) postawiona przez Bowera, a propagowana przez Wettsteina i Steera przyjmuje, że sporofit pojawił się najpierw tylko jako zygota, która dzieliła się następnie na zarodniki nie tworząc oospory. Następnie zygota tworzyła drobne struktury pomiędzy dwoma pokoleniami płciowymi i rozrastała się coraz bardziej przez opóźnianie mejozy i zwiększenie liczby podziałów mitotycznych. Hipoteza ta zwalczana jest szczególnie ostro przez Zimmermanna, który uważa, że hipoteza ta nic nie mówi o filogenii sporofitu.

2) Hipoteza transformacyjna albo homologiczna ogłoszona została przez Pringsheima w r. 1870; z zapomnienia wydobył ją Scot w 1895 r. Hipoteza ta przyjmuje, że oba pokolenia (gametofit i sporofit) były od początku u przodków mszaków morfologicznie jednakowe i że sporofit jest tylko modyfikacją gametofitu (formy haploidalnej). Na poparcie tej hipotezy przytacza Zimmermann dowody, że izomorficzna przemiana pokoleń występuje u większej liczby roślin niż przemiana antytetyczna. Przyjmuje on, że z najpierwotniejszych form haploidalnych rozwinął się przede wszystkim typ izomorficzny przemiany pokoleń, który obecnie występuje najliczniej u glonów morskich (z *Chlorophyceae* w rodzaju *Cladophora*, z brunatnic w rodzajach *Dictyota*, *Ectocarpus*). Z typu izomorficznego, przy wyjściu roślin na ląd, powstał dopiero typ heteromorficzny, rozwijający się między innymi u mszaków. Ewolucja sporofitu u mszaków polegała więc na jego redukcji i według Zimmermanna przebiegała w ten sposób, że początkowo u glonowych przodków mszaków gamety były ruchome, co jest charakterystyczne dla izomorficznej przemiany pokoleń. Dopiero w dalszym rozwoju nastąpiło usadowienie się i lokalizacja całego rozwoju jaja w archegonium, co doprowadziło u mszaków do stałej łączności sporofitu z gametofitem, a w związku z tym do redukcji i strukturalnej przemiany sporofitu.

Ewolucyjny rozwój sporofitu u mszaków wiązą różni autorzy z coraz większym przystosowywaniem się roślin do życia na lądzie; choć silnie rozwinięte pokolenie diploidalne spotykamy także u morskich glonów (np. u krasnorostów) i odwrotnie, na lądzie żyjące grzyby workowce (*Ascomycetes*) są haploidalne. Jednak — jak zaznacza Stebbins — przede wszystkim stan diploidalny umożliwia wytworzenie bardziej złożonych struktur i tylko diploidalne pokolenie mogło osiągnąć większe rozmiary; stosunkowo słaby rozwój mszaków według Stebbinsa ustalił się z powodu zbyt krótkiego stadium diploidalnego u ich przodków.

Która z tych dwóch wyżej przedstawionych hipotez (interkalarna czy transformacyjna) jest słuszniejsza, trudno obecnie osądzić, ponieważ obydwa typy przemiany pokoleń obserwujemy także u dzisiaj żyjących glonów, np. analogiczny rozwój, a więc antytetyczną przemianę pokoleń jak u mchów, spotykamy u krasnorosta *Phyllophora Brodiaei*, gdzie drobny sporofit rozwija się w formie pasożytującej na gametoficie. Homologiczna przemiana poko-

leń występuje u zielenicy z rodzaju *Cladophora*. W każdym razie wydaje się, że hipoteza transformacyjna daje łatwiejsze i prostsze wytłumaczenie przemiany pokoleń u mszaków i paprotników, a także posiada pewne poparcie paleobotaniczne, jeśli weźmiemy pod uwagę bardzo prawdopodobne odnalezienie homologicznego gametofitu u psilofitów, mianowicie u *Rhynia* (Merker).

Jak widać z wyżej przedstawionych wywodów, ewolucja zygoty glonów w skomplikowany sporofit mszaków nie jest dostatecznie udokumentowana. Najbardziej prawdopodobne wydaje się przyjęcie Campbella, że pierwszym stopniem przejścia zygoty glonów (np. u *Coleochaete*, gdzie zygota już po zapłodnieniu, otacza się wegetatywnymi komórkami) do najprostszego sporofitu mszaków jest sporogon wątrobowca z rodzaju *Riccia*, ponieważ u niej z zapłodnionego jaja powstaje sporofit, w którym poza pojedynczą powierzchnią warstwą, z wszystkich komórek jak u glonów, tworzą się macierzyste komórki zarodników. Następne stadium rozwoju sporofitu widzi Campbell u wątrobowca z rodzaju *Sphaerocarpus*, u którego zygota dzieli się na dwie komórki; z dolnej powstaje wegetatywna stopa, a z górnej zarodnikotwórczy archespor. W dalsze szczegóły wchodzić nie będę, zaznaczę tylko, że przypuszczenie Campbella o prymitywności rodzaju *Riccia* znajduje potwierdzenie w znalezieniu przez Lundblatt kopalnych *Riccia* już w paleophyticum (w górnym karbonie).

Ostatecznie istnieją obecnie dwie zasadnicze teorie usiłujące przedstawić nam przebieg ewolucji mszaków:

1) Klasyczna, opracowana przez Davisa w 1903 r. i uznana między innymi przez Wettsteina uważa, że mszaki (*Bryophyta*) powstały bezpośrednio z jakichś dziś wymarłych grup glonów wodnych.

Dotychczas wszyscy botanicy przyjmowali, że rośliny lądowe poczynając od mszaków powstały z glonów wodnych. Natomiast inne przypuszczenie snuje ostatnio (w pracy z 1959 r.) P. Greguss; przypuszcza on, że tak wodne, jak i lądowe rośliny mogły powstać niezależnie od siebie z form jednokomórkowych, dochodząc w swoim rozwoju — rośliny wodne do dużych, dobrze rozwiniętych glonów (zielenic, brunatnic, i krasnorostów), a rośliny lądowe — do grupy roślin okrytozależkowych. Te koncepcje opiera Greguss na obserwacji, że rośliny karbońskie były dużymi, przeważnie kilku- lub kilkudziesięciometrowymi drzewami, natomiast dewońskie rośliny lądowe były już mniejsze; od 50 do 2 cm, a wysokość opracowywanych przez tego autora roślin znalezionych przez prof. Kozłowskiego w ordowiku (dolnym sylurze) nie przekraczały jednego milimetra. Rośliny te podobne były rozgałęzieniem tak do wątrobowców, nazwanych przez Gregussa *Hepaticophyton*, jak i do mchów, które ten autor nazywa *Musciphyton*. Całą grupę tych roślin nazywa Greguss *Protopsilofita*, uważając je za bardziej prymitywne od znanych z dewonu psilofitów. Te wyniki wymagają jednak jeszcze dalszych badań i potwierdzenia przez innych badaczy.

2) Teoria opracowana przez Koshiyapa w 1919 r., popierana przez Haskella i Christiansena, przyjmuje psilofity jako wyjściową grupę, z której miałyby się rozwinąć przez redukcję *Bryophyta*. Jako stadium przejściowe wskazuje ta teoria na grupę wątrobowców z podklasy *Anthocerotinae*. Przy czym przyjmują autorzy trzy możliwości rozwoju:

a) powstanie mszaków od pierwotnych pteridofitów, u których tak gametofit jak i sporofit posiadały na łodygach liście;

b) powstanie *Bryophyta* z najpierwotniejszych bezlistnych pteridofitów typu *Rhynia*;

c) *Bryophyta* rozwinęły się polifiletycznie z różnych typów pteridofitów mających liście.

Hipoteza ta jest mało prawdopodobna. Trudność w jej przyjęciu polega na bardzo wątpliwym prawdopodobieństwie ewolucji większej grupy roślin przez uwstecznienie bez wytłumaczenia w oparciu o ekologiczno-biologiczne przyczyny. Słuszniejsze jest przyjęcie, jak zaznacza Steere, że obie grupy Briofitów i Pteridofitów musiały powstać z dawno wymarłego, prymitywnego, wspólnego pnia. Mszaki są, według tego autora, starymi filogenetycznie liniami, które doszły obecnie przypuszczalnie już do końca ewolucyjnej żywotności.

Po omówieniu tych ogólnych danych, odnoszących się do całej grupy mszaków, zajmiemy się teraz bardziej szczegółowo przypuszczalną ewolucją mchów.

Zasadniczym zagadnieniem ewolucji mchów jest ich stosunek rozwojowy do pokrewnej klasy mszaków — do wątrobowców.

W tym względzie przyjąć możemy cztery możliwości ewolucji mchów, przy czym trzy pierwsze opierają się na ujęciu monofiletycznym, a czwarty na polifiletycznym.

1) Możliwe jest, że mchy jako grupa bardziej skomplikowana w swojej budowie, rozwinęły się z prymitywniejszych liściastych wątrobowców, przypuszczalnie podobnych do dzisiaj żyjących form z rzędu *Calobryales* (*Haplomitriales*). W tym wypadku mchy musiały się rozwinąć z form wątrobowców liściastych, które powstały z form plechowatych. Plecha jest więc formą pierwotniejszą, co potwierdzają nam fakty kopalne. Mianowicie Walton znalazł w górnym karbonie wątrobowce, które przedstawiają tylko formy plechowate. Za takim przyjęciem ewolucji mchów przemawiają także względy systematyczne. K. Müller w swoim dziele «*Lebermoose Europas*» słusznie zwraca uwagę na fakt, że u wątrobowców plechowatych spotykamy dzisiaj na ogół rodzaje o małej liczbie gatunków, stosunkowo ostro odgraniczone od siebie, co Müller uważa za cechę starości filogenetycznej, a natomiast wśród wątrobowców liściastych występują zwykle rodzaje o licznych gatunkach, trudnych do odróżnienia, co uważa się za charakterystyczną oznakę stosunkowej młodości filogenetycznej.

2) Według drugiej koncepcji są grupą prymitywniejszą; z nich rozwinęły się wątrobowce liściaste, z których dopiero powstały przez uwstecznienie formy plechowate. Tę możliwość przyjmuje R. Wettstein w znanym podręczniku botaniki systematycznej. Takiemu ujęciu ewolucji mchów przeczą dokumenty kopalne przedstawione powyżej (Lundblatt, Walton). Mimo tego koncepcja ta przyjęta została w systematyce wątrobowców przez kilku wybitnych hepatikologów, jak Verdorn, Buch, Evans z powodu łatwiejszego powiązania mchów z prothaliu paprotników.

3) Inna jeszcze koncepcja przyjmuje, że mchy i wątrobowce powstały z wymarłej, nie znanej nam dotychczas wspólnej formy. Powstanie mchów ze wspólnej z wątrobowcami formy stwierdzają nam w pewnej mierze żyjące dziś jeszcze grupy mchów, mianowicie podklasy: *Andreaeinae* — Należliny i *Sphagninae* — Torfowce. Przedstawiciele tych podklas wykazują pewne wspólne z wątrobowcami cechy. Należą do nich: sposób rozwoju archegonii u torfowców podobny jak u wątrobowców (gdyż górna komórka powstającego archegonium jest do końca rozwoju czynna); powstawanie archesporu u torfowców z amfitecium podobnie jak u *Anthocerotales*; rozwój liści u pewnych gatunków rodzaju *Andreaea* z jednodzielnej komórki szczytowej, jak to ma miejsce najczęściej u wątrobowców; zbliżony mechanizm pękania puszki u *Andreaea* podobnie jak u wątrobowców, mechanizm nie spotykany u innych grup mchów.

Odnalezienie przez M. F. Neuburg w permskich warstwach na terenie Związku Radzieckiego mchów silnie zróżnicowanych i uderzająco podobnych do obecnie żyjących oraz wykrycie górnokarbońskich odcisków mchów we Francji, opisanych przez Renaulta i Zeilera pod nazwą *Muscites polytrichaceus*, a także przez Ligniera (*Muscites Bertrandi*), wreszcie opracowanie ostatnio przez Gregussa prymitywnych Protopsylofitów pochodzących z ordowiku, obejmujących formy podobne z uwagi na sympodialne rozgałęzienie do wątrobowców (*Hepaticaephyton*), a także dichotomicznie rozgałęzione formy zbliżające się do mchów (*Musciphyton*) wskazują na to, że zróżnicowanie mszaków na wątrobowce i mchy odbyć się mogło już w dolnym sylurze (ordowiku). Wykrycie przez S. N. Neimanową w kambrze spor podobnych do zarodników mszaków sugeruje przypuszczenie, że mszaki powstały prawdopodobnie w tym okresie geologicznym.

4) W myśl ostatniej hipotezy mchy (podklasa *Bryinae*, gdyż podklasy *Andreaeinae* i *Sphagninae* wykazują pewną łączność z wątrobowcami) powstały zupełnie niezależnie od wątrobowców, wprost z nie znanych nam form glonów. Na dowód tego przytoczyć możemy dane jedynie z morfologii rozwoju mchów. Mianowicie na uderzające podobieństwo fazy protonemicznej, występującej u mchów w kształcie silnie rozgałęzionego zielonego splątka, do nitkowatych zielonych glonów, np. z rodzaju *Cladophora*, wskazywał już Velenovsky w swojej «Morfologii porównawczej» w r. 1905. Uważał on

protonemę wprost za glon, co wywołało mocny sprzeciw morfologów, szczególnie Goebela, który był zdania, że rozwój protonemy zależy głównie od warunków zewnętrznych i związany jest z funkcją umocowania gametofitu do podłoża, a więc nie można protonemie przypisywać waloru filogenetycznego w znaczeniu biogenezy, czyli skróconej rekapitulacji filogenetycznej w rozwoju osobniczym.

Opierając się na zasadzie De Beera, która przyjmuje, że młode osobniki form pokrewnych są zwykle bardziej do siebie podobne niż formy dojrzałe, nie można, jak mi się wydaje, bezwzględnie odrzucać znaczenia powszechnego u mszaków zjawiska, zawsze występującego przy kiełkowaniu zarodników.

Do sprawy filogenetycznego znaczenia protonemy powrócił w roku 1929 M. Fleischer omawiając kiełkowanie zarodników i wegetatywne rozmnażanie u *Ephemeropsis tjobodensis*. Stwierdził on, że zarodniki tego gatunku mchu w czasie kiełkowania tworzą normalną nitkowatą zieloną protonemę i dopiero później następuje rozwój trwałej protonemy tworzącej wegetatywną część gametofitu, co uważa Fleischer za formę redukcijną w kierunku pierwotnej formy podobnej do glonów. Dokładnie taką samą formę wegetatywną znajdujemy według tego badacza dziś u gatunków powietrznych glonów *Trentepolia diffusa* i *T. pinnata*. Tak wielkie podobieństwo nie może, jak sądzi Fleischer, polegać na konwergencji i kończy swoje wywody zdaniem, «że pierwotnej formy mchów szukać należy w glonach w rodzaju *Trentepolia*».

Jak już wspomniałem wyżej, P. Greguss usiłuje dowieść, że wyższe rośliny lądowe rozwinęły się z niższych grup przystosowanych już do życia poza wodą. Mamy pewne dowody popierające to przypuszczenie w tym, że znamy glony obecnie żyjące w powietrzu. Na przykład gatunki z rodzaju *Pleurococcus* pokrywają pnie drzew, parkany, drewniane budowle, przebywają suszę w stanie utajonego życia, a rozwijają się w okresach deszczowych; znany glon *Botrydium granulatum* rosnący na brzegach rzek, posiada w powietrzu pęcherzykowate zielone ciało przyczepione w dole do wilgotnej ziemi (Campbell). Pospolite są nitkowate glony przystosowane do życia poza wodą z rodzaju *Trentepolia* (*Chroolepis*), przypominające, jak wyżej wspomniałem, protonemę mchów.

Jeśli przypuścimy, że mchy powstały z glonów przystosowanych już do życia w powietrzu, to przodków ich możemy sobie wyobrazić jako nitkowate glony podobne do splątków mchów. Pierwotne mchy, jak można przypuszczać, miałyby kształt rozgałęzionych nitek, na których powstawały gametangia. Znamy dzisiaj żyjące mchy, które mają uwsteczniony gametofit do formy protonemy, mianowicie męskie osobniki rodzaju *Buxbaumia* wytwarzają plemnie okryte liściowatą okrywą wprost na protonemie. Podobne zjawisko występuje u opisanego wyżej, żyjącego na liściach mchu *Ephemeropsis tjobo-*

*densis*, u którego gametangia mieszczą się na krótkich łodyżkach otoczonych niewielką liczbą liści rozwijających się na nitkowato wykształconej, wegetatywnej części gametofitu. Goebel uważał je za najprostsze formy mchu, Fleischer zaś stosownie do dzisiejszych pojęć za formy zredukowane do form pierwotnych. Kopalnych potwierdzeń tych przypuszczeń dotychczas nie posiadamy.

Jak widać z naszych rozważań, poznanie przebiegu ewolucji mszaków nie wyszło jeszcze poza ramy przypuszczeń i nie jesteśmy w stanie wypowiedzieć rozstrzygającego zdania na korzyść jednej z przedstawionych wyżej hipotez dotyczących ewolucji mchów. Nie wykluczone jest, że część mchów (podklasy *Sphagninae* i *Andreaeinae*) mogła się rozwinąć z liściastych wątrobowców, a część (podklasa *Bryinae*) powstała bezpośrednio z powietrznych glonów. Może jakiś szczęśliwy traf znalezienia niewątpliwych dowodów kopalnych rozwiąże nam zagadkę ich ewolucji.

Na zakończenie należy jeszcze omówić przypuszczalną ewolucję 3 wyróżnianych przez systematyków podklas mchów. O ile przyjmujemy, że mchy rozwinęły się z liściastych wątrobowców, zbliżonych do dziś żyjących gatunków z rzędu *Calobryales*, to w tym wypadku z 2 podklas wykazujących prymitywne cechy najbliższej wątrobowców należałoby umieścić *Andreaeinae*, ze względu na sposób pęknięcia puszki i inne wyżej wymienione cechy, jako pośrednią grupę między nią a najbardziej rozwiniętą podklasą *Bryinae* należy umieścić *Sphagninae*. Należy jednak pamiętać, że współcześni przedstawiciele tych podklas oddzielili się już bardzo dawno i tworzą obecnie silnie wyspecjalizowane grupy, których bezpośrednio ze sobą łączyć nie możemy. Jeśli zaś weźmiemy pod uwagę polifiletyczny rozwój mchów, wtedy podklasy *Andreaeinae* i *Sphagninae* połączymy z wątrobowcami, a podklasę *Bryinae* uważać będziemy za grupę filogenetycznie z wątrobowcami nie związaną.

#### LITERATURA

- Bower F. O., 1891. On Antithetic as Distinct from Homologous Alternation in plants. *Ann of Bot.*, IV, 342.
- Campbell D. H., 1940. *The Evolution of the Land Plants (Embryophyta)*. London, Oxford University Press.
- Christiansen T., 1954. Some consideration on the phylogeny of the *Bryophyta*. *Bot. Tidsskrift* 51, 53—58. København.
- Davis B. M., 1903. The Origin of the Archegonium. *Ann. of Bot.*, 17, 477—492.
- De Beer G., 1940. *Embryos and ancestors*. Oxford, Clarendon Press., 108 pp.
- Fleischer M., 1924. Die Sporenkeimung und vegetative Fortpflanzung der *Ephemeropsis tjobo-densis*. *Ann. Bryol.*, II, 11—20. The Hague.
- Gobele K., 1924. *Organographie der Pflanzen*, II Teil. Jena.
- Greguss P., Kozłowski R., 1959. Discovery of Ordovician Land Plants. *Acta Paleontologiai polonica*, IV, nr 1. Warszawa.



- Haskell G., 1944. Some evolutionary problems concerning the *Bryophyta*. *Bryologist* 52, 49—57.
- Hofmeister W., 1851. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig.
- Kylin H., 1936. Beziehungen zwischen Generationswechsels und Phylogenie. *Arch. f. Protistenk.*, 90, 437—447.
- Lignier O., 1914. Sur une mousse houillère à structure conservée. *Bull. Soc. Linn. d. Normandie*, 6, VII. Caen.
- Lundblatt B., 1954. Contribution to the Geological History of the Hepaticae, *Sv. Bot. Tidskr.* 48.
- Merker H., 1958. Zum fehlenden Gliede der Rhytienflora. *Botaniska Notiser*, III, fasc. 4. Lund.
- Müller K., 1954. Lebermoose Europas. Eine Gesamtdarstellung der europäischen Arten. 3 wyd. Leipzig.
- Nejburg M. F., 1956. Odkrycie mchów w permskich warstwach ZSSR. *Dokłady Akad. Nauk ZSSR (po rosyjsku)*.
- Nejmanowa C. H., 1939. Spory i pyłki węgla ZSSR. *Trud. XVII, Sekc. geolog. Kaukazu (po rosyjsku)*.
- Pringsheim N., 1876. Über den Generationswechsel der Thallophyten. *Monatsber. d. Kg. Preuss. Akad. Berlin*.
- Renault B., Zeiller O., 1880. Flore fossile du terrain houiller de Commentry. *Bull. Soc. indust. Mineralog.* 3 série, St. Etienne.
- Scot D. H., 1895. Present position of Morfology; Advancement. *Bot. Sc. Liverpool*.
- Stebbins G. L., 1958. Zmienność i ewolucja roślin. PWN. Warszawa.
- Steere W. C., 1958. The evolution on speciation of the Mosses. *The American Naturalist*, XCII, nr 862. Stanford, Calif.
- Svedelius N., 1924. An evaluation of the structural evidences for genetic relationships in plants. *Trac. Int. Congr. Plant. Sc. Ithaca*, 41, 457—471.
- Velenowsky J., 1905. Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I, Praha.
- Walton J., 1928. Carboniferous *Bryophyta* II. *Hepaticae* and *Musci*. *Ann. of Bot.*, 42.
- Wettstein R., 1924. *Handbuch der systematischen Botanik*, 3 wyd. Wien.
- Zimmermann W., 1955. Phylogenie des Archegoniaten, *Feddes Repert. Sp. novar. Regn. Vegetab.*, 58. Berlin.