

9 порядків, а харові водорості виділені в окремий відділ *Charophyta* (обробка Бегера). У цьому підручнику ми поділимо зелені водорості на такі два класи: рівноджгутикові, або власне зелені водорості, і зчіплювачки, або кон'югати.

КЛАС ВЛАСНЕ ЗЕЛЕНІ, АБО РІВНОДЖГУТИКОВІ ВОДОРОСТІ (*Euchlorophyceae, Isocontae*)

Представники класу мають типові ознаки відділу. Клас об'єднує водорості різної морфологічної будови: монадної (джгутикові рухливі форми), кокоїдної (нерухливі одноклітинні і колоніальні форми), пальмелоїдної (слизуваті скупчення клітин), сифональної, нитчастої, пластинчастої, різнонитчастої.

На прикладах водоростей цього класу можна простежити напрямки морфологічної еволюції їх від одноклітинних до колоніальних і ценобіальних, від одноклітинних до нитчастих, пластинчастих, різнонитчастих, від одноклітинних до сифональних, з різними рівнями ускладнення в кожному напрямку.

Статеве відтворення — гологамія, ізогамія, гетерогамія, оогамія. Нестатеве розмноження — зооспорами або автоспорами. Гамети і зооспори завжди з джгутиками однакової довжини і будови.

Порядок вольвоксові (*Volvocales*)

Порядок об'єднує понад 500 видів, рухливих протягом усього життя. Виключно одноклітинні, колоніальні або ценобіальні організми. Характерні для порядку водорості монадної і пальмелоїдної морфологічної будови. Клітини дво-чотириджгутикові, одноядерні, вкриті оболонкою, рідко голі. Хроматофори чашовидні, зірчасті, пластинчасті та інших форм, з піреноїдами, рідше без них. Передній кінець клітини безбарвний, часто витягнутий в носик, з боків якого відходять джгутики. В цитоплазмі є скоротлива вакуоля, а в багатьох видів — червоне вічко, або стигма. У вищих ценобіальних видів клітини з'єднані плазмодесмами.

Розмножуються поділом клітин і статеву — гологамія, ізогамія, гетерогамія, оогамія.

Численні представники заселяють здебільшого невеликі більш або менш забруднені водойми. Найчастіше зустрічаються види родів хламідомонада, гоній, пандорина, евдорина, вольвокс.

Хламідомонада (*Chlamydomonas*, рис. 16) — одноклітинна дводжгутикова водорість кулястої, яйцевидної, овальної, іноді несиметричної форми, з м'якою пектиново-геміцелюлозною оболонкою. Хроматофори чашовидні. Клітина має дві скоротливі вакуолі, стигму.

Розмножується зооспорами. При цьому клітина втрачає джгутики, а її вміст ділиться і дає 2—4 або 8 зооспор. Зооспори звільняються з оболонки материнської клітини через її ослизнення.

Статевий процес — ізогамія, гетерогамія і оогамія. Ізогамети утворюються у

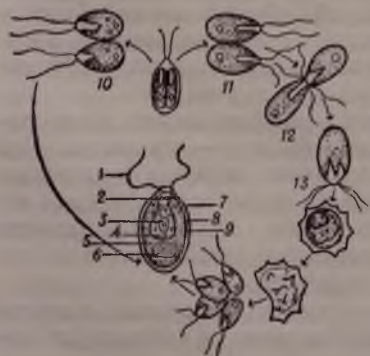


Рис. 16. Хламідомонада:

1 — джгутик; 2 — скоротлива вакуоля; 3 — ядро; 4 — цитоплазма; 5 — хроматофор; 6 — піреноїд; 7 — клітинна оболонка; 8 — пігментна пляма; 9 — плазматична мембрана; 10 — зооспори; 11 — гамети; 12 — запліднення; 13 — зигота.

великій кількості в кожній клітині (32—64). Зигота вкривається товстою оболонкою, в ній нагромаджуються запасні речовини і червоний пігмент гематохром. Після тривалого спокою вона проростає, ділячись редукційно і даючи 4 зооспори.

Види хламідомонади (понад 300) поширені в калюжах та інших невеликих водоймах, забруднених органічними поживками. За несприятливих умов (нестача кисню у воді або під час висихання) клітини хламідомонад втрачають джгутики, але зберігають здатність до поділу і утворюють слизові скупчення — так звані пальмеліодні стани, які є певним тимчасовим захисним пристосуванням. В УРСР поширені хламідомонада Рейнхардова (*Ch. Reinhardtii*), х. пронизана (*Ch. pertosa*) та ін.

Простіше, ніж хламідомонада, збудована одноклітинна дуналиєла соленоводна (*Dunaliella salina*, рис. 17), яка не має відмежованої клітинної оболонки, розмножується гологамно і поділом. Ця водорість поширена у водоймах півдня України, діапазон солоності яких дуже широкий — від майже прісної води до перенасичених розчинів. У природних водоймах водорість може розвиватися у вигляді монокультури, має високі темпи розмноження. Перспективна для масового культивування з метою одержання каротину (протіаміну А).

Складнішу будову мають колоніальні і ценобіальні представники (рис. 17). Колонії утворюються внаслідок нерозходження клітин, що поділяються; клітини в колоніях з'єднані різноманітними слизовими утворами. Кількість клітин в колонії непостійна. У багатьох вольвоксових тіло має форму ценобія.

Ценобієм називають багатоклітинне тіло, що складається з певної кількості клітин однієї генерації, з'єднаних одна з одною в певному і характерному для даного виду порядку. При розмноженні кожна клітина ценобія утворює самостійний дочірній ценобія.

Найпростіший ценобія у гоніа (*Gonium*) — пластинчастий, з 4—16 дводжгутикових клітин. Клітини розміщені в слизовій обгортці в один шар, колом або чотирикутником.

Розмножується поділом клітин та ізогамно. У кожній клітині утворюється дочірній ценобія. У водоймах УРСР дуже поширений гоній грудний (*G. pectorale*).

У пандорини (*Pandorina*) ценобія кулястий, з тришаровою слизовою обгорткою, з 16—32 дводжгутикових клітин, які дуже стиснуті, звужені до центра і розширені до периферії. Всі клітини ценобія здатні утворювати дочірні ценобія.

Статеве відтворення гетерогамне. На території УРСР найчастіше трапляється планктонний вид пандорина туюва (*P. togata*).

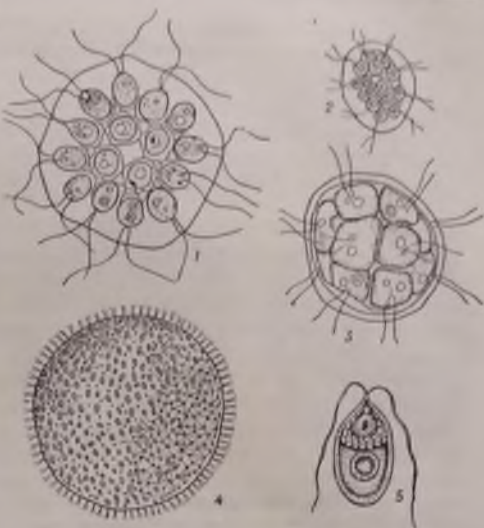


Рис. 17. Вольвоксові водорості:

1 — гоній; 2 — еудорина; 3 — пандорина; 4 — вольвокс;
5 — дуналиєла

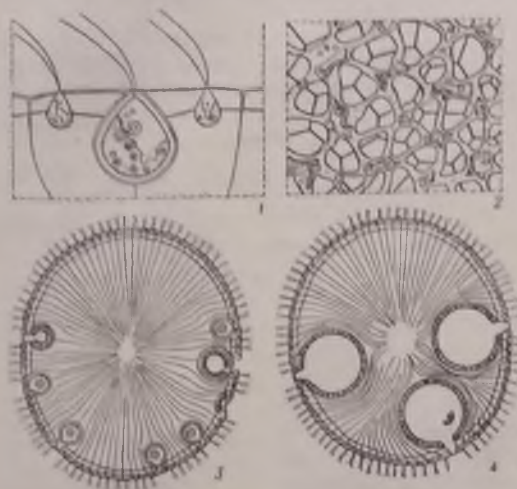


Рис. 18. Вольвокс:

1 — клітина розмноження між двома вегетативними клітинами; 2 — вигляд ценобія зверху; 3 — ценобіт в розрізі з гаметагніями; 4 — з дочірніми ценобіями.

порожнина ценобія заповнена водянистим слизом. Більшість вегетативних клітин вольвокса, на відміну від гоніума, пандорини і евдорини, втратили здатність розмножуватися. Розмноження відбувається за рахунок 8—15 клітин, які відрізняються більшим розміром і називаються *партеногонідами*. Партеногонідія послідовно ділиться, утворюється багатоклітинна пластинка, яка потім загинається і вивертається. Всередині клітини утворюється кулястий дочірній ценобіт. Дочірні ценобіти продовжують рости в центральній порожнині материнського ценобія.

Статевий процес у вольвокса — оогамія. Зигота дає початок новому ценобіту. У деяких видів із зиготи розвиваються зооспори.

Найбільше поширений у прісноводних водоймах *вольвокс кулястий* (*V. globator*).

У вольвокса ми бачимо такі риси відносно складної будови, як наявність плазмодесм, втрату вегетативними клітинами здатності розмноження, оогамний статевий процес. На прикладах вольвоксових водоростей можна простежити поступове ускладнення будови їх тіла від одноклітинних без вираженої клітинної оболонки до одноклітинних з вуглеводною клітинною оболонкою (хламідомонада), від одноклітинних до ценобіальних, а в межах розвитку ценобіальних — від простих ценобітів до складно збудованих (гоній — пандорина — евдорина — вольвокс).

Статевий процес тут також зазнав ускладнення від гологамії та ізогамії до оогамії. У циклі розвитку цих водоростей переважає гаплоїдна фаза, диплоїдною є лише зигота.

У деяких представників одноклітинних вольвоксових у клітинах нагромаджується значна кількість гематохрому — червоного пігменту, аналогічного до каротину. Відомі види безбарвні, з гетеротрофним живленням (*Polytoma*, *Polytomella*).

Філогенетично вольвоксові дуже споріднені з джгутіковими. Про це свідчать такі ознаки, як рухливість у вегетативному стані, подібність поділу клітин, деякі деталі будови клітин.

У евдорини (*Eudorina*) ценобіт кулястий, з 32 або 64 дводжгутікових клітин, розміщених в слизовій обгортці в правильному порядку п'ятьма кільцями. Розмножуються поділом клітин і оогамно. Ценобіт різностатеві. У наших водоймах досить часто в планктоні трапляється *евдорина елегантна* (*E. elegans*).

Найскладнішою будовою характеризується *вольвокс* (*Volvox*, рис. 17, 18). Кулясті ценобіти його досягають 2 мм, складаються з багатьох тисяч дводжгутікових клітин, розміщених у кулі, яка утворюється щільною одношаровою слизовою обгорткою, і з'єднуються між собою плазмодесмами. Центральна

Порядок протококові, або хлорококові
(*Protococcales, Chlorococcales*)

До цього порядку належить більш як 700 одноклітинних, колоніальних і ценобіальних організмів, які, на відміну від вольвоксових, нерухливі у вегетативному стані. З вольвоксовими їх споріднює деяка подібність будови клітин, спосіб утворення дочірніх ценобіїв у клітинах материнського ценобія через вегетативний поділ клітин.

Клітини з пектиноюю або целюлозною оболонкою, часто ослизненою на поверхні, одноядерні, рідше багатоядерні, з чашовидним хроматофором і піреноїдом, вакуолею. Скоротлива вакуоля є тільки у нижчих представників, а також в зооспорах. Запасні речовини — крохмаль, рідше олія. Розмножуються зооспорами і вегетативним поділом клітин (ценобіальні форми). Статеве відтворення — ізогамія і гетерогамія. В окремих видів (*голенкінія*) спостерігається оогамний статевий процес (праці О. А. Коршикова).

Протококові поширені в прісних водоймах різного типу, на ґрунті, на корі дерев. Деякі види мають винятково велике значення для вивчення процесів обміну речовин, для санітарно-біологічної оцінки води, а також як можливі об'єкти для масової виробничої культури з метою одержання різних органічних речовин. З поширених родів слід назвати хлорокок, хлорелу, анкістродесм, сценедесм, водяну сіточку (рис. 19).

Х л о р о к о к (*Chlorococcum*) трапляється у воді, на землі, корі дерев. Клітини кулясті, поодинокі або купками. Хроматофор пристінний, чашоподібний, з піреноїдом. Розмножується зооспорами й ізогамно. На форми нестатевого розмноження хлорокока впливають різні умови. В умовах культури в свіжому поживному середовищі переважає зооспороутворення, в міру нагромадження клітинної маси і поступового виснаження поживного середовища настає рівновага між процесами зоо- і автоспороутворення, при несприятливих умовах утворюються виключно автоспори.

Х л о р е л а (*Chlorella*) — одноклітинна куляста або овальна водорість, іноді вкрита шаром слизу. Хроматофор пластинчастий, чашоподібний, суцільний або сітчастий, з одним піреноїдом. Розмножується тільки автоспорами. Електронно-мікроскопічні дослідження клітини (хлорела звичайна) виявили складну субмікроскопічну будову її. Одношарова гомогенна клітинна оболонка хлорели завтовшки 300—350 Å щільно прилягає до тонкої цитоплазматичної мембрани — плазмалеми; відомі випадки потовщення клітинної оболонки до 1400—1500 Å.

Чашовидний хроматофор оточений подвійною мембраною. Товщина одинарної мембрани близько 60 Å, а віддалі між мембранами 40—60 Å. Хроматофор має ламелярну будову, ламели зібрані в пучки до 7—8 в кожному. Між пучками ламел формуються крохмальні зерна.

Ядро клітини овальної, продовгуватої або лопатевої

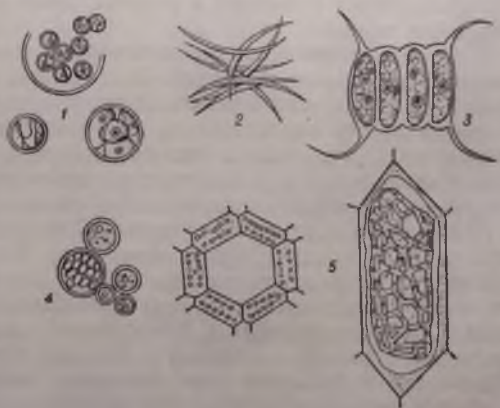


Рис. 19. Протококові водорості:

1 — хлорела, вегетативна клітина і розвиток автоспор; 2 — анкістродесм; 3 — сценедесм; 4 — хлорокок; 5 — водяна сіточка, клітина з дочірнім ценобієм і фрагмент сіточки.

форми, оточене подвійною хвилястою мембраною. У цитоплазмі добре помітні ендоплазматична сітка, мітохондрії різної величини і форми, які мають багато крист. Описано більш як 40 видів. У прісноводних водоймах, на вологому ґрунті, на корі дерев, у солодких виділеннях пораних дерев поширені хлорела звичайна (*Chl. vulgaris*), х. еліпсоїдна (*Chl. ellipsoidea*) та ін. Хлорела — класичний об'єкт у фізіологічних дослідженнях.

Анкістродесм (*Ankistrodesmus*) дуже поширений у природі. Має вигляд веретеноподібних чи голчастих клітин, поодиноких або з'єднаних у рихлі колонії. Розмножується автоспорами, статеве розмноження невідоме. У прісноводних водоймах УРСР зустрічаються *анкістродесм серповидний* (*A. falcatus*), *а. Брауна* (*A. braunii*) та ін. Українські вчені проводять дослідження, щоб застосувати масове культивування анкістродесма на стічних водах.

Одноклітинна водорість протокок (*Protooccus*) є типовим аерофітним організмом, повсюдно поширеним на корі дерев. Зустрічається також у ґрунті. Клітини розмножуються виключно вегетативним поділом надвое, позмінно у 2—3 взаємно перпендикулярних напрямках, а тому водорість часто зустрічається у вигляді пакетоподібних комплексів клітин. *Протокок зелений* (*P. viridis*) утворює зелений наліт на корі дерев.

Сценедесм (*Scenedesmus*) — ценобіальний організм. Ценобії пластинчасті, плоскі або зігнуті, найчастіше з 4—8 клітин. Крайові клітини мають на кінцях довгий виріст. Розмножуються автоспорами. Поширені в планктоні прісноводних водойм *сценедесм чотирьоххвостий* (*S. quadricauda*), *с. гострокінцевий* (*S. asuminatus*). Придатний для масового культивування.

Водяна сіточка (*Hydrodictyon*) — своєрідна ценобіальна водорість у вигляді великої (до 20—30 см) мішковиної сіточки, складеної з величезної кількості клітин (до 20 000). Клітини циліндричні, хроматофор складно розчленований, з багатьма піреноїдами, ядер багато. Клітини з'єднуються кінцями, утворюючи сітчасту стінку мішковиного ценобія. Розмножується зооспорами та ізогамно. Зооспори утворюються у великій кількості в кожній клітині і під оболонкою материнської клітини з'єднуються у новий дочірній ценобій. Зигота під час проростання (редукційний поділ, утворення зооспор, поділ ядра та ін.) дає початок новій гаплоїдній особині. Водяна сіточка поширена в стоячих, дещо забруднених водоймах (*H. reticulatum* та ін.).

Філогенетично протококові пов'язані з вольвоксовими і, очевидно, є паралельною гілкою розвитку. Одноклітинні форми типу хлорокока утворюють зооспори, мають чашоподібний хроматофор з одним піреноїдом, чим дуже нагадують хламідомонаду. Хламідомонадні риси будови клітини виявляють також хлорела та інші представники. Втрата деякими водоростями цього порядку зооспор, статевого розмноження (хлорела, сценедесм та ін.), очевидно, пов'язана з планктонними умовами існування.

Майже всі протококові прісноводні. Як правило, вони позитивно реагують на деяке органічне забруднення води. Відомі види наземні — аерофіти (хлорокок, хлорела, протосифон та ін.), а також симбіонти в лишайниках та інших рослинних і тваринних організмах (зоохлорела, хлорокок, сценедесм, хлорохітрія та ін.). Для багатьох видів властивий перехід до гетеротрофного способу живлення в темряві без втрати зеленого кольору. Відомі також безбарвні види, виключно гетеротрофні (*Prototheca*, *Glaucocystis*). Надзвичайно велике значення мають протококові як корм для риб та інших водних тваринних організмів, а також як об'єкти для масового (виробничого) культивування.

Порядок улотриксів (*Ulothrichales*)

Порядок об'єднує багатоклітинні водорості нитчастої, пластинчастої або трубкоподібної форми, як правило, прикріплені до підводних предметів за допомогою базальної клітини, вторинних ризоїдів або підосви. У більшості улотриксів талом не розгалужений, вкритий слизом. Пластинчасті таломі початково розвиваються як нитчасті. Характерним є наростання талому протягом вегетативної фази шляхом поділу клітин. Клітини одноядерні, з одним стрічкоподібним хроматофором або кількома, але тоді іншої форми, з піреноїдами або без них.

Нестатеве розмноження відбувається зооспорами або апланоспорами. Деякі водорості утворюють особливі спори — акінети. Це спочиваючі спори нитчастих водоростей, в утворенні оболонки яких бере участь оболонка материнської клітини. Статеве відтворення — ізогамія, гетерогамія, оогамія. В розвитку окремих водоростей спостерігаються пальмелоїдні стадії. Найпоширеніші роди цього порядку такі:

Улотрикс (*Ulothrix*, рис. 20) зустрічається в різних водоймах, в гірських річках як обростання, у вигляді нерозгалуженої однорядної нитки, яка прикріплюється базальною клітиною до субстрату. Всі клітини нитки, крім базальної, здатні до поділу і розмноження. У клітині один стрічкоподібний хроматофор, поясковидно вигнутий, з одним або багатьма піреноїдами.

Нестатеве розмножується мікро- і макрозооспорами, які несуть 4 або 2 джгутики. Мікрозооспори утворюються в клітинах у великій кількості, а макрозооспори — по одній або чотири. Іноді утворюються апланоспори і акінети. Зооспори, апланоспори, акінети, проростаючи, дають нові нитки.

Статеве розмноження ізогамне. Улотрикс — рослина гетероталічна. Зигота, після періоду спокою, ділиться редуційно і дає чотири й більше зооспор або апланоспор.

На території УРСР поширені різні види улотрикса (*U. zonata*, *U. mirabilis* та ін.). Подібний до улотрикса гормідій (*Hormidium*, рис. 21), у якого немає базальної клітини й іноді спостерігається зачаткове галуження. У різних водоймах УРСР трапляється гормідій тонкий (*H. subtile*).

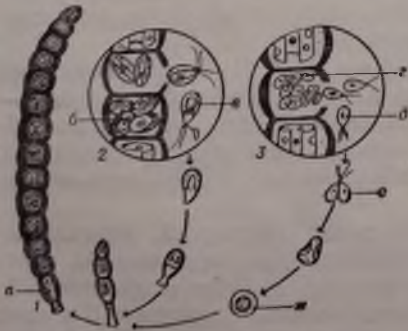


Рис. 20. Улотрикс:

1 — вегетативна нитка; 2 — нестатеве розмноження; 3 — статеве розмноження; а — ризоїд; б — зооспорангій; в — зооспори; г — гамета; д — гамета; е — ізогамія; ж — зигота.



Рис. 21. Улотриксів і хетофорові водорості:

1 — ентоморфа; 2 — ульва; 3 — стигеоклонія; 4 — хетофора; 5 — драпарналія; б — гамета; ж — зигота.

Е н т е р о м о р ф а (*Enteromorpha*, рис. 21) має трубчастий, одношаровий, більш-менш розгалужений талом, який у дорослому віці вільно плаває на поверхні солоних заток і річок. На півдні УРСР звичайною є *ентероморфа кишкова* (*E. intestinalis*).

Цікавим представником порядку улотриксових є морська водорість у л ь в а (*Ulva*), у якої особливий тип зміни поколінь (генерацій) в циклі розвитку. Слань її має вигляд двошарової багатоклітинної пластинки, звуженої у коротку ніжку, якою прикріплюється до субстрату. У циклі розвитку ульви розрізняють нестатеві рослини (спорофіт), в яких розвиваються тільки зооспори, і статеві (гаметофіт), які морфологічно схожі з першими, але в них розвиваються тільки гамети. Зигота без періоду спокою і без редукційного поділу проростає в диплоїдну рослину — спорофіт, на якій розвиваються зооспори. Утворенню зооспор передують редукційний поділ. Зооспори після дозрівання і звільнення із зооспорангіїв проростають і дають початок гаплоїдному статевому поколінню — гаметофітові, який розвиває гаметангії і гамети. Такий тип чергування, або зміни, поколінь в циклі розвитку морфологічно схожих, але відмінних фізіологічно і цитологічно поколінь, називають *ізоморфними*, або *антитетичним*.

Ульва поширена в бухтах і гирлах далекосхідних і південних морів. У Чорному морі зустрічається *ульва салатна* (*U. lactuca*, рис. 21).

Улотриксіві водорості філогенетично споріднені з протококовими. Спільне у них — нерухливість у вегетативному стані. За будовою талому улотриксіві являють собою вищий ступінь еволюційного розвитку порівняно з протококовими. Стародавні примітивні протококові дали початок лінії розвитку нитчастих водоростей, яка представлена тепер сучасними улотриксівими.

Порядок хетофорові (*Chaetophorales*)

До цього порядку зараховують водорості, в яких талом складається з розгалужених ниток, часто диференційованих на горизонтальні нитки, що стеляться по субстрату, і вертикальні — прямостоячі. Нитки до кінців потоншуються і найчастіше закінчуються тонким волокном — *хетою*. У більшості дорослих форм талом наростає внаслідок поділу особливих вставних клітин. Клітини одноядерні, хроматофор пристінний, пластинчастий або сітчастий, з одним або кількома піреноїдами. Нестатеве розмноження — мікро- і макрозооспорами, а також автоспорами. Деякі утворюють акінети. Статеве розмноження — ізогамія. Поширені в різних водоймах у вигляді обростання; відомі аерофітні форми. Заслужовують на увагу роди *стигеоклоній*, *хетофора*, *драпарнальдія*, *трентеполія*.

Види *стигеоклонія* (*Stigeoclonium*, рис. 21) — макроскопічні водорості з сланню, диференційованою на головну вісь та бічні гілки — асимілятори. Стебловидна частина слані розгалужена, прикріплена до субстрату і утворює дернинки або кушки. У прибережній смузі прісноводних водойм, особливо в місцях з органічним забрудненням, зустрічаються різні види (*St. tenue*, *St. fasciculare* та ін.).

У *хетофорі* (*Chaetophora*, рис. 21) талом нитчастий, розгалужений, поділений на стеблоподібну частину і підшову, вкритий слизом. Нитки в слизі розміщені радіально. Часто вся рослина набуває подушкоподібної форми. Розмножується зооспорами, апланоспорами, акінетами. В наших водоймах на підводних предметах можна знайти різні види (*Ch. elegans*, *Ch. gracilis* та ін.).

Драпарнальдія (*Draparnaldia*) має відносно великий складний розгалужений прикріплений талом, який виразно поділяється на стеблоподібну частину і бічні, розміщені пучком гілки. Поширена в північних ра-

йонах СРСР, рясно на підводних каменях озера Байкал. У прісних водах УРСР навесні трапляється *драпарнальдія грудкувата* (*D. glomerata*, рис. 21).

Трентеполія (*Trentepohlia*) — аерофітна нитчаста водорість, поширена на корі дерев, де утворює характерні оранжеві нальоти. У клітинах міститься червоний пігмент гематокром. Має певні пристосування до наземного життя (потовщені клітинні оболонки, перенесення зооспорангіїв вітром, розмноження частинами нитки тощо). Досить поширена у нас *трентеполія тіньова* (*T. umbrina*).

У філогенетичному відношенні хетофорові водорості являють собою дальшу еволюцію улотриксових в напрямку ускладнення будови тіла (розгалуження і диференціація талому).

Порядок едогонієві (*Oedogoniales*)

Порядок об'єднує близько 400 видів, які мають вигляд простих або розгалужених ниток, прикріплених до субстрату півкулясто розширеною базальною клітиною або ризоїдоподібними виростами. Клітини одноядерні, з піреноїдами, хроматофори пристінні. Клітинні оболонки дуже щільні, з поверхні пектинові, іноді просякнуті вапняком.

Особливістю представників цього порядку є вегетативний поділ клітин з утворенням ковпачків (рис. 22). Перед поділом клітини у внутрішніх шарах оболонки, біля апікального кінця клітини, закладається кільцем валик, що вдавлюється в порожнину клітини. Після поділу ядра бічна стінка над валиком розривається кільцевою тріщиною, а сам валик розправляється. Верхня частина клітини розростається, туди переходить одне дочірнє ядро і частина протопласта, а на місці розриву материнської оболонки утворюється перегородка. З утворених двох клітин одна, нижня, дістала материнську оболонку, а друга, верхня, має оболонку, утворену переважно з розправленого валика, і лише апікальний кінець її вкритий частиною материнської оболонки, яка трохи ширша і виступає у вигляді ковпачка. Кількість ковпачків вказує на кількість поділів клітини. За наявності ковпачків на клітинах легко розпізнати представників цього порядку.

Нестатеве розмноження — зооспорами. Зооспори з вінець джгутиків навколо безбарвного носика. В кожному зооспорангії утворюється по одній зооспорі. Статеве розмноження — оогамія. За розміщенням антери-

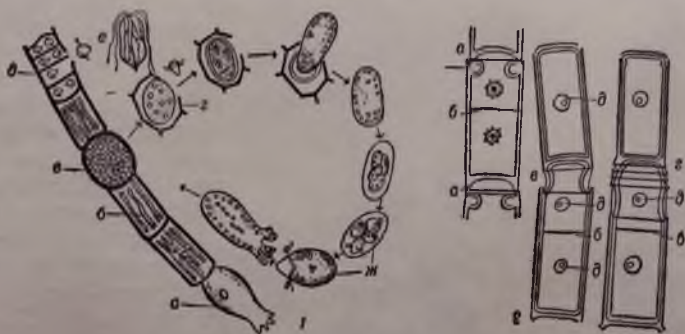


Рис. 22. Едогоній:

1 — статеве розмноження клітини: а — ризоїд, б — вегетативна клітина, в — оогоній, г — яйцеклітина, д — антеридій, е — сперматозоїд, ж — зооспори;
2 — вегетативне ділення клітини: а — валик, б — перегородка, в — місце розриву оболонки, г — ковпачки, д — ядро.

діїв і оогоніїв розрізняють однодомні, дводомні і андреспорові види. У андреспорових антеридії розвиваються на спеціальних карликових чоловічих особинах. До порядку належать роди: едогоній, бульбохете, які поширені в обростаннях прісних водоїм.

Найбільший рід — едогоній (*Oedogonium*), налічує більш як 300 видів. Слань едогонія нитчаста, нерозгалужена. Всі вегетативні клітини, крім базальної, здатні ділитися кількома разів. На території УРСР знайдено багато видів (*O. plagistomum*, *O. capiliforme* та ін.).

Бульбохете (*Bulbochaete*) має нитчасту, розгалужену слань, з щетинками на кінці ниток. Клітини здатні ділитися тільки один раз. У болотах України зустрічається *бульбохете щетиниста* (*B. setigera*).

Установити філогенетичні зв'язки едогонієвих з іншими порядками зелених водоростей дуже важко. За будовою слані вони схожі на улотриксів, проте за своєрідністю вегетативного поділу клітин, будовою зооспор і оогамним статевим процесом дуже відрізняються від них.

Порядок кладофорові (*Cladophorales*)

Водорості цього порядку мають просту або розгалужену нитчасту слань, плаваючі або прикріплені. Від улотриксів вони відрізняються будовою клітини, які мають циліндричну форму, багатоядерні. Хроматофор у вигляді сітчастої пластинки або окремих пластинок з численними піреноїдами. Оболонка клітини здебільшого товста, шарувата. Розмножуються зооспорами і акінетами. Зооспори — чотири-, рідше дводжгутикові. Статевий процес — ізогамія. Гамети дводжгутикові. Зигота після періоду спокою проростає, ділячись редуційно. У деяких вона проростає без періоду спокою і редуційного поділу. У цьому випадку спостерігається ізоморфна, або антитетична, зміна генерацій, тобто в циклі розвитку утворюються гаметофіт і спорофіт як окремі, але морфологічно схожі рослини. Цей порядок об'єднує близько 10 родів, які поширені в прісній і солоній воді. Найчастіше бувають роди кладофора і ризоклоній.

Кладофора (*Cladophora*, близько 200 видів) в молодому віці утворює прикріплені невеликі куштики, які пізніше відриваються і вільно плавають на поверхні води у вигляді великих скупчень. Нитки розгалужені, прикріплюються до субстрату ризоїдоподібними виростами. Для багатьох видів кладофори, подібно до ульви, властива ізоморфна зміна поколінь. У річках на течії звичайною є *кладофора грудкувата* (*Cl. glomerata*, рис. 23).

Ризоклоній (*Rhizoclonium*) дуже нагадує кладофору, проте слань майже не розгалужена,



Рис. 23. Кладофорові і сифонові водорості:

1 — кладофора: а — будова клітини, б — нитка з зооспорантіями, 2 — кодій, 3 — каулерпа: в — загальний вигляд, г — розріз талому з балками, 4 — ацетабулярія

прикріплена, на течії утворює довгі пасма, а клітини містять 2—4 ядра. Дуже поширений у нас *ризоклоній ієрогліфний* (*R. hieroglyphicum*).

У процесі еволюції водоростей кладофорові, очевидно, розвинулись від улотриксових.

Порядок сифонові (*Siphonales*)

До цього порядку зараховують близько 60 родів водоростей сифонової (неклітинної) і багатоклітинної будови. Слань являє собою, по суті, одну величезну багатоядерну клітину з численними зернистими хроматофорами. Внутрішні перегородки можуть виникати лише з пошкодженням слані, а також під час утворення органів розмноження. У багатоклітинних сифонових перегородки виникають не поділом материнських клітин на дві рівні частини, а іншими способами. В одних перегородками відчленовуються невеликі сегменти клітин, які потім розростаються, а в інших — перегородками відокремлюються вже розвинені гілки слані.

За будовою слані сифонові дуже відмінні. Загалом тут переважає нитчаста будова тіла з різними типами галузнення — дихотомічним, двосторонньопірчастим, кільчастим і ін. Будова протопласта досить одноманітна: цитоплазма пристінна, ядра численні, хроматофори дрібні, веретеновидні або дисковидні, з піреноїдами, містять, крім звичайних для зелених водоростей пігментів, додаткові пігменти сифонксантин, сифонейнові ксантофіли. Оболонки клітин у деяких інкрустовані вапняком.

Статева відтворення ізогамне і гетерогамне. Зооспори відомі у небагатьох. Зигота проростає без редукційного поділу, даючи початок диплоїдним особинам. Сифонові поширені в теплих морях. Поширені роди: кодій, каулерпа, валонія, ацетабулярія (рис. 23).

К о д і й (*Codium*) характерний суцільною, нерозчленованою, прикріпленою сланню кулястою, шнуроподібною або сплющеною форми, 50 см і більше. Всередині слань складається з нещільного плетива ниток, а зовнішній, коровий шар — з багатих на хлорофілові зерна асиміляторів. У Чорному морі зустрічається *кодій повстистий* (*C. tomentosum*, рис. 23).

С л а н ь к а у л е р п и (*Caulerpa*, рис. 23) велика (0,5 м і більше), розчленована на листковидну, стебловидну і ризоїдну частини, всередині яких є численні целюлозні балки, що механічно зміцнюють тіло водорості. Є свідчення про наявність у Чорному морі *каулерпи розгалуженої* (*C. prolifera*).

А ц е т а б у л я р і я (*Acetabularia*, рис. 23) характеризується кільчастим галузненням. Часто має вигляд зонтика з ніжкою. В Чорному морі зустрічається *ацетабулярія середземноморська* (*A. mediterranea*).

С л а н ь в а л о н і ї (*Valonia*) складається з послідовно розміщеної групи схожих на пухирі клітин. Утворює зооспори. У Чорному морі трапляється *валонія пухирчаста* (*V. utricularis*).

Сифонові — дуже давні водяні організми. Викопні форми відомі з нижньосилурійських відкладів (близько 400 млн. років). У далекому минулому сифонові були представлені значно більшою кількістю видів. Сучасні сифонові поширені переважно в тропіках і є рештками колись розвиненої давньої флори цих водоростей. З решток викопних форм значною мірою складені тріасові вапняки в Альпах, Гімалах.

За походженням неклітинні сифонові пов'язують з протококовими водоростями як один із напрямків еволюції, коли відбувалося збільшення поверхні тіла без внутрішньої диференціації його. Еволюційний розвиток у напрямку формування сифонової будови виявився тупіковим: на основі такої структури не могли виникнути високоорганізовані форми. Своєрідні ба-

гатоклітинні сифонові розвинулися із неклітинних. Сифонові водорості є сліпою гілкою розвитку, яка бере свій початок від якихось давніх протококових.

Деякі сучасні сифонові беруть участь в утворенні вапнякових рифів у тропіках.

Походження і основні риси філогенетичних зв'язків порядків власне зелених водоростей

Зелені водорості походять від стародавніх зелених джгутикових. У філогенетичній системі цих водоростей на першому місці стоять вольвоксові (*Volvocales*), які є рухливими у вегетативному стані, тобто зберегли джгутиковий (монадний) тип будови. Від найпростіших вольвоксових виникли протококові. Вольвоксові і протококові пройшли тривалий паралельний еволюційний розвиток. Філогенетичну спорідненість з протококовими виявляють улотриксіві (*Ulothrichales*) і сифонові (*Siphonales*). Їх споріднює нерухливість у вегетативному стані. Улотриксіві, маючи нитчасту багатоклітинну слань, становлять вищий ступінь еволюційного розвитку порівняно з протококовими. Сифонові виникли від протококових як один із напрямків еволюції, коли збільшувалась поверхня тіла без внутрішньої його диференціації. Від улотриксівих взяли початок такі гілки розвитку, як кладофорові (*Cladophorales*), хетофорові (*Chaetophorales*) і, можливо, едогонієві (*Oedogoniales*).

КЛАС КОН'ЮГАТИ (*Conjugatae*)

Клас об'єднує близько 4500 видів водоростей, слані яких одноклітинні, часом у вигляді слизуватих колоній, або багатоклітинні, нитчасті. Нитки нерозгалужені, неприкріплені. Основною відмінною рисою кон'югат є особливий тип статевого процесу — *кон'югація*, а також цілковита відсутність рухливих джгутикових стадій. Клітини їх однадерні, з хроматофорами зеленого кольору і піреноїдами, з пристінною цитоплазмою. Хроматофори пристінні або осьові, стрічковидні, пластинчасті або зіркоподібні. Будова хроматофорів, їх кількість і форма є важливими систематичними ознаками. Ядра різної форми, з одним або кількома ядерцями. Клітинна оболонка целюозна, гладенька або скульптурно потовщена з поверхні. В одних видів вона суцільна, без пор, а в інших складається з двох або більше частин, сегментована, має пори. Часто клітини вкриті слизуватою обгорткою. Клітини циліндричні, еліптичні, а в деяких — у вигляді симетрично побудованих лопатевих тіл.

Продукт асиміляції — крохмаль. Розмножуються поділом клітин і кон'югацією. Спостерігаються різні типи кон'югації: протопласти зливаються між собою після розриву клітинних оболонок; протопласти перед злиттям виходять з клітини крізь отвори в клітинних оболонках; злиття протопластів відбувається в спеціальному копуляційному каналі, один протопласт через копуляційний канал переливається до другого, нерухомого.

У нитчастих форм кон'югація буває бічною або драбинчастою. Той чи інший тип кон'югації властивий для певних видів водоростей. Зигота вкривається дво-тришаровою оболонкою, в ній нагромаджується олія. Проростає одним, двома або чотирма проростками.

Життя цих водоростей протікає переважно у гаплоїдній фазі; диплоїдною є тільки зигота.

Кон'югати поширені у прісній воді, рідше на сирій землі. Поділяють цей клас на три порядки: мезотенієві, зигнемові і десмідієві.

Порядок мезотенієві (*Mesotaeniales*)

До цього порядку належить близько 75 видів. Слань одноклітинна, зрідка трапляються слизисті колонії або короткі нитки. Клітини одноядерні, хроматофори різної будови. Розмножуються поділом клітин. Статеве відтворення—кон'югація, яка дуже нагадує гологамію. Зигота ділиться редукційно і проростає чотирма проростками. Поширені в прісних водоймах, а також становлять своєрідну флору снігів Арктики. Представники: роди мезотеній, циліндростехіс, спіротенія, анцилонема, гонатозигон та ін.

Мезотеній (*Mesotaenium*) — одноклітинна водорість циліндричної чи еліптичної форми із заокругленими кінцями; хроматофор пластинчастий, основий. Більшість видів — мешканці багаторічної криги і снігу, вологих скель і ґрунту. Для УРСР відомий мезотеній Ендліхерів (*M. endlicherianum*, рив. 25). У циліндростехіса (*Cylindrostechis*) хроматофор у вигляді двох зірочок, у спіротенії (*Spirotaenia*) він стрічкоподібний, спіральний. Анцилонема (*Ancylonema*) зустрічається на поверхні снігу в Арктиці. Клітинний сік її містить антоціан. Хроматофор пластинчастий, зігнутий. В сфагнових болотах звичайним є гонатозигон (*Gonatozygon*), клітини якого часто з'єднані в короткі нитки.

Мезотенієві є вихідною групою для інших порядків кон'югат.

Порядок зигнемові (*Zygnematales*)

Об'єднує нитчасті, нерозгалужені, здебільшого неприкріплені види. Клітини циліндричні, одноядерні, з ослизненою оболонкою. Хроматофори великі, пластинчасті, стрічкоподібні або зірчасті. Розмножуються вегетативно, коли нитка розривається на частини, або статевим способом — кон'югацією. Є дві форми кон'югації: драбинчаста, коли зливаються протопласти клітини двох сусідніх ниток через особливі копуляційні, або з'єднувальні, канали, або бічна, коли зливаються протопласти двох клітин однієї нитки через отвір у бічній стінці.

Зигота утворюється в копуляційному каналі або в порожнині клітини. Вона вкривається товстою багат шаровою оболонкою і після періоду спокою проростає. При цьому її ядро ділиться редукційно, потім три ядра дегенерують і лише одно залишається життєздатним, утворюючи разом з живим вмістом зиготи один проросток, який дає початок новій нитці. Нитки цих водоростей ростуть внаслідок поділу і росту їх клітин. У деяких видів можуть виникати гаплоїдні спори, стійкі до несприятливих умов.

Представники зигнемових поширені в узбережних зонах прісних водойм, де утворюють нитчасті слизькі вкучення.

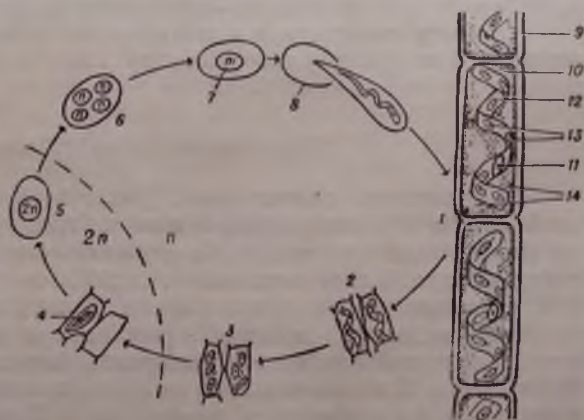


Рис. 24. Цикл розвитку спірогіри:

1 — частина талому; 2—3 — послідовні стадії кон'югації; 4—5 — зигота; 6 — відмирання трьох гаплоїдних ядер; 7 — ядро; 8 — проростання зиготи; 9 — клітинна оболонка; 10 — цитоплазма; 11 — ядро; 12 — хроматофор; 13 — піреноїди; 14 — вакуолі.