

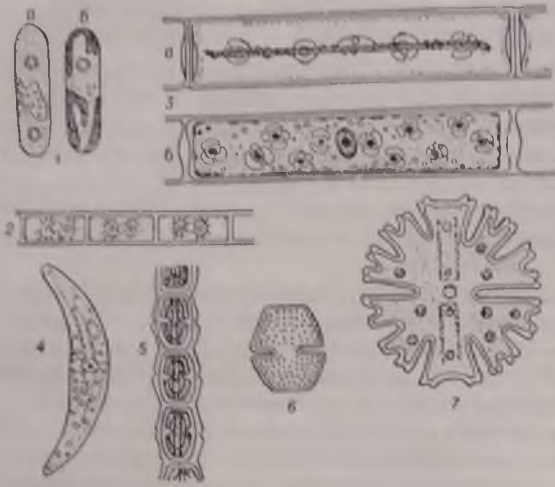


Рис. 25. Кон'югати:

1 — мезотеній; а — в профіль, б — у плані; 2 — зигнема;
3 — мужочія; а — в профіль, б — у плані; 4 — кlostерій;
5 — десмідій; 6 — космарій; 7 — мікрастеріас.

з нею провів відомий російський ботанік І. І. Герасимов. Впливаючи на водорість різними факторами (холодом, хімічними речовинами), вчений порушував нормальний хід поділу ядра і клітини, одержував клітини з двома ядрами, без ядер. Вивчення росту, фізіології таких клітин дало цікаві відомості про роль клітинних ядер в життєдіяльності клітин. У наших водоймах досить поширена *спірогіра мінлива* (*S. varians*), *с. товста* (*S. crassa*).

Види роду *зигнема* (*Zygnema*, рис. 25) мають багатоклітинну нитчасту слань з витягнутих циліндричних клітин, що містять два зірчастих хроматофори, з одним піреноїдом в центрі кожної зірки. Ядро оточене цитоплазмою і, як місток, зв'язує обидва хроматофори. Розмножується зигнема так, як і спірогіра. В заболочених водоймах і болотах України найбільш поширена *зигнема гребінчаста* (*Z. pectinatum*).

Нитчасту водорість *мужочія* (*Mougeotia*) під мікроскопом легко розпізнати по єдиному центральному пластинчастому хроматофору у вегетативних клітинах (рис. 25,3).

Порядок десмідієві (*Desmiales*)

Це переважно одноклітинні, рідше колоніальні форми. Характерною особливістю їх є симетрична будова клітин, зумовлена поділом клітин на дві рівні частини перетяжкою або особливим симетричним розміщенням хроматофоров і ядер. Клітини одноядерні, здебільшого з центральним хроматофором, що складається з двох половинок. Дуже різні форми і контури клітин — цілокрай, виїмчасті, хвилясті з розрізаними краями і ін. Оболонка шарувата, з поверхні горбкувата, шипувата, борозниста, часто просянута солями заліза. Клітина складається з двох половинок, має прості або складні пори, крізь які виділяється назовні слиз. Для ряду представників властивий активний рух. Розмножується поділом клітин і статевим (кон'югація). У більшості видів зигота проростає двома проростками. Поділяються клітини поперечною перегородкою. Дочірні клітини, звичайно, відтворюють симетричну половину оболонки, якої не вистачає.

Порядок об'єднує близько 3900 видів, поширених в озерах, болотах, на ґрунті, скелях, на поверхні снігу в горах і Арктиці.

Найголови́шими є роди кластерій, космарій, десмідій, мікрастеріас (рис. 25).

Кластерій (*Closterium*, близько 200 видів) — одноклітинна водорість, здебільшого півмісячної форми, без перетяжки. Кінці клітин загострені, заокруглені, тупі, дзюбовидні або головчасті. Ядро розміщене посередині клітини і поділяє протопласт на дві половини. Хроматофорів два, з піреноїдами, розміщених симетрично у двох половинах клітин. На кінцях клітини в цитоплазмі є особливі вакуолі з кристаликами гіпсу, які постійно рухаються. Клітинні оболонки безбарвні, іноді забарвлені, целюлозні, містять пори, крізь які назовні виділяються тяжкі слизу. В планктоні водойм, у торфових болотах часто зустрічаються кластерій чотконосний (*C. moniliferum*), к. стрункий (*C. gracile*).

Космарій (*Cosmarium*, більше 800 видів, рис. 25) — одноклітинна водорість, має глибоку перетяжку посередині, яка ділить клітину на дві напівокруглі, еліптичні, чотирикутні та іншої форми симетричні половини, з'єднані вузьким перехийком, де міститься ядро. Краї півклітин рівні або хвилясті, з поверхні вкриті різними утворами (прикрасами). У болотах та інших водоймах часто трапляється космарій пухлий (*C. turgidum*), к. ниркоподібний (*C. reniforme*).

Десмідій (*Desmidium*, рис. 25) — покручена нитчаста водорість, складається з три- або чотирикутних клітин, іноді вкрита щільним шаром слизу. Хроматофор осьовий, з щільними пристінними лопатями, які простягаються від центра до кутів півклітин. У нас досить поширений у сфагнових водоймах десмідій Шварцця (*D. schwartzii*).

Досить складну морфологічну будову має мікрастеріас (*Micrasterias*, рис. 25). Його круглі або еліпсовидні клітини дуже сплюснуті, поділені глибокою перетяжкою на дві півклітини, які в свою чергу поділені на три — п'ять лопатей. Розчленований на лопаті й хроматофор. У заболочених водоймах трапляються мікрастеріас зрізаний (*M. truncata*), м. дрібнозубчастий (*M. denticulata*).

ПОХОДЖЕННЯ І ЕВОЛЮЦІЯ КОН'ЮГАТ

Кон'югати — досить давні організми. Перші достовірні викопні рештки їх знайдено в девонських відкладеннях, а сліди нитчастих видів — в еоценових.

Найбільш достовірні і в масових кількостях викопні кон'югати в Середній Європі знайдено у відкладеннях ранніх післяльодовикових часів. Очевидно, кон'югати виникли від давніх одноклітинних протококових і являють собою бічну гілку еволюції зелених водоростей. З зеленими водоростями їх об'єднують зелений колір хроматофорів, продукт асиміляції — крохмаль. Кон'югати виявляють деякі риси споріднення з джугитковими (монадними) формами зелених водоростей. Наприклад, в цитоплазмі клітин спірогіри, які копулюють під час кон'югації, з'являються скоротливі вакуолі (очевидно, атавістична риса монадної природи), з другого боку, в деяких хламідомонад відомий російський ботанік І. М. Горожанкін описав процес копуляції гамет, між якими перед злиттям виникають короткі копуляційні канали. Такі копуляційні канали, як відомо, утворюються у багатьох представників кон'югат.

У межах класу кон'югат вихідною групою були мезотенієві (*Mesotaeniales*), від яких узяли початок дві лінії розвитку: десмідієві (*Desmiales*) і зигнемові (*Zygnematales*). У десмідієвих еволюція пішла в напрямку ускладнення будови клітин і зменшення кількості проростків

зиготи до двох. У зигнемових, як відомо, виникли нитчасті форми, а кількість проростків зменшилась до одного, зате їх утворення і розвиток більш надійно забезпечується вмістом зиготи, багатим на поживні речовини.

ЕКОЛОГІЯ І ПОШИРЕННЯ КОН'ЮГАТ

Представники класу — переважно прісноводні форми: вони заселяють водойми з стоячою водою, калюжі, торфові болота. У стоячих водах здебільшого розвиваються масово зигнемові водорості, де утворюють великі скупчення. В оліготрофних водоймах переважно розвиваються представники десмідієвих і мезотенієвих. Планктонні форми цих водоростей мають певні пристосування до життя в товщі води. Це збільшення поверхні тіла внаслідок утворення різних «прикрас» на поверхні клітин, утворення таблитчастих, видовжених клітин, виділення слизу, з'єднання клітин у нитку тощо. На забруднення води органічними домішками кон'югати реагують негативно. Серед них відомі термофільні форми, здатні рости і розвиватися в деяких гарячих джерелах з температурою 50—65° (види кластерія, космарія). Відомі також види, пристосовані до повітряно-наземних умов життя, — аерофіти, які оселяються на вологій землі, скелях, серед мохів тощо (види зигнеми, мезотенія, космарія). Своєрідними аерофітами є види, які розвиваються на поверхні і в товщі снігу Арктики, у високогірних районах (*Mesotaenium nivale* та ін.).

У прісноводних водоймах кон'югати розвиваються в масовій кількості, отже, їх роль в житті цих водойм як продуцентів органічних речовин важлива.

Залишки кон'югат входять до складу відкладів на дні водойм — сапропелів. Кон'югати можуть бути також показниками доброго санітарного стану (сапробності) води.

ЦИКЛ РОЗВИТКУ І ЗМІНА ЯДЕРНИХ ФАЗ У ЗЕЛЕНИХ ВОДОРОСТЕЙ

Різні групи зелених водоростей характеризуються не тільки своєрідними морфологічними структурами, а й певними особливостями розмноження і циклу розвитку. Їм властиві такі типи циклу розвитку і зміни ядерних фаз: *перший тип* (рис. 26) — гаплоїдний, єдиною диплоїдною

фазою є тільки зигота; під час її проростання (після періоду спокою) проходить редуційний поділ ядра; майже все життя водорості (вегетативні особини, зооспори) протікає у гаплоїдній фазі. Цей тип зміни ядерних фаз властивий переважно зеленим водоростям.

Другий тип (рис. 26) — ізоморфна зміна поколінь, гаплоїдно-диплоїдний. Зигота без редуційного поділу проростає безпосередньо в диплоїдну особину — спорофіт, на якій утворюються зооспори. Перед утворенням зооспор відбувається редуційний поділ, так що вони гап-

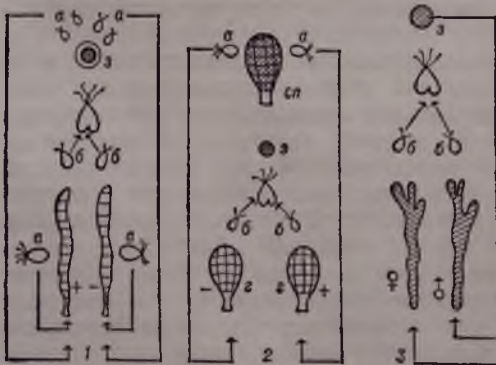


Рис. 26. Схема циклів розвитку і зміни ядерних фаз зелених водоростей. Світлим позначена гаплоїдна фаза, заштрихованим — диплоїдна:

1 — улотрик; 2 — ульва; 3 — кодій; сп — спорофіт; г — гаметофіт; з — зигота; а — зооспори; б — гамети.

лоїдні. Зооспора проростає в гаплоїдну особину — гаметофіт, на якій утворюються гамети. Статеві (гаметофіт) і нестатеві (спорофіт) покоління морфологічно схожі. Такий тип циклу розвитку і зміни ядерних фаз відомий для ульви, ентероморфи, деяких видів кладофори.

Третій тип (рис. 26) — диплоїдний. Все життя водорості проходить у диплоїдній фазі, гаплоїдними є лише гамети. Цей тип розвитку спостерігається у морських сифонових водоростей (наприклад, у *Codium Acetabularia*) і є, очевидно, ознакою, яка виникла значно пізніше.

У багатьох зелених водоростей немає закономірного чергування поколінь. У них від зміни умов існування в багатьох випадках змінюється спосіб розмноження. У деяких різностатевих водоростей спостерігається явище, коли від зміни умов середовища деякі гамети раптом змінюють свою стать і поведінку.

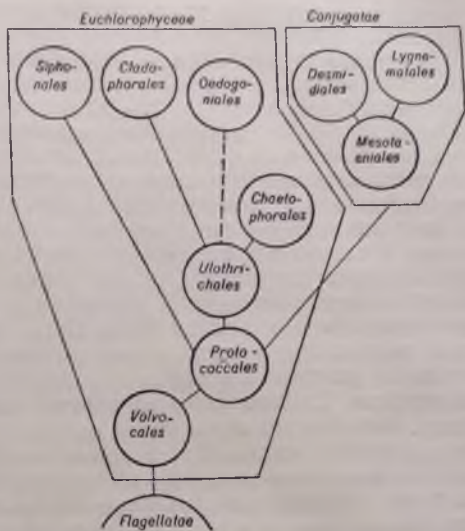


Рис. 27. Схема ймовірних філогенетичних зв'язків між класами і порядками зелених водоростей.

Рис. 27. Схема ймовірних філогенетичних зв'язків між класами і порядками зелених водоростей.

ПОХОДЖЕННЯ І ЕВОЛЮЦІЯ ЗЕЛЕНИХ ВОДОРОСТЕЙ

Зелені водорості беруть свій початок від зелених джгутикових предків. Про природу і походження джгутикових є різні погляди. Більшість ботаніків вважають джгутикові первинними. Частина вчених доводить вторинне походження їх від давніх амебоїдних форм. Найближче до джгутикових предків стоять вольвоксові, що зберігають рухливість у вегетативному стані. Від вольвоксових еволюція пішла в напрямі втрати рухливості та вироблення з одноклітинних ценобіальних і далі багатоклітинних, здебільшого нитчастих форм.

Зелені водорості — дуже давні організми, бо складно збудовані форми (сифонові) вже зустрічаються в силурійських відкладах. У межах відділу еволюція проходила в різних напрямках і привела до утворення різних, досить відмінних груп. Головним напрямом (стовбуром) еволюційного розвитку зелених водоростей є власне зелені водорості (*Euchlorophyceae*). Еволюція в межах цього стовбура привела до утворення з одноклітинних «неклітинних», колоніальних, ценобіальних, нитчастих, пластинчастих форм. Його бічною гілкою є кон'югати (*Conjugatae*), які, очевидно, в історії свого розвитку не мали рухливих репродуктивних клітин і перейшли до іншого способу розмноження — кон'югації. Очевидно, кон'югати виникли від якихось давніх водоростей, близьких до протококкових.

Переважаючі групи зелених водоростей являють собою сліпі гілки еволюційного розвитку. Це едогонієві, кладофорові, сифонові, кон'югати. Ймовірні філогенетичні зв'язки між окремими класами і порядками зелених водоростей зображено у вигляді схеми на рис. 27.

ВІДДІЛ ХАРОВІ ВОДОРОСТІ (*Charophyta*)

Харові водорості відрізняються від зелених відносно великими, складно побудованими сланями, а також багатоклітинністю статевих органів (рис. 28). Слань розміром 20—30 см заввишки безкольоровими розгалуженими ризоїдами прикріплюється до ґрунту. Тіло розчленоване на головну вісь, або «стебло», і бічні гілки, розміщені кільцями, які часто називають «листками». У пазухах «листіків» розвиваються бічні пагони такої будови, як і головна вісь. Вони складаються з вузлів і міжвузлів. «Стебло» і бічні «пагони» закінчуються брунькою з верхівковою клітиною, з якої росте слань. Меживузля складається з довгої циліндричної клітини, яка зовні вкрита шаром особливих дрібних корових клітин, оболонки яких нерідко просякнуті вапняком. У різних видів хари кора має відмінну будову (одно-, дво-, трирядні типи кори). Вузол складається з коротких клітин — двох центральних і шести периферійних; внаслідок поділу і розростання останніх утворюються «листки». Анатомічна будова «листіків» подібна до «стебла». Клітини слані на початку одноядерні, але згодом, у міру їх росту, відбувається поділ ядра і клітини стають багатоядерними. Хроматофори зернисті, численні, без піреноїдів. Вегетативне розмноження відбувається частинами слані і бульбочками. З клітин старих вузлів виростають особливі гілочки, які відриваються і дають початок новій рослині. Бульбочки утворюються на вузлах або ризоїдах і проростають після зимівлі. Статеве відтворення — оогамія. Оогонії і антеридії багатоклітинні. Оогоній сидить на короткій ніжці в пазусі «листка». Він складається з великої яйцеклітини, вкритої з поверхні п'ятьма циліндричними покривними клітинами, які зростаються краями і з кінців відчленовують по одній або дві короткі клітини, утворюючи так звану *коронку*.

Антеридій являє собою тіло кулястої форми, складене з восьми, рідше чотирьох плоских клітин — щитків. Від кожного щитка до центра відходить циліндрична клітина — *рукоятка*. На вільному кінці рукоятки



Рис. 28. Хара:

1 — загальний вигляд; 2 — частина слані з антеридієм (а), оогонієм (б) і коронкою (с); 3 — щиток антеридія з клітинами: рукояткою (а), головчастими (б); 4 — сперматогенною ниткою (с); 5 — оогоній в розрізі; 6 — 7 — зигота та її проростання.

розвивається кілька кулястих дрібних клітин — головок, від яких відходять пучки особливих багатоклітинних ниток, що називаються *сперматогенними*. Сперматогенні нитки складаються із 100—350 клітин, і кожна з них здатна утворювати по одному спірально закрученому сперматозоїду з джгутиками. Кожний антеридій може давати до 50 тис. сперматозоїдів. Звільняються сперматозоїди через щілини, які утворюються при розходженні щітків. Запліднена яйцеклітина одягається щільною оболонкою і переходить у стан спокою. Покривні клітини оогонії в цей час, звичайно, відпадають, залишаючи сліди на поверхні спочиваючої зиготи. Проростає зигота редукційним поділом ядра. В циклі розвитку харових тільки зигота є диплоїдною. Відомо понад 200 видів цих водоростей, поширених у прибережній зоні прісних і солоних водойм. Сюди належать роди *хара*, *нітела*.

Х а р а (*Chara*, рис. 28) часто утворює зарості на дні водойм. Майже у всіх видів добре розвинута кора на «стеблі» і «листях». Крім «листіків», є ще «прилистки». Оогонії розвиваються в пазусі «листка», а антеридії — під оогоніями. Зустрічаються дводомні види. Коронка оогонії п'ятиклітинна. Рослина часто інкрустована вапняком. У нас поширена *хара ламка* (*Ch. fragilis*).

Нітела (*Nitella*, близько 110 видів) має стеблоподібну слань, не вкриту коровими клітинами. «Листків» у кільці 6—8; крім того, є ще 2 більш-менш розвинутих і дихотомічно розгалужених листків. Коронка оогонії складається з 10 клітин. Антеридії і оогонії розміщені на вузлах, а не в пазухах листків. У водоймах УРСР часто трапляється *нітела збірноплідна* (*N. syncarpa*).

Походження харових водоростей неясне. Про їх давність свідчать скам'янілі залишки, які відомі з девонського періоду палеозойської ери.

Існують теорії про філогенетичну спорідненість харових з кільчастими сифоновими, а також з нитчастими зеленими водоростями, близькими до улотрикових або кладофорових.

ВІДДІЛ ЖОВТО-ЗЕЛЕНІ, АБО РІЗНОДЖГУТИКОВІ, ВОДОРОСТІ (*Xanthophyta, Heterocontae*)

До відділу належать одноклітинні, колоніальні, багатоклітинні вільноплаваючі або прикріплені водорості різноманітної будови. Хроматофори жовто-зелені, містять хлорофіл, ксантофіл і каротин. Запасна речовина — олія. Зооспори, а у деяких — сперматозоїди з двома джгутиками неоднакової довжини і будови. У ряду видів довший джгутик має пірчасто розміщені вирости. У нижчих форм протопласт голий або в будиночку. У більшості видів оболонка пектинова, шарувата і складається з двох половинок — стулок. У нитчастих форм сусідні стулки дуже міцно з'єднані між собою. Розмножуються вегетативним поділом клітин, зооспорами, апланоспорами, автоспорами, акінетами. Статеве розмноження виявлено тільки в деяких видів (ізогамія, рідше оогамія).

Водорості цього відділу виявляють паралелізм в історичному розвитку з зеленими водоростями. Як і в зелених, серед жовто-зелених є форми рухливі у вегетативному стані, нерухливі одноклітинні, колоніальні, нитчасті і неклітинні.

Зустрічаються у прісних водах, морях, у ґрунті, як епіфіти на водоростях тощо. Відомо близько 250 видів. На території УРСР поширені види хлорамеби, трибонеми, ботридію, вошерії.

Трибонема (*Tribonema*) має нитчасту багатоклітинну слань, яка прикріплена у молодому віці, а пізніше відривається і вільно плаває. Базальна клітина має коротеньку ніжку, яка закінчується диском. Відома



Рис. 29. Жовто-зелені (різноджгутикові) водорості:

1 — вошерія: а — нитка вошерії, б — антеридія, в — оогоній, д — ризоїди, е — частина нитки з антеридієм і оогонієм, ж — зооспора, з — сперматозоїд; 2 — ботридій.

пальмелоїдна стадія. У вододоймах різних типів найчастіше трапляється трибонема однохроматофорна (*T. monochloron*) і трибонема менша (*T. minus*).

Ботридій (*Botrydium*) багатоядерний, з багатьма пластинчастими хроматофорами, складається з великої надземної частини у вигляді пухиря і підземної — з розгалужених безбарвних ризоїдів. У період посухи протопласт із надземної частини переміщується в підземну і там розпадається на цисти. Статеве розмноження достовірно не встановлене. На вологому ґрунті, в калюжах зустрічається ботридій зернистий (*B. granulatum*, рис. 29).

У різноманітних екологічних умовах (у воді, на вологому ґрунті та ін.) поширені види вошерії (*Vaucheria*, рис. 29).

Слань вошерії нитчаста, як і в ботридія, неклітинна, неправильно розгалужена, без перегородок, з численними ядрами і зернистими хроматофорами без піреноїдів. Як і в інших жовто-зелених водоростей, у хроматофорах вошерії відсутній хлорофіл *в* і наявний гетероксантин. Нестатеве розмноження відбувається за допомогою зооспор, голих, відносно великих, з багатьма ядрами і джгутиками, з вакуолею. Зооспорангії закладаються на кінцях ниток, відділяються перегородкою від порожнини слані; в кожному зооспорангії розвивається по одній зооспорі. Зооспора виходить назовні крізь отвір, який утворюється в стінці спорангії при його дозріванні. Через кілька хвилин активного руху вона осідає на дно, втрачає джгутики, вкривається оболонкою і проростає в нову водорість. У деяких видів замість зооспор утворюються багатоядерні апланоспори, а іноді — спочиваючі спори. Статеве відтворення — оогамія. Антеридії і оогонії закладаються здебільшого поряд, у вигляді виростів на слані або на особливих коротких гілочках. Оогонії мають косоовальну форму, спочатку вони багатоядерні, а в кінці дозрівання всі ядра, крім одного, а також хроматофори виходять у порожнину нитки, а оогонії відділяються від неї перегородкою. Антеридії мають форму зігнутої нитки з перегородкою в місці вигину. В оогонії утворюється одна яйцеклітина, а в антеридії — численні, майже безбарвні дводжгутикові сперматозоїди. Один з джгутиків має пірчасту будову. Сперматозоїди виходять назовні через отвори на бічній стінці антеридія, один з них запліднює яйцеклітину. Зигота вкривається товстою оболонкою і переходить у стан спокою; у ній нагромаджуються олія і гематокром. Після спокою зигота ділиться редукційно і проростає в нову гаплоїдну нитку. На спосіб розмноження вошерії помітний вплив мають умови навколишнього середовища. Статеві органи розвиваються добре в оптимальних умовах життя водорості, на поверхні ґрунту водорість дає апланоспори, а в стоячій воді — зооспори. Відомо близько 40 видів вошерії, на Україні виявлено 16 видів і 22 форми. Досить поширена на дні струмків і у вологому ґрунті вошерія сидяча (*V. sessilis*), у Чорному, Азовському, Аральському морях зустрічається в. дихотомічна (*V. dichotoma*).

Жовто-зелені водорості походять від первинних монадних одноклітинних форм, що мали вже сформоване клітинне ядро, незалежно від зелених

водоростей і пройшли тривалу паралельну з ними еволюцію. Найбільш примітивні водорості цього відділу — голі одноклітинні (хлорамеба), складнішими є неклітинні форми (ботридія, вошерія) і найскладнішими — нитчасті багатоклітинні (трибонема). За складом пігментів, подібними запасними речовинами і різноджгутиковістю вони виявляють філогенетичне споріднення з золотистими водоростями.

Серед ботаніків є різні погляди щодо положення вошерії в системі водоростей. Одні систематики зараховують її до порядку сифонових (*Siphonales*) класу зелених водоростей, інші виділяють представників з сифоновим і близьким до нього типом будови слані в окремий, четвертий клас зелених водоростей — сифонові (*Syphoninae*). Віднесення вошерії до відділу різноджгутикових обґрунтовується тим, що у вошерії і різноджгутикових подібні запасні і поживні речовини (олії), пігменти (наявність гетероксантину, відсутність хлорофілу *a*), будова джгутиків у зооспор різноджгутикових і в сперматозоїдів вошерії. Еволюція вошерії відбулася в напрямі ускладнення статевого процесу (оогамія) і збільшення поверхні талому без ускладнення внутрішньої будови його.

ВІДДІЛ БУРІ ВОДРОСТІ (*Phaeophyta*)

Бурі водорості — макроскопічні багатоклітинні, переважно морські організми, дуже різноманітні за своєю будовою і розміром. У найпростіших видів талом нитковидні, кушуваті, у вигляді кірочок, однорядні чи багаторядні, у складніших — пластинчасті, шнуровидні, складно морфологічно збудовані, здебільшого дихотомічно галузисті. У високоорганізованих видів тіло має паренхімну і навіть тканинну структуру.

Будова клітини. Цитоплазма в клітинах займає пристінне положення, в ній розташовані дрібні численні хроматофори різноманітної і мінливої форми — у вигляді зерняток, дисків, у деяких зірчасті, пластинчасті.

Буре забарвлення цих водоростей зумовлене наявністю в хроматофорах бурих каротиноїдів — фукоксантину та інших ксантинів. З інших пігментів є основний за фізіологічним значенням хлорофіл *a* і *c*, ксантофіл, каротин. Залежно від концентрації тих чи інших пігментів хроматофори мають забарвлення від оливково-зеленого до темно-бурого.

Клітини здебільшого одноядерні, мають численні дрібні або одну центральну вакуолю з клітинним соком. Продукти асиміляції — сахари (ламінарин, маніт та ін.), олія, дубильні речовини та інколи крохмаль.

Клітинна оболонка целюлозна, часто з домішкою пектинових речовин, особливо в зовнішніх її шарах, звичайно, ослизнена. Слизуваті оболонки можуть мати у своєму складі альгіни і фукоїдини. У деяких водоростей оболонка інкрустована сполуками кальцію або заліза.

Електронно-мікроскопічне і цитохімічне дослідження клітинної оболонки деяких представників показало, що вона складається з двох шарів — зовнішнього, переважно із альгінової кислоти, і внутрішнього вуглеводного (целюлоза та інші вуглеводи). Мікрофібрили зовнішнього шару розміщені безладно, а внутрішнього — паралельно один одному.

Розмноження. Бурим водоростям властиві нестатевий, статевий і вегетативний способи розмноження.

Нестатеве розмноження відбувається спорами. Спори бувають рухливі (зооспори) і нерухливі (апланоспори, моноспори, тетраспори). Зооспори, звичайно, грушовидні, мають хроматофори і два нерівних джгутики. Спори розвиваються в спорангіях; у деяких видів спорангії багатоклітинні. Водорості з порядку фукусових не мають нестатевого розмноження.

Статевий процес ізогамний, гетерогамний і оогамний. Ізогаметангії і гетерогаметангії багатокамерні, а антеридії і оогонії одноклітинні. Зигота вкривається оболонкою і після періоду спокою проростає без редукційного поділу. Вегетативне розмноження — частинками талому.

Особливістю бурих водоростей є чітко виявлене явище чергування поколінь. Спори після проростання утворюють статеву генерацію — гаметофіт. На гаметофіті виростають гаметангії. Із зиготи розвивається нестатева генерація — спорофіт, на якому утворюються редукційним поділом спори.

Цитологічно гаметофіт і спорофіт відрізняються кількістю хромосом у клітинах. Гаметофіт є, звичайно, гаплоїдним, а спорофіт — диплоїдним. Морфологічно вони можуть бути однаковими або відрізнятися розміром і будовою. Залежно від морфологічних особливостей спорофіту і гаметофіту зміна генерацій буває ізоморфною або гетероморфною. При гетероморфній зміні генерацій гаметофіт і спорофіт помітно відрізняються морфологічно, а при ізоморфній — вони однакові. Явище зміни генерацій відсутнє у фукусових водоростей, бо вони позбавлені спор.

Класифікація. Великого значення в класифікації цих водоростей надають таким ознакам, як характер чергування генерацій і розмноження, будова талому. Бурі водорості за особливостями чергування поколінь ділять на три класи: ізогенератні, гетерогенератні, циклоспорові.

До відділу належить 11 порядків, 240 родів (близько 1500 видів), представники яких поширені в прибережній зоні холодних і помірно холодних морів, а також у деяких частинах Атлантичного і Тихого океанів.

КЛАС ІЗОГЕНЕРАТНІ (*Isogeneratae*)

Зміна генерацій (поколінь) ізоморфна: спорофіт і гаметофіт морфологічно однакові або майже однакові. Статеве розмноження ізогамне, гетерогамне або оогамне. Талом складається з однорядних ниток або багатошарових стрічок, галузисті, куштісті. Клас об'єднує порядки: ектокарпові, сфацелярієві, кутлерієві, тилоптеридові, діктіотові.

Порядок ектокарпові (*Ectocarpales*)

Водорості цього порядку мають невеликі розгалужені талом у вигляді нитчастих кущиків або дернин, які нарастають інтеркалярно.

Типовим представником є рід *ектокарп* (*Ectocarpus*), поширений у Чорному морі та північних морях на невеликій глибині (рис. 30). Талом — заввишки 10—12 см — має вигляд кущиків, прикріплених до підводних каменів чи інших рослин, які складаються з розгалужених однорядних ниток. Розмножується ектокарп зооспорами, ізогамно або гетерогамно.

На коротких бічних гілках диплоїдної рослини (спорофіта) формуються зооспорангії, які бувають одноклітинні й багатоклітинні. Виз-



Рис. 30. Ектокарп:

1 — звичайний вигляд; 2 — зооспорангій; 3 — гаметангій; 4 — зооспора.

слідок редукційного поділу вмісту одноклітинних зооспороангіїв розвиваються численні гаплоїдні дводжгутикові зооспори. Через розрив стінки зооспороангія зооспори виходять назовні і згодом проростають, даючи нову рослину — гаметофіт, яка цитологічно є гаплоїдною. На її бічних гілках формуються багатокамерні гаметангії з численними гаметами. Спорофіт і гаметофіт зовнішньо нічим не відрізняються. Гамети відрізняються між собою тільки фізіологічно: одні мають довший, а інші — короткий період руху.

Гамети з коротшим періодом руху осідають, втрачають свою рухливість, до них припливають численні гамети з більшим періодом руху і відбувається копуляція. Зигота без періоду спокою проростає і дає диплоїдну спорофітну рослину з зооспороангіями.

На спорофітах ектокарпа виникають також багатоклітинні зооспороангії, з вмісту яких без редукційного поділу розвиваються диплоїдні зооспори. Вони проростають у таку саму диплоїдну спорофітну особину. Незначна частина гамет здатна до партеногенетичного розвитку. В інших представників ектокарпових спостерігається гетерогамний статевий процес (*Nemoderma*, *Giffordia*).

Порядок сфацелярієві (*Sphacelariales*)

Водорості цього порядку куцисті, галузисті, заввишки кілька сантиметрів, нарастають внаслідок поділу великої верхівкової клітини. Зміна генерацій ізоморфна.

Представник порядку — епіфітна водорість сфацелярія (*Sphacelaria*). Цикл розвитку відбувається так. На диплоїдній рослині виникають одноклітинні і багатоклітинні зооспороангії. Гаплоїдні зооспори після проростання дають гаплоїдні особини (гаметофіт), які морфологічно подібні до диплоїдних. На цих особинах (гаметофітах) розвиваються багатокамерні гаметангії, в яких утворюються ізогамети. Після копуляції ізогамет зигота проростає і дає диплоїдну особину (спорофіт). Сфацелярія може розмножуватись також вегетативно частинами талом, наприклад бічними вкочоченими галузками.

До цього порядку належить кладостеф (*Cladostephus*), поширений в Чорному морі, якому властива фізіологічна диференціація ізогамет.

Порядок кутлерієві (*Cutleriales*)

Таломи кутлерієвих водоростей багаточарові, розсічені, звуженою частиною прикріплені до субстрату, заввишки до 20 см, нарастають інтеркалярно. Розмноження — зооспорами і гетерогамно. Спорофіт і гаметофіт — окремі рослини, які іноді дещо відрізняються зовнішньо.

Представником порядку може бути кутлерія, що зустрічається в Атлантичному океані і Середземному морі.

Кутлерія (*Cutleria*) має пластинчастий дихотомічно розгалужений дводомний гаметофіт, на якому розвиваються багатоклітинні макрогаметангії і мікрогаметангії.

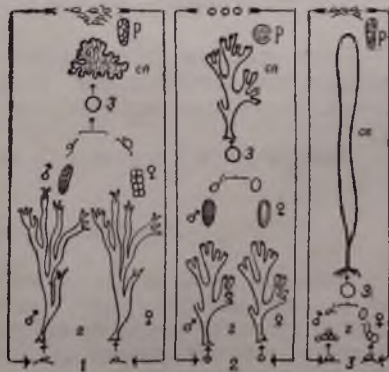


Рис. 31. Типи циклів розвитку бурих водоростей (схеми):

1 — кутлерія; 2 — диктіотія; 3 — ламінарія; 4 — гаметофіт, сп — спорофіт, р — редукційний поділ; з — зигота.