

М.Ф.Бойко

**БОТАНІКА
СИСТЕМАТИКА НЕСУДИННИХ
РОСЛИН**

*Рекомендовано
Міністерством освіти і науки України*

Видання друге, перероблене та доповнене

Київ
Ліра – К
2016

УДК 582.261/279:582.32

ББК 28.592.1

Б77

Рецензенти:

Костіков І.Ю., завідувач кафедри ботаніки Київського національного університету імені Тараса Шевченка, доктор біологічних наук, професор;

Гапон В.С., професор кафедри ботаніки і екології Полтавського національного педагогічного університету ім. В.К.Короленка, доктор біологічних наук, доцент;

Федорчук М.І., завідувач кафедри ботаніки і захисту рослин Херсонського державного аграрного університету, доктор сільськогосподарських наук, професор

***Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
для студентів вищих навчальних закладів
(лист №1/11-16846 від 29.10.2012 р.)***

Б 77

Бойко М.Ф. Ботаніка. Систематика несудинних рослин.– Київ: Ліра-К, 2016. – с.

ISBN.....

У підручнику, написаному відповідно до програми з ботаніки для студентів вищих навчальних закладів, подано як загальновідомі, так і отримані останнім часом за допомогою новітніх методів дослідження матеріали щодо комплексної характеристики несудинних рослин (водоростей та мохоподібних), їх місце в сучасній системі органічного світу. Розглядаються історія дослідження, будова організмів, типи їх розмноження, цикли відтворення, географічні та екологічні особливості, систематика, роль в біосфері та житті людини.

Для студентів та викладачів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів.

Рекомендовано до друку Вченою радою Херсонського державного університету

УДК 582.261/279:582.32

ББК 28.2.1

Б 77

ISBN....

© Бойко М.Ф., 2013
© Видавництво Ліра-К, 2013

ЗМІСТ

<i>Передмова</i>	6
Вступ.....	7
Основи ботанічної номенклатури.....	10
Нижчі та вищі несудинні рослини. Систематика несудинних рослин.	13
Частина I. ВОДРОСТІ (PHYCOBIONTA, ALGAE)	15
Короткий нарис історії альгологічних (фікологічних) досліджень.....	16
Будова клітини.....	18
Типи морфологічних структур	23
Розмноження водоростей.....	28
Цикли розвитку водоростей.....	31
Екологія та поширення водоростей.....	32
Водорості у біосфері та житті людини. Охорона водоростей.....	37
Систематика водоростей.....	43
Водорості у системах органічного світу	43
Прокаріотичні водорості	49
Відділ Синьозелені (Ціанофітові) водорості – Cyanophyta.....	49
Клас Ціанофіцієві – Cyanophyceae.....	51
Евкаріотичні водорості	56
Дискокристи.....	57
Відділ Евгленофітові водорості – Euglenophyta	57
Клас Евгленофіцієві – Euglenophyceae.....	59
Тубулокрисати.....	61
<i>Амебо-флагеляти</i>	61
Відділ Хлораракніофітові водорості – Chlorarachniophyta.....	62
Клас Хлораракніофіцієві – Chlorarachniophyceae	63
<i>Альвеоляти</i>	64
Відділ Динофітові водорості – Dinophyta.....	64
Клас Динофіцієві – Dinophyceae.....	66
<i>Страменопіли</i>	68
<i>Група відділів: Хромофітові водорості</i>	69
Відділ Рафідофітові водорості – Raphidophyta.....	69
Клас Рафідофіцієві – Raphidophyceae	71

Відділ Золотисті (Хризифітові) водорості – Chrysophyta.....	72
Клас Хризифіцеві – Chrysophyceae.....	73
Клас Синурофіцеві – Synurophyceae.....	74
Відділ Евстигматофітові водорості Eustigmatophyta).....	75
Клас Евстигматофіцеві Eustigmatophyceae.....	76
Відділ Жовтозелені водорості – Xanthophyta (Tribonemophyta).....	77
Клас Ксантофіцеві (Трибонемотіцеві) – Xanthophyceae (Tribonemophyceae).....	78
Відділ Бурі (Феофітові) водорості (Phaeophyta).....	80
Клас Феофіцеві – Phaeophyceae.....	83
Клас Циклоспорофіцеві – Syclosporophyceae.....	86
Відділ Діатомові (Баціларіофітові) водорості – Bacillariophyta.....	89
Клас Центричні (Косцінодіскофіцеві) – Coscinodiscophyceae.....	91
Клас Безшовні (Фрагіляріефіцеві) – Fragilariophyceae.....	92
Клас Шовні (Баціляріефіцеві) – Bacillariophyceae.....	93
Відділ Диктіохофітові водорості – Dictyochophyta.....	95
Клас Диктіохофіцеві – Dictyochophyceae.....	97
Клас Педінілофіцеві – Pedinellophyceae.....	97
Платикристати.....	98
Відділ Гаптофітові водорості – Haptophyta.....	98
Клас Гаптофіцеві – Haptophyceae.....	100
Відділ Криптофітові водорості – Cryptophyta.....	102
Клас Криптофіцеві – Cryptophyceae.....	103
Відділ Глаукоцистофітові водорості – Glaucocystophyta.....	104
Клас Глаукоцистофіцеві – Glaucocystophyceae.....	106
Відділ Червоні (Родофітові) водорості – Rhodophyta.....	107
Клас Бангіофіцеві – Bangiophyceae.....	113
Клас Флорідеофіцеві – Florideophyceae.....	114
Відділ Зелені (Хлорофітові) водорості – Chlorophyta.....	116
Клас Празінофіцеві – Prasinophyceae.....	120
Клас Хлорофіцеві – Chlorophyceae.....	121
Клас Требуксіофіцеві – Trebouxiophyceae.....	130
Клас Ульвофіцеві – Ulvophyceae.....	131
Клас Сифонофіцеві – Siphonophyceae.....	135
<i>Група зелених водоростей–стрептофітів</i>	137
Клас Харофіцеві – Charophyceae.....	137
Клас Кон'югатофіцеві – Conjugatophyceae.....	142
Частина 2. МОХОПОДІБНІ (BRYOBIONTA)	146
Короткий нарис історії бріологічних досліджень.....	147
Розмноження та цикл розвитку мохоподібних.....	151
Екологічні та географічні особливості мохоподібних.....	154

Значення мохоподібних у біосфері та житті людини.....	157
Охорона мохоподібних.....	160
Систематика мохоподібних	161
Відділ Антоцеротофіти (Антоцероти) – Anthocerotophyta	162
Клас Клас Лейоспороцеротопсиди – Leiosporocerotopsida.....	166
Клас Антоцеротопсиди – Anthocerotopsida	166
Відділ Маршанціофіти (Маршанціофітові, Печіночники або Печіночні мохи) – Marchantiophyta	168
Клас Гапломітріопсиди (Haplomitriopsida).....	170
Клас Маршанціопсиди (Marchantiopsida).....	171
Клас Юнгерманіопсиди (Jungermanniopsida).....	175
Відділ Бріофіти (Бріофітові мохи) – Bryophyta.....	180
Клас Такакіопсиди (Такакієві мохи) – Takakiopsida.....	181
Клас Сфагнопсиди (Сфагнові мохи, Сфагни) – Sphagnopsida.....	182
Клас Андреєопсиди (Андреєві мохи) – Andreaeopsida	188
Клас Андреєобріопсиди – Andreaeobryopsida.....	189
Клас Едіподіопсиди (Едіподієві мохи) – Oedipodiopsida.....	192
Клас Політріхопсиди (Політріхові мохи) – Polytrichopsida.....	194
Клас Тетрафідопсиди (Тетрафісові мохи) – Tetrarhizopsida.....	198
Клас Бріопсиди (Брієві мохи, Мохи) – Bryopsida.....	199
Систематика класу Бріопсиди	207
Показчик українських назв таксонів.....	227
Показчик латинських назв таксонів.....	231
Показчик термінів.....	240
Літературні джерела та сайти Інтернету.....	244

Останнім часом науковцями всього світу приділяється багато уваги вивченню груп об'єктів, особливо так званих «нижчих рослин» та

несудинних рослин – прокаріотичних і еукаріотичних водоростей та мохоподібних. Це пов'язано з тим, що в практику наукових досліджень широко впроваджуються методи електронної мікроскопії, молекулярної біології, порівняльної цитології, біохімії, генетики та ін. Значного прогресу було досягнуто у культивуванні водоростей, у детальному вивченні онтогенезу багатьох груп водоростей та мохоподібних. Все це привело до виникнення нових поглядів щодо походження еукаріотичної клітини, особливостей її будови, шляхів еволюції одноклітинних і багатоклітинних організмів, і в цілому до обґрунтування нових систем прокаріотичних і еукаріотичних організмів, до пошуку місця в цих системах різних груп рослин, особливо у зв'язку з все більш інтенсивним використанням мультигенного секвенування.

Старі підручники та навчальні посібники з ботаніки, чи окремих її частин, у яких групи організмів подані за застарілими системами, що не відповідають сучасному рівню знань, уже не можуть задовольнити потреби викладачів і студентів в нових знаннях щодо водоростей та мохоподібних. Проте треба відмітити, що нові знання базуються на основі глибоких традиційних знань, отриманих протягом століть, з характерними для них детальними описами усіх особливостей відомих таксонів. Нові ж навчальні посібники тільки почали з'являтися, але в дуже малій кількості.

Нашим завданням було підготувати підручник, в якому коротко та в доступній формі викласти основні наукові досягнення, отримані останнім часом щодо характеристики вказаних груп організмів та положення їх в системі органічного світу. Враховано, що даний підручник містить матеріали, які використовуються як при проведенні аудиторних занять, так і для самостійної роботи студентів.

В основу викладення матеріалу було покладено програму нормативного курсу Київського національного університету імені Тараса Шевченка «Ботаніка. Нижчі рослини» та програму курсу «Ботаніка» Херсонського державного університету.

У підручнику при використанні фактичного матеріалу, рисунків та фотографій з інших друкованих праць та сайтів Інтернету зроблені відповідні посилання на ці джерела.

ВСТУП

За матеріалами сучасних досліджень біорізноманіття нині нараховується 1,5-1,8 млн. видів організмів (за останніми оцінками спеціалістів їх набагато більше), з них фіторізноманіття складає понад 500 тис. рослин, в тому числі близько 440 тис. видів вищих рослин та понад 60 тис. еукаріотичних та прокаріотичних водоростей. Мікорізноманіття нараховує понад 130 тис. грибів, слизовиків, грибоподібних організмів, лишайників. До зоорізноманіття відносяться близько 1,0 -1,2 млн. видів тварин.

В сучасний період фіторізноманіття нараховує значно більше видів, ніж було в попередні геологічні епохи. В девоні (405 млн. років тому) було близько 20 тис. видів, в карбоні (350 млн. років тому) – 30 тис. видів, в юрі (190 млн. років тому) – 50 тис. видів, в крейді (137 млн. років тому) – 100 тис. видів, на початку кайнозойської ери (65 млн. років тому) – 300 тис. видів. Палеоботанічні матеріали свідчать про те, що живі еукаріотичні організми беруть свій початок від одного спільного предка, яким був гетеротрофний несудинний організм. В результаті еволюційних перетворень утворилося багато різноманітних видів, одні з яких зникли, а інші успішно розвиваються, пристосовуючись до змін навколишнього середовища. Серед зниклих видів багато таких, що являли собою проміжні ланки процесу еволюційних змін. І хоча усі види споріднені між собою, вони дуже відрізняються один від одного, так як у процесі довготривалих еволюційних змін вимерли види, які були проміжними ланками видоутворення.

Розібратися у всьому біорізноманітті покликана **систематика** – наука про біорізноманіття та про взаємовідношення організмів між собою. Завданнями систематики є детальне вивчення усіх відомих та нових для науки видів організмів, класифікація всього біорізноманіття та побудова природної системи організмів, яка відображала б споріднені взаємозв'язки та взаємовідношення, що виникли між організмами в процесі еволюції. При побудові сучасної системи організмів використовуються не тільки морфологічні ознаки, матеріали екології та деякі особливості біології видів, а й нові узагальнені знання з цитології, генетики, молекулярної біології, біохімії, екології, геоботаніки, теоретичної біології. Тобто сучасна система органічного світу відображає рівень знань сучасної біології та багатьох суміжних наук – хімії, фізики, географії, геології, інформатики та ін.

Для вирішення питань систематики, пов'язаних з вивченням усіх видів рослин, їх класифікацією та побудовою філогенетичної системи організмів використовуються різноманітні методи вивчення рослин, серед них найголовніші: морфологічний метод – вивчає зовнішню будову рослин; анатомічний – вивчає внутрішню будову рослин; палеоботанічний – поєднує вивчення морфології та анатомії викопних рослин; палінологічний – вивчає будову спор і пилку рослин; ембріологічний (онтогенетичний) – вивчає усі стадії розвитку рослин; каріологічний – вивчає числа та структуру хромосом у клітинах рослин; тератологічний – вивчає аномалії в будові рослин; географічний метод – вивчає закономірності поширення видів рослин, їх ареали; біохімічний метод – вивчає закономірності зв'язків між

систематичним положенням рослини і наявністю у ній певних хімічних речовин; цитогенетичний метод – вивчає структурні зміни у ядрі клітин у природних популяціях рослин; фізіологічний метод – вивчає закономірності метаболізму, росту та розвитку рослин; екологічний метод – вивчає особливості пристосування та реакцію рослин на екологічні фактори середовища; фітоценологічний метод – вивчає закономірності участі видів рослин у фітоценозах; філогеномічний метод – вивчає використання послідовностей нуклеотидних пар геномів ядра та органел для встановлення місця таксонів у філогенетичній системі, на Дереві Життя; метод математичної, статистичної обробки матеріалів дає достовірні дані щодо мінливості систематичних ознак рослин.

Для вирішення питань систематики, пов'язаних з вивченням усіх видів рослин, їх класифікацією та побудовою філогенетичної системи організмів використовуються різноманітні методи вивчення рослин, серед них найголовніші: морфологічний метод – вивчає зовнішню будову рослин; анатомічний – вивчає внутрішню будову рослин; палеоботанічний – поєднує вивчення морфології та анатомії викопних рослин; палінологічний – вивчає будову спор і пилок рослин; ембріологічний (онтогенетичний) – вивчає усі стадії розвитку рослин; каріологічний – вивчає числа та структуру хромосом у клітинах рослин; тератологічний – вивчає аномалії в будові рослин; географічний метод – вивчає закономірності поширення видів рослин, їх ареали; біохімічний метод – вивчає закономірності зв'язків між систематичним положенням рослини і наявністю у ній певних хімічних речовин; цитогенетичний метод – вивчає структурні зміни у ядрі клітин у природних популяціях рослин; фізіологічний метод – вивчає закономірності метаболізму, росту та розвитку рослин; метод математичної, статистичної обробки матеріалів дає достовірні дані щодо мінливості систематичних ознак рослин; екологічний метод – вивчає особливості пристосування та реакцію рослин на екологічні фактори середовища; фітоценологічний метод – вивчає закономірності участі видів рослин у фітоценозах; філогеномічний метод – вивчає використання послідовностей нуклеотидних пар геномів ядра та органел для встановлення місця таксонів у філогенетичній системі, на Дереві Життя. Стосовно останнього методу в багатьох працях біологів, систематиків наголошується, що нині настала ера вивчення послідовності нуклеотидних пар усього генома різних організмів і насамперед рослинних. Молекулярні дані стають доступними на такому рівні, який навіть не передбачали кілька років тому, адже кількість повністю досліджених послідовностей геномів ядра і органел зростає, а це дало можливість перейти від простої порівняльної геноміки, обмеженої парними порівняннями геномів, які базувалися на простих співпадіннях послідовностей, до використання багатовидового філогенетичного підходу для аналізу великих наборів геномів. Синтез філогенетичної систематики і молекулярної біології (геноміки) – це початок формування нової сфери, нової науки – філогеноміки. Крос-геномні філогенетичні підходи мають потенціал для розуміння багатьох відкритих питань, наприклад, складних взаємовідношень

між фенотипом та змінами генома, еволюції складних фізіологічних шляхів у споріднених організмів та багатьох інших. Нові порівняльні геномні дані безперечно збільшать точність реконструкції філогенетичного дерева та розташування на ньому таксонів. Дослідження взаємовідношень між геномікою і філогенетикою у наземних рослин (особливо у бріофітів, оскільки вони є найдавнішими рослинами на суходолі), дасть багато матеріалів для використання їх в двох важливих для сучасної біології напрямках: використовувати особливості геномів при філогенетичному аналізі та використовувати філогенію при функціональному аналізі генів. Немає сумніву в тому, що цілогономний філогенетичний аналіз приведе до нової ери, як у філогенетиці, так і в систематиці рослин.

У наш час систематика розвивається дуже динамічно, використовує новітні методи дослідження, матеріали вивчення ультраструктури клітини, комп'ютерний аналіз отриманих даних, аналіз нуклеотидних послідовностей нуклеїнових кислот та багато інших. У зв'язку з цим систематика має велике значення у розумінні життя в його різноманітності, що виникла в результаті еволюційного процесу, без даних систематики щодо конкретних видів неможливі серйозні дослідження з біофізики, біохімії, фізіології, генетики та ін. Велике прикладне значення систематики в справі раціонального невиснажливого використання рослин, тварин та грибів людиною для задоволення своїх потреб при гармонійному існуванні з іншими складовими природи.

Об'єктом систематики рослин є рослинний світ, власне фіторізноманіття у всіх його проявах. Предметом систематики рослин є опис видів рослин, їх найменування, класифікація та побудова філогенетичної, еволюційної системи рослинного світу. Задачі систематики доволі складні, вони вирішуються на різних рівнях систематичних досліджень.

α -систематика займається вирішенням завдань інвентаризації флори, усіх видів, що входять до складу флор усіх материків і океанів. Фіторізноманіття настільки велике, що не зважаючи на багатовікову історію систематичних досліджень, інвентаризація видів ще дуже далека до завершення, це стосується як вищих, так і нижчих рослин.

β -систематика займається класифікацією видів рослин або таксономією, тобто створенням філогенетичної системи, яка відповідала б родинним зв'язкам між видами та між іншими таксонами різного рангу та відображала б філетичні взаємовідношення і місце таксонів та їх груп на певних шаблях еволюційної драбини. При побудові системи класифікації дуже багато труднощів завдають такі явища як паралельна еволюція організмів, при якій в таксонах, що мають далекі родинні зв'язки, виникають дуже подібні ознаки та еволюційна геретохронність або гетеробатмія, коли ознаки у одного й того виду еволюціонують з різною швидкістю і він має як примітивні, так і еволюційно просунуті ознаки. Класифікація це також і процедура встановлення систематичних груп та їх меж. Класифікація є системою ієрархічно підпорядкованих одиниць.

γ-систематика або популяційна систематика досліджує процеси видоутворення у природі, процеси мікроеволюції, дає багатий матеріал для розв'язання найважливіших біологічних проблем.

Рослинний світ складають різні групи рослин, що знаходяться на різних щаблях еволюційного розвитку. В залежності від особливостей будови тіла рослини умовно розділяють на так звані «нижчі» і «вищі» рослини. За об'єктом дослідження систематику рослин також розділяють на систематику «нижчих» рослин і систематику «вищих» рослин. До нижчих рослин відносять різноманітні групи водоростей, рослини, які не мають тканинної будови, їх тіло представлене не диференційованою на органи сланню, що не має судинної системи, жіночі статеві органи одноклітинні тощо. Наука, що вивчає водорості називається *альгологія* (від лат. *algae* – водорість, морська трава) або *фікологія* (від гр. *φῶκος* – водорість). Вчені, які вивчають водорості, називаються альгологами або фікологами. Серед вищих рослин є рослини, які також не мають судинної системи, тобто несудинні рослини. До них відносяться мохоподібні. Наука, яка вивчає мохоподібні, називається *бріологія*, а вчених, які вивчають мохоподібні, називають бріологами. Багато в чому мохоподібні мають спільні риси з нижчими рослинами, походять від них. Тому ці обидві групи несудинних рослин, водорості і мохоподібні, розглядаються разом у курсі систематики несудинних рослин.

ОСНОВИ БОТАНІЧНОЇ НОМЕНКЛАТУРИ

Систематичні одиниці або групи будь-якого рангу ієрархічної класифікації, досить відмежовані від інших, називають *таксонами*. Основною таксономічною одиницею, таксономічною категорією є вид (*species*). Назва виду (видова назва) – це бінарна комбінація, що складається з двох слів: назви роду та видового епітета. Тобто для означення виду за пропозицією К.Ліннея з 1753 р. використовується бінарна номенклатура латинською мовою. Після назви кожного виду обов'язково вказується прізвище автора виду, який вперше для науки описав даний вид. Прізвище автора пишуть скорочено, наприклад, L. – Лінней, DC – Декандоль. В останні роки, згідно з Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури, прізвище автора виду пишуть повністю, наприклад, Klokov, Kotov, Khodosovtsev, Kostikov, Krytska та ін. За смислом видові епітети повинні бути інформативними та відображати морфологічні ознаки виду, вказувати на подібність виду з іншими рослинами, на характер типового місцезростання або ареалу (географічного поширення). Проте можуть використовуватися і інші, т.з. індиферентні епітети, які несуть лише інформацію про прізвище вченого, на честь якого названо вид.

Видова категорія (*вид* – *species*) означає цілісність, специфічність, відокремленість, але якби в систематиці використовувалися тільки види, то рослинний світ, який нараховує сотні тисяч видів, не можна було б досягнути. Тому види об'єднують у більші групи, ці групи є надвидовими таксонами різного рівня ієрархії – рангами. Використовуються такі основні надвидові

таксони або таксономічні категорії: рід – *genus*, родина – *familia*, порядок – *ordo*, клас – *classis*, відділ – *divisio*, царство – *regnum*, домен (надцарство) – *domen*. Будь-яка рослина повинна послідовно відноситись до усіх цих надвидових таксономічних категорій. Часто виділяються також проміжні категорії: надцарство, підцарство, надвідділ, підвідділ, надклас, підклас, надпорядок, підпорядок, надродина, підродина, надтриба, триба, підтриба, підрід, надсекція, секція, підсекція.

Отже, види рослин дискретні, але завдяки подібності та відмінності їх між собою вони утворюють певні групи. Групи близьких видів формують роди. Усім питанням, пов'язаним з родом, велику увагу у своїй важливій праці «Філософія ботаніки» приділяв К. Лінней. Категорія роду характеризується тим, що його назва входить до назви виду. Рід – це збірна таксономічна категорія, яка складається зі споріднених між собою видів. Якщо до складу роду входить один вид, рід є монотипним, кілька видів – оліготипним, багато видів – політипним. У великих родах можуть виділятися внутрішньородові таксони: підроди, секції, підсекції. Близькі роди об'єднуються в родини. Родина як систематична категорія включає один або групу близьких родів, що мають загальне походження і відділені від інших родин вираженими розривами, тобто гіатусами. В ієрархічному ряду рангів родина є однією з найважливіших категорій. У великій родині можуть виділятися такі ранги таксонів: підродина, коліно (триба). Кілька філогенетично споріднених родин або одна родина об'єднуються в порядок, що дає можливість дослідникам легше вивчати та робити огляди цих таксонів. Близькі групи порядків, які більш схожі між собою, ніж з іншими, об'єднуються у класи. Класи різкіше відрізняються між собою, ніж порядки. Великі класи можуть поділятися на підкласи. Класи об'єднуються у більші одиниці – у відділи, для яких характерні найважливіші особливості в організації та структурі рослин, що входять до їх складу. Відділи відповідають головним філам Дерева Життя.

Велику увагу категорії виду у своїй важливій праці «Види рослин» приділяв К. Лінней. Вид як основна таксономічна категорія поділяється на внутрішньовидові таксони. Підвид (*subspecies*) складають групи популяцій, які за морфологічними ознаками добре відрізняються від інших популяцій даного виду, але їх особини можуть схрещуватися з особинами інших популяцій виду. Підвиди мають свій ареал. Різновид (*varietas*) являє собою групу популяцій виду, особини якої відрізняються незначними морфологічними ознаками та приурочені до певних місцезростань, зустрічаються в тих регіонах, що й особини інших популяцій. Форма (*forma*) – це група особин або популяцій, особини яких мають деякі морфологічні відмінності, не мають географічної та екологічної специфічності. У культурних рослин виділяють ще таку внутрішньовидову категорію, як культурвар (*cultivar*) або сорт. Сорт – це сукупність особин одного виду з певними загальними спадковими ознаками, незалежно від того, єдині це особини чи розрізняються за походженням.

Номенклатура є мовою ботанічної науки, є засобом, що полегшує досягнення мети – побудови системи рослинного світу та використання системи на практиці. Назва виду завжди біноміальна – це бінарна комбінація з двох слів: назви роду та видового епітету. Назва роду завжди є іменником в однині, видовий епітет складається з одного слова – прикметника у називному відмінку однини, рідше – іменника в називному або родовому відмінку. Після видового епітету вказується прізвище автора (часто в скороченому вигляді) даного виду, тобто того дослідника, що першим описав даний вид як новий для науки. Наприклад, бріум сріблястий – *Bryum argenteum* Hedw. Повне прізвище автора виду – Hedwig. Назва основних надродових таксонів повинна складатися з кореня типового роду та відповідного закінчення: для родини – *aceae*, для порядку – *ales*, для класу у водоростей – *phyceae*, у вищих рослин – *opsida*, для відділу – *phyta*. Наприклад, у мохів: вид – *Bryum argenteum*, рід – *Bryum*, родина – *Bryaceae*, порядок – *Bryales*, клас – *Bryopsida*, відділ – *Bryophyta*, надвідділ – *Bryobionta*.

Правильне вживання номенклатурних термінів і назв таксонів регулюється «**Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури**», який являє собою збір принципів, правил, порад та інших настанов щодо цього. Він затверджується Міжнародними ботанічними конгресами. Назви таксонів, що протирічать тому або іншому принципу або статті, відкидаються. Дія Кодексу поширюється на усі сучасні і викопні рослинні та грибні організми. Для бактерій існує «Міжнародний кодекс номенклатури бактерій», а для культурних рослин – «Міжнародний кодекс номенклатури культурних рослин». Принципи, сформульовані в Кодексі, складають основу сучасної ботанічної номенклатури.

Принцип незалежності ботанічної номенклатури від зоологічної номенклатури. Принцип типіфікації: «Застосування назв таксономічних груп визначається за допомогою номенклатурних типів». Принцип пріоритету: «Номенклатура таксономічної групи базується на пріоритеті в обнародуванні». Принцип унікальності назв: Кожна таксономічна група з певними межами, положенням і рангом може мати, крім оговорених випадків, лише одну правильну назву – найбільш ранню, яка відповідає правилам». Принцип універсальності назв: «Наукові назви таксономічних груп розглядаються як латинські незалежно від походження». Принцип поширення сучасних правил на раніше обнародувані назви: «Правила номенклатури мають зворотню силу, якщо тільки вони спеціально не обмежені».

— * * * —

НИЖЧІ РОСЛИНИ ТА ВИЩІ НЕСУДИННІ РОСЛИНИ. СИСТЕМАТИКА НЕСУДИННИХ РОСЛИН.

До недавнього часу весь рослинний світ поділяли на два розділи або на дві великі групи: нижчі рослини і вищі рослини. Нижчі рослини (а до недавнього часу до них включали ще і бактерії, і гриби, і слизовики, і лишайники) – це одноклітинні, неклітинні, колоніальні і багатоклітинні організми. Тіло їх не диференційоване на органи або є лише стеблоподібні (каулоїди, каулідії), листоподібні (філоїди, філідії) та коренеподібні органи (ризоїди), в цьому випадку мова йде про конвергентну подібність з вищими рослинами. Воно являє собою слань або талом, часто дихотомічно розгалужену або цілу, не розгалужену. Справжніх тканин немає або, як виняток, вони примітивної будови. Судини для проведення водних розчинів та органічних речовин не виражені, тобто нижчі рослини відносяться до несудинних рослин. За розмірами тіла нижчих рослин можуть бути від мікроскопічних до гігантських (до 60 м завдовжки, а за деякими даними і до 100 м). Статеві органи (гаметангії) нижчих рослин (у випадку оогамії) одноклітинні, чоловічий – антеридій і жіночий – оогоній. Як виняток у бурих водоростей гаметангії багатоклітинні. Чергування статевого і нестатевого поколінь у нижчих рослин має не досить регулярний характер. У нижчих рослин більше різноманіття пігментів, ніж у вищих, крім хлорофілу *a* та *b*, є ще хлорофіл *c*, а також сині (ціаніни), червоні (фікоеритрин) та інші пігменти. Ще у 1827 р. відомий ботанік Р. Броун запропонував називати нижчі рослини таломними або сланевими (Thallophyta), а вищі – листостебловими (Cormophyta).

Вищі рослини, на відміну від нижчих, мають вегетативне тіло, диференційоване на органи, є стебло з листками та коренева система, добре розвинуті тканини, особливо ті, що виконують функції проведення водних розчинів та органічних речовин. Для вищих рослин також характерні багатоклітинні статеві органи та ритмічне чергування безстатевого і статевого поколінь. Жіночий статевий орган у вищих рослин, крім покритонасінних – багатоклітинний архегоній. Тому мохоподібні, плавуноподібні, хвощеподібні, папоротеподібні, голонасінні називають за пропозицією ботаніків І. Горожанкіна та К. Гебеля архегоніатами (Archegoniatae).

Мохоподібні у певному розумінні є проміжною ланкою між водоростями і судинними рослинами. У них відсутня коренева система, їх стебло і листки можна назвати такими лише умовно, багато з них взагалі є сланевими організмами, немає провідної системи, судини не виражені, є лише спеціалізовані клітини, які у деяких представників виконують провідну функцію. Тобто вони є несудинними рослинами. Але у них жіночий гаметангій багатоклітинний, зміна поколінь регулярна, вони вищі рослини.

Таким чином, до несудинних рослин відносяться нижчі рослини (термін «нижчі» рослини нині має тільки історичний інтерес) – водорості та вищі рослини – мохоподібні.

Ключ для визначення несудинних рослин.

1. Вегетативне тіло диференційоване на органи, є стебло з листками та коренева система, добре розвинуті тканини, особливо ті, що виконують функції проведення різних речовин.....**Судинні вищі рослини**

– Вегетативне тіло у вигляді слані, одно- або багатоклітинне, не диференційоване на органи або є лише стеблоподібні та листоподібні органи2

2. Статеві органи одноклітинні, чергування поколінь не завжди регулярне. Вегетативне тіло одноклітинне або багатоклітинне, але не диференційоване на органи**Водорості (різні відділи)**

– . Статеві органи багатоклітинні, чергування статевого та безстатевого поколінь регулярне. У частини представників є певна диференціація вегетативного тіла на стебло (каулідій) та листки (філідії) органи.....**Мохоподібні**

Питання для контролю та самоконтролю.

1. В чому полягають завдання α -систематики рослин?
2. В чому полягають завдання β -систематики рослин?
3. В чому полягають завдання γ -систематики рослин?
4. Дати характеристику методів вивчення рослин.
5. Що є об'єктом і предметом систематики рослин?
6. Які діагностичні ознаки характерні для вищих судинних рослин?
7. Які діагностичні ознаки характерні для водоростей?
8. Які діагностичні ознаки характерні для вищих несудинних рослин – мохоподібних?
9. Чим відрізняються статеві органи нижчих і вищих рослин?
10. Які відділи рослин відносяться до архегоніатів?
11. Яким документом регулюється правильне вживання номенклатурних термінів і назв таксонів рослинного світу?
12. На які групи організмів поширюється дія Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури?
13. Що означає біноміальна назва виду?
14. Назвати внутрішньовидові таксони.
15. Назвати внутрішньородові таксони.
16. Дати основні правила та принципи ботанічної номенклатури.

ЧАСТИНА 1.

ВОДОРОСТІ (PHYCOBIONTA, ALGAE)

У підручнику відділи водоростей подані згідно з даними щодо фенотипічних ознак (морфологічна будова, цитологічні та біохімічні особливості) та генотипічних матеріалів молекулярної біології, які відображають систему сучасних уявлень про споріднені зв'язки різних таксономічних груп та їх місце в системі органічного світу: Cyanophyta, Euglenophyta, Chlorarachniophyta, Dinophyta, Rhaphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta, Dytiochophyta, Naptophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta.

З них 15 відділів відносяться до еукаріотичних водоростей. Відділ Cyanophyta відноситься до прокаріотичних водоростей, проте бактеріологи відносять їх до бактерій (Cyanobacteriales або Cyanobacteria). Синьозелені водорості хоча й зберігають прокаріотичну природу за багатьма ознаками, проте мають переважно рослинний тип живлення, були предковою формою рослинних організмів, зігравши важливу роль в еволюції саме рослинного світу, тому вони відносяться до рослинного світу і розглядаються у системі водоростей.

Водорості (Phycobionta, Algae) в систематичному плані до нинішнього часу вважалися одним з підцарств царства рослин (Vegetabilia, Plantae) поряд з іншими двома підцарствами – мохоподібними (Bryobionta) та вищими судинними рослинами (Tracheobionta, Embryobionta). Останнім часом погляди щодо кількості відділів водоростей, їх обсягу та положення водоростей в системі органічного світу значно змінилися.

До водоростей, як філогенетично різномірної групи організмів, яких до цього часу називають «нижчими рослинами», відносяться фотосинтезуючі рослини, у клітинах яких у хлоропластах, що містять молекули хлорофілу, відбувається оксигенний фотосинтез. Тіло водоростей представлене у більшості сланню (таломом), тобто яке не має справжніх тканин і не диференційоване на органи. Статеві органи їх одноклітинні (як виняток багатоклітинні), тоді як у вищих рослин багатоклітинні. Чергування ядерних фаз і поколінь не завжди регулярне. В багатьох групах водоростей є представники, які втратили здатність до фотосинтезу і перейшли до гетеротрофного способу живлення, а частина представників, наприклад, евгленових і динофітових та деяких інших водоростей вважаються первинними гетеротрофами.

Більшість водоростей живе у воді, хоча багато видів існують поза водним середовищем, але завжди при наявності певного зволоження. Низка водоростей існує у симбіозі з грибами, рослинами, тваринами, деякі ведуть паразитичний спосіб життя. За формою і розмірами водорості дуже різноманітні – від мікроскопічних мікрowodоростей до гігантських макрowodоростей, що досягають 60 (200) м завдовжки і габітуально в деякій

мірі схожі на вищі рослини. На сьогодні у світі нараховується понад 60 тис. видів водоростей. Відділи водоростей за кількістю видів дуже відрізняються. Найбільш чисельними є відділи Chlorophyta, Bacillariophyta та ін. Різні відділи водоростей пройшли різний за часом та інтенсивністю пристосувальних до навколишнього середовища процесів шлях еволюційного розвитку. Хоча вони є похідними від єдиного предка, але в процесі розвитку в часі і в просторі у різних груп з'явилися ознаки, характерні тільки для них. При цьому групи водоростей віддалялися одна від одної, оскільки відбувалося вимирання проміжних груп, набування нових ознак тощо.

— * * * —

Короткий нарис історії альгологічних (фікологічних) досліджень

Про водорості люди знали з давніх-давен, використовуючи їх для своїх потреб. Це стосується в першу чергу таких країн, як Японія, Китай, де водорості використовувалися в їжу, як органічні добрива, як корм для худоби тощо. Описи макроскопічних водоростей подав на початку нашої ери відомий давньоримський вчений Пліній Старший у своїй багатотомній праці про природу. Проте перші наукові відомості щодо водоростей знаходимо лише в другій половині XVIII століття у працях К. Ліннея. У своїй системі рослин, в 24 класі – «таємношлюбних», у який він вмістив усі спорові рослини, наводяться назви родів водоростей, але всього чотирьох: *Chara*, *Conferva*, *Fucus*, *Ulva*. Описи нових родів з'являються лише у першій половині XIX століття, вони були зроблені шведськими вченими К. та І. Агардами (К.А., І.Г. Agardh) в працях «Species algarum (1823-1828)», «Systema algarum (1826)», «Species, genera et ordines algarum (1848)», а особливо німецьким вченим Ф. Кютцингом (F.Kützing), що створив 20-томний атлас водоростей (Tabule phycologicae, 1845-1870) у якому на 2000 таблиць зображені майже всі роди відомих нині морських та прісноводних водоростей.

В цей же час англійський вчений В. Гарвей (W.H.Harvey) на основі забарвлення слані розділив відомі водорості на три групи – зелені, бурі та червоні, пізніше названі класами Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae. В середині XIX століття були зроблені відкриття щодо онтогенезу водоростей, встановлено значення зооспор для безстатевого розмноження. Французький альголог Ж. Тюре (G.Thuret) та німецький Н. Прінґсгейм (N. Pringsheim) встановили статевий процес – оогамію, дослідили злиття гамет та утворення зиготи у різних водоростей. Прінґсгейм пізніше встановив ізогамний статевий процес. До кінця XIX століття було детально досліджено будову клітини у водоростей, розроблена відповідна термінологія, яка використовується і нині. Поглиблено досліджувався онтогенез водоростей. Російський вчений Л. С. Ценковський розробив онтогенетичний метод дослідження.

З початку XX століття і пізніше розроблялося вчення про походження різних груп водоростей від джгутикових, дано пояснення явища паралелізму в розвитку різних водоростей, запропоновано зміни до системи водоростей.

Значний внесок в розробку цих питань вніс чеський вчений А. Пашер (A. Pascher), який створив систему водоростей, що в значній мірі використовується і нині. Він доповнив систему такими класами, як Cryptophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae, Euglenophyceae. Крім цих класів, вказані ще Xanthophyceae, Bacillariophyceae та Cyanophyceae. Вихідними для цих класів він встановив забарвлені джгутикові, які раніше були об'єднані в одну таксономічну групу Flagellatae, а за основу виділення класів взяв такі ознаки, як характер пігментів та запасних речовин, будову монадних клітин, різноманітні особливості будови слані тощо. Розроблялись системи окремих груп водоростей: бурих та червоних – в працях Киліна (Kylin), синьозелених – в працях Гейтлера (L.Geitler), О.О.Єленкіна, зелених – Принтця (Printz), О.А.Коршикова, Я.В.Ролла (Липа, Добровольський, 1975; Водоросли..., 1989 та ін.).

Багато матеріалів для систематики водоростей дало використання у другій половині ХХ століття електронної мікроскопічної техніки з величезними збільшеннями та якіснішими зображеннями об'єктів дослідження, методів штучного вирощування водоростей в умовах лабораторії, ультрамікромів для отримання ультратонких зрізів, а також електронних скануючих мікроскопів, які дають об'ємне зображення поверхні клітин водоростей різних відділів. В кінці ХХ та на початку нинішнього століття в ботанічних дослідженнях, особливо при визначенні ступеню спорідненості тих чи інших таксонів в традиційних системах організмів, широко використовуються методи генетики та молекулярної біології, а саме – дослідження «маркерних генів» – 18s rDNA, rbcL та ін.

Становлення морфолого-систематичного та еволюційно-філогенетичного напрямків дослідження водоростей в Україні відбулося при створенні вченими-альгологами визначників та флор водоростей континентальних водойм. О.В.Топачевський обґрунтував основні етапи морфологічної диференціації тіла водоростей, еволюції їх клітинних покривів та принципи філогенетичної систематики. Філогенію водоростей, свою схему положення водоростей в системі органічного світу висвітлив у праці «Очерки филогении бессосудистых растений» Д.К.Зеров. Складено визначник прісноводних водоростей України, в якому вміщені таблиці для визначення відділів, класів, порядків, родин і родів (О.В.Топачевський, Н.П.Масюк). Н.В.Кондратьєва досконало вивчила синьозелені водорості, розробила оригінальний варіант їх класифікації та дала схему вірогідних шляхів їх еволюції. Еволюційним аспектам морфології еукаріотичних водоростей, морфології, систематики і філогенії зелених і жовтозелених водоростей присвячені праці Н. П. Масюк, десмідієвих водоростей – Г.М.Паламар-Мордвинцевої, золотистих і пірофітових – О.М.Матвієнко, еугленових – З.І.Ветрової, зелених нитчастих водоростей – Н.О.Мошкової, хлорококових – П.М.Царенка та ін. Альгологами України створено багатотомний «Визначник прісноводних водоростей», який видано у 1938-1991 рр. Перші томи написано видатним українським альгологом О.А.Коршиковим.

Значним внеском в альгологію стали праці І.Ю.Костікова зі співавторами «Водорості ґрунтів України» (2001), Н.П.Масюк і І.Ю.Костікова «Водорості в системі органічного світу» (2002), а також навчальний посібник І.Ю.Костікова зі співавторами «Ботаніка. Водорості та гриби» (2006). В них на основі матеріалів світової альгології останнього часу та своїх досліджень було узагальнено результати вивчення водоростей на ультраструктурному і молекулярному рівнях, які підтвердили їх симбіотичне походження від різних груп безбарвних гетеротрофних організмів, та дано оригінальну схему філогенетичних зв'язків водоростей. Було підтверджено статус 16 відділів водоростей, з них один відділ прокаріотичні – синьозелені водорості, 15 відділів еукаріотичні водорості, та показано, що на відміну від усіх попередніх філогенетичних схем, у сучасній схемі водорості займають не компактне, а дифузне положення серед рослинних, грибних, грибоподібних та тваринних організмів.

— * * * —

Будова клітини

З водоростей лише синьозелені водорості є прокаріотичними організмами і відносяться до домена Prokaryota (Procaryota). Клітина прокаріотичних синьозелених водоростей описана нижче у відповідному розділі.

Протопласт клітини водоростей вкритий плазмалею – мембраною, яка складається з ліпідів, оточених з обох боків білками, що надає їй властивостей напівпровідності, синтезу деяких речовин та регуляції обмінних реакцій. У більшості еукаріотичних водоростей клітина має оболонку різноманітну за структурою і хімічним складом і лише у деяких залишається голою, тобто вкрита тільки плазмалею. Клітинна оболонка складається з поліцукрів з домішкою білків, глікопротеїдів, ліпідів, мінеральних солей, пігментів тощо. Поліцукри представлені целюлозою, геміцелюлозою, β -1,4-D-глюканом та ін., нитчасті молекули яких зібрані в структурні одиниці – мікрофібрили. Мікрофібрили складають каркас оболонки, мають довжину в кілька мікрометрів. Каркас занурений в матрикс з арабінози, галактози, глюкози, ксилози, органічних кислот, геміцелюлози, пектинів, альгінатів, фікоколоїдів.

Клітинна оболонка може розташовуватися як над, так і під плазмалею. Клітинні оболонки, що розташовуються над плазмалею, просочені сполуками Ca, Si, Fe, часто утворюють навколо клітин своєрідні панцирі та скелети. Оболонка може бути вкрита кутикулою, спорополеніном, слизом, хітином з утворенням лусок, щетинок, шпичаків, ріжок тощо. У діатомових і диктіохофітових водоростей зовнішні покриви представлені кремнеземовим скелетом, вкритим шаром слизу, що утворюється при гідролізі пектинів оболонки.

Клітинні оболонки, що розташовуються під плазмалею, мають каркас, який може бути утворений білками, ендоплазматичною сіткою, пухирцями мембрани. Внутрішні покриви у еугленових водоростей

представлені білковими стрічками – *пелікулою*, у криптофітових водоростей – білковими пластинками – *перипластом*. У гаптофітових водоростей внутрішні покриви під плазмалею називаються *ендопластом*, утворює їх велика цистерна ендоплазматичної сітки, а зовнішні покриви представлені лусочками з целюлози, які перетворюються у коколіти, просочуючись вапном, у динофітових під плазмалею розташовується *амфієсма* – сплюснені мембранні пухирці з тонкими органічними пластинками. Внутрішні покриви глаукоцистофітових водоростей, які називаються *амфієсмонподібною пелікулою*, схожі з такими у динофітових, але в них мембранні пухирці підстелені ще цитоскелетними мікротрубочками.

Елементи покривів – луски, волоски джгутиків, коколіти та ін. формуються у цистернах апарата Гольджі.

Оболонки клітин мають пори. У одноклітинних водоростей-організмів через пори відбувається зв'язок протопласту з зовнішнім середовищем, а в багатоклітинних – через пори за допомогою плазмодесм клітини зв'язуються між собою. При цьому в першу чергу між собою з'єднуються плазмалеми і ендоплазматичні сітки.

Рухомі форми мають джгутиковий апарат, що складається з власне джгутика (*ундулоподії*), базального тіла (*кінетосоми*), яке перебуває у функціональному зв'язку з ядром клітини, та з системи джгутикових коренів (рис. 1.1). Джгутики можуть бути однакові або різні – один довгий з виростами у вигляді лусочок чи волосків (*мастигонем*), другий короткий – гладенький. Мастигонеми можуть бути одно-, дво-, тричленні. В останньому випадку вони називаються *ретронемами*.

Вісь джгутика (*аксонема*) складається з 20 мікротрубочок, з них 9 пар (18) периферійних та 2 центральних мікротрубочок «(9–9)+2». Мікротрубочки є структурним елементом мікротрубочкових органел і побудовані з білка тубуліну. У деяких водоростей може бути втрачена центральна пара мікротрубочок, або мікротрубочки можуть розташовуватися не по дві, а по три. В цілому структура мікротрубочок характерна для джгутиків усіх еукаріотичних організмів, що дає підставу говорити про єдність матеріального світу.

У місці переходу ундулоподії в базальне тіло міститься *перехідна зона*, будова якої має свої особливості у різних відділів водоростей.

Базальне тіло джгутиків майже усіх водоростей складають не дуплети, а триплети мікротрубочок, центральні мікротрубочки відсутні «(9–9–9)+0». Похідними від базальних тіл є такі органели, як *центріолі*, виявлені у багатьох відділах водоростей. Вони беруть участь у організації веретена поділу клітини. У інших відділах функцію центріолей виконують базальні тіла, полярні пластинки, полярні кільця, цистерни ендоплазматичного ретикулуму, ризоласти та ін.

Джгутикові корені прикріплені до базальних тіл. Вони являють собою систему з мікротрубочкових та мікрофібрилярних коренів, що зв'язують джгутик з різними органелами клітини. Ті, що зв'язують базальне тіло з ядром, називаються *ризопластами*. Вони побудовані з білка центрину, який

має скоротливі властивості. Монадні клітини мають внутрішній скелет – *цитоскелет*, який поєднує усі органели клітини. Основу внутрішнього скелета складають мікротрубочкові корені, а також окремі цитоплазматичні мікротрубочки, мікрофіламенти з стрічок актину та проміжні філаменти з білків.

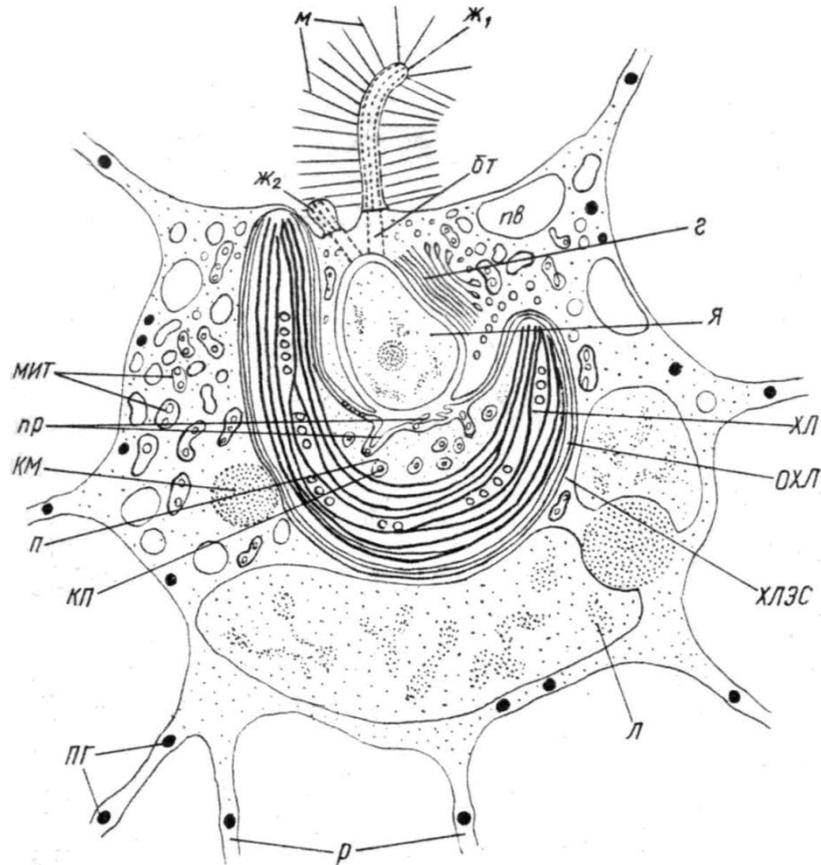


Рис. 1.1. Схема тонкої структури клітини *Chrysoamoeba radians* (відділ *Chrysophyta*): ж₁ – головний джгутик; ж₂ – бічний джгутик; м – мастигонеми; бт – базальне тіло; я – ядро; пв – скоротлива вакуоля; г – апарат Гольджі; хл – хлоропласт; охл – оболонка хлоропласта; хлс – хлоропластна ендоплазматична сітка; п – піреноїд; пр – перипластидний ретикулум; кп – канал у піреноїді; мит – мітохондрія; км – крапля олії; л – пухир з хризоламінарином; пг – глобули; р – ризоподії (за: Масюк, 1993)

З джутиками водоростей пов'язані *фоторецептори*, якими можуть бути *парабазальні тіла* – потовщення основи джгутиків, ділянки мембран пластиди, цитоплазматичні структури. Для більшості рухомих клітин-організмів водоростей характерна органела – *вічко* або *стигма*, яка розташовується у цитоплазмі або у пластиді (рис.1.2). У різних відділів водоростей вона має свої особливості. Основу вічка складає пігмент каротиноїд – *гематохром*. Вічко пов'язане з механізмами світлової орієнтації джгутикових організмів, виконує функцію занавіски фоторецептора, затінення або підсилення світлового сигналу, за допомогою чого клітина визначає напрям падіння світлових променів.

В клітині водоростей містяться звичайні для еукаріотичних клітин органели – ядро, ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, мітохондрії, рибосоми, пластиди та інші.

Крім того, тільки у водоростей в клітині є *піреноїди*, *центріолі*, в багатьох також *вічко*, *скоротливі вакуолі* та інші. Дрібні органели – *пероксисоми* містять фермент каталазу і беруть участь в окисно-відновних реакціях у світловій фазі фотосинтезу.

У деяких водоростей, здатних до гетеротрофного або міксотрофного живлення, утворюються *травні вакуолі*. Скоротливі (пульсуючі) вакуолі активно виводять з клітини надлишкову воду, у динофітових водоростей функцію пасивного виведення води виконують *пузули* – інвагінації плазмалеми.

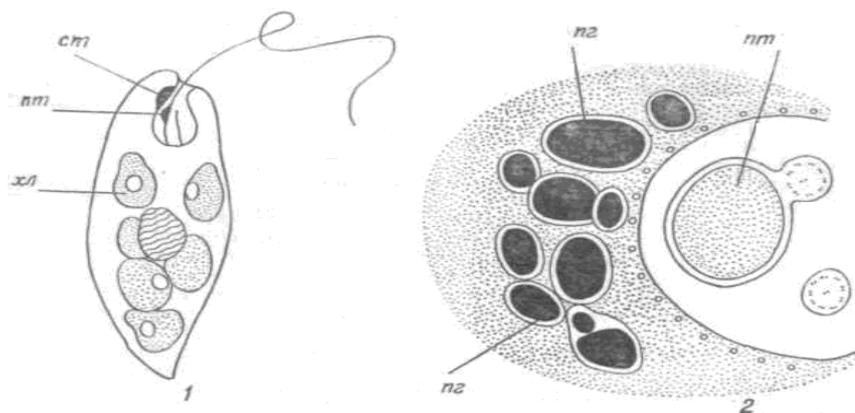


Рис. 1.2. Стигма в клітині евгленової водорості (1), будова стигми (2): *ст* – стигма; *пт* – парабазальне тіло; *хл* – хлоропласт; *пг* – пігментні глобули (за: Водоросли..., 1989)

Пластиди водоростей – *хлоропласти* часто називають *хроматофорами*. Їх в клітині може бути по 1, по 2 або багато. Пластиди мають власний геном, гени групуються в *оперони*, ДНК розташовується одним скупченням або невеликими фрагментами в *матриксі*. ДНК хлоропласта відрізняється від усіх інших відомих в природі. За формою хлоропласти бувають чашоподібні, зірчасті, стрічкоподібні, зернисті тощо. Вони дуже різноманітні не тільки за формою, а й за розмірами, кількістю, місцем розташування в клітині, складом пігментів, розташуванням тилакоїдів тощо. *Тилакоїд* є структурною фотосинтетичною одиницею. Це мішечок плоскої форми з мембранною структурою, де розташовані пігментні системи і носії електронів. Серед пігментів: зелені – хлорофіли *a, b, c*, оранжеві – каротиноїди (ксантофіли, частіше фукоксантин і каротини), сині – фікобіліни, а саме – фікоціанін і алофікоціанін, червоний – фікобілін фікоеритрин та ін. Пігменти беруть участь в процесах світлової фази фотосинтезу, коли відбувається синтез АТФ під дією сонячної енергії. Тилакоїди занурені у матрикс хлоропласта, де є гранули ліпідів-пластохінонів, 70S рибосоми, фібрили ДНК, піреноїди. У різних відділах водоростей тилакоїди розташовуються по різному – по 1, групами по 2-3 або пучками по 2-6. Такі скупчення називаються *ламелами*. Ламели, у яких тилакоїди розташовані стопками, називають *гранами*.

У хлоропластах знаходиться органоїд білкової природи – *піреноїд*, начинений ферментом рибулозо-дифосфаткарбоксилазою, який бере участь у темновій фазі фотосинтезу. У зелених водоростей навколо піреноїда

розташовується амілогенна обкладка з крохмальних зерен. Функція піреноїда – участь в обмінних реакціях, в т.ч. синтезу крохмалю.

Хлоропласти мають дво-, три- або чотиримембранну оболонку, яка відмежує їх від цитоплазми. Кількість мембран вказує на первинне чи вторинне походження даної пластиди.

Двомембранну оболонку мають первинно симбіотичні хлоропласти. Вони відмічені у глаукоцистових, червоних та зелених водоростей. При первинному ендосимбіозі хлоропласти утворилися від захопленої гетеротрофною клітиною-господарем прокаріотичної оксигенної ціанофітової або прохлорофітової водорості. У глаукоцистових водоростей між зовнішньою і внутрішньою мембранами хлоропласта зберігся шар муреїну, залишок оболонки клітини симбіотичної прокаріотичної водорості, що є підтвердженням ендосимбіотичної гіпотези походження еукаріотичної клітини К.С.Мережковського та Л.Маргеліс.

Тримембранну та чотиримембранну оболонки мають пластиди усіх інших відділів водоростей. Вони утворилися внаслідок захоплення еукаріотичною гетеротрофною клітиною-господарем еукаріотичної клітини червоних або зелених водоростей з первинною симбіотичною пластидою. Пластиди з червоноводоростевим симбіотом називають вторинно симбіотичним *родопластом*, а з зеленеводоростевим – вторинно симбіотичним *хлоропластом*.

Вторинно симбіотичні родопласти мають чотири мембрани. Внутрішні мембрани – перша і друга є мембранами оболонки хлоропласту захопленої червоної водорості, третя мембрана – це видозмінена плазмалема голої клітини захопленої червоної водорості, четверта – мембрана травної вакуолі клітини-господаря, що захопив червону водорість. Між третьою і четвертою мембранами є залишок цитоплазми червоної водорості, цей простір називається *перипластидним простором*, в якому трапляються еукаріотичні 80S хромосоми. У криптофітових водоростей в перипластидному просторі зберігся залишок ядра червоної водорості з ДНК, яка представляє біля десяти генів. Цей залишок ядра називається *нуклеоморф*.

Вторинно симбіотичні хлоропласти мають три або чотири мембрани. У хлорарахніофітних водоростей хлоропласт має чотири мембрани. У них, подібно до криптофітових водоростей, у перипластидному просторі є еукаріотичні 80S хромосоми та нуклеоморф – залишок ядра захопленої зеленої водорості. Подібну будову (з нуклеоморфом) бачимо також у деяких динофітових водоростей. Тримембранні вторинно симбіотичні хлоропласти, що не мають нуклеоморфу, відомі для динофітових та еугленофітових водоростей. Ці характеристики водоростей, пов'язані з особливостями походження, використовуються як таксономічні ознаки.

Мітохондрії водоростей мають двомембранну оболонку. Внутрішня мембрана утворює вгини – кристи, які бувають трьох типів – дископодібні, трубчасті, пластинчасті. ДНК мітохондрій має вигляд замкнутого кільця, як у прокаріотів. Гени групуються у оперони. Геном мітохондрій дуже редукований, містить у 4-6 разів менше пар нуклеотидних основ, ніж геном

хлоропластів, та у 100 разів менше, ніж геном прокариотів. Рибосоми мітохондрій представлені прокариотичними 70S рибосомами.

Цитоплазма в клітині водоростей, як правило, розташована пристінно і оточує в центрі клітини велику вакуолю з клітинним соком. Вакуолі в клітинах водоростей представляють систему пухирців, які можуть зливатися і утворювати одну велику вакуолю в центрі клітини. Вона оточена одинарною мембраною з вибірковою проникністю – *тонопластом* і підтримує тургор в клітині, накопичує запасні речовини, екскрети, проводить локальний автоліз.

У клітинах еукаріотичних водоростей може бути від одного до багатьох ядер. Ядро дрібніше, ніж у вищих рослин, лише у деяких видів досягає 60 мкм, воно включає ядерну оболонку, хромосоми, ядерце. Хромосоми містять білки-гістони, співвідношення їх та ДНК у більшості водоростей становить 1:1, лише у динофітових водоростей їх менше у 25 разів. У деяких водоростей зовнішня мембрана ядра утворює вигини – перинуклеарну ендоплазматичну сітку, яка може поєднуватися з каналами ендоплазматичної сітки або переходити у зовнішню мембрану хлоропласта, хлоропластну ендоплазматичну сітку.

— * * * —

Типи морфологічних структур

Для водоростей характерне велике морфологічне різноманіття вегетативного тіла. Розрізняють типи морфологічних структур, що є ступенями морфологічної диференціації слані. Вони відображають основні етапи еволюції морфологічних структур.

1. *Монадний* або *джгутиковий* тип морфологічної структури характерний для одноклітинних і колоніальних водоростей з твердою клітинною оболонкою. Його мають організми рухливі у вегетативному стані, у яких добре розвинені один або кілька джгутиків типової для еукаріотів будови, що служать для активного пересування у водному середовищі. Рухомі джгутикові форми переважають у еугленових, золотистих водоростей, зустрічаються серед зелених, жовтозелених та інших водоростей, а рафідофітові водорості взагалі представлені тільки джгутиковими формами. В клітинах водоростей монадної морфологічної структури є вічко – стигма і скоротливі вакуолі. В інших водоростей з більш розвиненим тілом монадну структуру мають статеві клітини та зооспори. Цей тип структури виявився прогресивним і зберігся на стадії розмноження у багатьох відділах рослин.

Амебоїдний або *ризоподіальний* морфологічний варіант монадного типу морфологічної структури раніше розглядався як самостійний тип. Цей варіант характеризується найпростішою організацією. Він характерний для одноклітинних організмів без твердої оболонки і без постійної форми тіла. Вони можуть рухатись за допомогою псевдоніжок різної форми. Якщо псевдоніжка довга і тонка, її називають ризоподією. Амебоїди можуть утворювати колонії різного ступеню агрегації за допомогою слизу. Ця структура зустрічається у золотистих, жовтозелених, хлорарахніофітових та

інших водоростей. Цей варіант структури є вторинним, похідним від більш складної, монадної структури і виражає крайній ступінь спеціалізації, є еволюційним тупиком.

2. *Гемімонадний* або *пальмелоїдний, капсальний* тип морфологічної структури (рис. 1.3.) є механічним без плазматичних зв'язків сполученням кількох нерухомих клітин, які постійно або тимчасово з'єднані загальним слизом, але дуже мало залежних один від одного. У них може бути стигма, скоротливі вакуолі або *псевдоцилії* – джгутики, не здатні активно рухатися. Даний тип структури характерний для ряду представників зелених, золотистих та інших водоростей.

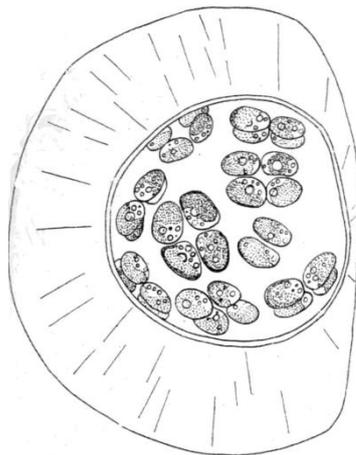


Рис.1.3. Слизиста колонія водорості *Chalcoruxis* гемімонадного типу морфологічної структури з трьома шарами слизу. Всередині – тетради вегетативних клітин (за: Масюк, 1993)

3. *Кокоїдний* тип морфологічної структури характерний для безджгутикових одноклітинних і колоніальних видів водоростей, нерухомих у вегетативному стані. Форми клітин у них найрізноманітніші. Вони мають різні вирости – шипики, щетинки, гранули, різки, різну скульптуру. Клітини одно- або багатоядерні, можуть об'єднуватись у колонії. Такі колонії можуть збільшуватись лише за рахунок збільшення об'єму (*ценобії*). Кокоїдний тип структури є у водоростей більшості відділів.

Сарциноїдний варіант кокоїдного типу морфологічної структури характерний для водоростей, що мають кокоїдний габітус і десмосхізис, тобто здатність до примітивного поділу клітини у трьох взаємно перпендикулярних площинах (рис. 1.4). При цьому утворюються пакетоподібні, тетраедричні скупчення клітин, які можуть розпадатися на окремі клітини або на їх групи. Цей тип структури є проміжним між кокоїдним і паренхіматозним. Слані сарциноїдних водоростей не досягають значних розмірів і не здатні до морфологічної диференціації клітин, всі клітини мають однакові функції і структуру. Сарциноїдний тип структури зустрічається у представників відділів зелених та жовтозелених водоростей.

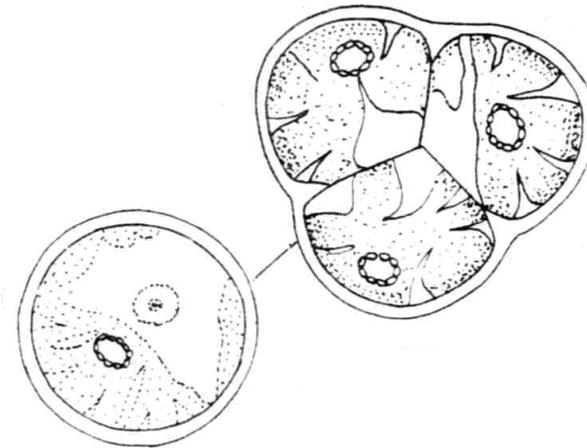


Рис. 1.4. Водорість *Tetracystis sarcиноїдного* варіанту морфологічної структури: доросла клітина та тетрада, що утворилася внаслідок десмосхізису (за: Масюк, 1993)

4. *Нитчастий* або *трихальний* тип морфологічної структури характеризується сланню, яка складається з ниткоподібно розташованих нерухомих клітин. Вони утворюються при вегетативному поділі, що проходить в одній площині. Клітини нитки однакові, відрізняються лише апікальною, а також базальною клітинами, якщо вона є, які мають особливу будову і функції. Нитки бувають прості, розгалужені, вільноплаваючі, прикріплені, одиночні або об'єднані в колонії. Ростуть нитки необмежено протягом вегетативної фази життя. Ріст може бути дифузним, інтеркалярним, базальним і апікальним. Нитчастий тип структури є вихідним для більш складних типів – різнонитчастого, псевдопаренхіматозного, паренхіматозного. Зустрічається цей тип структури серед зелених, жовтозелених, золотистих, бурих і червоних водоростей.

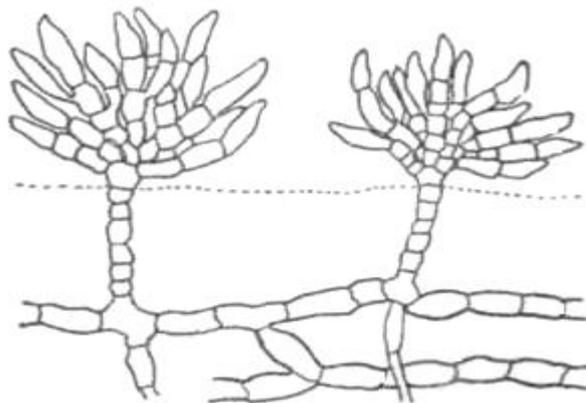


Рис. 1.5. Різнонитчастий тип морфологічної структури (*Fritschella*) (за: Водоросли..., 1989)

5. *Різнонитчастий* або *гетеротрихальний* тип морфологічної структури є ускладненим нитчастим і виник з неї (рис.1.5). Слань розділена на горизонтальну частину, яка стелиться по субстрату і прикріплюється до нього, та на вертикальну, що фотосинтезує і несе органи розмноження.

В результаті редукції, змін горизонтальної або вертикальної частин виникло багато варіантів гетеротрихальної структури. На базі

різномитчастого типу структури виникли різні варіанти паренхіматозного та псевдопаренхіматозного типів. Цей тип структури вважається вихідним для вищих рослин, що першими вийшли на сушу. Зустрічається в зелених, бурих та червоних водоростей.

6. *Псевдопаренхіматозний або несправжньопаренхіматозний (псевдотканинний)* тип морфологічної структури виник від гетеротрихального типу, тому дуже схожий до нього (рис. 1.6). Слань велика, об'ємна, багатоклітинна, утворюється шляхом зростання розгалужених сланевих ниток. Оскільки в такій слані не всі клітини перебувають в однакових умовах, то виникає певна диференціація груп клітин, тобто «тканин» – псевдотканин. Вони відрізняються від справжніх тканин способом утворення, тому їх і називають несправжніми.

Примітивним способом утворення псевдотканин є з'єднання ниток в компакту слань загальним слизом без зростання. Більш просунутим є спосіб, коли відбувається зростання окремих галузок розгалужених ниток з утворенням одноосьової слані або зростання багатьох розгалужених ниток з утворенням багатоосьової слані. Псевдопаренхіматозні слані досягають значних розмірів – до 1-2 м, деякі мають вигляд вищих наземних рослин. Цей тип структури характерний для бурих та червоних водоростей, причому в останніх він домінує серед інших типів.

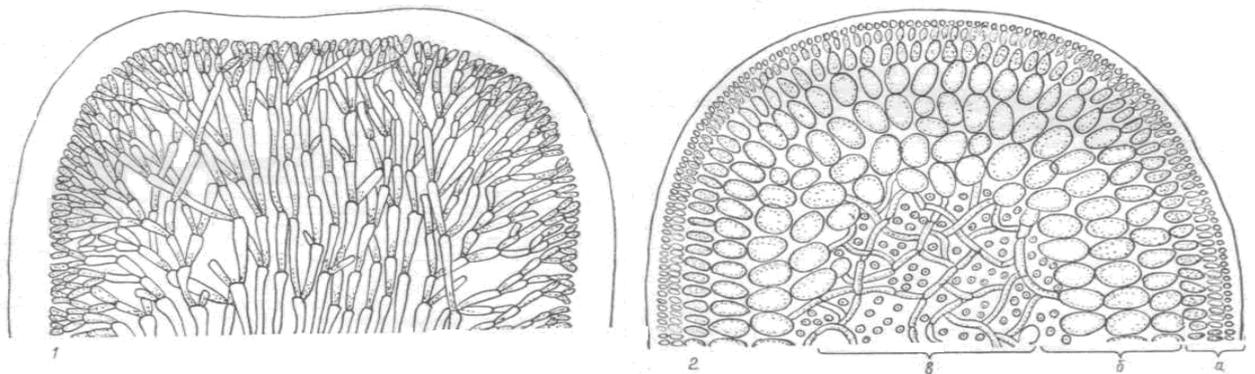


Рис. 1.6. *Псевдопаренхіматозний тип морфологічної структури: 1 – поздовжній зріз через вершину слані; 2 – поперечний зріз слані; а – коровий шар; б – проміжний шар; в – нитки центрального шару (за: Водоросли..., 1989)*

7. *Паренхіматозний (тканинний)* тип морфологічної структури характеризується багатоклітинною сланню, що має вигляд пластинки з одного чи кількох шарів клітин. Виникнути він міг з нитчастих або різномитчастих предкових форм шляхом поділу клітин в трьох взаємно перпендикулярних напрямках. Це привело до утворення макроскопічної слані з диференціацією клітин в залежності від їх положення. Структура має різні ступені складності – від простих пластинок з майже однакових клітин з двома типами тканин – корою та серцевиною, до складних сланей, що мають тканинну будову в якійсь мірі подібну до тканин вищих рослин. Розрізняють меристодерму, кору, проміжну тканину та серцевину, які виконують твірну,

механічну, провідну та запасуючу функції. Морфологічна диференціація різних ділянок слані та їх спеціалізація у зв'язку з виконанням різних функцій сприяла утворенню примітивних багатоклітинних органів. Паренхіматозну структуру мають представники зелених, червоних та бурих водоростей, останні досягли найвищого ступеню розвитку в процесі еволюції.

8. *Сифональний* або *неклітинний* тип морфологічної структури характерний для водоростей, що мають слань без клітинних перегородок з великою кількістю ядер та інших органел (рис. 1.7). Це ніби одна величезна багатоядерна клітина, яка може досягати кількох десятків сантиметрів. Перегородки утворюються тільки при розмноженні та при пошкодженні слані. Така структура зустрічається у зелених та жовтозелених водоростей.

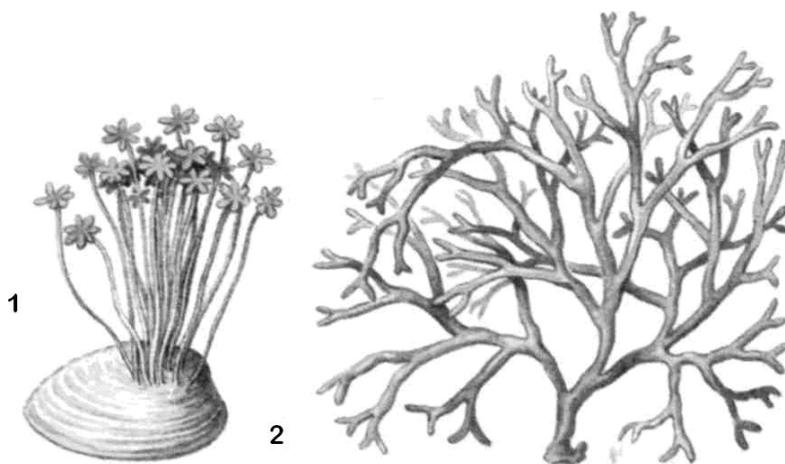


Рис 1.7. *Сифональний тип морфологічної структури (Acetabularia – 1, Codium – 2)*
(за: БЭС, биология, 1998)

9. *Сифонокладальний тип* морфологічної структури відомий лише у деяких представників зелених водоростей, тіло яких представлено багатоядерними клітинами, що з'єднані в нитчасту або пухироподібну багатоклітинну слань (рис. 1.8).

Найбільш характерною ознакою сифонокладального типу структури є утворення з первинної неклітинної слані в результаті сегрегативного поділу ниткоподібних або більш складних сланей, що складаються з багатоядерних сегментів, при якому поділ ядра (каріокінез) випереджає поділ цитоплазми (цитокінез).

Деякі морфологічні структури зустрічаються в різних відділах водоростей. Це говорить про морфологічний паралелізм в еволюції різних відділів водоростей. А. Пашер в першій половині ХХ століття показав, що водорості, маючи різний набір пігментів в своїх клітинах та відрізняючись за своїм походженням, в процесі еволюційного розвитку проходять подібні етапи морфологічної дивергенції слані.

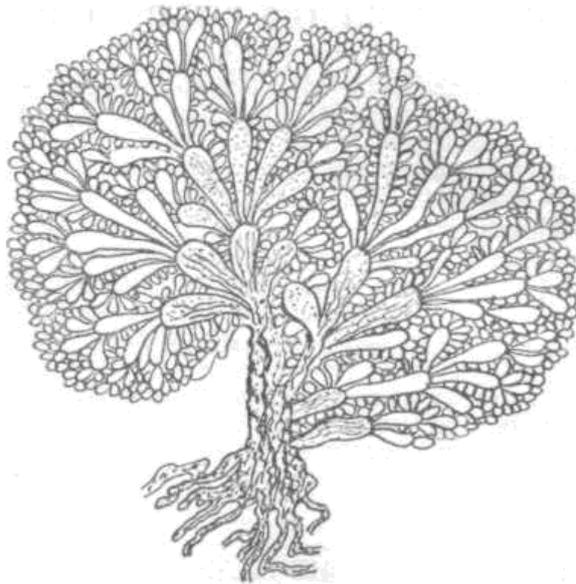


Рис. 1.8. Сифонокладальний тип морфологічної структури (*Anadyomene stellata*) (за: Водоросли..., 1989)

Паралельний, однотипний хід еволюції в різних відділах водоростей пояснюється паралельним розвитком з монадного типу усіх інших типів морфологічних структур вегетативного тіла та одноманітністю водного середовища в порівнянні з різноманітністю умов середовища суходолу.

— * * * —

Розмноження водоростей

Для водоростей характерні три типи розмноження: вегетативне, безстатеве, статеве.

Вегетативне розмноження відбувається шляхом відділення частини від цілого материнського організму. Це ріст за межі індивідуума, коли дана поверхня не може жити об'єм, що збільшується, оскільки при збільшенні поверхні збільшується в арифметичній прогресії, а об'єм – в геометричній. До способів вегетативного розмноження відносяться: простий поділ клітини, множинний поділ клітини, брунькування (пупкування), утворення нових, дочірніх колоній всередині клітини материнської рослини, фрагментація (розрив ниток, розпад колоній), утворення пагонів, вивідкових бруньок, вивідкових бульбочок, акінет (вегетативні клітини з потовщеною клітинною оболонкою та запасом поживних речовин здатні переживати несприятливі умови і проростати у нові особини) тощо.

Простий поділ характерний для одноклітинних водоростей. Множинний поділ відбувається у водоростей перед настанням несприятливих умов і переходом до пальмелоїдного стану. В клітині відбуваються інтенсивні поділи ядра і вона перетворюється в багатоядерну. Кожне ядро при цьому стає центром ембріональної клітини.

Універсальним типом поділу еукаріотичної клітини є мітоз, який забезпечує однаковий розподіл спадкового матеріалу між дочірніми

клітинами. У водоростей спостерігаються варіанти мітозу, відмінні від мітозу клітин вищих рослин. Це обумовлене наявністю центріолей і збереженням в процесі мітозу ядерної оболонки. Розрізняють такі типи мітозу: *закритий* – ядерна оболонка зберігається повністю; *напіввідкритий* – в ядерній оболонці утворюються полярні отвори або вона може фрагментуватися; *відкритий* – ядерна оболонка зникає повністю, дезінтегрується. Останній тип мітозу подібний до мітозу клітин вищих рослин. Фрагментація слани проходить у формі розриву ниток, пластин, відриву групи клітин, спонтанного відпадання галузок з подальшою регенерацією. Вегетативне розмноження здійснюється також у формі відростання ризоїдів, утворення нових пагонів горизонтальною сланню, що має вигляд кірки, столонів з бруньками, що стеляться по дну водойми, вивідкових бруньок, що проростають у нову слань, зимуючих бульбочок, що служать для сезонного відновлення. У нитчастих форм в окремих клітин потовщуються стінки і накопичується запас поживних речовин, вони служать для переживання несприятливих умов та відновлення.

Безстатеве розмноження здійснюється за допомогою спеціалізованих клітин – спор, які утворюються в материнських клітинах або в спеціалізованих клітинах – органах безстатевого розмноження, які називаються спорангіями. В зооспорангіях утворюються рухомі спори – зооспори, у спорангіях утворюються нерухомі спори – гемізооспори, апланоспори, автоспори, що пасивно переносяться течією води. Апланоспори, які мають ще в материнській клітині форму дорослої клітини, називаються автоспорами, а ті, що вкриваються товстою оболонкою і перебувають у стані спокою, *гіпноспорами*. Якщо спори утворюються по одній в спорангії – це моноспори, по чотири – тетраспори. Вони є безджгутиковими амебоїдними спорами, вкриті лише плазмалею, можуть повільно рухатися. Перехідні форми між зооспорами і апланоспорами, які мають вічко, скоротливі вакуолі, називаються *гемізооспорами*. Спори, як правило, гаплоїдні і дають початок статевому поколінню, на якому утворюються статеві органи. Якщо спори утворилися внаслідок мітозу, їх називають *мітоспорами*, а внаслідок мейозу – *мейоспорами*.

Статеве розмноження водоростей відбувається в результаті статевого процесу, тобто злиття, копуляції двох гаплоїдних клітин – гамет (рис. 1.9). В результаті утворюється диплоїдна зигота, яка проростає в нову особину або ділиться з утворенням спор. Вони називаються спорами статевого розмноження на відміну від спор безстатевого розмноження. Розрізняють кілька типів статевого процесу.

При *соматогамії* функцію гамет виконують або вегетативні клітини тіла (соматичні клітини), або одноклітинні водорості, що не мають твердих оболонок, і тоді статевий процес називається *гологамією*. Це найпримітивніший тип статевого процесу. Коли функцію гамет виконує вміст клітини – протопласт, в цьому випадку статевий процес називається *кон'югацією*. Це різновид соматогамії. При гаметогамії копулюють спеціальні статеві клітини – *гамети*. Гамети утворюються у статевих органах

– *гаметангіях*. В залежності від розмірів і форми гамет розрізняють такі типи статевого процесу: *ізогамія* – гамети однакові за розмірами і формою, відрізняються лише генетично; *гетерогамія* або *анізогамія* – гамети подібні за формою, але розрізняються за розмірами; *оогамія* – одна гамета велика, нерухома з запасом поживних речовин, називається яйцеклітина, друга дрібна, рухома, має джгутики, називається сперматозоїд або антерозоїд.

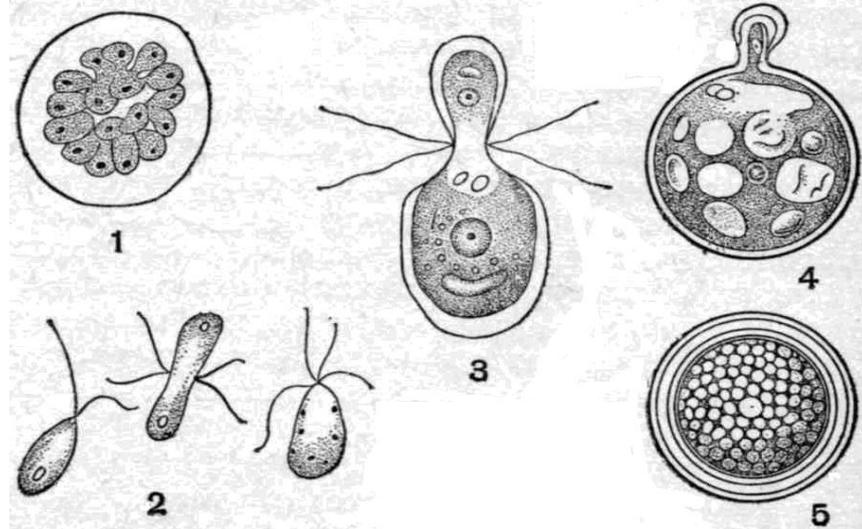


Рис.1.9. Статевий процес у хламідомонад: 1 – утворення ізогамет; 2 – ізогамети та ізогамія; 3 – гетерогамія; 4 – оогамія; 5 – зигота (за: Комарницький и др., 1975)

Яйцеклітини утворюються в *оогоніях*, а сперматозоїди – в *антеридіях*. Різновидом оогамії є *сперматизація* – статевий процес у червоних водоростей. Чоловіча гамета *спермацій* не має джгутиків і пасивно переноситься течією води до жіночого статевого органу *карпогону* і зливається в ньому з яйцеклітиною. Специфічним статевим процесом є *автогамія*, при якому в диплоїдній клітині ядро ділиться мейозом, з чотирьох гаплоїдних ядер два ядра редукуються, а два утворюють зиготу. При цьому кількість клітин не збільшується, проходить лише перекомбінація генетичного матеріалу, тобто процес омолодження. При зміні безстатевого і статевого поколінь відбувається чергування гаплоїдної і диплоїдної ядерних фаз.

Чоловічі і жіночі гамети, або (+) і (–) гамети, можуть розвиватися на одній особині або колонії. В цьому випадку це *однодомні* або *гомоталічні* рослини. Якщо ж вони розвиваються на різних особинах, то це *дводомні* або *гетероталічні* види. Якщо в циклі розвитку є чергування поколінь, то особини покоління водоростей, на яких розвиваються гамети, називаються *гаметофітами*, *гапlobіонтами* або статевим поколінням, вони гаплоїдні, а особини покоління, на яких розвиваються спори – *спорофітами*, *дипlobіонтами*, вони диплоїдні.

Статевий процес має дві стадії: злиття цитоплазм – *плазмогамію* і злиття ядер – *каріогамію*. У деяких водоростей після плазмогамії ядра не зливаються, утворюється клітина з двома ядрами – *дикаріон*. Вона перетворюється в цисту і каріогамія в ній відбувається після періоду спокою.

Цикли розвитку водоростей

У водоростей спостерігаються два типи циклів розвитку. Водорості, які не мають статевого процесу, називаються *агамними*, а їх цикл розвитку – *цикломорфозом*. В *циклі розвитку* водоростей (життєвому циклі, циклі відтворення), для яких характерний статевий процес, як і у всіх інших рослин, відбувається зміна ядерних фаз і відповідно до цього розрізняють *гаплофазний*, *диплофазний* і *гаплодиплофазний* цикли розвитку (рис.1.10). При гаплофазному циклі вегетативне тіло має гаплоїдний набір хромосом, при диплофазному – диплоїдний набір, при гаплодиплофазному циклі чергуються вегетативні стадії і з гаплоїдним, і з диплоїдним набором хромосом. Вегетативне тіло, яке утворює гамети, називається гаметофіт, а те, що утворює спори – спорофіт. Якщо у циклі розвитку є лише одне покоління, він називається *циклом без зміни поколінь*, тобто чергування поколінь не виражене, є тільки чергування ядерних фаз. Якщо гаметофіт і спорофіт регулярно змінюють один одного, то відбувається правильна зміна поколінь, а якщо ні, то неправильне чергування поколінь. Спорофіт і гаметофіт можуть бути однаковими за розмірами, формою, будовою тощо. В цьому випадку зміну (чергування) поколінь називають *ізоморфною*. Якщо ж вони відрізняються, зміну поколінь називають *гетероморфною*.

Перехід від гаплоїдної до диплоїдної фази у водоростей проходить завжди при копуляції гаплоїдних гамет, після злиття яких відбувається подвоєння наборів хромосом і утворюється диплоїдна зигота.

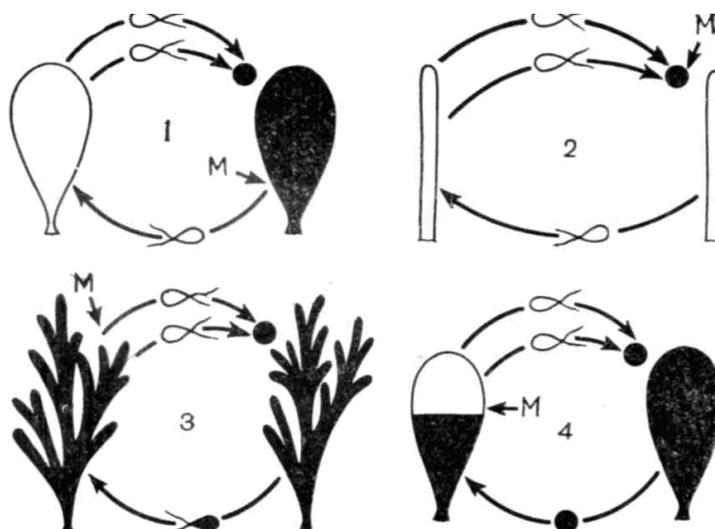


Рис.1.10. Зміна ядерних фаз та типи мейозу в циклах розвитку водоростей: 1 – споричний мейоз; 2 – зиготичний мейоз; 3 – гаметичний мейоз; 4 – соматичний мейоз (темному забарвленню відповідає диплоїдна фаза, світлому – гаплоїдна)(за: *Жизнь растений, т.4, 1977*)

Перехід же від диплоїдної до гаплоїдної фази, в результаті мейозу, може відбуватися в різні фази життєвого циклу. Якщо мейоз проходить в зиготі і при цьому утворюється гаплоїдна водорість, то він називається

зиготичним мейозом або зиготичною редукцією. Це характерно, наприклад, для кон'югатофіцієвих з зелених водоростей, вся вегетативна фаза яких проходить в гаплоїдному стані.

У більшості водоростей на диплоїдному спорофіті шляхом мейозу утворюються гаплоїдні спори, що дають початок гаметофіту. Такий мейоз називають *споричним* або споричною редукцією.

У діатомових і циклоспорових бурих та сифонових зелених водоростей, в циклі розвитку яких домінує диплоїдна фаза, мейоз проходить при утворенні гамет і називається *гаметичним* або гаметичною редукцією, більш характерною для тваринного світу і людини.

Ще один тип мейозу у вигляді соматичної редукції (*соматичний* мейоз) виявлено у зеленої водорості прازیоли (*Prasiola stipitata*). Мейоз проходить на верхівці диплоїдного гаметофіту у вегетативних клітинах. В гаплоїдних клітинах, що утворились, формуються гамети.

Різноманітність типів мейозу, а також статевого процесу та зміни поколінь визначають велику різноманітність типів циклу розвитку.

— * * * —

Екологія та поширення водоростей

На розвиток водоростей впливають абіотичні та біотичні фактори, багато з яких є лімітуючими, тобто вони можуть обмежувати цей розвиток. Абіотичними факторами у водних екосистемах, як правило, лімітуючими, є температура, прозорість, наявність течії, концентрація кисню, вуглекислого газу, солей і біогенних речовин, а в наземних екосистемах – температура, вологість, світло, склад і будова субстрату.

Водорості, які не здатні підтримувати постійний вміст води в тілі, називаються *пойкілогідричні*, а ті, що здатні – *гомойогідричні*.

В залежності від концентрації солей у воді і солестійкості водоростей виділяють відповідні групи, що зустрічаються у водоймах: від найсолоніших – гіпергалінних (солоність вище 40‰), до прісних – прісноводних (солоність менше 0.5‰) та ін.

За відношенням до кислотності (рН) води розрізняють водорості алкаліфіли, що живуть у лужних водах, та ацидофіли, що живуть у кислих водах. Для водоростей в цілому характерна широка амплітуда солестійкості і кислотності.

За відношенням до світла виділяють геліофільні (світлолюбні), це в основному зелені водорості, що розвиваються в приповерхневих шарах води, та геліофобні (що бояться світла), які мешкають на певних глибинах. До останніх відносяться діатомові, які живуть в прісних водоймах на глибині 2-3 м, а в морських – 10-15 м, глибше розвиваються бурі, а найглибше – червоні. Їх додаткові пігменти (фікоеритрин, фікоціанін, фукоксантин та ін.) можуть використовувати зелене світло, яке проникає найглибше, тоді як сині і червоні промені, яких використовує основний пігмент хлорофіл, поглинаються. До групи світлостійких водоростей, які накопичують в

клітинах захисні олію з каротином, можна віднести види роду *Trentepohlia*, що живуть на відкритих скелях або стовбурах дерев.

Водорості здатні існувати в крайніх температурних умовах середовища – від $+52^{\circ}\text{C}$ і вище в гарячих джерелах до 0°C на снігу і в кризі. Види, що існують в широкому діапазоні температур (наприклад, едогонієві з зелених), називаються евритермними, а ті, що пристосовані до вузьких температурних зон – стенотермними, наприклад, *Mesotaenium nivale* на поверхні криги. Водорості снігів і крижаних місць називаються кріофільними (переважно діатомові і зелені), а гарячих місць (гейзерів, вулканічних озер та ін.) – термофільними (також діатомові і зелені). Серед специфічних термофільних водоростей можна назвати синьозелену водорість *Mastigocladus laminosus*. Більшість є мешканцями холодних вод, що лише пристосувались до високих температур. В Світовому океані саме температура визначає географічне поширення водоростей. Так, види бурих водоростей *Lessonia* зустрічаються тільки в межах літньої ізотерми $+10^{\circ}\text{C}$, види *Laminaria* в межах $+20^{\circ}\text{C}$, види *Sargassum* – при $+22-23^{\circ}\text{C}$. В поширенні водоростей спостерігається географічна зональність, таксони планктонних і бентосних водоростей приурочені до певних географічних поясів. В північних морях домінують бурі водорості, в південних – червоні. В тропіках у фітопланктоні переважають динофітові і золотисті водорості, у північних морях – діатомові.

В цілому ж абіотичні фактори діють на водорості в комплексі.

Біотичні фактори також дуже впливають на водорості. Трофічний фактор діє безпосередньо, тобто водорості як продуценти поїдаються консументами – тваринами різних груп. Проявляється також алелопатичний фактор – як дія хімічних виділень сланей водоростей, фактор конкуренції, наприклад, за територію в зоні припливів. Значний вплив має також симбіоз. Водорості (зелені, бурі, червоні та ін.) можуть жити в тканинах або клітинах інших організмів, це – ендосимбіоти. Зелені і жовтозелені водорості, що живуть в одноклітинних тваринах, називаються *зоохлорелами* або *зооксантелами* відповідно. Вони ж утворюють ендосимбіози з губками, гідрами та іншими тваринами. Симбіоз водоростей з грибами привів до утворення специфічних грибоводоростевих організмів – лишайників.

Екологічні групи водоростей.

Серед водоростей можна виділити дві великі екологічні групи: водорості водних місцезростань та водорості позаводних місцезростань.

Водорості водних місцезростань дуже різноманітні і в свою чергу розділяються на менші екологічні групи.

Планктонні водорості. Сукупність вільноплаваючих у воді водоростей називають *фітопланктоном*. Вони є основним продуцентом первинної органічної речовини, мешкають у водоймах – від калюжі до океану. Прісноводний фітопланктон складають зелені, золотисті, динофітові, діатомові та евгленофітові водорості, а морський – діатомові і динофітові. Щоб перебувати в завислому стані, вони мають дуже дрібні тіла, також різні вирости, шипи, щетинки, перетинки, порожнини в тілі, накопичують в клітинах олію, утворюють плоскі колонії тощо. На межі водного і

повітряного середовищ у поверхневій плівці (під нею, над нею) мешкають *нейстонні* організми (рис. 1.11). Наприклад, *Chromulina*, *Kremastochrysis* з золотистих, *Trachelomonas* з евгленофітових, *Chlamydomonas*, *Kremastochloris* з зелених водоростей.

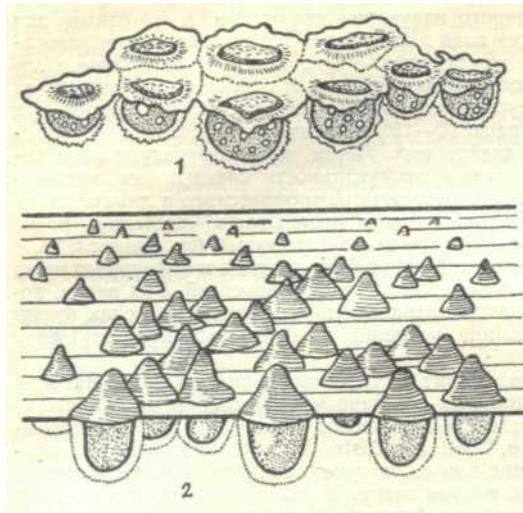


Рис. 1.11. Водорості нейстону: *Kremastochrysis* (1) та *Kremastochloris* (2) під поверхневою водною плівкою (за: Водоросли..., 1989)

Бентосні (донні) водорості мешкають на дні або на інших об'єктах водойм в прикріпленому або неприкріпленому стані. У прісних водоймах це діатомові, зелені і жовтозелені водорості – *Navicula*, *Cladophora*, *Vaucheria* та ін., у морях – бурі, червоні і зелені, такі як *Fucus*, *Phyllophora*, *Entheromorpha* та ін.

Серед бентосних форм виділяють: *епіліти* – прикріплені до каменів види водоростей (червоні, золотисті); *епіпеліти* – неприкріплені або прикріплені до мулистого дна, розстелені по дну види (діатомові, золотисті, евгленофітові, динофітові); ендofіти – види, що мешкають у тілі вищих рослин (золотисті, зелені); паразити – безбарвні види, що живуть в кишечнику червів, амфібій, на зябрах риb (евгленофітові, динофітові); ендосимбіонти – зелені водорості в клітинах червів, парамецій, інших водоростей; *перифітонні водорості* (в т.ч. *епіфіти*) – прикріплюються до субстрату, підводних предметів, різних планктонних організмів, до водних грибів, інших водоростей, до вищих рослин. Бентосні водорості, які зростають у місцях з постійною течією води, називаються *реофільними*.

Водорості снігу і криги.

Майже 100 видів синьозелених, зелених і діатомових водоростей є *кріофільними*, зростають на снігу і кризі (рис.1.12). В сприятливі періоди (тала вода при 0°C) вони можуть масово розмножуватись і викликати “цвітіння” снігу або криги червоного (*Chlamydomonas nivalis*), жовтого, зеленого (*Raphidonema*), голубого, коричневого (*Ancylonema*), бурого або чорного кольору.

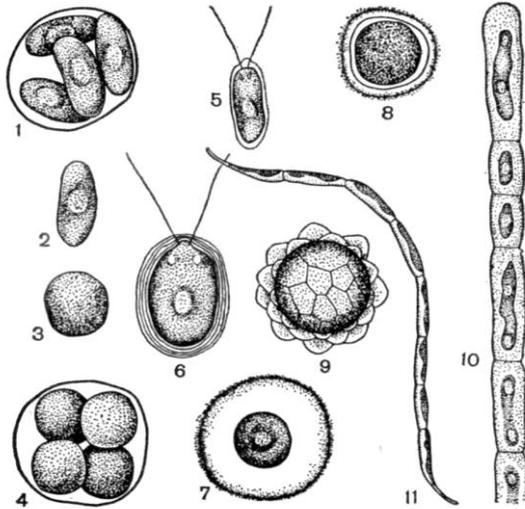


Рис. 1.12. Водорості, що викликають «цвітіння» снігу: *Chlamydomonas nivalis* (1–9) викликає червоне забарвлення снігу; *Raphidonema nivale* – 10, викликає зелене забарвлення снігу; *Ancylonema nordenskiöldii* – 11, викликає коричневе забарвлення снігу та криги (за: *Жизнь растений*, т.7, 1977)

Водорості гарячих джерел.

Типовими мешканцями їх є синьозелені, низка діатомових та деякі зелені водорості, які вегетують при температурах до $+52^{\circ}\text{C}$, а в окремих випадках до $+84^{\circ}\text{C}$ і вище, особливо при підвищеному вмісті у воді мінеральних солей або органічних речовин. Багато цих видів здатні виділяти з води вапнисті та кременисті сполуки. Термофільні види *Mastigocladus laminosus* та *Phormidium laminosum* масово розвиваються при температурі $+45-50^{\circ}\text{C}$ (рис.1.13).

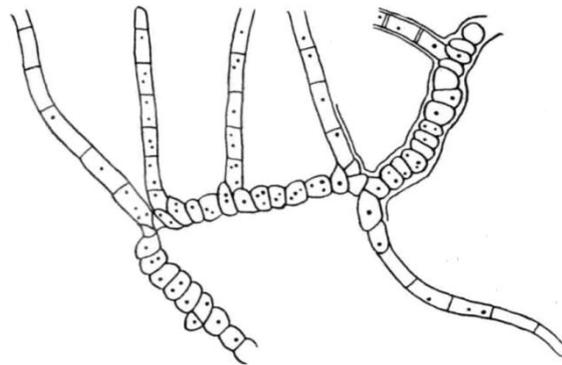


Рис. 1.13. Синьозелена водорість гарячих джерел – *Mastigocladus laminosus* (за: *Жизнь растений*, т.7, 1977)

Водорості солоних водойм.

Водорості, які вегетують при підвищеній концентрації у воді солей, що сягає понад 200-300 г/л, називають *галобіонтами*. Це зелені і діатомові водорості, види родів *Dunaliella*, *Pedinomonas*, *Chlamydomonas*, *Surirella*, *Navicula* та ін., а також синьозелені водорості, види родів *Microcoleus*,

Aphanothece, Oscillatoria та ін. В їх клітинах багато хлористого натрію, каротиноїдів, гліцерину та інших речовин.

Водорості неводних місцезростань.

Ці види зростають в місцях, які хоча б періодично зволожуються – на скелях, корі дерев, парканах, на ґрунті, в ґрунті, на вапнистих субстратах тощо, створюючи екоценотичні угруповання.

Аерофільні водорості (аерофітон).

Це позаводні, позаґрунтові водорості, які живуть на різноманітних твердих субстратах: на корі дерев, на скелях, каменях та ін. у вигляді порошкоподібних або слизових плівок, кірочок, повсті. В залежності від ступеню зволоженості серед аерофільних водоростей виділяють дві групи: повітряні водорості, які живуть в умовах тільки атмосферного зволоження, та водно-повітряні, які живуть в умовах постійного зрошення водою. Умови їх існування досить жорсткі, характеризуються частою різкою зміною вологості і температури. До такого способу життя пристосувались представники зелених, діатомових і червоних водоростей. Серед них виділяють дрібніші екологічні групи.

Епіфіти – водорості, які живуть на корі дерев і кущів. З зелених масово зустрічаються *Desmococcus olivaceus, Trentepohlia umbrina, T. piceana*, види родів *Chlorella, Chlorococcum, Trebouxia, Stichococcus, Pleurastrum*, з діатомових – *Navicula, Hantzshia*. На мохах поселяються діатомові, зелені і жовтозелені водорості.

Епіліти – водорості, які живуть на відслоненнях гірських порід, на скелях, окремих каменях, а також на відповідних антропогенних об'єктах, спорудах з бетону, каменю, які хоча б періодично зрошуються водою. Тут розвиваються діатомові – *Frustulina, Achnathes* і зелені водорості – *Apatococcus, Schizogonium, Prasiola, Mesotenium* та інші аерофільні водорості.

Едафофільні водорості(едафофітон).

Ці водорості живуть на поверхні та в товщі ґрунту. Сюди відносяться представники зелених, жовтозелених і діатомових водоростей, зрідка інших. В залежності від місцезнаходження та способу життя розрізняють відповідні групи водоростей, екологічні угруповання.

Наземні (епігейні) водорості, які живуть на поверхні ґрунту в умовах атмосферного зволоження. Вони стійкі до умов природного середовища. Такі водорості, наприклад, складають значну частину рослинного покриву Антарктиди.

Водно-наземні (гідро-епігейні) зростають на просоченому водою ґрунті. Ці групи представлені переважно зеленими та діатомовими водоростями. Вони створюють екологічне угруповання геофітон.

Специфічну групу водоростей представляють ґрунтові водорості (едафон), що населяють ґрунтовий шар, всю товщу ґрунту, розташовуючись між його частками. Світло, потрібне для існування автотрофних організмів, проникає в ґрунт на 1-1.5 см, але водорості зустрічаються на глибині до 2-2.7 метрів завдяки здатності переходити до гетеротрофного способу живлення. Представники ґрунтових водоростей мають менші розміри клітин,

утворюють багато слизу з поліцукрів, швидко поглинають воду, запасують її, дуже повільно висихають. Свою життєздатність в сухому ґрунті вони зберігають десятки років. Ґрунтові водорості при відповідних умовах зростають і на поверхні ґрунту. Серед цих водоростей є види, які не зустрічаються у водних місцезростаннях. Наприклад, *Chlorococcum humicola*, *Bumilleria sicula*, види родів *Protosiphon*, *Botrydium* та ін.

Літофільні водорості (ендолітофітон).

Представники цих водоростей живуть в товщі вапнякового субстрату. Серед них група свердлярчих водоростей, які активно проникають у вапняк і заселяють зроблені ними дрібні ходи і пори, що сполучаються з навколишнім середовищем. Представники з групи туфоутворюючих водоростей відкладають навколо себе вапно, створюючи сприятливі для свого існування умови.

Завдяки пристосованості водоростей до різноманітних умов навколишнього середовища вони поширені по всій земній кулі, вони є на всіх материках і у всіх океанах, проникають на значні морські глибини та високо в гори. Наприклад, бентосна червона водорість *Corallina* зафіксована на глибині 228 м.

— * * * —

Водорості у біосфері та житті людини. Охорона водоростей

Значення водоростей у біосфері.

Водорості, як фотоавтотрофні організми, разом з вищими рослинами та автотрофними бактеріями входять до складу ланки продуцентів в колооберті речовин в біосфері. Біомаса планктонних водоростей може досягати значних величин. В Азовському морі влітку вона складає до 270 г/м³, в дніпровських водосховищах – понад 500 г/м³. Донні водорості в північних морях утворюють до 15 кг сирої біомаси на 1м², в Чорному морі – лише 3 кг/м², біля Антарктиди – до 70 т/га, в прісних водоймах біомаса значно менша – до 3 кг/м². Річна продукція донних водоростей в океані може сягати до 231 т/га, в Чорному морі дещо нижча – до 170 т/га в затоках. Проте первинна продукція океану в 2.5 разів нижча ніж на суходолі, але оскільки площа океану величезна, то сумарне значення продукції значне.

Водорості є основними продуцентами кисню у воді, необхідного для всіх організмів. В атмосфері кисень, утворений водоростями, є регулятором загального балансу кисню, оскільки кисень, утворений наземними рослинами, майже повністю йде на діяльність мікроорганізмів, які розкладають органічний опад. В океані ж розклад опадів відбувається за рахунок анаеробів, тому цей залишок кисню і поступає в атмосферу.

Водорості є джерелом органічних речовин, кисню, різних хімічних сполук і тому вони беруть пряму і опосередковану участь у формуванні гідробіоценозів, сприяють очищенню водойм. Але при їх масовому розвитку вони є причиною біозабруднення і інтоксикації вод.

В наземних ценозах водорості є піонерами заселення нових субстратів, є ініціальною стадією сукцесій. На відслоненнях гірських порід і вулканічних

викидах одноклітинні водорості разом з синьозеленими та бактеріями утворюють первинну живу плівку, т.з. «гірський загар».

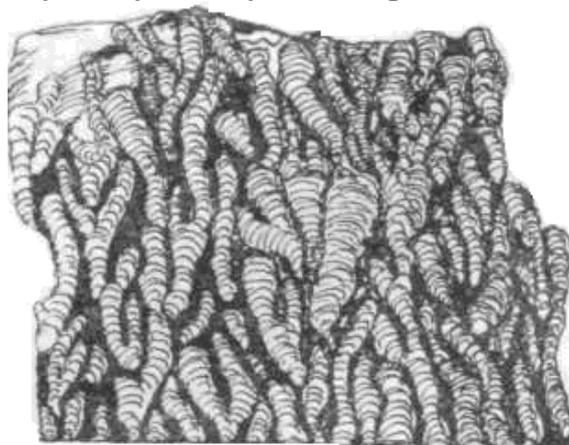


Рис. 1.14. Строматолітовий вапняк. Строматоліти – викопні рештки синьозелених водоростей з докембрію (за: Водоросли..., 1989)

Велика роль водоростей в утворенні грандіозних геологічних утворень – підводних скель або рифів, особливо поширених в тропічній частині Тихого океану, в Червоному морі. Великий бар'єрний риф простягається вздовж берега Австралії на 2 тис. км. Разом з тваринами давніми рифобудівниками були червоні водорості та деякі зелені, здатні концентрувати в тілі карбонат кальцію. Рифові будови червоних водоростей утворили в Криму вершину Ай-Петрі, на Поділлі – неогеновий Товтровий кряж, що простягається на багато кілометрів. В третинних відкладах Киргизії знайдені харацити – вапняки, складені оогоніями харових водоростей. Крейдові породи в значній мірі утворені коколітовими золотистими водоростями, частинки, з яких вони складаються, так і називаються – *коколіти*. Синьозелені водорості утворили докембрійські строматолітові вапняки (рис.1.14). Панцирі діатомових водоростей утворили гірську породу діатоміт, що досягає товщини сотень метрів. З водоростей утворились рідкі і тверді нафтоподібні сполуки – сапропелі, горючі сланці, вугілля, можливо і нафта.

Зелені і червоні водорості з екологічної групи водоростей, що свердлять субстрати, беруть значну участь у біологічному вивітрюванні гірських порід, у руйнуванні мінеральних субстратів. При цьому руйнуються великі скельні масиви.

Значення водоростей у житті людини. Охорона водоростей.

Водорості мають велике значення в розв'язанні багатьох сучасних проблем людства.

Водорості як продукт харчування. За своїми харчовими якостями водорості не поступаються відомим сільськогосподарським культурам, а в деяких випадках переважають їх. Вони містять багато білків (до 70% сухої маси), що включають усі амінокислоти, в т.ч. і незамінні, різні вітаміни і мікроелементи. Вміст вітамінів у 100 г хлорелли перевищує добову потребу в

них людини. Продуктивність культури мікробіодоростей на порядок вища порівняно з продуктивністю пшеничного поля.

Нині відомо понад 160 видів їстівних червоних, бурих і зелених водоростей. Розвивається аквакультура таких макроскопічних водоростей, як порфіра, ламінарія, ундарія, макроцистіс, гелідіум, грацілярія, родіменія, хондрус, ентероморфа, ульва та ін.(рис.1.15). Культура порфіри займає перше місце в світі, її урожай складає 3 тис.т/га на рік. Мікробіодорості – хлорелла, сценедесмус, хламідомонада, дуналієлла та інші вирощуються в основному як добавки в корм домашніх тварин.



Рис. 1.15. Ульва салатна (*Ulva lactuca*). Загальний вигляд

Водорості ґрунтів накопичують органічні речовини в ґрунті, змінюють фізико-хімічні властивості ґрунтів, стимулюють мікробіологічну активність, виділяють фізіологічно активні речовини. Вони беруть участь в біологічній рекультивації порушених ґрунтів шламових, піщаних, вугільних відвалів. Альгоценози є індикаторами стану ґрунтів і тому водорості використовують в моніторингу ґрунтів.

Мікробіодорості виявились найперспективнішими первинними утилізаторами сонячної енергії. Максимальне значення коефіцієнта корисної дії фотосинтезу у видів дуналієлла 10%, а в інших зелених – до 21%, що в 200 разів перевищує його середнє значення на планеті.

Найбільш вигідним є метанізація біомаси водоростей, вирощених на стічних водах, розпочаті дослідження з вирощування гігантських бурих водоростей, а також зелених для отримання біогазу. Енергія, отримана таким чином з водоростей, вважається конкурентноспроможною з ядерною енергією.

Макробиодорості є джерелами промислової сировини для отримання йоду, агару, альгінової кислоти, манніту, сорбіту, які використовуються в харчовій, фармацевтичній, хімічній, мікробіологічній, текстильній, парфюмерній галузях промисловості.

Водорості використовують для біологічного аналізу води, оскільки багато видів стенотопні і чутливі до умов навколишнього природного середовища. Якість або ступінь забруднення води оцінюють двома

способами: 1) за індикаторними організмами; 2) за результатами порівняння альгоугруповань на ділянках з різними ступенем забруднення і контрольною ділянкою.

Для біологічної індикації забруднення вод використовують систему сапробності вод, яку оцінюють за ступенем їх забруднення органічними речовинами та продуктами їх розпаду. Існує «Індекс сапробності водойми». За системою Кольквітца і Марсона водойми ділять на полі-, мезо- і олігосапробні. В полісапробній зоні найбільше забруднення, в олігосапробній – найменше. Водорості використовують в токсикологічному контролі, тобто в наявності важких металів, пестицидів та ін. Це зелені водорості сценендесмус, анкістродезмус, хламідомонас, різоклоніум, гідродиктіон.

Водорості використовують в геології, особливо ті, що мали міцні клітинні стінки. Їх залишки є цінними документами, за допомогою яких можна скласти думку про фізико-географічні умови середовища в різні геологічні епохи. Знахідки водоростей мають індикаторне значення щодо тих або інших корисних копалин. Для цього використовується метод діатомового аналізу. Цей метод випробовували в юридичній практиці для виявлення обставин карних діянь, особливо у водному середовищі.

Водорості викликають «цвітіння» води в прісних або морських водоймах, під яким розуміють інтенсивний розвиток водоростей різного забарвлення в товщі води. В морях «цвітіння» викликають діатомові і динофітові водорості, забарвлюючи воду в коричневий, каштановий, червоний та інші кольори. Масовому «цвітінню» сприяє евтрофікація водойм, яка може відбуватися під дією як природних факторів, так і під дією антропогенного фактора. Швидкість дії останнього в тисячі раз переважає природні фактори. «Цвітіння» води відбувається в прісних, солонуватих і солоних водоймах. В північних морях і океанах воно викликається масовим розвитком діатомових і динофітових, також синьозеленими водоростями.

В Чорному і Азовському морях влітку масово розвиваються синьозелені, навесні і восени – діатомові водорості. В тропічних і субтропічних морях «цвітіння» у вигляді «червоних припливів» обумовлене синьозеленою водорістю *Oscillatoria erythraea*, зеленою *Pyramimonas* та діатомеями *Skeletonema*, *Aulacodiscus*. Небезпечним вважається «цвітіння», викликане токсичними динофітовими водоростями *Gonyaulax* і *Gymnodinium*. «Червоне цвітіння» буває і в континентальних водоймах завдяки масовому розвитку золотистих – *Uroglena americana*, гаптофітових – *Prymnesium parvum* та зелених водоростей – *Haematococcus pluvialis* і *Dunaliella salina*.

«Цвітіння» прісних водойм, крім прокаріотичних синьозелених водоростей, викликають динофітові, діатомові, рідше зелені або жовтозелені. При цьому біомаса водоростей досягає 2 кг/м³, а в т.з. «плямах цвітіння» – до 50 кг/м³ сухої речовини. Боротьбу проти цього явища треба вести шляхом його попередження, тобто недопущення евтрофікації водойм, а саме – заборона скидання стічних вод, захист ґрунтів від ерозії, створення навколо

водойм водоохоронних зон з наземної і водної рослинності, очистка вод від водоростей за допомогою розведення таких риб як товстолобик, тіляпія та ін.

Водорості наносять багато шкоди кораблям та гідротехнічним спорудам (водогони, холодильні установки тощо), поселяючись на них. Обростання складається з водоростево-бактеріальної плівки, яка знижує швидкість ходу кораблів, викликає корозію металів. З водоростей – це види родів діатомових водоростей – *Melosira*, *Navicula*, *Amphora*, *Licmophora*, *Synedra*, *Achnanthes*, *Pleurosigma* та ін. Обростаючи труби слизиста плівка порушує експлуатацію водопровідних труб, забруднює і руйнує їх, порушує теплообмін у холодильних установках.

Водорості разом з лишайниками, бактеріями і грибами руйнують штукатурку давніх будівель. На стінах давніх соборів Києва (Києво-Печерська Лавра, Видубецький монастир) та Чернігова (Спаський собор) давню штукатурку руйнують зелені водорості з родів *Desmococcus*, *Chlorhormidium*, *Stichococcus*, *Trebouxia*, *Chlorella* та діатомові – з родів *Nitzschia* і *Navicula*. Фрески у помірному поясі руйнують обростання з зелених водоростей – *Desmococcus*, *Chlorococum* та *Trentepohlia*. Причиною біоруйнувань є продукти метаболізму – органічні кислоти.

Серед водоростей є токсичні представники, дія яких проявляється при їх масовому розвитку. Масово гине риба та інші тварини, подразнюються дихальні шляхи у людей, мешканців прибережних територій. При вживанні в їжу молюсків, які акумулюють водоростеві токсини, розвивається “молюсковий токсикоз”, при якому настає параліч і порушення дихання, значна доза летальна для людей. Дія токсинів подібна до дії рослинного алкалоїду кураре. З динофітових токсичними є *Gonyaulax*, *Gymnodinium*, *Noctiluca*, *Amphidium*. З гаптофітових водоростей відомий токсичний вид *Prymnesium parvum*, який викликає загибель риби. З зелених водоростей токсичними є види *Scenedesmus* і *Coelastrum*. Ступінь токсичності синьозелених водоростей визначається їх кількістю та видовим складом. Такі види, як *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Lyngbia majuscula* та види роду *Anabaena* виділяють у воду сильнодіючі токсини – алкалоїди, отруйні для людини. Для боротьби з цими видами необхідно проводити профілактичні заходи – очищати накопичення водоростей біля водозаборів, місць рекреації, водопою тварин.

Водорості є головним компонентом комплексу організмів, які беруть участь у самоочищенні водойм, у формуванні якості води, поліпшенні санітарно-гігієнічного стану водойми. Водорості спричиняють фотосинтетичну аерацію води, насичуючи її киснем. Це сприяє мінералізації органічних речовин, пришвидшує процеси біологічної детоксикації, тобто покращує якість води. У водоростях є багато речовин з антирадикальними і антиоксидантними властивостями.

Водорості разом з бактеріями є важливим компонентом в системі організмів, які беруть участь у біологічному очищенні стічних вод у біологічних ставках, біофільтрах і полях фільтрації. Головними біопроесами у доочищенні стічних вод є бактеріальний біосинтез і фотосинтез

водоростей. Серед цих водоростей найбільше зелених, еугленових і діатомових. Домінують представники хлорококових водоростей.

Нитчасті зелені водорості мають високу здатність накопичувати в своїх клітинах метали, в т.ч. важкі, а також радіонукліди. Їх використовують для дезактивації промислових стічних вод. В спеціальних біоставках водорості розкладають гербіциди, феноли, фосфоліпіди, фосфоглікозиди та ін.

При масовому розвитку водоростей в стічних водах швидко гинуть патогенні бактерії. Деякі зелені і діатомові водорості є антагоністами вірусу грипу, поліовірусу та ін.

Під дією антропогенного фактора, несприятливого для зростання водоростей, а саме – проведення меліоративних робіт, евтрофування водойм, осушення боліт, забруднення річок та пряме знищення екотопів, низка водоростей, важливих у філогенетичному відношенні, реліктових та ендемічних, індикаторів чистих водойм, стали рідкісними і зникаючими. Такі види водоростей взяті під охорону, занесені до Червоної книги України.

З них один вид жовтозелених водоростей – вошерія прибережна (*Vaucheria litorea*), 11 видів бурих – диктіота дихотомічна (*Dictyota dichotoma*), кладостефус губчастий (*Cladostephus spongiosus*), сфацелярія наскельна (*Sphacelaria saxatilis*) та ін., 18 видів червоних – немаліон глистоподібний (*Nemalion helminthoides*), батрахоспермум чоткоподібний (*Batrachospermum moniliforme*), б. зовнішньоплідний (*B. ectocarpum*), торея найрозгалуженіша (*Thorea ramosissima*), філофора псевдорогата (*Phyllophora pseudoceratoides*), лауренція гібридна (*Laurentia hybrida*) та ін., 30 видів зелених (в т.ч. стрептофітових) – стигеоклоніум пучкуватий (*Stigeoclonium fasciculare*), бульбохета підквадратна (*Bulbochaete subquadrata*), едогоніум косопоровий (*Oedogonium plagiostomum*), сифонокладус маленький (*Siphonocladus pusillus*), хара Брауна (*Chara braunii*), х. сивіюча (*Ch. canescens*), х. витончена (*Ch. delicatula*) та ін.

Проте, не всі з цих видів охороняються на територіях заповідних об'єктів. Як приклад охорони водоростевих ценозів можна навести створення об'єкту природно-заповідного фонду в акваторії Чорного моря. Як відомо, цінні для забезпечення нормального функціонування морських екосистем водоростеві угруповання з *Phyllophora nervosa* з характерним для них тваринним та рослинним світом останнім часом зазнавали катастрофічних змін. Для порятунку цих філофорових альгоценозів у північно-західній частині Чорного моря було створено морський ботанічний заказник загальнодержавного значення «Філофорне поле Зернова». Це єдиний морський заказник в Україні, де охороняються водоростеві ценози. Для захисту всіх рідкісних видів водоростей необхідно створювати заказники в місцях їх зростання, охороняти річкові, болотні та морські біотопи, взяти під контроль стан їх популяцій, проводити екологічне виховання населення.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Представники яких відділів відносяться до прокаріотичних, а яких – до еукаріотичних водоростей?
2. Внесок українських альгологів у вивчення водоростей.

3. В чому полягають особливості будови клітини водоростей?
4. Як ступені морфологічної диференціації слані відображають етапи еволюції морфологічних структур водоростей?
5. Які типи розмноження характерні для водоростей, в чому їх особливості?
6. Типи циклів розвитку водоростей.
7. Екологічні групи водоростей.
8. Яке значення мають водорості у біосфері та житті людини?

— * * * —

СИСТЕМАТИКА ВОДРОСТЕЙ

Водорості у системах органічного світу

Систематика водоростей завжди характеризувалася багатоваріантністю систем. Завжди були різноманітні погляди на об'єм таксономічних одиниць, перш за все найвищих – царств, відділів, класів. Якщо така одиниця, як царство, взагалі відкидалася, то відносно відділів і класів існують дві тенденції – з одного боку скорочення кількості класів і збільшення відділів, з іншого – збільшення класів і зменшення кількості відділів.

Тенденція до об'єднання класів у великі одиниці проявилася у роботах М. Шадефо, який розглядав усі водорості в складі трьох безстатусних великих груп: ціанородофіцієву, хромофіцієву та хлорофіцієву. Ф. Гіндак виділяє 5 відділів: Cyanophyta, Rhodophyta, Chromophyta, Chlorophyta, Euglenophyta. Т.Каліна доповнює ці відділи ще трьома – Dinophyta, Cryptophyta, Chloromonadophyta. Х.Етл до відділів еукаріотичних водоростей додає ще Phaeophyta і Charophyta, Д.К.Зеров виділяє вже 11 відділів двох царств – Procaryota і Eucaryota. Н.П.Масюк та Н.В.Кондратьєва внесли зміни в останню систему та виділили два відділи прокаріотичних водоростей – Cyanophyta та Prochlorophyta та 11 відділів еукаріотичних – Euglenophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Raphidophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta, Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta, Charophyta (Водоросли..., 1989).

Постійно спостерігається переоцінка систематичних ознак і критеріїв, надається перевага біохімічним і ультраструктурним ознакам. На нестабільність та поліваріантність систем водоростей також дуже вплинула інформаційна революція, що вибухнула в останні десятиріччя ХХ століття у зв'язку з запровадженням нових методів дослідження – електронно-мікроскопічних, біохімічних, фізіологічних, молекулярно-генетичних та ін.

В цілому системи базувалися на особливостях пігментних систем, характері запасних речовин, їх локалізації в клітині, в певній мірі з врахуванням типу морфологічної структури, особливостей циклу розвитку та статевого процесу.

Важливим етапом для розуміння місця водоростей у філогенетичних системах стало відродження гіпотези симбіогенезу К.С.Мережковського, що відбулося на основі досягнень біохімії, генетики, молекулярної біології, які виявили в органелах еукаріотичної клітини наявність власної ДНК, що за

розмірами молекули, складом нуклеотидів, здатності до ренатуралізації, ступенем молекулярної гібридизації та іншими ознаками в певній мірі відрізняється від ядерної ДНК тієї ж клітини.

Ці та деякі інші особливості, зокрема відкриття у хромофітової групи водоростей різних типів ультраструктури пластид, що корелюють зі складом пігментів, дали матеріал для припущень про кілька актів ендосимбіогенезу між гетеротрофними і автотрофними прокаріотичними (можливо і еукаріотичними) організмами, які дали початок пластидам.

Останнім часом велике значення надавалося особливостям будови таких органел, як мітохондрії, які є симбіонтами клітин еукаріотичних водоростей, як і пластиди. Така ознака, як будова мітохондріальних крист, була покладена в основу класифікації водоростей та виділення на її особливостях великих груп водоростей. За типами мітохондріальних крист еукаріотичні водорості були розділені на три групи: дискокристатні, трубчастокристатні та пластинчастокристатні.

Розуміння, що всі системи водоростей базуються не на особливостях самих клітин-господарів, а лише на особливостях симбіонтів (пластид та мітохондрій) цих клітин, стало можливим в результаті усвідомлення симбіотичної природи клітин еукаріотичних організмів. Матеріали, отримані останнім часом з використанням цих методів, а особливо за результатами досліджень ядерних геномів, надали можливість критично оцінити результати попередніх досліджень.

Було підтверджено положення про первинність джгутикових гетеротрофних форм в еволюції еукаріотичних організмів. Ряд положень, гіпотез було спростовано, поставлено під сумнів домінуюче значення пігментного підходу до класифікації водоростей, який використовувався у філогенетиці та систематиці водоростей майже два століття, а також вказано на певну обмеженість використання типів мітохондріальних крист для цих же цілей, оскільки розподіл на групи за цим критерієм не знаходить повного підтвердження за даними аналізу ядерних геномів. Так у *Euglenophyta* спостерігаються усі три типи мітохондріальних крист, а з 10 відділів, у яких переважають трубчасті кристи, поряд з ними спостерігаються також платівчасті. Водорості з відділу *Harptophyta*, що мають трубчасті кристи, за ядерним геномом відносяться до групи платівчастих організмів.

Одним з наочних проявів нових підходів є те, що у попередніх системах водорості складали в цілому компакту групу, а на сучасних схемах вони розташовані нерівномірними групами між групами інших, гетеротрофних організмів. Показано, що на рівні ядерних геномів багато груп водоростей, наприклад, *Chlorophyta* і *Euglenophyta*, *Cryptophyta* і *Raphidophyta* та інші, які вважалися спорідненими між собою, такої спорідненості не мають.

Не підтвердилося виділення мезокаріотів – проміжної групи між прокаріотами та еукаріотами. Було показано, що мезокаріотичне ядро походить від типового еукаріотичного ядра. Не підтвердилася думка про давність та спорідненість *Rhodophyta* та *Cyanophyta*, для представників яких

характерні пігменти фікобілінової природи, відсутність джгутикових стадій та ін. Згідно з молекулярно-генетичними даними таксономічного статусу відділу заслуговують Chlorarachniophyta, Dictyochophyta, Eustigmatophyta, Glaucocystophyta, Naptophyta, які раніше в такому ранзі не виділялися або були сумнівні у їх виділенні.

Для побудови філогенетичної системи водоростей, виявлення об'єму тієї чи іншої групи водоростей, місця кожної групи не тільки в системі водоростей, але головним чином в системі всього органічного світу, було використано особливості ядерних геномів клітин-господарів.

Система еукаріотичних організмів, яку, наприклад, подають у своїх працях Н.П.Масюк та І.Ю.Костіков, при основі філогенетичного дерева (Дерева Життя) містить Hurochondria – первинно безмітохондріальні гетеротрофні джгутикові організми Metamonada з Protozoa (рис.1.16).

Це підтверджується тим, що джгутик у всіх еукаріот має однотипну будову і пов'язаний з ядром. Комплекс «базальні тіла – ядерне веретено» виник найдавніше і з тих пір майже не змінився. Джгутики значно давніші від мітохондрій і пластид, це є свідченням, що монадні організми були предковими формами еукаріотичних організмів. Розподілялися на існуючі філи саме джгутикові еукаріотичні організми, як гетеротрофні, так і фотоавтотрофні. У середній частині філогенетичного дерева містяться Discicristates, у яких крім дископодібних мітохондріальних крист, є і трубчасті, і платівчасті. До них відносяться гетеротрофні Kinetoplastida, Acrasiomycetes, Schisopyrenida з Protozoa та ін., а з фотоавтотрофних – відділ Euglenophyta. Припускається, що фотоавтотрофні еугленофітові водорості порівняно з гетеротрофними є еволюційно молодшою групою, оскільки три мембрани хлоропластів вказують на вторинний симбіоз з зеленою водорістю.

У верхній частині філогенетичного дерева містяться групи Tubulocristates та Platycristates.

До Tubulocristates відносяться організми, що мають мітохондрії з переважно трубчастими кристами. З них в основі групи знаходяться гетеротрофні Foraminifera, Radiolaria, Filosea з Protozoa, Protosteliomycetes, Dictyosteliomycetes, Katablepharidales та відділ водоростей Chlorarachniophyta, які мають пластиду, отриману внаслідок вторинного симбіозу з зеленою водорістю. Ці водорості є відносно еволюційно молодими, і хоча вони найбільш споріднені з філозними амебами (Filosea), вважається, що їх предками були джгутикові організми, але в процесі еволюції вони втратили джгутикові стадії. Це цілком переключається з поглядами Н.П.Масюк про те, що поступовий процес втрати джгутикового апарату є одним з основних напрямків еволюції рослинного світу.



Рис. 1.16. Розташування водоростей серед інших організмів у системі органічного світу (за: Костіков та ін., 2006)

У верхній частині Tubulocristates представлена групами Stramenopiles та Alveolates. До страменопілів відносяться Vicosoecida, Opalinida, Proteromonadina з Protozoa, Oomycota, Nuphochitridiales та Labirintulomycota (в т. ч. Traustochytridiomycota) з грибоподібних організмів. Верхню частину філогенетичної гілки страменопілів займають фотоавтотрофні водорості – відділи Rhaphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta, Dictyochophyta. Припускають, що ці відділи виникли відносно недавно (300 млн. років тому) внаслідок симбіозу представника гетеротрофних страменопілів з представником червоних водоростей і відособилися в процесі подальшої еволюції.

До альвеолятів відносяться такі групи як Dinophyta, Ciliophora та Apicomplexa. До Dinophyta входять первинно гетеротрофні, вторинно гетеротрофні та фотоавтотрофні організми. У цих водоростей пластиди з'являлися неодноразово в результаті симбіотичних актів гетеротрофних джгутикових динофітових з водоростями різних відділів. Ciliophora – це первинно гетеротрофні організми з Protozoa. Apicomplexa – це вторинно гетеротрофні облігатні паразити, у яких виявлені редуковані пластиди та пластидний геном, предками яких можливо могли бути динофітові водорості.

У групі Platykristates виділяють три великі групи – класи, які в цілому відповідають рослинам, справжнім грибам, тваринам. До основи класу рослин примикає відділ Harpophyta, а в проміжній частині – відділ Cryptophyta, що мають вторинно симбіотичні пластиди, отримані кожним

відділом окремо в результаті симбіогенезу з якимись представниками червоних водоростей. Акти симбіогенезу відбулися порівняно недавно – 300 млн. років тому. До цього клітини-господарі, що виникли понад один млрд. років тому, були гетеротрофними, без пластид. У певній мірі спорідненими з цими відділами є міксоміцети Plasmodiophoromycetes та Centrohelida з Protozoa.

Три відділи водоростей – Glaucocystophyta, Rhodophyta та Chlorophyta з термінальної частини філогенетичного дерева є спорідненими за виникненням в результаті єдиного акту первинного симбіогенезу гетеротрофного організму та синьозеленої водорості, в результаті якого утворилась протоводорість. Ця материнська протоводорість в результаті дивергенції дала початок вказаним відділам-філам, які еволюціонували з різною швидкістю і мали у клітинах три різні типи первинних пластид: Glaucocystophyta – ціаноласти, Rhodophyta – родопласти, Chlorophyta – хлороласти. Серед фотоавтотрофних еукаріот платівчатокристалні містять у своїй групі найдавніші водорості. Первинно-симбіотичні хлороласти мають також і вищі рослини Cormophyta (Bryophyta та Tracheophyta), предками яких нині вважаються найбільш просунуті зелені водорості, неспеціалізовані форми яких відносять до харофіцієвих водоростей. В сучасній системі органічного світу відділ Rhodophyta розміщується в кроновій частині філогенетичного дерева, тоді як у всіх попередніх системах він розміщувався при основі, десь майже на одному рівні з синьозеленими водоростями. Причиною такого розміщення була відсутність у тих і інших джгутиків. Відсутність у нинішніх видів червоних водоростей джгутикових стадій пояснюється поступовою редуцією джгутиків, тобто у віддалених предків червоних водоростей джгутики були. Ця тенденція, як уже вказувалося вище, є спільною для різних клад кронової частини філогенетичного дерева, наприклад, для зелених рослин (Chlorophyta + Cormophyta).

В системі, використаній в даному навчальному посібнику, водорості як гетерогенна група фотоавтотрофних та гетеротрофних організмів з різноманітними особливостями у будові клітини, набором пігментних груп та запасних речовин, з різними типами мітохондріальних крист, морфологічних структур, вегетативного, безстатевого та статевого розмноження, життєвих циклів, представлена 16 відділами, з яких один відділ відноситься до прокаріотичних організмів, а 15 – до еукаріотичних.

Відділи прокаріотичних та еукаріотичних водоростей

Прокаріотичні водорості.

1. Cyanophyta – Синьозелені (Ціанофітові) водорості .

Еукаріотичні водорості.

1. Euglenophyta – Еугленофітові водорості;
2. Chlorarachniophyta – Хлорарахніофітові водорості;
3. Dinophyta – Динофітові водорості;
4. Rhaphidophyta – Рафідофітові водорості;
5. Chrysophyta – Золотисті (Хризофітові) водорості;

6. Eustigmatophyta – Евстигматофітові водорості;
7. Xanthophyta – Жовтозелені (Трібонемофітові) водорості;
8. Phaeophyta – Бурі (Феофітові) водорості;
9. Bacillariophyta – Діатомові (Баціларіофітові) водорості;
10. Dictyochophyta – Диктіохофітові водорості;
11. Haptophyta – Гаптофітові водорості;
12. Cryptophyta – Крriptoфітові водорості;
13. Glaucocystophyta – Глаукоцистофітові водорості;
14. Rhodophyta – Червоні (Родофітові) водорості;
15. Chlorophyta – Зелені (Хлорофітові) водорості.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. *Які особливості розташування відділів водоростей у сучасній системі органічного світу?*
2. *На яких особливостях водоростей базується сучасна система водоростей порівняно з колишніми системами?*
3. *Які організми містяться при основі філогенетичного дерева (Дерева Життя)?*
3. *Які відділи водоростей розташовані у проміжній частині філогенетичного дерева?*
3. *Які відділи водоростей розташовані у кронній області філогенетичного дерева?*
4. *Чим відрізняється положення відділу Червоні водорості у сучасній системі порівняно з колишніми системами органічного світу?*
5. *На що вказує однотипна будова джгутика і пов'язаність його з ядром клітини у всіх еукаріотичних організмів?*
6. *Які водорості нині вважаються предками вищих рослин?*

ПРОКАРІОТИЧНІ ВОДОРОСТІ

Матеріали цитологічних, цитохімічних, біохімічних та молекулярно-генетичних досліджень показують, що прокаріотичні організми відносяться до двох великих груп, двох доменів – Archaea (Archebacteria) і Bacteria (Eubacteria), а еукаріотичні – до домена Eukarya (Eucaryota). Первинні доядерні організми домена Bacteria вважаються вихідними формами, серед яких виникли перші рослинні фотосинтезуючі прокаріотичні організми – синьозелені водорості (Cyanophyta), які містять хлорофіл *a*. Кілька десятків років тому були відкриті прокаріотичні водорості (прохлорофітові), що містять хлорофіл *b*.

ВІДДІЛ ЦАНОФІТОВІ ВОДОРОСТІ (СИНЬОЗЕЛЕНІ ВОДОРОСТІ) – CYANOPHYTA

До відділу входить близько 2500 видів синьозелених водоростей, широко поширених в різноманітних водних та позаводних біотопах. За біохімічними особливостями, а також за генетичними – нуклеотидними послідовностями гена, що кодує 16S рРНК, синьозелені водорості дуже схожі з пурпурними бактеріями. Вони є першими фотоавтотрофними прокаріотами – первинними доядерними клітинними організмами, для яких характерний оксигенний фотосинтез. За палеонтологічними даними час їх виникнення датується приблизно 3,5 млрд. років. До складу пігментних систем входять пігменти: хлорофіл *a* – зелений, β -каротин – жовто-помаранчевий, ксантофіли (лютеїн, зеаксантин, осцилоксантин) – жовті та фікобіліни (фікобіліпротеїди) – фікоціанін, алофікоціанін – сині, фікоеритрин – червоний. Фікобіліни зустрічаються у формі гранул – фікобілісом, локалізованих на поверхні тилакоїдів.

У клітинах відсутнє істинне ядро, пластиди, мітохондрії, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми, джгутики, базальні тіла, центріолі, веретено поділу. Відсутні також вакуолі з клітинним соком, є лише газові вакуолі, оточені білковими мембранами і можуть заповнюватися газом, тобто зменшувати питому вагу клітин водоростей, що дає змогу триматися в планктоні.

В клітині розрізняють безбарвну частину – центроплазму і хроматоплазму (рис.1.17). Центроплазма або нуклеоплазма є системою нуклеоїдів, не відділених від цитоплазми мембранами. В ній містяться нитки ДНК, яка не має хромосомної організації і білків-гістонів. Ядерна оболонка і ядерця відсутні. Прокаріотична клітина синьозелених водоростей містить лише один геном і на відміну від клітин еукаріотів є моногеномною. Хроматоплазма є периферійною частиною з системою поодиноких

тилакоїдів, пов'язаних з пігментами. Тилакоїди є інвагінаціями плазмалеми, вони не відмежовані від цитоплазми мембранами, як справжні пластиди інших водоростей.

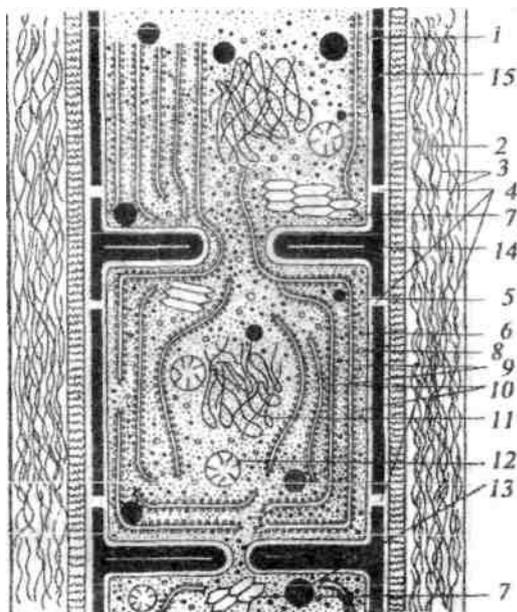


Рис.1.17 Схема будови клітини синьозелених водоростей на прикладі нитчастої водорості *Lyngbya*: 1 – цитоплазматична мембрана; 2 – слизова піхва; 3 – фібрили слизової піхви; 4 – пори в клітинній стінці; 5 – цитоплазма; 6 – рибосоми; 7 – газові везикули; 8 – глікогеноподібний полісахарид; 9 – тилакоїди; 10 – фікобілісоми; 11 – нуклеоплазма, що містить нитки ДНК; 12 – ціанофіцинові гранули; 13 – волютин; 14 – септа; 15 – клітинна стінка (за: Мандрик, Колесник, 2006)

В цитоплазмі знаходяться рибосоми і запасні речовини – глікогеноподібний поліцукор, ціанофіцинові зерна, волютин, глікопротеїди та ін. Рибосоми дрібніші, ніж у еукаріот, їх розмір 10-15 нм, з константою седиментації 70S. Крохмаль не утворюється. Клітини оточені оболонкою, внутрішній шар якої складається з муреїну – мукополімера пептидоглікана, зовнішній – з пектинів, що утворюють слиз, та з скоротливих білків, які обумовлюють певні рухи водоростей.

Це одноклітинні або багатоклітинні водорості. Є колоніальні форми, в яких окремі клітини утримуються разом за допомогою слизу. Для них характерні кокоїдна, нитчаста (трихомальна) та різнонитчаста (гетеротрихальна) морфологічні структури. Джгутикові стадії відсутні. Складовою багатоклітинних нитчастих водоростей є трихоми, які складаються з одного або кількох рядів клітин, між якими є плазматичний зв'язок для виконання спільних фізіологічних функцій. Вони оточені трубчастими слизистими футлярами – піхвами. Трихом з піхвою називають ниткою. Рухомі стадії синьозелених водоростей представлені як гормогоніями, так і вегетативними стадіями – трихомами.

Розмноження вегетативне – простим поділом клітин, фрагментацією – розривом ниток, розпадом колоній, гормогоніями, гормоцистами, акінетами (спорами спокою). Нитки розриваються на гормогонії по гетероцистах, спеціальних, трохи більших за розмірами від інших, клітинах. Гормогонії

(рухливі короткі фрагменти трихомів) та гормоцити (нерухомі) є спеціалізованими органами вегетативного розмноження. Безстатеве розмноження відбувається з утворенням екзо- та ендоспор. Типовий статевий процес відсутній, відомий тільки фрагментарний процес, при якому об'єднуються лише частки геномів різних клітин, але роль цього процесу у циклі розвитку ще достатньо не вивчена. Мітоз і мейоз відсутні.

У синьозелених водоростей, які є агамними, тобто не мають статевого процесу, відбувається зміна форм, етапів, стадій, їх цикл розвитку – цикломорфоз. Наприклад, у представників роду *Nostoc* можуть відбуватися такі основні зміни: вторинний гормогоній → осциляторієподібні трихоми → циліндроспермоподібні нитки → зигзагоподібні нитки → мережевоподібна колонія → акінета → первинний гормогоній → проростки гормогонія → мікроскопічна колонія → макроскопічна колонія → колонія, що ділиться → вторинний гормогоній. Різні стадії можуть затримуватися, існувати тривалий час і водорість буде розмножуватися за допомогою гормогоній.

На основі особливостей представників у відділі виділяють лише один клас Ціанофіцієві – *Cyanophyceae* з кількома порядками.

— * * * —

Клас Ціанофіцієві – *Cyanophyceae*

Порядок Хроококальні – *Chroococcales*. Порядок включає одноклітинні та колоніальні водорості. Окремі клітини в колоніях чітко відокремлені, плазматичного зв'язку між клітинами немає. Водорості вільно плаваючі, рідше прикріплені до субстрату. Клітини не диференційовані на основу і верхівку, лише зрідка є різниця між кінцями клітин. Розмноження лише вегетативне – повним поділом клітини надвоє. Утворення колоній відбувається шляхом нерозходження клітин після поділу. Колонії можуть бути об'ємними або плоскими. Трихоми, гетероцисти, гормогонії, ендоспори і екзоспори відсутні. Викликають «цвітіння» води, внаслідок енергійного розмноження у товщі води, де є багато поживних речовин.

Найдавнішим серед сучасних синьозелених водоростей вважається вид *Gloeobacter violaceus*, у якого фотосинтетична система розташована у плазмалемі, а не в тилакоїдах.

Серед представників *Synechococcus elongatus*, водорість поширена в різних водоймах та на ґрунті, має еліпсоподібні до циліндричних одиночні клітини, зрідка вони об'єднуються у невеликі слизові колонії. *Merismopedia punctata* – звичайна планктонна водорість прісних і солонуватих водойм. Клітини кулястої форми, в колонії розташовані тетрадами або правильними рядами, діляться у двох площинах і утримуються разом завдяки незабарвленому слизу. Колонія має вигляд квадрата або прямокутника (рис.1.18а).

Gloeocapsa turgida зустрічається у водоймах одиночними або по 2-8 клітин, об'єднаних в колонії. Клітини діляться у трьох площинах (рис.1.18а). Слизові колонії – це сукупність вкладених один в одного слизових пакетів.

Microcystis aeruginosa – дуже поширена водорість прісних водойм, часто викликає «цвітіння» води.

Планктонні її колонії складаються з поодиноких мікроскопічних клітин, розташованих у загальному слизі. Під мікроскопом колонії мають вигляд плям різноманітної неправильної форми, можуть бути суцільними або мати розриви також різної форми. Клітини темнуваті, в них проглядаються газові вакуолі, схожі на ледь зігнуті палички. Масовий розвиток водорості спричиняють евтрофікація водойм та висока температура непроточної застійної води. Водорість виділяє токсичні речовини гепатотоксини (мікроцистіни).

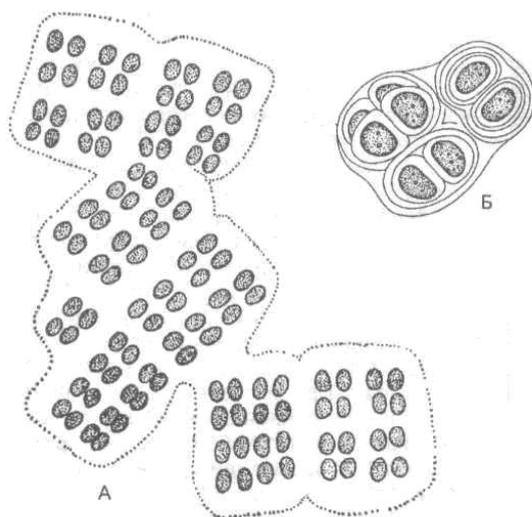


Рис. 1.18а. Представники хроококальних водоростей: А – *Merismopedia*; Б – *Gloeocapsa* (за: Костіков та ін., 2006)

Водорість *Johannesbaptistia pellucida* зустрічається у мінералізованих водоймах. Клітини мають дископодібну або лінзоподібну форму, вільно лежать в довгих холодцевих (слизових) циліндричних трубках-колоніях. Розмноження фрагментацією трубок або звільненням окремих клітин.

Порядок Осциляторіальні – Oscillatoriales. До порядку відносять багатоклітинні водорості з нитчастою морфологічною структурою, що не мають гетероцист, тобто вони є гомоцитними формами, в яких відсутнє диференціювання клітин. Характерний трихом з одного ряду клітин. Розмноження відбувається за допомогою гормогоній – фрагментів з кількох клітин, на які розпадаються трихоми, здатні до активного ковзаючого руху, та гормоцитів – нерухомих фрагментів трихоми. Представниками, що мають слань у вигляді нерозгалужених ниток, з прямими або зігнутими трихомами, є поширені у водоймах, на мулі види *Oscillatoria limosa* та *O. lacustris* (рис.1.18б). Для них характерний осциляторний, коливальний рух, тому осциляторію ще називають «коливалка». Клітини осциляторій циліндричні або дископодібні, діляться поперечно, мають включення у вигляді ціанофіцинових гранул, іноді в них помітні газові вакуолі. Скупчення у вигляді синьозелених плівок на субстраті утворюються при масовому розмноженні водоростей. Представниками, що мають трихоми, які

утворюють правильну широку спіраль з багатьма обертами, є види *Arthrospira* – *A. maxima* та *A. platensis*, види поширені у товщі води з карбонатами та на дні різних прісних водойм у субтропіках та тропіках.

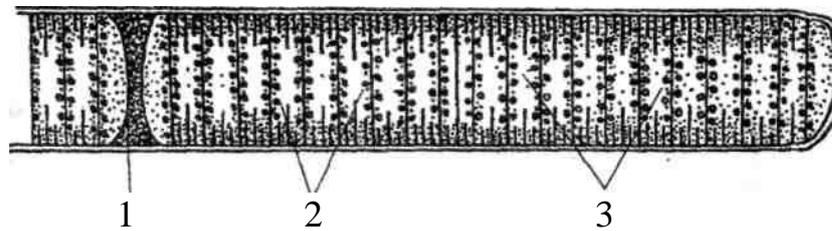


Рис. 1.18б. Представник осциляторіальних водоростей *Oscillatoria*: 1 – некріда (відмерла клітина); 2 – ціанофіцинові зерна; 3 – вегетативні клітини (за: Костіков та ін., 2006)

Ці водорості під застарілою назвою «спіруліна» вирощуються у різних країнах для отримання білків, вітамінів, мінералів, речовин радіопротекторної дії тощо. Бентосна галофільна водорість солоних водойм *Lyngbya aestuarii* має трихоми з щільними, безбарвними або жовто-коричневими піхвами, що не склеюються.

Порядок Ностокальні – Nostocales. Порядок включає багатоклітинні винятково колоніальні водорості з нерозгалуженими трихомами, що містять гетероцисти. Розмножуються гормогоніями або гормоцитами. З представників, що мають нитки з гетероцистами і утворюють макроскопічні слизові колонії, є *Nostoc commune*, поширений на вапнистих ґрунтах (рис. 1.19).

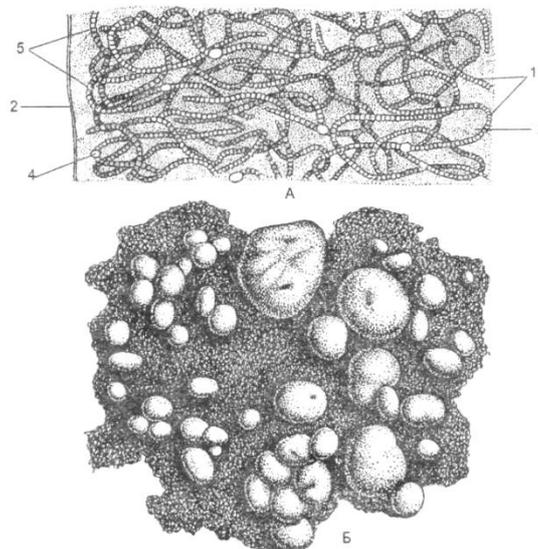


Рис.1.19. *Nostoc*: А - зріз через колонію; Б - загальний вигляд колоній на субстраті. 1 - нитки; 2 - перидерм; 3 - колоніальний слиз; 4 - гетероциста; 5 - вегетативні клітини (за Водоросли..., 1989)

Інші представники роду носток поширені в морях, прісних водоймах, в ґрунті, здатні фіксувати атмосферний азот, утворюють акінети. Загальна слизова колонія у вигляді щільної обгортки, яка за формою і розмірами

нагадує плоди сливи, називається *перидерм*. Деякі представники носток їстівні. Водорість утворює акінети, у вмісті яких є довгі багатоклітинні нитки – спорогормогонії, які розпадаються на окремі короткі гормогонії, що виконують функцію розмноження.

Викликають «цвітіння» води *Anabaena flos-aquae* та *Aphanizomenon flos-aquae* (рис. 1.20, 1.21).

Синьозелені водорості найдавніші організми рослинного світу, їх викопні залишки відомі з гірських порід архейської ери (близько 3,5 млрд. років тому). Синьозелені водорості мають спільне з бактеріями походження, але у філогенетичному плані є монофілетичною групою, оскільки дуже різко відрізняються від усіх інших прокаріотів.

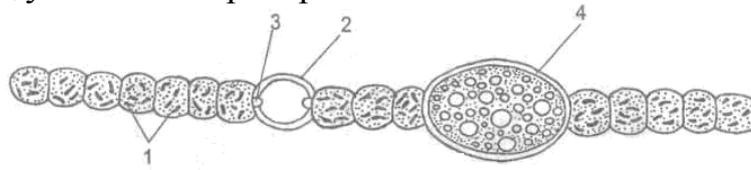


Рис. 1.20. *Anabaena*: загальний вигляд нитки. 1 - вегетативні клітини з газовими вакуолями; 2 — гетероциста; 3 - пробка; 4 – акінета (за: Костіков та ін., 2006)

Gloeotrichia natans характеризується здатністю утворювати акінети, вона має вигляд драглистої колонії, плаваючої в планктоні стоячих водойм. Нитки водорості асиметричні, розходяться радіально від центра. До центра повернуті базальні гетероцисти, а від центра – волоски.

Синьозелені водорості створили відклади вапнякових порід та збагатили первинну атмосферу киснем. Велике їх господарське значення, серед них є їстівні види та види, що фіксують азот повітря, при цьому молекулярний азот відновлюється до сполук амонію. Ці водорості використовують як добрива для полів.

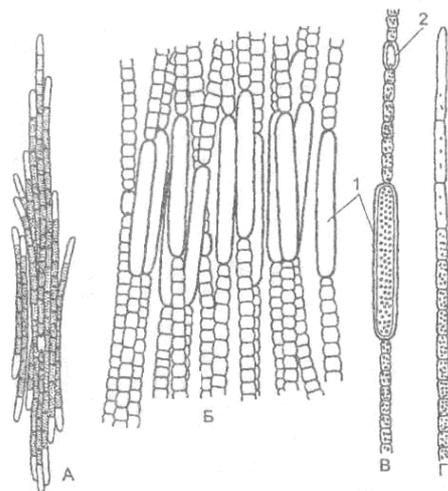


Рис. 1.21. *Aphanizomenon flos-aquae*: А – зовнішній вигляд колонії; Б - фрагмент центральної частини колонії з акінетами; В - центральна частина трихоми; Г – верхівка трихоми з безбарвними видовженими термінальними клітинами: 1 – акінета; 2 – гетероциста (за: Костіков та ін., 2006)

Негативне значення пов'язане з тим, що багато видів викликають «цвітіння» води у водоймах, причому серед них є токсичні види. Як окисно-фотосинтезуючі організми синьо-зелені водорості відносяться до рослинного світу і відіграли головну роль у його подальшій еволюції, як основного компонента біосфери Земної кулі.

— * * * —

Прокаріотичні водорості, що містять хлорофіли а і b (Прохлорофітові водорості).

В кінці ХХ століття були відкриті прокаріотичні водорості, що містять хлорофіл *b* (рис. 1.22). Це прокаріотичні зелені водорості, симбіонти асцидій (Tunicata) підтип Оболочники, що живуть в їх клоакальних порожнинах. Їх назвали прохлорофітовими, оскільки перша відкрита водорість отримала назву *Prochloron didemni*. Вони відрізняються від синьо-зелених прокаріотичних водоростей зовсім іншим складом пігментів. Якщо у синьо-зелених це хлорофіл *a* і фікобіліни, то у прохлорофітових – хлорофіли *a* і *b*, фікобіліни відсутні. За складом пігментів вони нагадують еукаріотичні зелені водорості. Для них характерний окисно-фотосинтез, є ФС I і ФС II. В оболонці клітини є муреїновий шар. ДНК знаходиться в пристінному шарі, в клітині нараховується всього 15-20 ДНК-агрегатів до 5 мкм завдовжки. Але організація тилакоїдних мембран подібна до еукаріотів. У *Prochlorothrix hollandica* є газові вакуолі, як у синьо-зелених водоростей. Розмножуються вони вегетативним шляхом та фрагментами клітини. Нині відомі представники родів *Prochloron* та *Prochlorothrix*, що мають у своєму складі хлорофіл *b*. У роду *Prochlorococcus* хлорофілу *b* не знайдено, у нього є подібний до хлорофілу дивініл-феопорфірин. Відомостей про прохлорофітові водорості ще дуже мало, була спроба виділити їх в окремий відділ *Prochlorophyta*, але дані молекулярної біології і генетики не підтверджують цього, як і не підтверджують гіпотезу виникнення хлоропласта еукаріотів від представників прохлорофітових водоростей. Проте питання будови їх, особливостей розвитку, виникнення, еволюції цікавить багатьох дослідників.

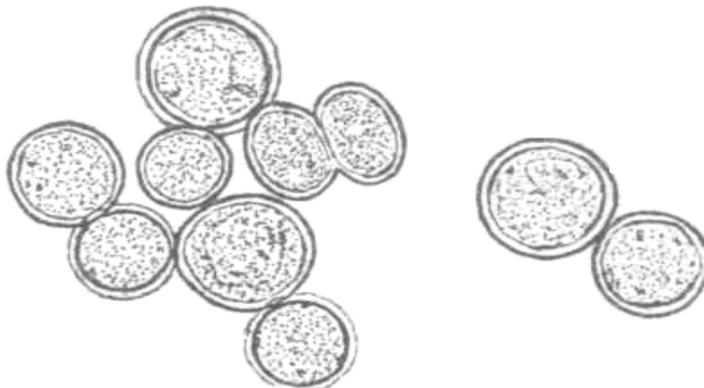


Рис.1.22. Прохлорофітова водорість *Prochloron* (за: Водоросли..., 1989)

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Які органоїди відсутні у клітинах прокаріотичних водоростей порівняно з клітинами еукаріотів?
2. Які особливості будови клітини синьозелених водоростей?
3. Які запасні речовини у клітинах синьозелених водоростей?
4. До якої пігментної групи відносяться синьозелені водорості?
5. Місце синьозелених водоростей у філогенетичній системі. Навести докази.
6. В чому полягає негативне значення синьозелених водоростей в умовах антропогенного тиску на довкілля?
7. Назвати вчених-альгологів, що внесли значний внесок у вивчення синьозелених водоростей.
8. Чим за складом пігментів відрізняються прохлорофітові водорості від синьозелених? Які водорості вони нагадують за цією ознакою?
9. Хто відкрив прохлорофітові водорості?

— * * * —

ЕВКАРІОТИЧНІ ВОДОРОСТІ

Для еукаріотичних організмів, на відміну від прокаріотичних, характерні спеціалізовані органели, оточені мембранами – ядро, мітохондрії, апарат Гольджі та ін. Рибосоми еукаріот більші ніж у прокаріот, мають константу седиментації 80S. Ядерна ДНК знаходиться у хромосомах, що мають складну будову, до їх складу входять білки-гістони. Позаядерна ДНК відома у мітохондріях, пластидах, у нуклеморфі, можливо і в інших органелах. У цитоплазматичних мембранах відмічені стироли. У клітинах є вакуолі з клітинним соком, оточені одинарною мембраною – тонопластом, у багатьох є скоротливі вакуолі, які є осморегуляторами. Для клітин еукаріотів характерні мітоз та мейоз. Розмноження вегетативне, безстатеве, статеве. Джгутики еукаріотів мають характерну структуру. Зовні джгутик вкритий мембраною, яка є продовженням плазмалеми клітини. Всередині джгутик заповнений матриксом, подібним до гіалоплазми клітини, в якому розташовується осьова структура – аксонема, в якій 9 пар мікротрубочок з білків-тубулінів кільцем оточують дві центральні мікротрубочки. В мітохондріях знаходиться дихальна система клітини. Фотосинтез відбувається у пластидах. Статевий процес типовий, тобто у зиготі об'єднуються повні набори обох гамет.

Щодо походження еукаріотичної, в першу чергу, клітини водоростей, пропонувалися такі гіпотези: автогенетична, симбіотична, синтетична (Костіков та ін., 2006 та ін.).

Автогенетична гіпотеза припускає, що еукаріотична клітина походить від клітини прокаріот. Утворилася вона у зв'язку з вгинаннями та зростаннями країв ділянок плазмалеми прокаріотичної клітини, у яких замикалися і відділялися від інших частин клітини важливі для обміну речовин ферменти, пігменти, нуклеїнові кислоти тощо. Таким способом утворилося ядро, мітохондрії, пластиди, ендоплазматична сітка, комплекс

Гольджи та інші органоїди клітини. Однак ця гіпотеза не може пояснити наявність власної ДНК та 70s рибосом у мітохондріях і пластидах, їх розмноження поділом, виникнення мітотичного поділу та інше.

Симбіотична (ендосимбіотична) гіпотеза (гіпотеза Мережковського – Маргеліс) вказує на виникнення еукаріотичної клітини в результаті кількох ендосимбіозів прокаріотичної клітини-господаря з анаеробним типом дихання: з аеробною гетеротрофною бактерією, яка перетворилася у мітохондрію; з рухливою спірохетоподібною гетеротрофною бактерією, яка стала джгутиком.

Синтетична гіпотеза приймає утворення ядра та інших одномембранних структур клітини внаслідок інвагінацій плазмалеми, а внаслідок ендосимбіозів – мітохондрій, пластид тощо. Базальні тіла джгутиків дали початок утворенню веретена поділу, далі – мітозу, мейозу, статевому процесу. Така первісна еукаріотична клітина еволюціонувала і дала початок тваринній і грибній клітинам, а внаслідок симбіозу з клітиною синьозелених водоростей – рослинній клітині.

Отже, вихідною рослинною клітиною була клітина монадної морфологічної структури.

До домена еукаріотичних організмів – Eukarya (Eucaryota) входять 15 відділів водоростей. За особливостями будови мітохондріальних крист вони відносяться до дискокристат, тубулокристат та платикристат.

ДИСКОКРИСТАТИ

З водоростей до дискокристатів відноситься один відділ – Евгленофітові водорості – Euglenophyta. Ці водорості характеризуються наявністю трьох типів мітохондріальних крист – дископодібного, трубчастого, платівчастого. У інших водоростей дископодібні мітохондріальні кристи відсутні.

ВІДДІЛ Евгленофітові водорості – Euglenophyta

Відділ нараховує близько 1000 видів одноклітинних організмів монадної морфологічної структури. Серед них є фотоавтотрофні, а також первинно та вторинно гетеротрофні. За типом живлення вони автотрофи, гетеротрофи, міксотрофи. Види часто переходять до пальмелоїдного стану, утворюючи слизові скупчення. Зустрічаються переважно у прісних водоймах. За формою тіла найбільш поширеними є веретеноподібна, стрічкоподібна, дископодібна, інші зустрічаються рідше.

За типом пластида еугленофітових є вторинно-симбіотичним хлоропластом без нуклеоморфу. Мембран в оболонці пластиди три, дві з яких власне оболонки пластиди, третя – мембрана травної вакуолі гетеротрофного предка-господаря. Щодо четвертої мембрани, то існує думка, що вона була

вторинно втрачена. Пігменти клітини – хлорофіли *a* і *b*, каротиноїди – β -каротин, віолаксантин, антераксантин, лютеїн. Фотоавтотрофні представники зеленого кольору, гетеротрофні – безбарвні. Тилакоїдів у ламелах від 2 до 4. Піреноїд напівзанурений, вільний, виступає за межі поверхні хлоропласта. Запасна речовина клітини – *парамілон*, що концентрується у цитоплазмі, а також олія. У видів, що не мають піреноїда, скупчення парамілону розкидані по всій цитоплазмі клітини.

Клітинним покривом у евгленових є *пелікула* білкової природи, на якій звичайно є штрихи, що виконують захисну і опорну функцію (рис.1.23). Вона складається з розташованих під плазмалею вузьких протеїнових смужок, що утворюють спіральну обгортку клітини. Біля країв смужок є групи мікротрубочок та слизові тільця. Якщо пелікулярні смуги гнучкі, то клітина здатна змінювати свою форму, здатна до евгленоїдного руху, до мінливості тіла, якщо ні, то клітини ригідні. Ряд представників мають будиночки, в яких вільно розташовуються клітини. Будиночки з пектину, просочені солями мангану, феруму та ін., мають отвір, через який виступають джгутики, а при поділі через отвір виходить одна з дочірніх клітин. Еджективними органами є *мукоцисти* – слизові тільця.

Джгутиків у евгленових 1-2, рідше кілька або немає зовсім. За довжиною джгутики можуть бути різні, або однакові, або взагалі може бути тільки один джгутик, другий – редукований. Вони субапикальні, виходять з дна глотки, яка має форму трубочки і розширюється на задньому кінці в резервуар, в який переливається вміст скоротливих вакуолей.

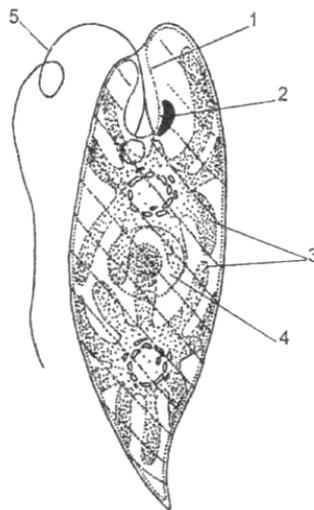


Рис. 1.23. *Euglena*: 1 – глотка; 2 – вічко; 3 – хлоропласти з піреноїдами; 4 – ядро з ендосомою; 5 – джгутики (за: Костіков та ін., 2006)

У гетеротрофних представників біля глотки є сифон, що служить для захоплення їжі. Джгутикова корінцева система складається з трьох мікротрубочкових корінців – вентрального, проміжного та дорзального. Джгутик вкритий плазмалею, має типову аксонему $(9 \times 2) + 2$ та стрижнеподібну структуру. Мастигоними прості, з'єднані в пучки, розташовуються гребінчасто, є волокниста «повість». При основі короткого

джгутика є потовщення – парафлагелярне тіло, яке є фоторецептором. Фоторецепторними пігментами є флавіни. Стигма локалізується в цитоплазмі, складається з 1-2 або багатьох глобул, кожна з яких має власну мембрану, функціонує як ширмочка, яка регулює потік світла, що падає на фоторецептор.

Унікальним є те, що ці водорості характеризуються наявністю трьох типів мітохондріальних крист – дископодібного, трубчастого, платівчастого.

Для еугленофітових характерне велике ядро. Хромосоми завжди в конденсованому стані, крім ДНК містять нуклеогістони. Мітоз закритого типу, ядерна оболонка не зникає. Поділ розпочинається зі специфічного ядерця (*ендосоми*), отримані дочірні ядерця стають центрами організації також специфічного веретена поділу. Полярними структурами веретена поділу є дві пари базальних тіл джгутиків та ендосоми. Одночасно з поділом ядра відбувається подвоєння джгутиків. Центріолі і центромери відсутні.

Розмноження еугленофітових відбувається простим повздовжнім поділом клітин навпіл. Цитокінез здійснюється перетяжкою за участі плазмалеми. У видів, що мають будиночки, поділ відбувається всередині нього. Дочірня клітина, що виповзає з будиночка, утворює свій власний будиночок. Статевий процес еугленофітових досліджений ще недостатньо. За типом живлення, кількістю джгутиків, ступенем морфологічної диференціації та іншими ознаками у відділі виділяється один клас – *Euglenophyceae* з трьома порядками – *Euglenales*, *Peranematales*, *Euglenomorphales*.

Клас Еугленофіцієві – *Euglenophyceae*

Порядок Еугленальні – *Euglenales*. До порядку відносяться зелені фотоавтотрофні або безбарвні сапротрофні водорості, що вторинно втратили хлоропласти. Запасна речовина – парамілон. Переміщуються у воді за допомогою джгутика, рідше повзають по субстрату. Органели для захоплення їжі немає. Серед них – *Trachelomonas volvocina*, що має коричневі будиночки, зустрічається в невеликих прісних водоймах, де разом з іншими водоростями викликає «цвітіння» води (рис.1.24).

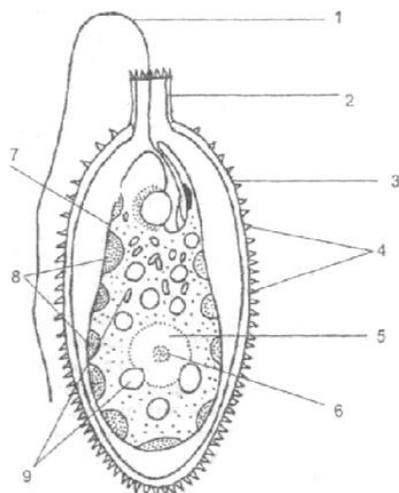


Рис. 1.24. *Trachelomonas*, загальний вигляд клітини: 1 - джгутик; 2 - комірць; 3 - будиночок; 4 - шипи; 5 - ядро; 6 - ендосома; 7 - монада; 8 - хлоропласти; 9 - зерна парамілоу (за: Костіков та ін., 2006)

Euglena viridis – веретеноподібної форми водорість зеленого кольору, з жовтогарячим вічком, швидко плаває, змінює форму, має два джгутики, хоча короткий не виходить назовні за межі клітини (рис.1.23). Зустрічається у малих водоймах, разом з іншими водоростями може, як і попередній представник, викликати «цвітіння» води. *Phacus orbicularis* – вільноплаваюча в стоячих забруднених водоймах неметаболічна водорість з плоским тілом, на задньому кінці з вузьким зігнутих відростком. *Astasia klebsii* – безбарвна, ододжгутикова, осмотрофна, без стигми, дуже метаболична водорість, вважається безбарвним аналогом *Euglena viridis*, зустрічається у забруднених водах цукрових заводів.

Порядок Перанематальні – Peranematales. До порядку відносяться безбарвні водорості, що живляться голозойно, рідше сапротрофи. Є спеціалізована органела – сифон для захоплення їжі. Запасні речовини – олія та парамілон. Представники повзають по субстрату, рідше плавають у воді. *Peranema trichophorum* характеризується значною метаболичністю, на передньому кінці знаходиться клітинний рот – цитостом, від нього відходять дві борозни, в яких розташовуються довгий і короткий джгутики (рис. 1.25). Вид з фаготрофним типом живлення, поширений у стоячих водах, в тому числі у стічних водах цукрових заводів. *Urceolus cyclostomus* має глечикоподібну форму. Глотка у вигляді трубки, з дна якої піднімається один джгутик. Зустрічається в стоячих заболочених водоймах.

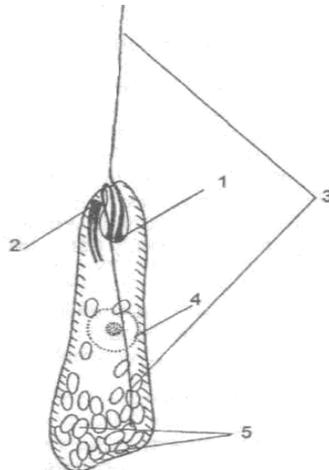


Рис.1.25. *Peranema*: 1 – глотка; 2 – паличкоподібна органела; 3 – джгутики; 4 – ядро з ендосомою; 5 – парамілонові включення (за: Костіков та ін., 2006)

Порядок Евгленоморфальні – Euglenomorphales. До порядку відносяться паразитні форми евгленових водоростей, що живуть у кишечниках червів, амфібій та на зябрах риб. При виході з тіла господаря у них виростають джгутики і з'являється зелене забарвлення. Це представники родів *Euglenomorpha*, *Hegneria*, паразитні види роду *Astasia* та ін.

Euglenophyta вважаються першими фотосинтезуючими еукаріотичними організмами. До їх виникнення існували лише гетеротрофні еукаріотичні

організми, якими були примітивні протисти з клітинами, що не мали клітинної оболонки, а були вкриті лише плазмалею. У клітинах було ядро, ендоплазматична сітка та рибосоми, але прокаріотичного типу (70S). Мітохондрій і апарату Гольджі вони не мали. Ці амітохондріальні протисти складають базальну частину філогенетичного дерева еукаріот. До них відносяться джгутіконосці *Diplomonadida*, *Retortamonadida* та *Oxymonadida* з типу *Metamonada* (Protozoa). Вони розташовані найближче до кореня філогенетичного дерева і є найвірогіднішими предковими формами еукаріотичних водоростей, в першу чергу *Euglenophyta*, які з'явилися через значний період часу. *Euglenophyta* розміщують разом з *Acrasiomycetes*, *Kinetoplastida* та деякими таксонами з Protozoa (*Schizopyrenida* та ін.) у проміжній частині філогенетичного дерева. Спільність цих таксонів підтверджується наявністю різноманітних мітохондріальних крист: дископодібних, трубчастих і платівчастих.

Ця різноманітність крист, як і будь-яка різноманітність ознак, вказує на давність, еволюційну примітивність даних груп організмів. *Euglenophyta* відрізняються від інших відділів водоростей багатьма морфологічними та цитологічними ознаками. Молекулярно-генетичний аналіз також вказує на монофілетичність еугленофітових і на те, що фаготрофні представники є давнішими, ніж фотосинтезуючі та осмотрофні (Масюк, Костіков, 2002).

Питання для контролю та самоконтролю.

- 1. В чому особливості будови крист мітохондрій у дискокристатних водоростей?*
- 2. Що таке пелікула, яка її роль?*
- 3. Які типи живлення мають представники еугленових?*
- 4. Який утвір виконує функцію фоторецептора?*
- 5. До якого типу відносяться пластиди еугленофітових водоростей?*
- 6. На основі яких діагностичних ознак виділяються порядки у класі Еугленофіцієві?*
- 7. Які організми є найвірогіднішими предковими формами еукаріотичних водоростей, в першу чергу *Euglenophyta*?*
- 8. На основі яких даних можна говорити про те, що фаготрофні представники еугленових є давнішими, ніж фотосинтезуючі?*

ТУБУЛОКРИСТАТИ

До цієї групи входять таксони, представники яких характеризуються мітохондріальними трубчастими кристами, лише, як виняток, в окремих представників, крім трубчастих, зустрічаються також платівчасті мітохондріальні кристи. У складі тубулокристат виділяються три групи, які відрізняються одна від одної за комплексом внутрішньоклітинних ознак. Це амебо-флагеляти (*Amoeboflagellates*), альвеоляти (*Alveolates*) та страменопіли (*Stramenopiles*).

АМЕБО-ФЛАГЕЛЯТИ

До амебо-флагелат відносяться організми з переважанням в циклі розвитку амебоїдної стадії над монадною. Джгутики не мають ретронем. З водоростей сюди відноситься тільки один відділ – хлорарахніофіти.

— * * * —

ВІДДІЛ Хлорарахніофітові водорості – *Chlorarachniophyta*

Хлорарахніофітові водорості були виділені в окремий відділ недавно на основі вивчення ультраструктури виду *Chlorarachnion reptans*, що був у складі жовтозелених ксантоподових водоростей. До відділу *Chlorarachniophyta* з єдиним класом *Chlorarachniophyceae* нині відносять 6 видів представників 4 родів.

Для них характерним є поєднання своєрідних ознак. Види мають лише амебоїдний тип морфологічної структури. Клітини не мають оболонки, вкриті тільки плазмалеєю. Пересуваються за допомогою псевдоподій. Можуть утворювати сітчасті плазмодіальні колонії, з'єднуючись ризоподіями. Завдяки метаболії окремих клітин змінюється форма всієї колонії, яка може вільно рухатися по субстрату. Мітохондріальні кристи трубчастого типу. Ядро має типову для еукаріотів хромосомну організацію, наявні білки-гістони.

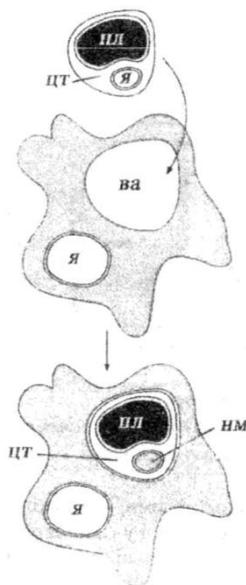


Рис. 1.26. Схема утворення пластиди хлорарахніофітів шляхом ендосимбіозу з зеленою водорістю: пл – пластида; я – ядро; цт – цитоплазма; ва – травна вакуоля; нм – нуклеоморф (за: Мандрик, Колесник, 2006)

Пластида хлорарахніофітових водоростей є вторинно-симбіотичним хлоропластом (рис.1.26). З пігментів у пластиді представлені хлорофіл *a* і *b*. Пластидна оболонка має чотири мембрани, з них дві мембрани – власне оболонки пластиди та дві додаткові мембрани. Є *нуклеоморф*, розташований у перипластидному просторі між другою та третьою мембранами. За своєю ультраструктурою нуклеоморф подібний до ядра, оточений подвійною

мембраною з порами, містить гранулярний матрикс з кількома гомогенними глобулами. У ламелах пластид 2-3 тилакоїди. Хлоропластна ендоплазматична сітка не переходить у ядерну оболонку. Піреноїд напівзанурений у пластиду. Запасною речовиною у клітині є парамілон, який знаходиться у цитоплазмі.

Джгутик є лише у зооспор, він субапикальний, спрямований назад, спіралью закручений навколо клітини, з простими мастигонемами, які розташовуються гребінчасто. Джгутикова корінцева система складається з одного мікротрубочкового корінця. Еджективні (жалкі) органи представлені трихоцистами, які виконують захисні функції. Вічка немає.

Вегетативне розмноження хлорарахніофітових водоростей відбувається поділом клітини, безстатеве – за допомогою зооспор. Статеве розмноження не досліджено.

За типом живлення водорості міксотрофні, крім фотосинтезу, за допомогою псевдоподій можуть захоплювати тверді частки їжі, зокрема дрібних діатомей та ін.

У відділі виділяється один клас Хлорарахніофіцієві.

Клас Хлорарахніофіцієві – *Chlorarachniophyceae*

Типовим представником є *Chlorarachnion reptans*, що характеризується ризоподіальними клітинами з довгими розгалуженими псевдоподіями, якими вони з'єднані у сітчастий плазмодій (рис. 1.27). Водорість *Chlorarachnion* зустрічається в морському мулі, як і представники інших родів *Cryptochlora*, *Gymnochlora*, *Lotharella*, що також зустрічаються в морських водоймах помірних та тропічних районів.



Рис. 1.27. *Chlorarachnion reptans* (фрагмент сітчастого плазмодія) (за: Масюк, 1993)

Відособленість хлорарахніофітових водоростей від інших відділів водоростей підтверджено на молекулярному рівні. Найближчими до них спорідненими організмами нині вважаються трубчастокристалні організми – амеби *Filosea* з *Protozoa*, в певній мірі також *Katablepharidales*,

Dictyosteliomycetes, Protosteliomycetes та деякі інші Protozoa – Foraminifera, Radiolaria та ін. Дана група водоростей, найпростіших і слизовиків є окремою філою при основі стовбура трубчастокристалів, її навіть розглядають як окреме царство органічного світу – Амоевозоа.

Щодо предкових форм хлорарахніофітових водоростей, то на основі матеріалів молекулярнобіологічних досліджень зроблені певні припущення про те, що хлорарахніофітові водорості походять від груп амебоїдних організмів, які багато разів переходили до фототрофного способу живлення, поглинаючи різні фототрофні організми та вступаючи з ними в симбіоз.

В результаті відбувся перехід до фотоавтотрофного способу живлення. Підтвердженням цьому є, наприклад, те, що у близької до хлорарахніофітових водоростей амеби *Paulinella chromatophora* у клітині містяться ціанели, не схожі ні з хлоропластами, ні з ціанопластами, а є симбіотичними синьозеленими водоростями.

АЛЬВЕОЛЯТИ

До складу групи альвеолят відносяться представники рослинних і тваринних таксонів, об'єднаних наявністю певних ознак. Це специфічні клітинні покриви, зовнішня поверхня яких має переважно ніздрювату, альвеолярну структуру. В утворенні цих структур беруть участь мікротрубочкові комплекси. Вони мають нетиповий еукаріотний ядерний апарат, так зване «мезокаріотне» ядро. Крім того представники альвеолят не мають ретронем – тричленних мастигонем. До них відносяться представники Dinophyta, Apicomplexa та Ciliophora.

ВІДДІЛ Динофітові водорості – Dinophyta

Динофітові водорості мають переважно монадну морфологічну структуру, рідше амебоїдну, пальмелоїдну, кокоїдну та нитчасту, їх нараховується близько 2000 видів. Рештки цих водоростей відомі у викопному стані з докембрію (600 млн. років) та силуру (460 млн. років). Цей відділ споріднений з Apicomplexa – вторинно гетеротрофними внутрішньоклітинними паразитами, що зберігають реліктові зелені пластиди, а також з інфузоріями (Ciliophora). Ці організми об'єднуються під назвою Alveolates.

Динофітові водорості мають складні багатомембранні, альвеольовані еластичні покриви клітин, або теку – альвеольовану амфієсму, яка утворює целюлозний панцир. Амфієсма розташовується під плазмалеомою. Клітинні покриви у нерухомих форм з органічних – целюлозно-пектинових субмікроскопічних лусочок. Для покривів деяких видів характерна лише плазмалема, у них є псевдоподії.

Для клітини динофітових в основному характерна дорзовентральність. Джгутики латеральні (зрідка апікальні) – поперечний і повздовжній,

виходять з ямок, що утворюються на перетині джгутикових каналів – повздовжньої (на черевному боці) та поперечної борозни. Поперечна борозна ділить клітину на верхню – *епікон* та нижню – *гіпокон* частини. На борознах амфієсма відсутня. На поперечному, локомоторному джгутику є потовщення – парабазальне тіло. Цей джгутик має стрижнеподібну структуру – центриновий тяж і спіральну аксонему, яка може мати різну будову (9+2, 9+9+2, 9+3). Мікротрубочковий корінець один. Мастигонемі у більшості видів прості, або зібрані в пучки, або їх немає. У перехідній зоні джгутиків є два диски, перехідні кільця.

Еджективні органели різноманітні – поштриховані трихоцисти, нематоцисти, мукоцисти. Перетравлювання їжі відбувається у травних вакуолях. Скоротливі вакуолі у клітинах відсутні, їх функцію регуляції осмотичного тиску виконують особливі органели – пузули, які являють собою вгини цитоплазматичної мембрани у вигляді мішечків або трубочок, що розташовуються біля основи джгутиків.

Характерні трубчасті мітохондріальні кристи, проте у перисимбіонтному просторі трапляються мітохондрії з платівчастими кристами.

Ядро – *динокаріон*, з хромосомами, що постійно знаходяться в конденсованому стані і мають дуже низький вміст гістонів. Мітоз закритий, особливого типу – *динофітомітоз*, під час якого ядерна оболонка не утворюється, а натомість виникають інвагінації, до наскрізних – внутрішньоядерні мембранні тунелі. В цих цитоплазматичних каналах, власне поза ядром, виникають мікротрубочки, еквіваленти веретена поділу, оскільки типове веретено поділу не утворюється. Є ризопласт. Полярними структурами є ущільнена цитоплазма, оточена диктіосомами та ендоплазматичною сіткою. Центріолі відсутні.

Фоторецепторна система локалізується в цитоплазмі у вигляді платівчастого тіла або в плазмалемі, або в *оцелоїді* – похідному пластиди. Стигми різноманітні, від простої, що має вигляд маси глобул, до складної світлочутливої органели.

Пластиди динофітових водоростей вражають своєю різноманітністю: вторинно-симбіотичні хлоропласти, або третинно-симбіотичні родопласти. Кількість мембран оболонки хлоропласта – 3. У ламелах пластид буває 3, рідше 2 тилакоїди. Піреноїди різноманітної форми або відсутні.

За складом пігментів є також варіанти, найпоширеніший набір це хлорофіли *a* і *c*, β -каротин, ксантофіли: перидинін – фітохромоподібний пігмент, діадиноксантин, диноксантин. У інших можуть бути хлорофіли *a* і *b*, фікобіліни, фукоксантин та ін.

Запасними речовинами є крохмаль – у цитоплазмі і перипластидному просторі, або хризоламінарин, що накопичується у цитоплазмі. У морських форм відмічено олію, у гетеротрофних видів – глікоген.

Характерні два типи живлення: фотоавтотрофний та гетеротрофний (осмотрофний та фаготрофний).

Розмноження вегетативне – поділом клітини на дві частини, безстатеве – зооспорами і апланоспорами, статеве – гологамія, зливаються дорослі клітини, або у формі ізо- і гетерогамії. Цикли розвитку бувають з переважанням гаплоїдної або диплоїдної фази. Мейоз – зиготичний, споричний, гаметичний. Диплоїдна зигота у вигляді цисти служить для перенесення несприятливих умов.

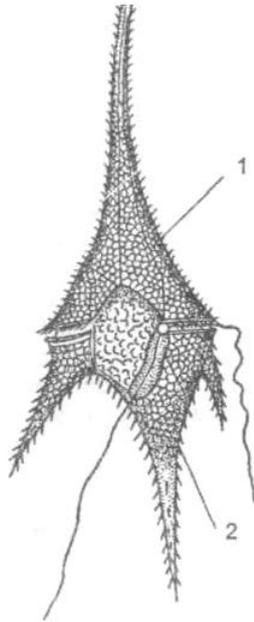


Рис. 1.28. *Ceratium*: 1 – епівальва (епікон); 2 – гіповальва (гіпокон)(за: Костіков та ін., 2006)

Як бачимо, види цього відділу вивчені ще недостатньо, відділ об'єднує представників, які у значній мірі відрізняються за своїми властивостями. Тому й система відділу у різних авторів різна. У відділі виділяють різну кількість класів і порядків.

Відділ ділиться на кілька класів, розглянемо лише клас *Dinophyceae*, який фігурує у всіх запропонованих класифікаціях.

Клас Динофіцієві – *Dinophyceae*

До класу *Dinophyceae* відносяться переважно монадні, але є також амебоїдні, пальмелоїдні, кокоїдні та нитчасті форми, з амфісмами різної будови. Види з монадною морфологічною структурою характеризуються дорзовентральністю, мають поперечний і повздовжній джгутикові канали (борозни). Джгутики виходять з ямки на черевному боці клітини, де перехрещуються борозни, або на передньому кінці клітини. Клітини вкриті текою або панцирем з щитків. Панцир складається з трьох основних частин: верхня – епівальва (епікон), нижня – гіпокон (гіповальва) і середня – пояс, який з'єднує обидві частини в один суцільний покрив. В класі виділяють до п'яти порядків (рис.1.28).

Представник з гладенькою текою та екваторіальною поперечною борозною – *Gymnodinium paradoxum* вегетує в планктоні різноманітних

водойм з стоячою водою. Види цього роду є міксотрофами, здатними утворювати псевдоподії з характерним кошиком мікротрубочок.

Ceratium hirundinella – вид, що має панцир з великими рогоподібними виростами, зустрічається в прісних водоймах (рис. 1.28).

Peridinium bipes має добре розвинену теку з повздовжньою борозною, яка обмежена гіпоконом або злегка заходить на епикон. Епикон і гіпокон утворені платівками амфієсми, зростаються між собою. Вид широко поширений по всій території в різноманітних водоймах та викликає брудно-зелене «цвітіння» води (рис.1.29).

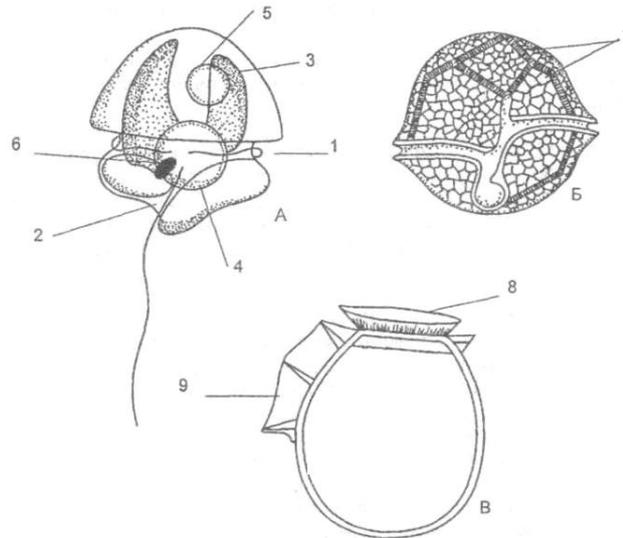


Рис.1.29. А – *Gymnodinium*; Б – *Peridinium*; В – *Dinophysis*. 1 – поперечна борозенка; 2 – повздовжня борозенка; 3 – хлоропласт; 4 – ядро; 5 – краплина олії; 6 – вічко; 7 – платівки теки; 8 – комірець; 9 – крилоподібний виріст (за: Костіков та ін., 2006)

Gonyaulax apiculata має повздовжню борозну, яка заходить на епикон та досягає вершини клітини. При поділі дочірні клітини отримують лише половину материнської амфієсми, а іншу добудовують самостійно. Водорість поширена у різноманітних водоймах.

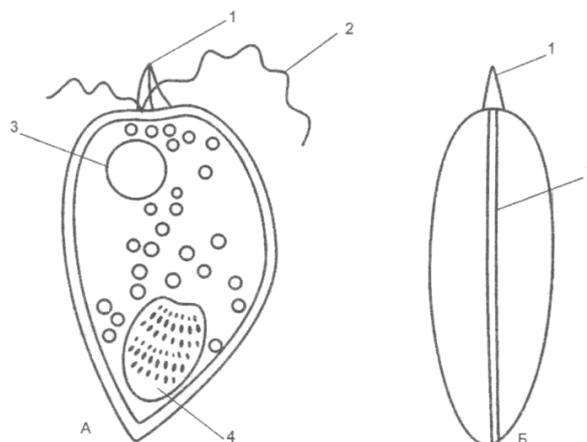


Рис. 1.30. *Prorocentrum*: А - вигляд з широкого боку; Б - вигляд з вузького боку. 1 - шип; 2 - джгутик; 3 - пузула; 4 - ядро; 5 - з'єднувальний шов (за: Костіков та ін., 2006)

Види цього роду дуже поширені у планктоні морів і здатні викликати токсичні «цвітіння води», так звані «червоні припливи».

Prorocentrum micans, одноклітинна водорість, вкрита двостулковою оболонкою, що з'єднується в повздовжній площині, та має виріст біля джгутикової щілини у вигляді зубця. Коли водорість рухається, один джгутик – повздовжній направлений вперед, другий – вбік. Вид поширений в морях та лиманах, є небезпечним збудником «цвітіння» води (рис.1.30).

Noctiluca miliaris є однією з найбільших за розмірами морських безбарвних голозойних динофіцієвих водоростей, досягає 2 мм в діаметрі. В цитоплазмі її клітини є ліпідні везикули, джерела біolumінесценції, яка викликає нічне «світіння» моря.

Наведені характеристики відділу вказують на помилкове твердження про спорідненість динофітових водоростей з хромофітовими водоростями, як це трактувалося раніше. Переважає думка про ендосимбіотичне походження динофітів від гетеротрофних організмів і якихось водоростей.

Тобто, більш близькими до них є інші гетеротрофні і фототрофні альвеоляти, що разом з динофітовими водоростями складають монофілетичну групу, яка виникла не при основі філогенетичного дерева, як це вважалося раніше, а на рівні його термінальної крони, в період коли відбувалася велика радіація еукаріотичних організмів.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Які ознаки характерні для тубулокрystalтичних водоростей?
2. В чому полягають особливості будови клітини амебо-флагелят?
3. В чому полягають особливості будови клітини альвеолят?
4. Чим відрізняються хлорарахніофітові від інших відділів водоростей?
5. Що таке амфієсма, яка її будова?
6. Особливості ядра-динокаріона динофітових водоростей.
7. В чому помилковість твердження щодо спорідненості динофітових водоростей з хромофітовими водоростями?

___ * * * ___

СТРАМЕНОПІЛИ

До групи страменопілів входять гетеротрофні і фотоавтотрофні організми, що мають спільні ознаки: мітохондрії з трубчастими кристами, специфічна тричленна будова мастигонем (ретронем) джгутикових волосків, які характеризуються проміжною трубчастою ділянкою, клітинні покриви без альвеол. Ретронема страменопілів має три частини: базальну, проміжну, термінальну. Проміжна або середня частина має вигляд трубочки, стінка якої складається з субодиниць, що розташовані паралельними спіралью закрученими рядами. Ретронемами утворюються у просторі між мембранами ядерної оболонки або в ендоплазматичній сітці пластиди. Ядро – типове

евкаріотичне. З гетеротрофних до них відносяться грибоподібні організми – Oomycota, Hyphochytriomycota, Labyrinthulomycota, з найпростіших – Bicosoecida, Opalinida, Proteromonadina. З фотоавтотрофних до страменопілів відноситься група відділів хромофітових водоростей. Матеріали молекулярної біології підтвердили правильність виділення страменопілів і їх монофілію за ядерним, мітохондріальним і пластидним геномами.

— * * * —

ГРУПА ВІДДІЛІВ – ХРОМОФІТОВІ ВОДРОСТІ

Водорості-страменопіли, або група відділів хромофітових водоростей – Raphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Bacillariophyta, Phaeophyta, Xanthophyta, Dictyochophyta утворюють компактну монофілетичну групу. Водорості-страменопіли подібні між собою, мають багато спільних ознак: вторинні симбіотичні пластиди родофітового типу – родопласти, що утворилися внаслідок симбіозу гетеротрофного предкового організму з червоною водорістю, мітохондрії з трубчастими кристами та ретроними, хлорофіли *a* та *c*. Родопласти чотиримембранні – дві зовнішні мембрани утворюють родопластну ендоплазматичну сітку. Ретроними утворюються між мембранами ядерної оболонки та між мембранами родопластної ендоплазматичної сітки. Крім спільних ознак, характерних для усіх страменопілів, водорості-страменопіли мають ще такі ознаки. Запасні речовини їх клітин дуже подібні за своїм хімічним складом, серед запасних речовин немає крохмалю. Монадні клітини і стадії характеризуються різноджгутиковістю, однотипністю фоторецепторних систем. У них також прослідковується постійний зв'язок між ядром і фотосинтетичним апаратом.

До складу цих відділів входять представники, що мають певні особливості в організації цитоскелету, з різноманітними морфологічними структурами різними за розмірами, будовою, формами тощо. Це і мікроскопічні одноклітинні джгутикові рафідофітові, клітини яких вкриті тільки плазмалею, безджгутикові з кремнеземовими панцирями діатомеї, сифональні жовтозелені водорості, бурі макроводорості, що за габітусом нагадують вищі наземні рослини тощо.

Вважається, що радіація водоростей-страменопілів пройшла швидкими темпами. Їх дивергенція була пов'язана з еволюцією цитоскелету та клітинних покривів.

Ознаки фенотипів і генотипів вказують на тісну спорідненість водоростей-страменопілів. Вони походять від спільних предкових груп і утворюють в цілому єдину філу органічного світу.

ВІДДІЛ Рафідофітові водорості – Raphidophyta

До відділу відноситься невелика група, близько 50 видів, джгутикових одноклітинних водоростей. Раніше цей відділ називався Chloromonadophyta,

але згідно з вимогами Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури (2001), йому дана назва *Raphidophyta*.

Клітини рафідофітових водоростей мають монадну структуру, дорзовентральні, з трикутною глоткою, досягають 100 мкм, округло-яйцеподібної форми, голі вкриті тільки плазмалеомою. Живлення у більшості видів фотоавтотрофне, у гетеротрофних – осмотрофне або голозойне. Під плазмалеомою клітин останніх розташовані трихоцисти та мукоцисти, трихоцисти при подразненні викидають білкові нитки, за допомогою яких захоплюються бактерії, водорості, органічні рештки тощо, мукоцисти викидають слизові нитки, що служить сигналом про перешкоди при русі.

Два гетероконтні субапикальні джгутики виходять із заглибини на передньому кінці тіла (рис.1.31). Один довгий, пірчастий, локомоторний, другий короткий, гладенький, виконує направляючу функцію при русі клітини. Мاستигонеми на довгому джгутикові представлені ретронемами. Базальне тіло (кінетосома) джгутика з'єднується з ядром за допомогою ризопласта – складного дуже розгалуженого корінчика. Під заглибленням біля джгутиків розташовується вакуолярний апарат з однієї великої та кількох дрібних скоротливих вакуолей, пов'язаних з глоткою.

Ядро одне, з ядерцями. Мітоз закритий. Центріолі відсутні. Полярними структурами веретена поділу є базальні тіла джгутиків.

Мітохондрії розгалуженої форми, мітохондріальні кристи трубчасті.

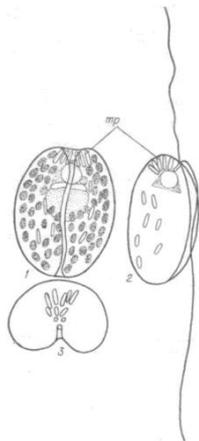


Рис. 1.31. *Goniostomum*: 1 – повздовжній розріз клітини з черевного боку; 2 – повздовжній розріз клітини збоку; 3 – вид клітини зверху. Видно трихоцисти (*tr*), хлоропласти (затемнені), краплі олії (освітлені) (за: Водоросли..., 1989)

Пластиди рафідофітових – вторинно-симбіотичні родопласти. Ендоплазматична сітка родопласта не переходить у ядерну оболонку. Пластидна оболонка має чотири мембрани, з них дві мембрани власне оболонки пластиди та дві додаткові мембрани. Поблизу оболонки пластиди розташована кільцеподібна хлоропластна ДНК (генофор). Пігменти – хлорофіли *a* і *c*, β -каротин, ксантофіли – лютеїн, віолаксантин, гетероксантин, у морських форм – фукоксантин. У морських представників в клітині є піреноїд. Запасна речовина – позапластидна олія.

Розмноження вегетативне, відбувається за допомогою повздовжнього поділу клітини. Причому відбувається це в рухомому стані без втрати джгутиків. Безстатеве та статеве розмноження невідомі. В циклі розвитку рафідофітових, який представлений цикломорфозом, чергуються два стани: рухомий і нерухомий, пальмелоїдний.

У відділі виділяють один клас – *Raphydropyuseae* з одним порядком *Raphydales*.

Клас Рафідофіцієві – *Raphydropyuseae*

Типовими представниками рафідофіцієвих є види роду *Gonyostomum* (*G. semen* та ін.). Їх клітини мають значні розміри, тому є хорошим об'єктом для проведення спостережень. Зустрічаються у планктоні і бентосі прісних водойм, переважно з кислими водами – на сфагнових болотах, торфовищах тощо. Можуть викликати «цвітіння» води. Види роду *Vacuolaria* (*V. virescens*, *V. viridis*) характеризуються наявністю клітин спокою, цист та пальмелеподібного стану (рис.1.32). Цисти округлої форми, з отвором і пробкою, тобто цикломорфоз їх має три стадії, складніший, ніж у видів *Gonyostomum*. Морські види *Chattonella*, *Olisthodiscus* можуть викликати «червоні припливи», що приводять до масового мору риби.

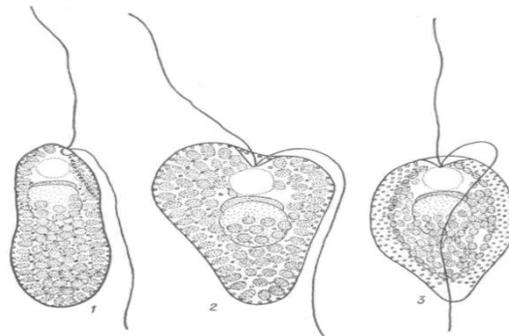


Рис. 1.32. Представники роду *Vacuolaria* (за: Водоросли..., 1989)

Рафідофітові водорості поширені у невеликих прісних водоймах з чистою водою та у морях. Веgetують навесні та восени, оскільки влітку не витримують конкуренції з іншими водоростями. Вони утворюють токсини, небезпечні для риб, це – нейротоксини, гемолітичні та гемаглютинуючі токсини.

Рафідофітові водорості, як уже вказувалося вище, мають спільне походження з іншими відділами водоростей-страпенопілів, походять від спільних предкових груп і утворюють з цими відділами єдину філу органічного світу. Вони об'єднують лише мікроскопічні одноклітинні форми, клітини яких вкриті тільки плазмалею, з монадним типом морфологічної структури. Їх особливості, відмінні від інших хромофітових водоростей, пояснюються тим, що вони досить давно відокремилися від інших водоростей і пройшли самостійний шлях розвитку. Про це свідчить аналіз їх нуклеїнових кислот, проведений останнім часом.

Відділ Золотисті (Хризофітові) водорості – *Chrysophyta*

Для більшості представників відділу характерна монадна морфологічна структура, лише незначна кількість видів має амебоїдну, гемімонадну, кокоїдну та нитчасту структуру. Багато видів утворюють колонії та ценобії. У відділі нараховується майже 1000 видів палеогенового та неогенового віку.

Клітини багатьох видів не мають клітинної оболонки, вкриті лише плазмалемою. Інші вкриті кремнеземовими лусочками, що зростаються в панцир та утворюють будиночки. Будиночки, у яких мешкають голі клітини, мають колбоподібну, яйцеподібну або циліндричну форму з різними виростами у формі трубочок, комірців тощо. Для низки видів характерна целюлозно-пектинова оболонка, нерідко вкрита тільцями з вапна – коколитами, лусочками з кремнезему або просочена солями феруму. Панцир складається з коколітів, кремнеземових лусочок, має різні вирости, придатки тощо. Деякі види мають жалкі структури – дискоболоцити.

Представники мають один (другий редукований) або два джгутики стрижнеподібної структури. Джгутики апікальні, субапікальні, з субмікроскопічними лусочками. У дводжгутикових форм джгутики різної довжини. Довший джгутик локомоторний, вкритий ретронемами, коротший частіше гладенький, буває вкритий простими мастигонемами. Біля основ джгутиків розташовані скоротливі вакуолі.

Ядро одне, з ядерцем. Мітоз відкритого типу. При мітозі ядерна оболонка фрагментується, а потім зникає. Центріолі відсутні, замість них на полюсах розташовані джгутикові корені – два ризопласти, які зв'язують базальні тіла з ядром. Характерні трубчасті мітохондріальні кристи.

В пластидах представлені пігменти хлорофіл *a* і *c*, β -каротин, ксантофіли – бурий фукоксантин, діатоксантин, золотистий лютеїн, віолаксантин та інші. Поєднання зелених, бурих, жовтих пігментів надає водоростям золотистого забарвлення (від грецького «*chrysos*» – золото. За типом пластида золотистих водоростей є вторинно-симбіотичним родопластом. Пластиди мають чотири мембрани. Між другою і третьою мембранами є перипластидний простір. Третя і четверта – це хлоропластна ендоплазматична сітка, яка відіграє важливу роль при формуванні кремнеземових лусочок та утворенні ретронем. У стромі пластиди в деяких видів відмічено піреноїди. Запасними речовинами у клітині є позапластидні олії та хризоламінарин, у деяких є волютин і глікоген, зрідка гематохром.

На пластиді розташована стигма, безпосередньо в парабазальному тілі бокового (короткого) джгутика, що несе фоторецептор, яким є флавіноподібний пігмент.

Розмноження вегетативне (поділ клітини, фрагментація сланей, брунькування), безстатеве – зооспорами, апланоспорами та амебоїдами.

Останнє характерно для видів, що живуть в будиночках. Амебоїди, що утворились, виповзають через пори з будиночка і утворюють новий будиночок. Статевий процес – гологамія, ізогамія, кон'югація. У циклі розвитку майже всіх видів є фаза утворення кремнеземових цист – статоспори. Циста має певну скульптуру оболонки, отвір, зверху закритий пробкою з поліцукрів. Вона може бути одноядерною – вегетативною та двоядерною – статевою. При проростанні клітини виходять з цисти і дають початок новим особинам.

Золотисті водорості поширені повсюдно в планктоні, бентосі і нейстоні у водоймах різних типів, переважно у чистих прісноводних водоймах. Частіше зустрічаються в холодну пору року.

Клас Хризофіцієві – Chrysophyceae

До класу входять одноклітинні та багатоклітинні представники з різними типами морфологічної структури – монадною, пальмелоїдною, ризоподіальною, кокоїдною та нитчастою, але клітини не мають кремнеземових лусок.

Вільно плаваючим одноклітинним представником є *Chromulina*, клітини не мають клітинної оболонки, вкриті лише плазмалемою (рис.1.33). Джгутиків два, один довший за клітину, другий – короткий, міститься у заглибині клітини. Хлоропласт один або два, без піреноїда, є стигма, дві скоротливі вакуолі. Цисти округлі. Розмноження простим поділом. Може переходити до амебоподібного або пальмелеподібного стану. Поширеним в планктоні і нейстоні є вид *Ch. rosanoffii*.

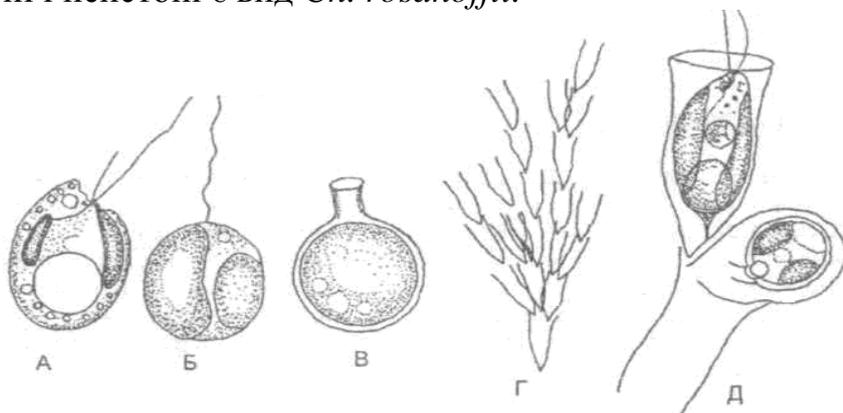


Рис. 1.33. Хризофіцієві водорості: А - *Ochromonas*; Б, В - *Chromulina*: Б – вегетативна клітина; В - циста; Г, Д - *Dinobryon*: Г - загальний вигляд колонії; Д - вегетативні клітини після поділу (за: Костіков та ін., 2006)

З одноклітинних, одноджгутикових водоростей, що мешкають в будиночках, поширеним є *Chrysococcus triporus*. Водорість зустрічається в планктоні невеликих водойм. Будиночки яйцеподібної форми, темно-коричневі, їх стінки вкриті бородавками та шипами, є отвір для джгутика. Розмножується поділом надвоє всередині будиночка. Цисти утворюються за межами будиночка. Представником вільноплаваючих колоніальних

водоростей, що мають вигляд кущиків, з будиночками, є види роду *Dinobryon* (рис. 1.33). Будиночки бувають різноманітної форми. На передньому боці біля отвору вони розширені, на задньому – звужені. Стінки будиночка целюлозні, прозорі. Клітини з двома нерівними джгутиками, один довгий – перистий, другий короткий – гладенький. Цисти округлі, утворюються у пухирі з слизу всередині будиночка або біля його отвору. Вегетативне розмноження – розпад колоній, статеве розмноження – гологамія. Найчастіше зустрічається *D. divergens*, поширений у чистих прісних водоймах.

Клас Синурофіцієві – Synurophyceae

Клас включає монадні одноклітинні, пальмелоїдні та колоніальні водорості, у яких клітини зовні на цитоплазматичній мембрані мають покрив з кремнеземових лусок зі щетинкою. Луски мають перфорації, що знижує їх питому вагу та через які відбувається обмін речовин. Джгутики та їх базальні тіла розміщуються паралельно (рис. 1.34).

Рід *Mallomonas* представлений багатьма видами, понад 80. Клітини з тоненьким перипластом, вкриті панцирем з кремнеземних лусок з довгими щетинками. Цисти мають шар лусочок з довгими шипами. Одноклітинний *M. elliptica*, що трапляється в прісних водоймах у холодну пору року, має один направлений вперед джгутик, другий редукований, не виходить з протопласту. Скоротливі вакуолі розташовані позаду.

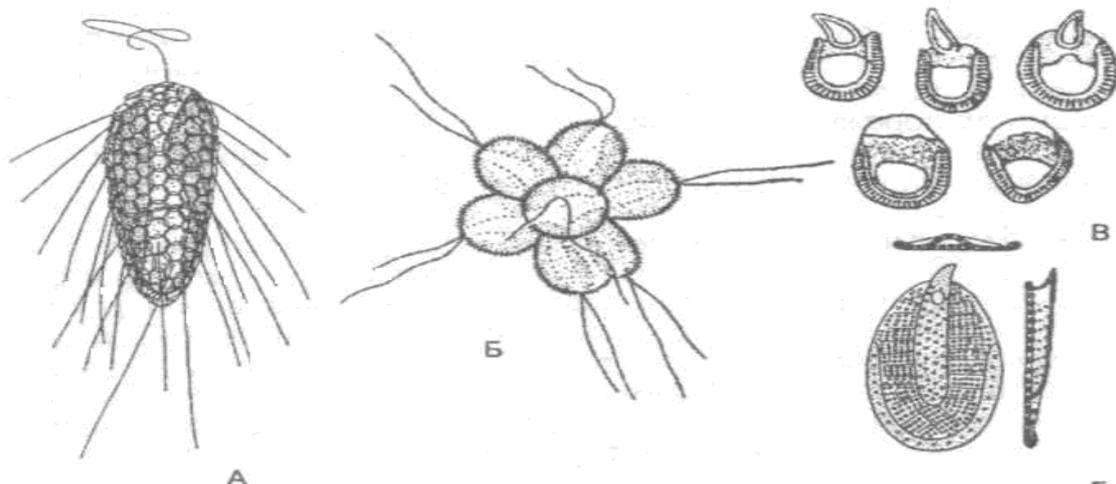


Рис. 1.34. Синурофіцієві водорості. А - *Mallomonas*; Б-Г – *Synura*: Б – колонія; В – різноманітність лусочок; Г – одна лусочка у трьох площинах (за: Костіков та ін. 2006)

Рід *Synura* характеризується округлими колоніями з грушоподібних клітин, які з'єднуються задніми кінцями в центрі колонії.

Клітини вкриті спірально розташованими кремнеземовими лусками з короткими щетинками, які черепитчасто перекривають одна одну. Із заглибинки на передньому кінці відходять два джгутики, вони гетероконтні і гетероморфні. Головний – перистий з мастигонемами, боковий – гладенький.

Статевий процес – гологамія. Зиготичні дикаріонтичні цисти утворюються у всіх клітинах одночасно, характерна зиготична редукція. Колонія може переходити до пальмелоїдного стану.

Представник роду *Synura uvella* зустрічається в планктоні прісних водойм в холодний період року, про її масовий розвиток свідчить неприємний запах води, що нагадує запах риб'ячого жиру.

Золотисті водорості, як вказувалося вище, входять до групи страменопільних водоростей, тому вони також мають спільне походження з іншими відділами водоростей-страменопіль, походять від спільних предкових груп і утворюють з цими відділами єдину філу органічного світу. Високні рештки золотистих водоростей відомі з тріасу, понад 240 млн. років. Проте вважається, що золотисті водорості є в певній мірі гетерогенною групою і обговорюється питання про виділення низки таксонів за межі цього відділу.

Відділ Евстигматофітові водорості – Eustigmatophyta

До відділу відносяться близько 30 видів одноклітинних фотоавтотрофних водоростей, що мають кокоїдну морфологічну структуру, деякі види утворюють колонії. В передній частині клітини монадних стадій наявний особливий фоторецептор – оранжево-червона стигма (рис. 1.35). За унікальними особливостями стигми відділ отримав назву евстигматових водоростей. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Мітохондріальні кристи трубчасті. Клітинна оболонка пектинова, хоча хімічний склад її до кінця ще не з'ясований. Оболонка може мати потовщення, вирости, зубчики.

Ядро еукаріотичне, з подвійною оболонкою. Мітоз закритого типу. Центріолі відсутні. У монадних форм полярними структурами веретена поділу є базальні тіла джгутиків.

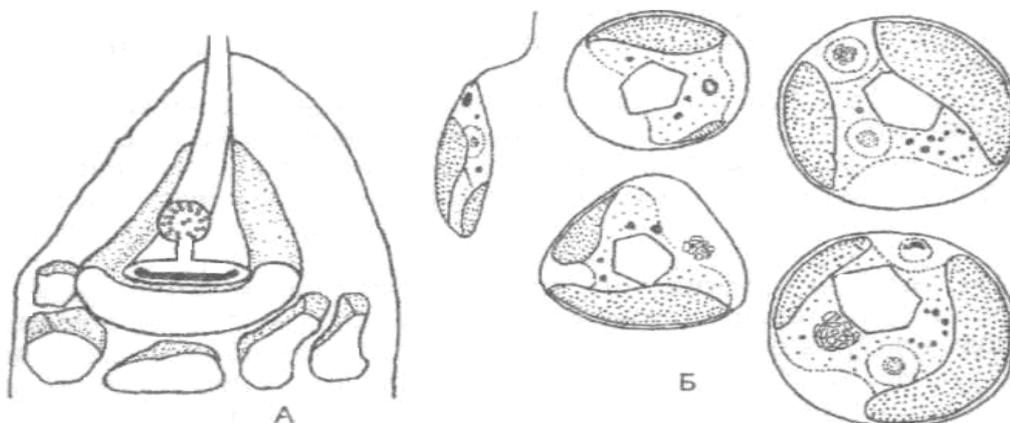


Рис. 1.35. *Eustigmatos*: А - схема будови стигми у зооспори; Б - зооспора та вегетативні клітини (за: Костіков та ін., 2006)

Хлоропластів один або більше. Пластидна оболонка має чотири мембрани, з них дві мембрани – власне оболонки пластиди. Пластидна ендоплазматична сітка вегетативних клітин переходить у ядерну оболонку, однак у зооспорах у зовнішню мембрану ядра не переходить. У ламелах пластид три тилакоїди. Піреноїди знайдені тільки у вегетативних клітинах. Пігменти – хлорофіл *a*, β -каротин, з ксантофілів переважає віолаксантин, виявлено також вошеріоксантин. Фукоксантин не виявлений. Запасні речовин – хризоламінарин та олія.

У вегетативних клітин джгутики відсутні, їх мають лише зооспори. Джгутики апікальні, гетероконтні, або клітини з одним джгутиком, оскільки другий редукований, представлений залишком – базальним тілом. В перехідній зоні джгутика є специфічна спіралеподібна структура. Потовщення джгутика – парабазальне тіло, що перекриває стигму, знаходиться на довгому (передньому) пірчастому джгутику. Джгутикова корінцева система складається з трьох мікротрубочкових корінців.

Фоторецептор – електронно-щільна речовина, локалізується в парабазальному тілі короткого джгутика. На відміну від інших хромофітових водоростей джгутики евстигматових водоростей не здатні до автофлуоресценції, очевидно, що і фоторецепторні системи відрізняються і за структурою, і за складом пігментів. Мاستигоніми представлені ретронемами.

Стигма значних розмірів, жовто-гарячого або червоного кольору, розташована у цитоплазмі, складається з ліпідних глобул, не оточених мембранами. Справжнім фоторецептором вважається пластинка, розташована у потовщенні парабазального тіла. Функція стигми – фокусувати світлові потоки на фоторецептор (рис. 1.35).

Розмноження безстатеве за допомогою зооспор та автоспор. Життєвий цикл – цикломорфоз. Статеве розмноження, цисти, акінети не відомі. У відділі виділяють один клас *Eustigmatophyceae*.

Клас Евстигматофіцієві – *Eustigmatophyceae*

Клас має єдиний порядок *Eustigmatales*. Види евстигматових зустрічаються в ґрунтах, у прісних і солоних водоймах. Це представники родів *Eustigmatos*, *Vischeria*, *Chlorobotrys* (рис.1.36). В ґрунтах зустрічається одноклітинна водорість кокоїдної структури *Eustigmatos vischer*.

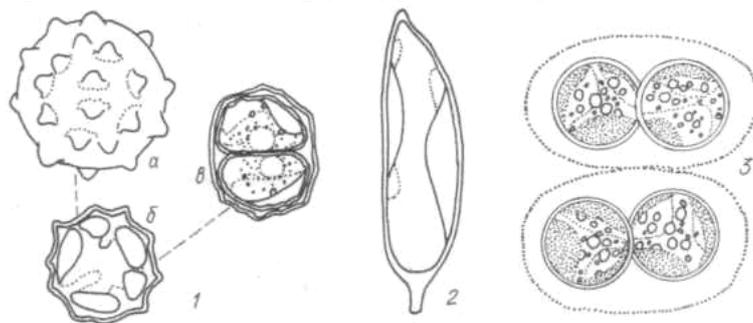


Рис. 1.36. Евстигматофіцієві: 1 – *Vischeria stellata*: а – вегетативна клітина; б – її оптичний переріз; в – утворення автоспор; 2 – *Pseudocharsciopsis minuta*; 3 – *Chlorobotrys regularis* (за: Костіков та ін., 2006)

Клітина містить один хлоропласт, розмножується зооспорами та автоспорами. В болотах, на мулистому дні озер і річок зростає *Vischeria stellata*. Її окремі клітини кулеподібні, клітинна оболонка має потовщення у вигляді виступів, насичена кремнеземом та солями феруму, від жовтого до темно-бурого кольору. Розмножується зооспорами, гемізооспорами, автоспорами, які утворюються по 2-8 у материнській клітині. В планктоні, бентосі та перифітоні річок та ставків зустрічається *Chlorobotrys regularis*. Водорість має вигляд мікроскопічних колоній округлої форми, в слизових пухирцях якої міститься від 2-4 до 32 клітин, які завжди розташовані правильними групами по 2-4. Оболонки клітин дещо окрем'янілі, блискучі. Пластид одна або кілька, без піреноїдів. Розмножується автоспорами, які утворюються в материнській клітині по дві, зрідка по чотири.

Як і інші водорості-страменофіти, евстигматові водорості, що мають багато спільних рис з ними, походять від спільних предкових груп і утворюють з цими відділами єдину філу органічного світу.

Відділ Жовтозелені водорості – Xanthophyta

До складу відділу Жовтозелені водорості (Трібонемофітові або Ксантофітові водорості) входять понад 600 одноклітинних, багатоклітинних, неклітинних та колоніальних видів водоростей, поширених у прісних водоймах та в ґрунті. Це фотоавтотрофні організми з вторинно симбіотичними пластидами родофітового типу. Характерною особливістю є відсутність у них жовто-коричневого пігменту фукоксантину. У них трубчасті мітохондріальні кристи, тричленні мастигонемі – ретронемі, постійний зв'язок між ядром та фотосинтетичним апаратом. Оболонка з пектину або целюлозо-пектинова, просочена кремнеземом, солями феруму та мангану. Характерні ендогенні кремнеземові цисти для перенесення несприятливого періоду. Найдавніші викопні рештки відомі з карбону (320 млн. років), тріасу (240 млн. років). Є представники без клітинної оболонки – клітини вкриті лише плазмалею. Хлоропласти оточені чотирма мембранами, третя і четверта мембрани утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку, яка переходить у ядерну оболонку. Між другою і третьою мембранами хлоропласта є перипластидний простір. Тилакоїдів по три у ламелах з одним оперізуючим тилакоїдом. ДНК у пластиді розміщена у протилежних кінцях. У рухомих форм у хлоропластів розташовується стигма червоного або помаранчевого кольору.

Це – мікро- та макроскопічні водорості жовто-зеленого забарвлення, яке обумовлене наявністю в клітинах хлорофілів *a* і *c*, з каротиноїдів – β -каротинів, з ксантофілів представлені діатоксантин, в деяких –

вошеріаксантин, гетероксантин, є ксантофіли лютеїнового ряду – неоксантин та ін. Запасні речовини клітини – хризоламінарин, олія, волютин.

У відділі спостерігаються майже всі типи морфологічних структур крім сифонокладової, а саме – монадна, кокоїдна, гемімонадна, ризоподіальна, сарциноїдна, нитчаста, різнонитчаста, псевдопаренхіматозна, паренхіматозна, сифональна. Водорості бувають рухомі, нерухомі, прикріплені та вільноплаваючі.



Рис.1.37. Типи будови джгутикового апарату жовтозелених (1-3) та евстигматових (4) водоростей: а – парафлагеллярне тіло; б – стигма (за Водоросли..., 1989)

Монадні форми – зооспори та гамети, різноджгутикові, один джгутик довгий перистий, другий – короткий гладенький. Передній джгутик несе ретронемі, які закінчуються довгими волосками (рис.1.37). При основі короткого джгутика є потовщення – парабазальне тіло, яке функціонує як фоторецептор. Стигма розташована у пластиді і регулює світловий потік фоторецептора.

Вегетативне розмноження відбувається поділом клітини, фрагментацією слані, утворенням вивідкових бруньок та акінет. Безстатеве розмноження відбувається за допомогою амебоїдів, зооспор, автоспор, гіпноспор. Зооспори можуть бути одно- та багатоядерні. Статеве розмноження відоме тільки у видів роду *Vaucheria*.

Щодо характеристики типу циклу розвитку, то у новітній літературі він вважається диплофазним (слань і гаметангії диплоїдні, мейоз гаметичний, при утворенні гамет), але раніше його описували як гаплофазний (слань і гаметангії гаплоїдні, диплоїдна лише зигота, мейоз зиготичний). У інших представників, у яких немає статевого процесу, цикл розвитку проходить без зміни ядерних фаз.

У відділі нині виділяють один клас *Xanthophyceae*, ознаки якого збігаються з ознаками відділу.

Клас Ксантофіцієві – *Xanthophyceae*

У класі виділяють чотири порядки за такими ознаками, як типи морфологічних структур, будова оболонки клітини, особливості зооспор та статевого процесу.

Порядок Вошеріальні – *Vaucheriales*. З порядку *Vaucheriales* відомий рід *Vaucheria*, види якого мають сифональну багатоядерну структуру з

ниткоподібною сланню без перегородок, з численними хлоропластами без піреноїдів (рис.1.38).

В центральній частині індивіду знаходиться велика вакуоля з клітинним соком. Перегородки бувають тільки при утворенні зооспорангіїв та статевих органів – антеридіїв і оогоніїв. В зооспорангії утворюється лише одна гола багатоядерна зооспора – синзооспора. Поширеним видом є *Vaucheria sessilis*, яка часто зустрічається у воді та на вологому ґрунті біля водойм.

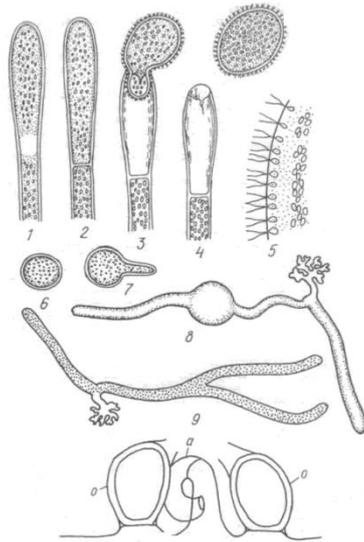


Рис. 1.38. *Vaucheria sessilis*: 1, 2 – утворення зооспор; 3,4 – вихід зооспор; 5 – ділянка зооспори при великому збільшенні; 6-8 – стадії проростання зооспори; 9 – вегетативна особина; 10 – ділянка слані з оогоніями (о) та антеридієм (а) (за Водоросли..., 1989)

Порядок Ботридіальні – Botrydiales. Порядок об’єднує види з різноманітною (крім ниткоподібною) сифональною структурою. У типового представника *Botrydium granulatum* сифональна слань має вигляд пухирця темно-зеленого кольору, яка звужується донизу і дихотомічно розгалужується ризоїдами в ґрунті (рис.1.39).

Всередині клітини-організму, діаметром 1-2 мм, багато дрібних ядер, хлоропластів та крапель олії. З ядер утворюються зооспори з двома джгутиками, які через отвір виходять назовні і дають початок новим особинам. При несприятливих умовах вміст клітини-організму розпадається на апланоспори, які після періоду спокою проростають в нові організми.

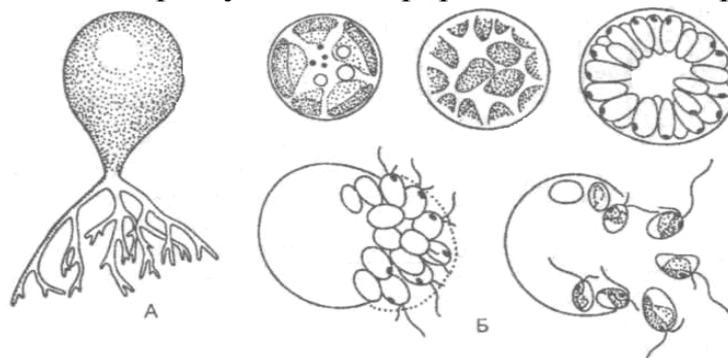


Рис. 1.39. Ботридіальні водорості: А - зовнішній вигляд талому *Botrydium*; Б - *Botrydiopsis* (вегетативна клітина, зооспорангій та вихід зооспор) (за: Костіков та ін., 2006)

Порядок Місхококальні – Mischococcales. Одноклітинні та колоніальні водорості з кокоїдною структурою і суцільною пектиновою оболонкою, просоченою кремнеземом.

У прісних водоймах, особливо на сфагнових болотах, як епіфіт на водних рослинах, в тому числі і на нитках водорості трібонемі зустрічається колоніальна водорість розгалужено-деревоподібної форми *Mischococcus confervicola*, яка розмножується зооспорами, що утворюються у верхівкових клітинах галузок (рис. 1.40).

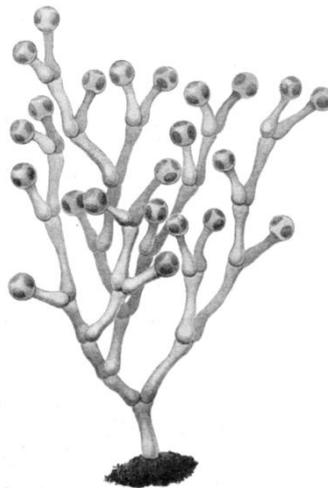


Рис. 1.40. *Mischococcus confervicola* – загальний вигляд куцистої колонії, яка складається з дихотомічно розгалужених слизових тяжів та зеленуватих верхівкових клітин, що сидять на цих тяжах (за: Жизнь растений, т.3, 1977)

Порядок Трібонематальні – Tribonematales.

Типовим представником порядку є *Tribonema viride*, що має нерозгалужену ниткоподібну слань з бочкоподібних клітин, оболонки яких складаються з двох стулок. Вид є найбільш поширеним у едафофільних та водних місцезростаннях (рис.1.41).

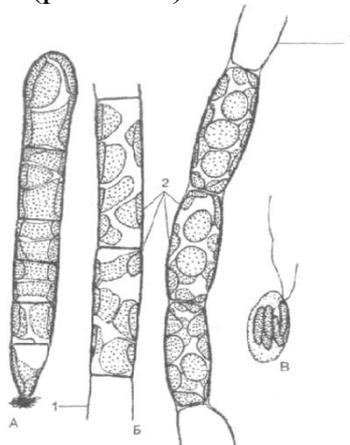


Рис. 1.41. *Tribonema*: А - молода нитка, прикріплена до субстрату; Б - зрілі вегетативні нитки; В - зооспора. 1 - H-подібне закінчення; 2 – хлоропласти (за : Костіков та ін., 2006)

Як і інші водорості-страменофіли, жовтозелені водорості, що мають багато спільних рис з ними, походять від спільних предкових груп і утворюють з цими відділами єдину філу органічного світу.

За сучасними уявленнями жовтозелені водорості еволюціонували у напрямку від сифональних до кокоїдних і далі – до багатоклітинних нитчастих та різнонитчастих форм. Вважається, що в лінії *Xanthophyta* – *Phaeophyta* багато спільних рис.

Відділ Бури (Феофітові) водорості – *Phaeophyta*

До відділу відносяться фотоавтотрофні тубулокрістатні, прикріплені до субстрату або вторинно планктонні, морські багатоклітинні водорості. Їх нараховують понад 2000 видів, у прісних водах відомі лише кілька видів бурих водоростей. Високі вірогідні рештки відомі з початку кембрію (570 млн. років), силуру і девону.

Вони мають бурий колір завдяки сукупності пігментів у клітинах, а саме – хлорофілів *a* і *c*, β - і ϵ -каротинів та бурих і жовтих ксантофілів, особливо фукоксантину та віолаксантину. Запасні продукти відкладаються за межами хлоропластів, це ламінарин та олія, рідше шестиатомний спирт манніт. За типом пластида бурих водоростей є вторинно-симбіотичним родопластом. Пластидна оболонка має чотири мембрани. Пластидна ендоплазматична сітка переходить у ядерну оболонку. Між внутрішніми і зовнішніми мембранами є перипластидний простір. У ламелах пластид три тилакоїди. Піреноїд напівзанурений, частіше він відсутній. ДНК кільцеподібно замкнена, знаходиться під оперізуючою ламелою. Кристи мітохондрій трубчасті.

Клітинна оболонка двошарова, внутрішній шар з альгульози (подібною до целюлози) та альгінату кальцію, зовнішній – пектиновий, з білковими сполуками альгінової кислоти і її солей альгінатами. Клітини сполучаються плазмодесмами, у клітинах великих сланей є пори.

Ядро евкаріотичне, зовнішня мембрана ядерної оболонки переходить у хлоропластну ендоплазматичну сітку. Центрами організації веретена поділу є центріолі. Для бурих водоростей характерний напіввідкритий мітоз.

Крім великих вакуолей є дрібні – фізоди, з фукозаном, сполукою подібною до таніну. Запасні речовини клітини – поліцукор ламінарин, шестиатомний спирт манніт та олія, накопичується також йод.

У монадних стадій – зооспор і гамет два джгутики. Довший з ретронемами, короткий – гладенький. Парабазальне тіло розташоване на короткому джгутику. Корінцева система джгутика складається з чотирьох корінців. Фоторецептор рухливих стадій локалізований у парабазальному тілі

короткого джгутика, фоторецепторним є флавіноподібний пігмент. Стигма розташована у стромі пластиди, вона взаємодіє з фоторецептором.

Слані бурих водоростей можуть бути різної форми – ниткоподібні, різнонитчасті, кіркоподібні, мішкоподібні, пластинчасті та кушикоподібні, за розмірами – від мікроскопічних до гігантських (50 м і більше).

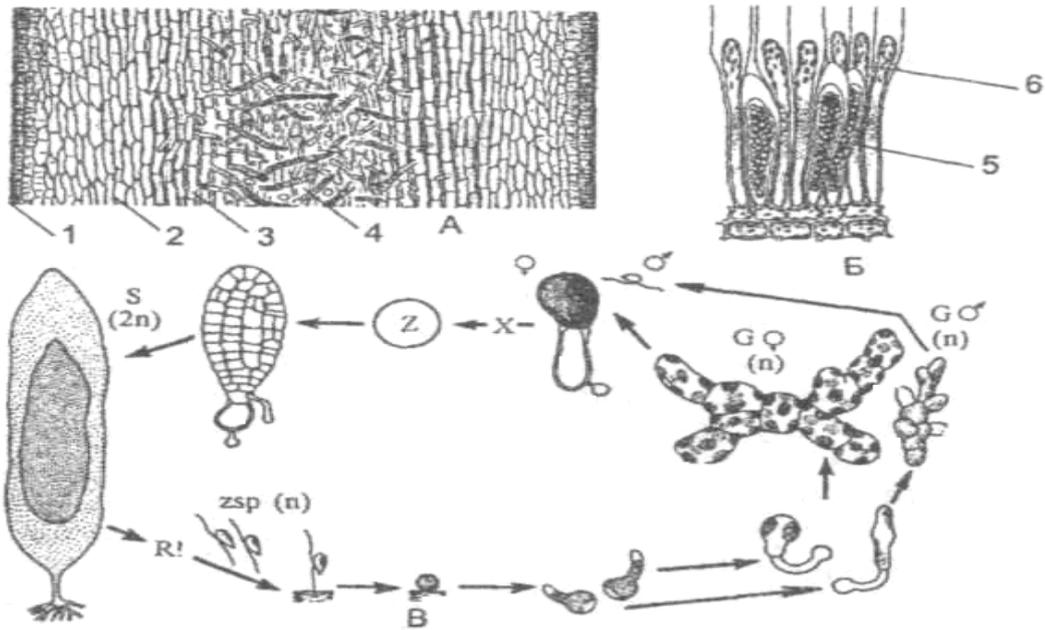


Рис.1.42. *Laminaria*: А - поперечний зріз пластини; Б - сорус зооспорангіїв на поверхні меристодерми; В - схема життєвого циклу. 1 - меристодерма; 2 - кора; 3 - проміжна тканина; 4 - серцевина; 5 - зооспорангій; 6 - захисні видовжені клітини – парафізи (за: Костіков та ін., 2006)

Усі водорості, за винятком низки видів *Sargassum*, прикріплені до субстрату ризоїдами або дископодібними утворами. У високоорганізованих представників слань диференційована і складається з корене-, стебло- та листовидної частин (ризоїд, каулоїд, філоїд).

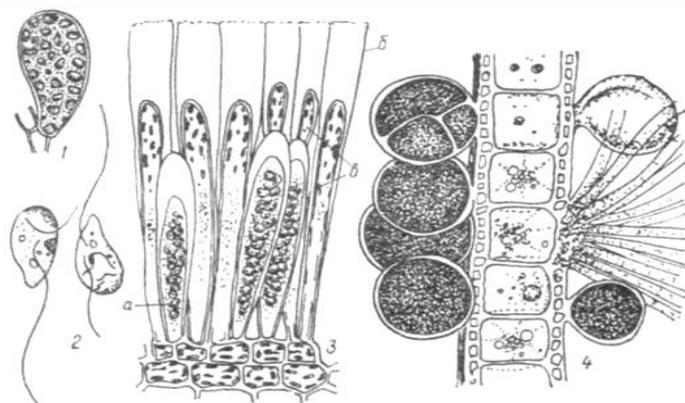


Рис. 1.43. Спорові бурих водоростей: 1 – одногнізний спорангій (*Pleurocladia*); 2 – зооспори; 3 – група зооспорангіїв (*Laminaria*) (а – зооспорангій, б – оболонка парафізи, в – парафізи); 4 – тетраспорангій (*Dictyota*) (за: Водоросли..., 1989)

У рослин великих розмірів є повітряні пухирі, що утримують їх у вертикальному положенні. Ріст бурих водоростей інтеркалярний або апікальний. Для багатьох видів характерний паренхіматозний тип структури, в якому розрізняють серцевину, паренхіму, кору та меристодерму. В серцевині можуть розвиватись ситоподібні трубки та трубчасті нитки. Розмноження – вегетативне, безстатеве, статеве. Вегетативне відбувається за допомогою фрагментів слані та вивідкових бруньок, а безстатеве – за допомогою зооспор або апланоспор (тетраспор), які утворюються в зооспорангіях та тетраспорангіях відповідно.

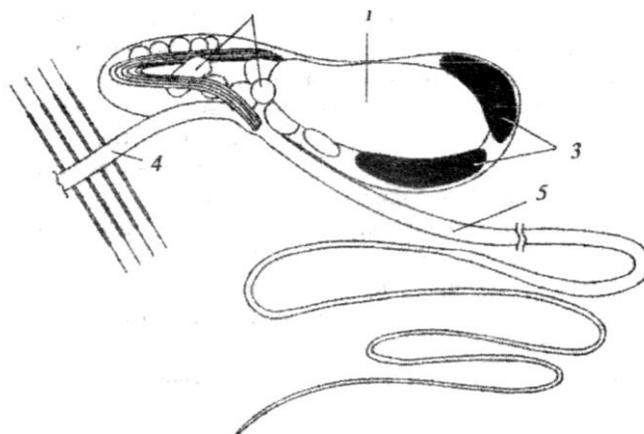


Рис. 1.44. Схема будови сперматозоїда *Laminaria*: 1 – ядро; 2 – мітохондрії; 3 – пластиди; 4 – передній джгутик; 5 – задній джгутик (за: Мандрик, Колесник, 2006)

Статевий процес ізо-, гетеро- і оогамний. Цикли розвитку у бурих водоростей: гаплодиплофазний з ізоморфним або гетероморфним чергуванням поколінь та диплофазний без зміни поколінь, а лише зі зміною ядерних фаз (рис.1.42, 1.43, 1.44).

У циклах розвитку відбувається зміна ядерних фаз та поколінь, в залежності від цього відділ розділяють на два класи: *Phaeophyceae* та *Cyclosporphyceae*.

Клас Феофіцієві – *Phaeophyceae*

До класу віднесені види, для яких у циклі розвитку характерна ізоморфна або гетероморфна зміна поколінь. В залежності від особливостей зміни поколінь у класі виділяють від 4 до 11 порядків. Зупинимось на найбільш поширених і відомих: *Ectocarpales*, *Dictyotales*, *Cutleriales*, *Laminariales*.

Порядок Ектокарпальні – *Ectocarpales*. Для представників типового роду *Ectocarpus* характерна ізоморфна зміна поколінь, але вона не регулярна. У циклі розвитку може випадати або спорофіт, або гаметофіт. Слань найпростіша – це система ниток, частина з яких стелиться по субстрату, частина – піднімається вертикально. Слань наростає дифузно. Безстатеве розмноження зооспорами, які розвиваються в одногнізних зооспорангіях. Статевий процес – ізо- або гетерогамія, гамети утворюються у багатогнізних

гаметангіях. Спорофіт і гаметофіт за будовою і зовнішнім виглядом однакові. У представників відмічено явище гетеробластії, тобто коли з зооспор, що утворились внаслідок мейозу на диплоїдному спорофіті, виростають не тільки гаплоїдні гаметофіти, але й гаплоїдні спорофіти, тобто коли зооспори ведуть себе як гамети.

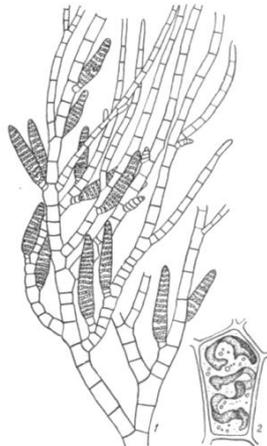


Рис. 1.45. *Ectocarpus siliciosum*: 1 – ділянка слані з багатогніздними спорангіями; 2 – стрічкоподібні хлоропласти у клітині (за: Водоросли..., 1989)

Поширеним видом роду є *E. siliciosum*, що характеризується гетеротрихальною сланню та гетероталічним гаметофітом. Зустрічається у багатьох морях і океанах на ґрунті та як епіфіт на макроводоростях, бере участь у обростанні кораблів (рис.1.45).

Порядок Диктіотальні – Dictyotales. Для диктіотальних ізоморфний тип чергування поколінь виражений значно чіткіше, ніж у ектокарпальних. Пластинчасті, стручкоподібні слані їх досягають 0.5 м заввишки, дихотомічно розгалужені, прикріплюються до субстрату ризоїдами. Гаметофіт і спорофіт схожі за формою і розмірами (рис.1.46).

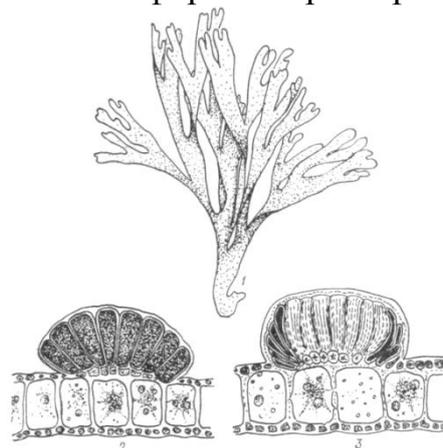


Рис. 1.46. *Dictyota dichotoma*: 1 – загальний вигляд слані; 2 – розріз оогонія; 3 – розріз антеридія (за: Водоросли..., 1989)

На спорофіті з корових клітин проростають одногніздні спорангії округлої форми – тетраспорангії. Кожна з чотирьох нерухомих тетраспор проростає в гаметофіт. З одних спор виростають жіночі гаметофіти, з інших – чоловічі. На чоловічих індивідах в антеридіях продукуються сперматозоїди з

одним джгутиком, на жіночих в oogоніях – яйцеклітини. Статевий процес oogамний. Зигота проростає в спорофіт. Найбільш поширеною в морях Європи вважається *Dictyota dichotoma*, але у нас в Чорному морі у зв'язку з антропопресією вид став зникаючим, тому його занесено до Червоної книги України.

Порядок Кутлеріальні – Cutleriales. Для типового роду *Cutleria* характерний гетероморфний тип чергування поколінь з домінуванням гаметофіта. Слань гаметофіта пластинчаста, дихотомічно розгалужена на стрічки до 20 см заввишки, на верхівці з пучком волосків, прикріплена до субстрату ризоїдами (рис.1.47). Під волосками розміщена меристема, тому для видів характерний трихоталічний ріст.

Кутлерія дводомна рослина. На одному гаметофіті у макрогаметангіях утворюються жіночі гамети (макрогамети), на іншому у мікрогаметангіях – чоловічі гамети (мікрогамети). Зигота проростає у багаторічний спорофіт у вигляді кіркоподібної слані до 10-15 см завдовжки.

На спорофіті утворюються соруси одногніздних спорангіїв, у яких внаслідок сторичного мейозу утворюються зооспори, що дають початок новим гаметофітам. Раніше його вважали окремим родом з назвою *Aglaozonia*. По всьому узбережжю морів Європи зростає поширений вид *C. multifida*.

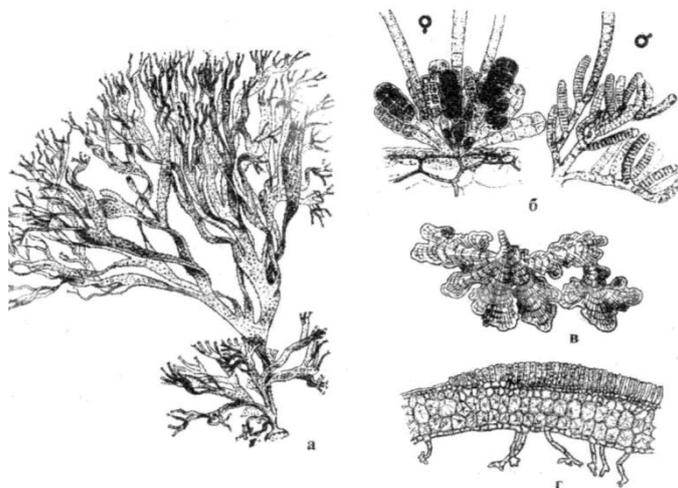


Рис.1.47. *Cutleria adspersa*: а – гаметофіт; б – будова гаметангіїв; в – спорофіт (*Aglaozonia*); г – будова спорофіта (за: Мандрик, Колесник, 2006)

Порядок Ламінаріальні – Laminariales. Для ламінаріальних характерний гетероморфний тип чергування поколінь з домінуванням спорофіта. Спорофіти великі, досягають 50 м і більше (рис.1.48,1.49).

Більшість видів ламінаріальних водоростей є багаторічними рослинами. Прикріплюються до субстрату ризоїдом або диском, від якого відходить короткий каулоїд, що несе на собі філоїд у вигляді довгої пластини. Каулоїд і філоїд мають складну анатомічну будову. По периферії йде асиміляційна зона, глибше – кора з великих клітин, в якій є слизові канали, і в центрі – серцевина, в якій знаходяться ситоподібні трубки. Ріст

інтеркалярний. На спорофітах утворюються одноклітинні одногнізді зооспорангії, що розвиваються на поверхні слані серед парафіз.

Чоловічі і жіночі гаметофіти мікроскопічні, мають вигляд однорядних ниточок з кількох клітин. Статевий процес оогамія, відкрито феромон – ланоксирен, який приваблює сперматозоїди до яйцеклітини (рис. 1.44). Зигота проростає в гаметофіт.

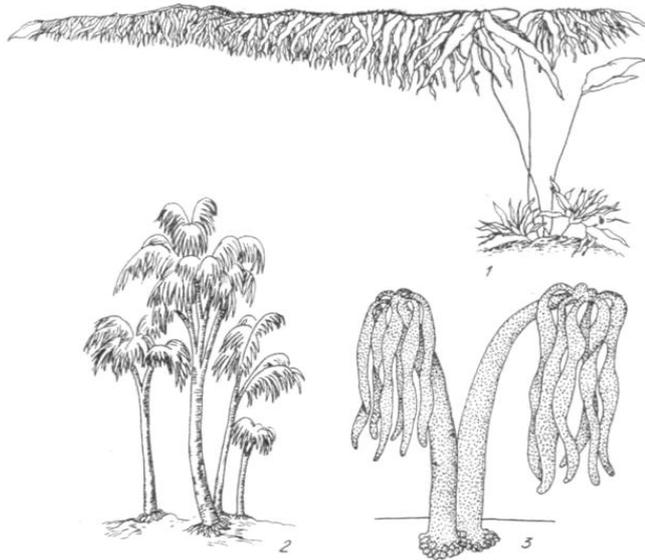


Рис. 1.48. Морські ламінаріальні водорості: 1 – *Macrocystis*, 2 – *Lessonia*, 3 – *Postelsia* (за: Водоросли..., 1989)

З представників звичайними є *Laminaria saccharina* та *L. digitata*, поширені у морях північної півкулі. Рід *Macrocystis* характеризується розгалуженим стовбуром, *M. pyrifera* має найдовшу слань – 60 м і довше.

Поширений цей вид у морях і океанах південної півкулі, як і види родів *Lessonia* і *Postelsia*, які зовні дуже схожі з пальмами.

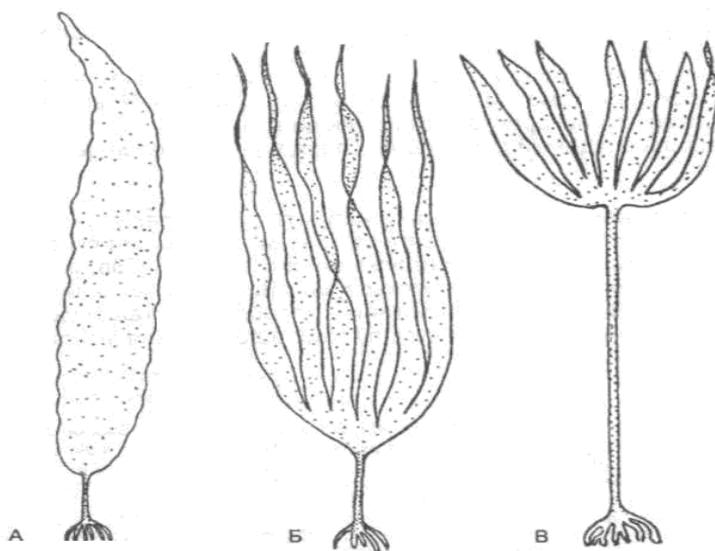


Рис. 1.49. Деякі види роду *Laminaria*: А - *Laminaria saccharina*; Б - *L. digitata*; В - *L. hyperborea* (за: Костіков та ін., 2006)

Клас Циклоспорофіцієві – *Cyclosporophyceae*

До класу відносяться бурі водорості, в циклі розвитку яких немає зміни безстатевого і статевого поколінь, є лише зміна ядерних фаз, тобто у них диплофазний цикл розвитку без зміни поколінь. Клітини тіла водорості диплоїдні, гаплоїдні лише гамети. Розмноження вегетативне і статеве. Наслідком вегетативного розмноження є утворення в морях великої кількості скупчень з плавучих неприкріплених, стерильних сланей. Гаметангії – антеридії і оогонії, розвиваються в концептакулах (скафідіях), антеридії утворюються на парафізах, а оогонії на стінках концептакула. Мейоз відбувається в гаметангіях, результатом його є утворення гамет. Статевий процес оогамний. Для слані характерна складна тканинна будова, розрізняють меристодерму, кору, проміжний шар та серцевину. Серцевина складається з клітинних ниток. Циклоспорові – мешканці морів та океанів.

У класі виділяють кілька порядків. Найбільш поширеним є порядок *Fucales*.

Порядок Фукальні – *Fucales*. Представники мають великі слані зі складною морфологічною і анатомічною будовою. Слань має переважно короткий каулоїд, міцно прикріплений до субстрату, від каулоїда відходить розгалужений філоїд. Безстатевого розмноження немає. У роду *Fucus* слань ременеподібна, прикріплюється до субстрату за допомогою дископодібної підшви, вздовж лопатей проходить серединна жилка, є повітряні пухирі, що утримують слань у вертикальному положенні (рис.1.50).

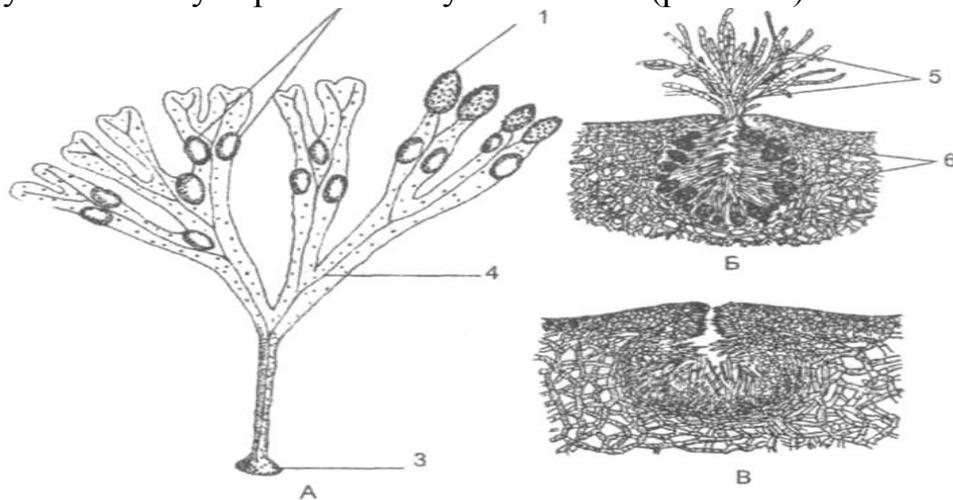


Рис.1.50. *Fucus*: А - загальний вигляд талому; Б - розріз через жіночий скафідій; В - розріз через чоловічий скафідій. 1 - рецептакул зі скафідіями; 2 - повітряні міхури; 3 - підшва; 4 - центральне ребро; 5 - парафізи; 6 – оогонії (за: Костіков та ін., 2006)

На кінцях сланей на особливих гілочках (рецептакулах) в бобоподібних пухирях утворюються концептакули (скафідії) з оогоніями чи антеридіями. Після мейозу в оогонії утворюються 8 яйцеклітин, в антеридіях – 64 дводжгутикові сперматозоїди (щодо місця мейозу та особливостей циклу

розвитку є різні точки зору). В сперматозоїді є стигма. Після копуляції, що відбувається у воді, з зиготи утворюється нова рослина.

Найбільш поширеним є *Fucus vesiculosus*, який зустрічається у багатьох морях та океанах. З роду *Cystoseira* відома *C. barbata*, яка часто і в значній кількості зустрічається у Чорному морі. Її розгалужені кущики, що досягають 1.0 м і більше, дуже міцно прикріплюються подошвою до кам'янистого субстрату, що дозволяє їй зростати у прибережній смугі і витримувати удари хвиль. На верхівках кущиків утворюються органи статевого розмноження та повітряні пухирі.



Рис. 1.51. *Sargassum* – загальний вигляд частини слані з повітряними пухирцями та з розгалуженими гілочками – рецептакулами зі скафідіями (за: *Жизнь растений*, т. 3, 1977)

В тропічних і субтропічних районах часто зустрічаються види роду *Sargassum*, для якого характерно складне морфологічне розчленування слані. Стовбур (каулоїд) прикріплюється до субстрату подошвою, галушення у нього моноподіальне (рис. 1.51, 1.52). На ньому знаходяться листкоподібні утворення, повітряні пухирі на стебельцях та розгалужені гілочки – рецептакули зі скафідіями. В оогонії утворюється по одній яйцеклітині, в антеридії – 64 сперматозоїди.

Повітряні пухирці та рецептакули ростуть у пазухах т.з. листків. Водорості можуть розмножуватися у неприкріпленому стані. Серед вторинно вільноплаваючих представників роду найбільш відомий *S. natans*. Стерильні слані саргасуму, розмножуючись вегетативно, утворюють великі плавучі маси на площі понад 4 млн. км² в Саргасовому морі.



Рис.1.52. Морські фукальні водорості: 1 – *Cystoseira barbata* (а – загальний вигляд, б – ділянка галузки); 2,3 – фрагменти слані видів *Sargassum* (за: Водоросли..., 1986)

У бурих водоростей багато спільних рис з жовтозеленими водоростями. Як і інші водорості-страменофіти, бурі водорості, що мають багато спільних рис з ними, походять від спільних з ними предкових груп і утворюють з цими відділами єдину філу органічного світу.

Відділ Діатомові (Баціларіофітові) водорості – Bacillariophyta

Діатомові водорості мають кокоїдну морфологічну структуру, представлені мікроскопічними одноклітинними та колоніальними формами буруватожовтого кольору. Клітини їх вкриті панцирем з аморфного кремнезему ($\text{Si}_2 \times \text{H}_2\text{O}$). Пластиди вторинно симбіотичні, родофітового типу. Монадні стадії мають джгутики з ретронемами. Мітохондріальні кристи лише трубчасті. У відділі нараховується понад 20000 видів, за кількістю видів вони поступаються тільки зеленим водоростям. Найдавніші викопні рештки відомі з крейдового періоду (150 млн. років).

Доброму збереженню решток сприяє наявність у клітин кремнеземового панцира. Панцир, що вкриває клітини, складається з двох частин – епітеки і гіпотеки. Кожна частина складається з стулки і пояски (рис. 1.53). Епітека є більшою за розмірами і закриває гіпотеку, як кришка коробку, охоплюючи своїм поясковим кільцем пояскове кільце меншої стулки – гіпотеки. Панцир буває у формі кулі, диска, циліндра тощо, він має досить складну будову, характерну для певних родів та видів. На панцирі є рисунки, які називають структурою панцира. Стулки мають отвори – ареоли, закриті тонкою кремнеземовою плівкою – велумом. Протилежний незамкнутий отвір ареоли називається фораменом, через нього відбувається зв'язок клітини з навколишнім середовищем. Панцир вистилається всередині пектиновою оболонкою.

У багатьох планктонних водоростей є вирости на панцирі, що зменшують вагу клітини і допомагають зависати у товщі води, а у колоніальних форм – клітинам з'єднуватися між собою. Значна частина видів має шов, у якому циркулює цитоплазма. Шов має вигляд лінії з вузлами, проходить від полюса до полюса і сприяє ковзаючому руху діатомей при виділенні ними слизу.

Клітина діатомових водоростей має типову еукаріотичну будову. Плазмалема щільно притиснута до внутрішнього боку панцира. Більша частина клітини заповнена вакуолею, цитоплазма розташовується тонким пристінним шаром або в центрі, якщо там знаходиться ядро. Ядро структурно зв'язано з хлоропластами за допомогою своєї зовнішньої мембрани, яка переходить у зовнішню мембрану хлоропластної ендоплазматичної сітки. Для діатомей характерний відкритий мітоз. Полярними структурами веретена поділу, яке формується в цитоплазмі, є дві полярні платівки (диски), оскільки центріолі відсутні.

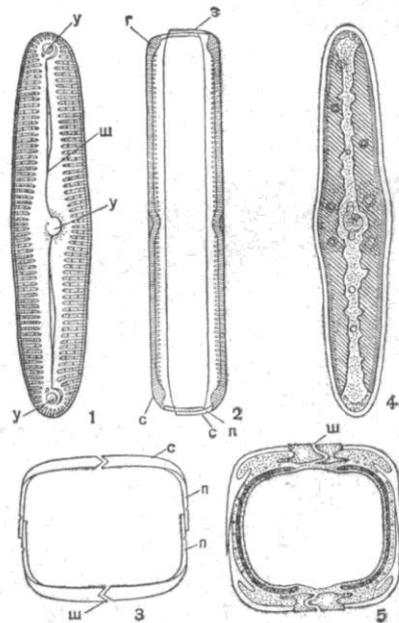


Рис. 1.53. Піннулярія. 1 – вигляд зі стулки; 2 – вигляд з пояски; 3 – поперечний зріз; 4 – вигляд зі стулки з вмістом; 5 – поперечний зріз оболонки з протопластом (хроматофор – темно-сірий), цитоплазма світло-сіра): у – вузли, ш – шов щілиноподібної форми, с – стулки, п – пояски, е – епітека, г – гіпотека (за: Комарницький и др., 1975)

Пластиди діатомових містять хлорофіли a і c , β - і ϵ -каротини, ксантофіли (фукоксантин, діатоксантин, діадіноксантин, неофукоксантини та ін.). Переважання бурого пігмента фукоксантина обумовлює коричневе забарвлення водоростей. Вважається, що завдяки фукоксантину діатомові водорості можуть фотосинтезувати у морях на значних глибинах (до 50 м). У пластиді є один або кілька піреноїдів. За типом пластида бурих водоростей є вторинно-симбіотичним родопластом. Пластидна оболонка має чотири мембрани, з них дві мембрани – власне оболонки пластиди, дві зовнішні утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку. Між внутрішніми і зовнішніми мембранами є перипластидний простір. У ламелах пластид три

тилакоїди, є оперізуюча ламела. Піреноїд напівзанурений. Запасні речовини клітини – хризоламінарин, олія, волютин, які накопичуються у спеціалізованих вакуолях. ДНК розташовується на полюсах хлоропласта.

Основним способом розмноження діатомових водоростей є вегетативний поділ клітини. При цьому протопласт ділиться на дві частини, стулки розходяться і кожна добудовує собі меншу. При багаторазовому поділі клітини здрібнюються і відновлення їх розмірів відбувається при статевому розмноженні. Статевий процес – ізогамія, гетерогамія і оогамія. При ізогамії у двох материнських клітинах, що зблизились, вкрились слизом і розсунули стулки, утворюється по дві нерухомі гамети різних знаків (+ і –), які копулюють між собою. При гетерогамії в материнській клітині утворюється одна нерухома і одна рухома гамети, яка пересувається до нерухомої і зливається з нею. Або в одній клітині утворюються дві нерухомі, а в другій дві рухомі гамети, які переходять в клітину з нерухомими гаметами. При оогамії в одній клітині утворюється одна або дві яйцеклітини, а в іншій – два або чотири сперматозоїди, які проникають до яйцеклітин і зливаються з ними. При автогамії клітина ділиться мейотично, з чотирьох ядер два дегенерують, а два копулюють.

В усіх випадках зигота зразу ж починає рости (називається ауксозигота або ауксоспора), одягається в панцир і перетворюється у вегетативну клітину, з розмірами характерними для даного виду, тобто відбувається відновлення розмірів клітин, так як вони здрібнюються при вегетативному розмноженні.

У гамет діатомових водоростей є один апікальний джгутик, другий редукований. Аксонема джгутика відрізняється від аксонем інших водоростей, її формула $9+0$. Мастигонемі джгутика представлені ретронемами, розташовані на джгутуку пірчасто. Базальні тіла джгутиків побудовані з дуплетів мікротрубочок, а не з триплетів.

У диплофазному циклі розвитку діатомових водоростей переважає диплоїдна ядерна фаза, якою представлені вегетативні клітини та зигота, гаплоїдні лише гамети, що утворюються при гаметичному мейозі. Зміна поколінь не характерна.

При несприятливих умовах індивіди діатомових водоростей переходять до стану спокою. Перед цим вегетативна клітина ділиться на дві, кожна з яких стає материнською клітиною спори. Протопласт при цьому втрачає клітинний сік, дуже ущільнюється. Спора перед станом спокою (гіпноспора) виробляє стулки з різноманітними потовщеннями, особливості будови яких є важливою видовою діагностичною ознакою. Гіпноспора перебуває в стані спокою або зниженої життєдіяльності до настання сприятливих умов.

Діатомові водорості широко поширені в природі – в бентосі і планктоні в морях і океанах, у прісних водоймах, на вологих скелях, на ґрунті, подушках мохів і лишайників, на корі дерев, в ґрунті на глибині до 1 м тощо. Деякі види проникають у океанах на кілька сот метрів завдяки здатності переходити на гетеротрофний спосіб живлення.

Клас Центричні або Косцінодискофіцієві – *Coscinodiscophyceae*

Представлені одноклітинними особинами або зібраними в нитко- чи ланцюжкоподібні колонії. Для них характерна радіальна симетрія. Стулки в обрисі в цілому округлі, але можуть бути еліптичними або багатокутними. Мають панцир у вигляді лінзи, кулі, циліндра. У них відсутній шов, тому вони не здатні до активного руху. На стулках є різноманітні вирости у вигляді трубочок, за допомогою яких вони об'єднуються в колонії. Є також вирости іншої форми – щетинки, шипи, шипики. На стулках є ребра та ареоли, останні розташовані довільно або правильними рядами.

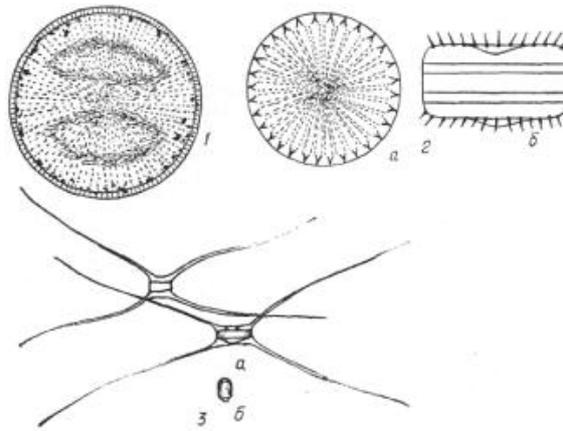


Рис.1.54. Центричні: 1 – *Thalassiosira lacustris*; 2. *Stephanodiscus hantzschii*; 3 – *Chaetoceros mülleri* (а – вид з боку стулки; б – вид з боку пояса) (за: Водоросли, 1989)

Статевий процес – оогамія. Антеридіями (сперматогоніями) стають вегетативні клітини, або з вегетативної клітини утворюються кілька дрібних сперматогоніїв, у яких утворюються рухливі сперматозоїди. У клітинах, що продукують яйцеклітини, після мейозу утворюються одне або два ядра, що перетворюються в яйцеклітини. В класі виділяється різна кількість порядків.

Представники косцінодискофіцієвих це мешканці прісних та солоних водойм. В планктоні і на дні водойм звичайні види роду *Cyclotella*, клітини якої схожі на невисокі округлі коробочки з більш випуклою центральною частиною, наприклад, *C. meneghiniana*, звичайний вид різноманітних водойм. Представник роду *Coscinodiscus* – *C. gigas* має вузькоциліндричний панцир з круглими плоскими випуклими, зрідка тангентально хвилястими стулками, зустрічається в солоних водоймах. У видів *Thalassiosira*, наприклад, у *T. lacustris* – звичайного планктонного виду водойм, клітини за допомогою слизового тяжа з'єднуються у нещільні ланцюжки. Крапочки на диску клітин мають вигляд сітки. Представники роду *Stephanodiscus* мають панцир з пояском та не структурним загином стулки, на їх дисках є радіальні ряди крапочок, які розгалужуються біля країв диска. Широко поширеним видом є *S. hantzschii*, що населяє прісні і солонуваті водойми (рис.1.54).

Види роду *Melosira* мають переважно бочкоподібні клітини, з'єднані у довгі ниткоподібні колонії. Пояска на клітинах немає. У планктоні і бентосі прісних і солонуватоводних водойм поширена *M. varians*.

Клас Безшовні або Фрагілярієфіцієві – *Fragilariophyceae*

Об'єднує нерухомі перисті діатомеї. Панцир симетричний по повздовжній осі, рідше асиметричний, з пояска лінійний, таблитчастий, прямий. Стулки в обрисі лінійні до еліпсоїдних. Через їх тіло можна провести одну або дві осі симетрії (рис.1.55).

Стулки мають структуру у вигляді ареол, які розташовуються поперечними рядами, інколи бувають поперечні ребра. У них осьове поле (безструктурна частина стулки) гладеньке, від ниткоподібної до широколінійної форми. Шва немає, але на стулці розташовується двогубий виріст – *римопортула*. Вважається, що цей виріст є попередником шва. Ці водорості представлені видами родів *Synedra*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Diatoma*, *Ceratoneis* та ін.

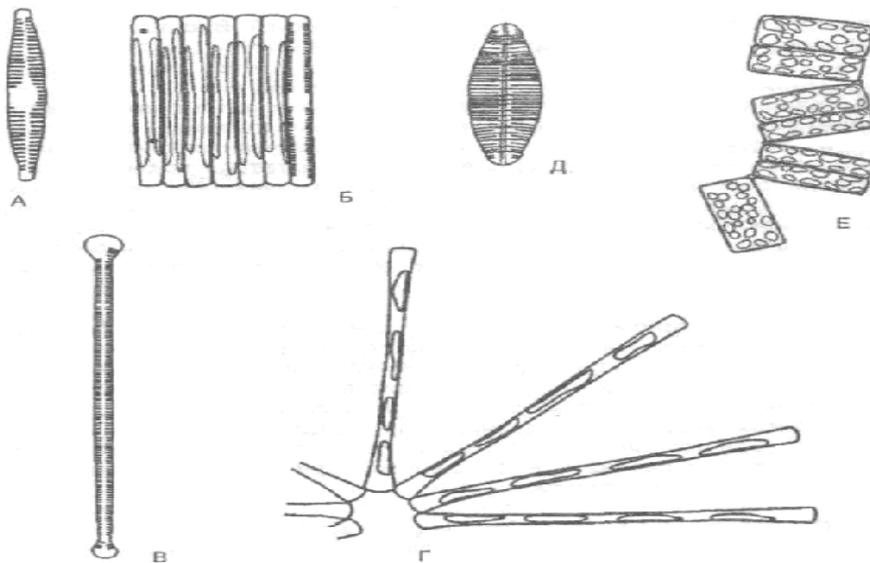


Рис. 1.55. Безшовні діатомові водорості: А, Б - *Fragilaria vaucheriae*: А - окрема клітина, Б - колонія; В, Г - *Asterionella formosa*: В - окрема клітина, Г - фрагмент колонії; Д,Є - *Diatoma vulgare*. Д - окрема клітина, Е-колонія (за: Костіков та ін., 2006)

Види *Synedra acus* та *S. ulna* часто зустрічаються в прісних та солоних водоймах, клітини їх паличкоподібні, на кінцях загострені або заокруглені з поперечними паралельними штрихами, на кінцях по одній слизовій порі. У *Fragilaria crotonensis* клітини з'єднані стулками слизом і утворюють стрічкоподібні колонії, поширені в планктоні різних водойм. Панцир посередині розширений, структура у вигляді нижніх поперечних штрихів. Клітини *Asterionella formosa* утворюють красиві колонії зірчастої форми в планктоні прісних водойм. Панцир у них тонкий, з пояска лінійний,

базальний кінець розширений, поперечні штрихи паралельні, дуже ніжні. Клітини *Diatoma vulgare* зібрані в стрічкоподібні або зигзагоподібні колонії, панцир з боку пояса прямокутний з заокругленими кутами, часто спостерігаються слизові пори. Зустрічаються в обростаннях на різних субстратах у різних водоймах. Клітини *Ceratoneis arcus* паличкоподібні, трохи дугоподібно зігнуті. Колонії своїм виглядом нагадують ночви, складаються з щільно з'єднаних стулок з нижніми паралельними поперечними штрихами. Єдиний прісноводний вид.

Клас Шовні або Бацілярієфіцієві – *Vacillariophyceae*

Об'єднує рухомі перисті діатомеї, що мають повздовжньо-, поперечно- або діагонально симетричний панцир (рис.1.56). Стулки різноманітної форми – від лінійної до круглої і півмісяцевої, інколи S-подібні. Структура стулок може бути у вигляді поперечних ребер, штрихів, ареол, розташованих поперечними рядами. У обох стулках, рідше тільки в одній, у безструктурній частині є особливий утвір – шов, який частіше має вигляд двох повздовжніх, трішки зігнутих щілин в товщі стулки – щілинний шов.

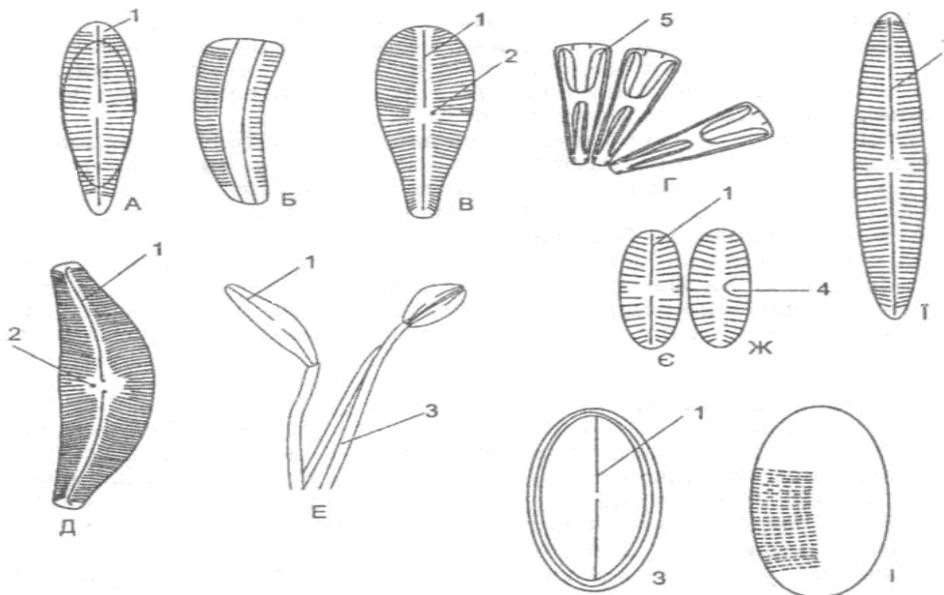


Рис. 1.56. Щілиношовні діатомові водорості: А, Б - *Rhoicosphenia abbreviata*: А - вигляд зі стулки; Б - вигляд з пояса; В, Г - *Gomphonema truncatum*: В – вигляд зі стулки, Г- живі клітини, вигляд з пояса; Д, Е- *Cymbella tumida*: Д - вигляд зі стулки; Е - живі клітини на слизових ніжках; Є, Ж - *Planothidium lanceolata*: Є - шовна стулка, Ж - безшовна стулка; З, І - *Coccopeis placentula*: З - шовна стулка, І - безшовна стулка; і—*Navicula tripunctata*. 1 - щілиноподібний шов; 2 - стигма; 3 - слизова ніжка; 4 - роstrум; 5 – хлоропласт (за: Костіков та ін., 2006)

Посередині стулки утворюється центральний вузлик, біля полюсів шов закінчується в кінцевому вузлику. Вузлики – це потовщення стулки. Усі щілини шва, і зовнішня, і внутрішня з'єднані в одну систему, яка поєднує внутрішню порожнину клітини з навколишнім середовищем. Багато

представників мають каналоподібний шов, що розташовується в кілі або в крилоподібному вирості стулки (рис. 1.57). За допомогою шва ці водорості рухаються. Щодо механізму руху відомі дві гіпотези. За однією, рух клітини є результатом тертя по субстрату цитоплазми, що циркулює у шві. Клітина рухається у протилежному напрямку руху цитоплазми. За другою гіпотезою рух відбувається внаслідок руху рідини в шві під дією капілярних сил. При русі водоростей на субстраті залишається слід від слизу. Джгутикові стадії відсутні. Статеве розмноження – ізо-, гетеро-, автогамія.

В класі виділяють різну кількість порядків. Найпоширенішими представниками є *Bacillaria paradoxa* з паличко- або веретеноподібними клітинами, з'єднаними стулками в стрічки, *Navicula cuspidata*, клітини якої мають загострені кінці, *Pinnularia viridis* з симетричним панцирем з лінійно-овальними стулками, *Cymbella cistula* з півмісяцевими дорзовентральними стулками, *Surirella robusta* з яйцеподібними стулками та з поперечними ребрами на їх поверхні.

Cocconeis pediculus бере участь в обростаннях на водних рослинах, його клітини поодинокі, з овальними стулками, прикріплюються до субстрату всією площиною нижньої стулки зі швом, та інші види, які зустрічаються у прісних, солонуватоводних та морських водоймах.

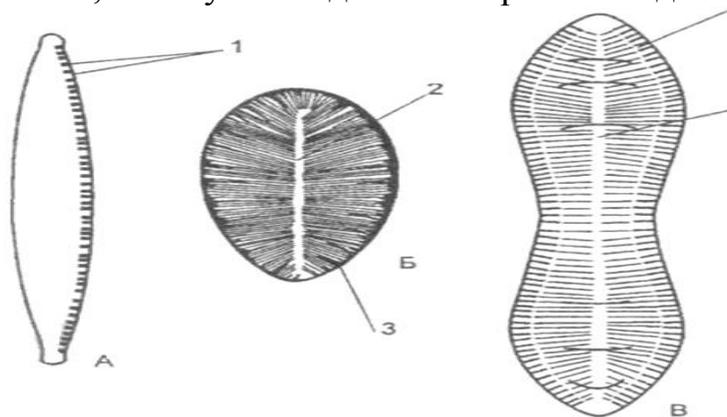


Рис. 1.57. Каналошовні діатомові водорості: А – *Nitzschia palea*; Б – *Surirella brebissonii*; В – *Cymatopleura solea*. 1 – кільові точки, 2 – осьове поле, 3 – крило (за: Костіков та ін., 2006)

Діатомові водорості у еволюційному плані є дуже спеціалізованими, у них своєрідний тип клітинних покривів – кремнеземовий панцир, який складається з двох стулок та в багатьох представників має шов, який забезпечує особливий тип руху. Паралельно з утворенням кремнеземового панциру відбувалася редукція джгутикового апарату. Діатомові водорості мають найтісніші родинні зв'язки з жовтозеленими, бурими, диктіохофітовими та з іншими водоростями-страменопілами. В них багато спільних рис, в тому числі і в будові клітинних покривів, зокрема насичення клітинних оболонок кремнеземом. Як і інші водорості-страменопіли, діатомові водорості походять від спільних предкових груп і утворюють з ними єдину філу органічного світу.

— * * * —

Відділ Диктіохофітові водорості (Силікофлагеляти) – *Dictyochophyta*

Відділ нараховує всього близько 40 одноклітинних видів з монадною та амебоїдною структурою, що зустрічаються у планктоні солоних та прісних водойм. Високі рештки багатьох представників цих водоростей відомі з крейдового періоду (120 млн. років). До складу відділу входять не тільки автотрофні фотосинтезуючі представники, а й гетеротрофні організми, що вторинно втратили свій фотосинтетичний апарат. Пластиди вторинно симбіотичні родопласти. Джгутики пірчасті, мають ретроніми, базальні тіла джгутиків зв'язані безпосередньо з ядерною мембраною, тоді як у інших в цьому беруть участь джгутикові корені.

Для клітинних покривів характерно те, що плазмалема оточена слизовою капсулою, всередині якої є кремнеземовий скелет з порожніх кремнеземових трубочок. У інших представників плазмалема вкрита органічними лусочками. Є короткі широкоокруглі вип'ячування клітин – псевдоподії, які служать для прикріплення клітин до субстрату, для руху клітин та захоплення органічних частин при голозойному живленні (рис. 1.58).

Пластиди диктіохофітових – вторинно-симбіотичні родопласти. Пігменти клітини – хлорофіли *a* і *c*, β -каротин, з ксантофілів переважає фукоксантин. Запасна речовина – хризоламінарин, який локалізується у цитоплазмі клітини. Пластидна оболонка має чотири мембрани, з них дві внутрішні мембрани – власне оболонки хлоропласта, дві зовнішні представляють хлоропластну ендоплазматичну сітку. Пластидна ендоплазматична сітка вегетативних клітин переходить, за винятком деяких видів, у ядерну оболонку. У ламелах пластид три тилакоїди, є пояскоподібна оперізуюча ламела. Піреноїд напівзанурений, буває лише у деяких видів.

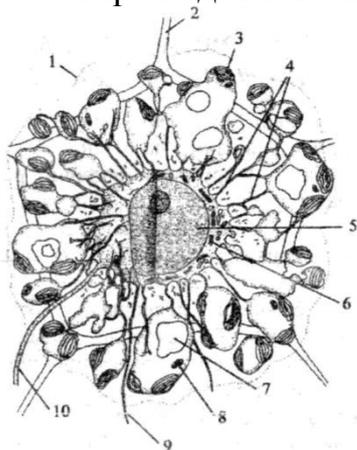


Рис. 1.58. Будова клітини *Dictyocha*: 1 – межа слизової капсули клітини; 2 – кремнеземовий скелет; 3 – пластиди; 4 – з'єднувальні тяжі; 5 – ядро; 6 – апарат Гольджі; 7 – вакуоля; 8 – мітохондрія; 9 – псевдоподії; 10 – джгутик: (за: Мандрик, Колесник, 2006)

Ядро з одним або кількома ядерцями, має двомембранну оболонку, до якої прикріплюються два базальних тіла джгутиків.

Джгутики диктіохофітових апікальні, гетероконтні, один джгутик може бути редукованим, зберігається лише його базальне тіло. На довшому джгутику два ряди пірчасто розташованих ретронем. У перехідній зоні джгутиків є спіралеподібні структури. Характерно, що тільки у диктіохофітових водоростей відсутні мікротрубочкові джгутикові корені, а базальні тіла безпосередньо прикріплені до оболонки ядра. Але у клітинах є специфічні мікротрубочкові структури, спрямовані до клітинної оболонки. Вони відходять від ядерної оболонки та можуть проникати всередину псевдоподій.

Розмноження у них вегетативне – поділом клітини надвоє, та безстатеве – за допомогою дводжгутикових зооспор. Джгутики виходять з ямки біля переднього краю зооспори. Зооспори не мають кремнеземового скелета. У циклі розвитку є цисти. У відділі виділяють два класи – Dictyochophyceae та Pedinellophyceae.

Клас Диктіохофіцієві водорості – Dictyochophyceae

До класу входять види, що мають кремнеземовий скелет. Типовий рід *Dictyocha* представлений кількома викопними і сучасними видами. *D. fibula* має добре виражений кремнієвий скелет (рис.1.58). Зустрічається в планктоні холодних морів. Порожнистий скелет цієї водорості складається з базального кільця, від якого відходять радіальні шипи. Над базальним кільцем вверх піднімаються 2-4 апікальні палички зі згинами, які утворюють звід. Апікального кільця немає. Джгутик відходить від одного з виростів центральної зони клітини, звідси виходить також псевдоподія (щупальце). Розмножується вегетативно, шляхом поділу. У гірських породах від крейдового періоду дуже багато кремнеземових скелетів цих водоростей. У представників роду *Distephanus* (*D. speculum* та ін.) є базальне і апікальне кільця, з'єднані апікальними паличками. Тіло водорості нагадує зрізану піраміду.

Клас Педінелофіцієві – Pedinellophyceae.

До класу відносяться одноклітинні водорості без кремнеземового скелета, можуть утворювати тимчасові, прикріплені або вільноплаваючі, дихотомічно розгалужені колонії. Клітини шестикутні або прямокутні, на задньому кінці з скоротливим стебельцем. За допомогою стебельця вони можуть прикріплюватись до субстрату або з'єднуватись в колонії. На передньому кінці клітини є один довгий джгутик, в три рази довший за тіло, навколо нього розташовані колом 3-6 вип'ячувань, що мають ущільнену осьову нитку, оточену тонким шаром цитоплазми, нагадують щупальці тварин, це – аксоподії. Особливості будови аксоподій є діагностичною ознакою видів. У клітині є шість пристінних пластид. Запасна речовина –

хризоламінарин, що накопичується у задній частині клітини. Розмноження вегетативне, шляхом повздовжнього поділу. При поділі відбувається також розщеплення скоротливого стебельця.

Представник *Pedinella hexacostata*, єдиний вид у роді, зустрічається як епіфіт на нитчастих водоростях або у планктоні в солоних і солонуватих водоймах (рис.1.59).

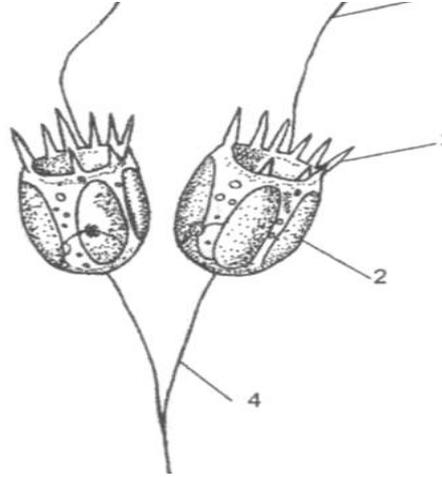


Рис.1.59. *Pedinella*: зовнішній вигляд клітин. 1 - джгутик; 2 - хлоропласт; 3 - псевдоподії; 4 - скоротливе стебельце (за: Костіков та ін., 2006)

Диктіохофітові водорості мають найтісніші родинні зв'язки з діатомовими, жовтозеленими, бурими та з іншими водоростями-страменопілами. В них багато спільних рис, в тому числі і в будові клітинних покривів, зокрема насичених кремнеземом. Так у багатьох представників клітини вкриті плазма лемою, оточеною слизовою капсулою, всередині якої є кремнеземовий скелет. Як і інші водорості-страменопіли, диктіохофітові водорості походять від спільних предкових груп і утворюють з ними єдину філу органічного світу.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. На основі яких ознак відділи водоростей відносять до страменопілів (хромофітових водоростей)?
2. Що характерно для клітинних покривів диктіохофітових водоростей?
3. Назвати основні ознаки рафідофітових водоростей.
4. На чому основана назва хризофітових водоростей – «Золотисті водорості»?
5. Що характерно для фоторецептора евстигматових водоростей? Чим евстигматові водорості відрізняються від інших відділів водоростей-страменопілів?
6. Яка ядерна фаза домінує у циклі розвитку жовтозеленої водорості вошерії?
7. В чому полягають особливості циклів розвитку бурих водоростей?
8. Будова клітини діатомових водоростей. Що таке ауксозигота і яке її біологічне значення?

ПЛАТИКРИСТАТИ

До цієї групи відносяться організми, мітохондрії яких мають платівчасті кристи. З тваринного світу (Animalia) це всі представники Metazoa, а також Choanoflagellata та Мухозоа з Protozoa. З грибного світу (Fungi) сюди відносяться Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota та Basidiomycota, а також Microsporidia з Protozoa. З рослинного світу до цієї групи входять вищі рослини (Bryophyta та Tracheophyta) та відділи водоростей – Cryptophyta, Glaucocystophyta, Rhodophyta та Chlorophyta. До них також примикає відділ водоростей Haptophyta, тісно споріднений з платівчастокристними водоростями, а також Мухогастероміцетес і Plasmodiophoromycetes з слизовиків та Centrohelida з Protozoa.

Відділ Гаптофітові водорості – Haptophyta

Гаптофітових водоростей нараховується понад 500 видів з монадною, рідше з кокоїдною, деякі – з нитчастою структурою. До них відносяться фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні представники, які зустрічаються по всій земній кулі. Вони були виділені зі складу золотистих водоростей на основі комплексу морфологічних, цитологічних і біохімічних ознак, які разом надають цій групі своєрідності, достатньої для віднесення її до рангу відділу.

Гаптофітові водорості мають мітохондрії з трубчастими кристами, хоча й без перетяжки при основі. Тому віднесення їх до платикристал, незважаючи на те, що ці водорості тісно споріднені з платикристатами, у значній мірі умовне. За типом пластида гаптофітових водоростей є вторинно-симбіотичним родопластом. Ці водорості мають унікальну структуру – гаптонему. Їх джгутики не мають ретронем (рис.1.60, 1.61).

Особливістю їх є також те, що плазмалема клітин зовні вкрита целюлозними лусочками, а з внутрішнього боку підстелена ендоплазматичною сіткою. Целюлозні лусочки накопичують вапно, утворюючи коколіти, які в сукупності утворюють навколо клітини коколітосферу.

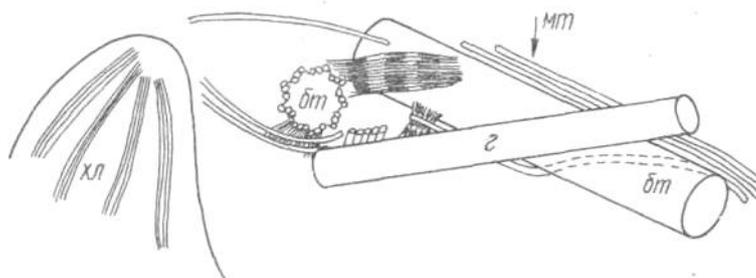


Рис.1.60. Схема джгутикового апарату *Chrysochromulina* з гаптонемою: хл – хлоропласт; бт – базальне тіло; г – гаптонема; мт – мікротрубочка (за: Водоросли..., 1989)

Ядро еукаріотичне, зовнішня мембрана переходить у зовнішні мембрани хлоропласта. Мітоз відкритий, закритий, напіввідкритий. Під час мітотичного поділу ендоплазматична сітка контактує з веретеном поділу і в кінці поділу утворює оболонки дочірніх ядер. Центріолі відсутні. Полярні структури веретена поділу ще не досліджені, ними вважаються цистерни ендоплазматичної сітки, комплекс Гольджі, поверхня мітохондрій, структури, асоційовані з коренями джгутиків тощо.

Пластидна оболонка має чотири мембрани, з них дві мембрани – власне оболонки пластиди, дві зовнішні представляють хлоропластну ендоплазматичну сітку, яка переходить у ядерну оболонку. У ламелах пластид буває 2 або 3 тилакоїди. Пігменти клітини – хлорофіли *a* і *c*, β -каротин, з ксантофілів переважає фукоксантин. Запасними речовинами є хризоламінарин і парамілон, які локалізуються у цитоплазмі клітини.

Монадні стадії гаптофітових водоростей мають два однакові за довжиною, будовою і рухливістю джгутики, тобто ізоконтні, ізоморфні та ізодинамічні. Проте джгутики можуть також бути злегка гетероконтні, гетероморфні, гетеродинамічні. Джгутики переважно гладенькі або з мастигонемами – простими волосками, що утворюють волокнисту повсть, чи дрібненькими органічними (з целюлози) або вапняковими лусочками – коколітами, що формуються в диктіосомах або в каналах ендоплазматичної сітки. Виходять джгутики з субапикальної або латеральної заглибинки. В перехідній зоні джгутиків є такі специфічні структури, як *аксосома*, можуть також бути перехідні кільця та спіралеподібна структура. Парабазальне тіло розташоване на задньому джгутику. У джгутиковій корінцевій системі є 5-6 мікротрубочкових корінців, в т.ч. мікротрубочки гаптонемі, є широкий віялоподібний або пучкоподібний корінець з 50-200 мікротрубочок – *кінетида*, орієнтована у напрямку ядра.

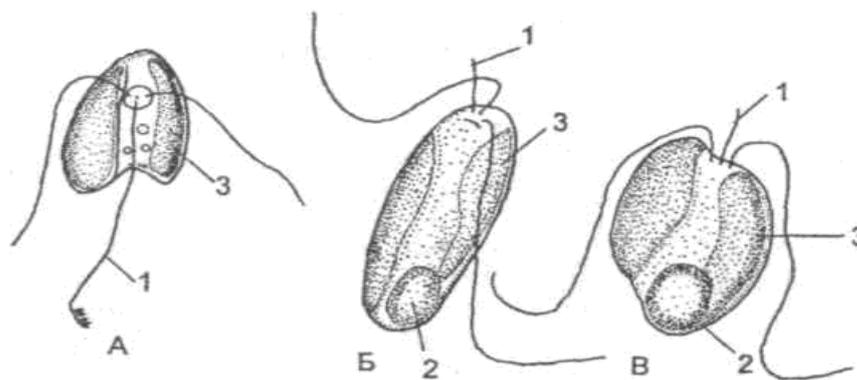


Рис 1.61. Гаптофітові водорості: А - *Chrysochromulina*; Б, В - вигляд клітини *Prorocentrum* в різних положеннях. 1 - гаптонема; 2 - вакуоля з хризоламінарином; 3 - хлоропласт (за: Костіков та ін., 2006)

На відміну від джгутиків, гаптонема є ниткоподібною структурою, може згинатися та закручуватися, вона не має двох центральних мікротрубочок, а бокові мікротрубочки, в кількості 5-8, не утворюють дуплетів. Біля основи гаптонемі, там де вона входить в клітину, є ще кілька

мікротрубочок, так що їх кількість досягає 9. Кільце трубочок гаптонема оточено трьома концентричними обгортками, зовнішня з них є продовженням плазмалеми. Корінців гаптонема не має. Функції гаптонема – участь у фаготрофії та у русі клітини.

Еджективними органелами є *мукоцисти*, схожі за формою на балончики. Фоторецептор локалізується в цитоплазмі, а стигма – в пластиді. Розмножуються гаптофітові водорості вегетативно – поділом клітини, безстатево – зооспорами, зрідка статево – ізогамією. Цикл розвитку – цикломорфоз, або гаплодиплофазний. Тип мейозу споричний.

У відділі виділяють лише один клас *Nartophyceae* з кількома порядками.

Клас Гаптофіцієві – *Nartophyceae*

Клас характеризується такими ж ознаками як і відділ. Представники зустрічаються переважно в морях і океанах, хоча є і прісноводні форми. *Hymenomonas roseola* має пузулу і 5-7 скоротливих вакуолей, поверхня клітини вкрита численними вапняковими пластинками – коколитами, зустрічається в планктоні і обростаннях у різноманітних водоймах. *Chrysochromulina chiton* має три типи лусочок, з характерним розташуванням: найбільша, що має обідок, розташовується в центрі, навколо неї шість також великих, але без обідка, а проміжки заповнені дрібними лусочками. Гаптонема набагато довша від майже однакових джгутиків. Види цього роду при «цвітінні» надають воді неприємного запаху та викликають загибель хребетних організмів. *Prymnesium parvum* має поверхню без коколів, гаптонема коротша, ніж у попереднього виду, зустрічається у риборозплідних ставках, виділяє іхтіотоксини, які під час масового розвитку водоростей викликають отруєння риб (рис.1.61).



Рис. 1.62. Клітина *Emiliana* з коколитами (за: Костіков та ін., 2006)

Рід *Emiliana* дуже поширений у помірних та приполярних водах. *E. huxleyi*, як і багато інших видів гаптофітових, є домінантом фітопланктонних ценозів, відноситься до нетоксичних гаптофітів, під час «цвітіння» займає величезні площі акваторії Світового океану. Вона витримує велику солоність,

проникає на глибини понад 200 м, де здатна фотосинтезувати при 1% денного освітлення (рис.1.62, 1.63).

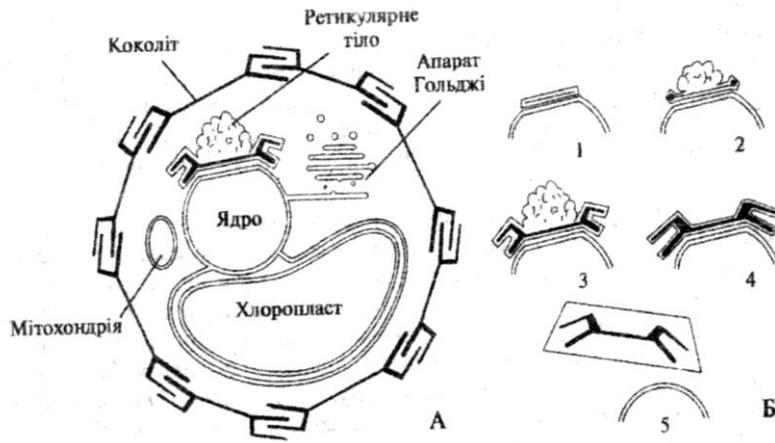


Рис.1.63. Схема будови клітини (А) та етапи (1-5) утворення коколітів (Б) у *Emiliana* (за: Мандрик, Колесник, 2006)

Геологічний вік гетеротрофних гаптофітових становить понад 840 млн. років, а фотоавтотрофних – близько 300 млн. років, тобто у цей час у них відбувся вторинний ендосимбіоз, який забезпечив їм здатність до фотосинтезу. Приблизно в цей же час також з'явилися рослини-страменопіли. Тобто гаптофітові водорості сотні мільйонів років були гетеротрофними організмами і лише в результаті вторинних ендосимбіозів набули здатності фотосинтезувати і перейти до автотрофного способу живлення.

За ядерним геномом гаптофітові водорості близькі до групи платівчастокристалатних організмів – вищих наземних рослин, глаукоцистофітових, криптофітових, червоних і зелених водоростей, хоча і мають трубчасті мітохондріальні кристи.

Відділ Криптофітові водорості – Cryptophyta

Більшість видів цього відділу мають монадну морфологічну структуру, зрідка зустрічаються пальмелоїдні форми. Представники цих водоростей (їх відомо близько 200 видів) мають тіло різноманітної форми – від кулеподібної до веретеноподібної, поширені у прісних та солоних водоймах. Ці водорості раніше об'єднували з еугленофітовими, але для криптофітових не характерна метаболія, запасна речовина у них крохмаль, а не парамілон, відсутні ретронеми, інший хід мітозу, інший пігментний склад тощо. Вони фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні платикристалатні водорості. Пластиди вторинно симбіотичні родофітового типу, мають нуклеоморф.

Це відділ споріднений з групами організмів, що мають мітохондрії з платівчастими кристами – з глаукоцистофітовими, з червоними та зеленими водоростями. Вони мають нуклеоцитоплазматичні органели, а саме –

специфічний за структурою та хімічним складом немінералізований білковий покрив – перипласт, а в глотці – унікальні, розташовані рядами еджектосоми – трихоцисти, які при подразненні викидають тонкі нитки. Тут же при основі глотки розташовані скоротливі вакуолі.

Клітини мають дорзовентральну будову. Оболонка клітин складається з целюлози.

Ядро клітини з великим ядрцем. Ядерна оболонка сполучається з зовнішньою мембраною хлоропласта. Мітоз відкритий, як у вищих рослин, а також у Glaucocystophyta, Bacillariophyta, Chrysophyta, Haptophyta. Хромосоми в інтерфазі перебувають у конденсованому стані. Центріолі відсутні. Полярними структурами веретена поділу є базальні тіла джгутиків та ризопласти.

Джгутики субапикальні, виходять з заглибини на передньому кінці клітини, майже однакові завдовжки, але різні за будовою – один пірчастий, другий гребінчастий або гладенький. Мастигоніми прості або двочленні, мають базальну трубчасту частину, що переходить в нетрубчасту фібрилу.

Фотосинтетична система у криптофітових водоростей дуже своєрідна, вона представлена пластидами та нуклеоморфом. До складу пігментів входять хлорофіли *a* і *c*, α - та ϵ -каротини, ксантофіли – лютеїн, зеаксантин та фікобіліни – фікоціанін та фікоеритрин. Пластиди мають чотиримембранну оболонку, з двотилакоїдними ламелами і фікобілінами, що знаходяться всередині тилакоїда. Нуклеоморф є своєрідною органелою, подібною до ядра, вона оточена подвійною мембраною і розташовується у перипластидному просторі. При поділі ядра нуклеоморф ділиться у препрофазі, тобто раніше, ніж відбувається поділ пластиди і її ендоплазматичної сітки. Ендоплазматична сітка пластиди переходить у ядерну оболонку. Запасними речовинами у клітині є крохмаль, який знаходиться у перипластидному просторі, а у деяких – олія. Мітохондріальні кристи у криптофітових водоростей платівчастого типу.

Специфічним у криптофітових водоростей є також фоторецептор, не пов'язаний з джгутиками, він знаходиться у пластиді і діє як діелектричний хвилевод. Фоторецепторними пігментами є фікобіліни – фікоеритрин або фікоціанін. Стигма є частиною пластиди, виявлена не у всіх представників. На передньому кінці клітини є одна або кілька скоротливих вакуолей.

Вегетативне розмноження відбувається шляхом повздовжнього поділу клітини в рухомому або нерухомому стані. Відмічений статевий процес у вигляді гологамії. Описано гаплодиплофазний цикл розвитку з гетероморфною зміною поколінь. У циклі розвитку криптофітових водоростей спостерігається утворення цист, наповнених крохмалем, та перехід до пальмелоїдного стану.

У відділі виділяють один клас Cryptophyceae. Клас характеризується такими ж ознаками як і відділ.

Клас Криптофіцієві – Cryptophyceae.

До класу входить один порядок Cryptomonadales та кілька родин. З представників, що не мають пластид, у забруднених стоячих водоймах зустрічається безбарвний вид *Chilomonas paramecium*. З пластидами голубого, синього або синьо-зеленого кольору у різноманітних водоймах в значній кількості зростає *Chroomonas norstedtii* (рис. 1.64).

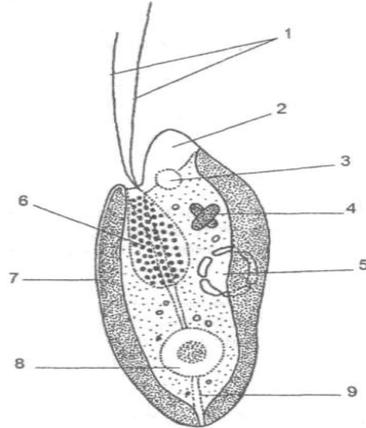


Рис.1.64. *Cryptomonas*: будова клітини. 1 - джгутики; 2 - рострум; 3 - пульсуюча вакуоля; 4 - тільця Мона; 5 - піреноїд; 6 - глотка з трихоцистами; 7 - хлоропласт; 8 - ядро; 9 - повздовжня борозенка (за: Костіков та ін., 2006)

З пластидами, що мають відтінки червоного кольору, у чистих водах в зимовий сезон зустрічається *Rhodomonas tenuis*, а з пластидами, що мають відтінки коричневого, жовто-коричневого або оливкового кольору, у забруднених стоячих водоймах у значній кількості зростають *Cryptomonas erosa* та *C. ovata*, які можуть викликати «цвітіння води».

Молекулярні дані вказують на відсутність прямих родинних зв'язків криптофітових з трубчастокристними водоростями та на спорідненість їх з платівчастокристними рослинами, особливо з відділом Glaucocystophyta. На це ж вказує і спільність фенотипічних ознак з глаукоцистовими водоростями – відкритий мітоз, відсутність центріолей, чотири мікротрубочкові корінці джгутикової корінцевої системи, немінералізовані білкові покриви. Очевидно вони мали спільного предка з ціанопластами у клітині, який у Cryptophyta був утрачений і замінений на родопласт при вторинному ендосимбіозі.

Cryptophyta і Glaucocystophyta розташовуються поруч в «термінальній кроні» філогенетичного дерева, разом з червоними і зеленими водоростями та вищими рослинами і складають одну велику монофілетичну групу фотоавтотрофних платівчастокристних організмів. Проте щодо місця Cryptophyta на філогенетичному дереві є інша точка зору, ряд авторів розміщують їх як окрему незалежну філу рослинного світу, хоча доказів для цього замало.

Відділ Глаукоцистофітові водорості – Glaucocystophyta

До цього відділу відносяться всього 12 видів представників 8 родів. Вони фотоавтотрофні платикристалні організми з монадною та гемімонадною морфологічною структурою. Мітохондрії з пластинчастими кристами. Пластида глаукоцистофітових водоростей є первинно-симбіотичним ціанопластом, дуже схожим з клітиною синьозеленої водорості (рис. 1.65). Такий тип пластид характерний лише для цього відділу водоростей. Оболонка пластиди має дві мембрани, між якими є шар муреїну. У стромі ціанопласта є один тилакоїд з фікобілісомами на його поверхні, є нуклеоїд, карбоксисоми (попередники піреноїда) і рибосоми, подібні до рибосом прокариотів (70S).

До складу пігментів входять хлорофіл *a*, β -каротин, β -криптоксантин та фікобіліни – фікоціанін, алофікоціанін, фікоеритрин, що знаходяться у фікобілісомах. Запасною речовиною клітини є крохмаль, який локалізується у цитоплазмі. Ціанопласт за структурою геному значно відрізняється від клітин синьозелених водоростей та більш подібний до хлоропласта і родопласта, тобто він є перехідною ланкою між вільно існуючими клітинами синьозелених водоростей та іншими типами пластид. За складом пігментів, а в деякій мірі і за їх структурою, ціаноласти подібні з родопластами червоних водоростей.

Ціанели за період спільного проживання з клітиною-господарем дуже змінилися в результаті ендосимбіозу, вони відрізняються від клітин синьозелених водоростей головним чином тим, що не мають запасних речовин та клітинної оболонки. ДНК пластид глаукоцистофітових водоростей, що кодують рибосоми, дуже подібна з аналогічними ДНК клітин синьозелених водоростей.

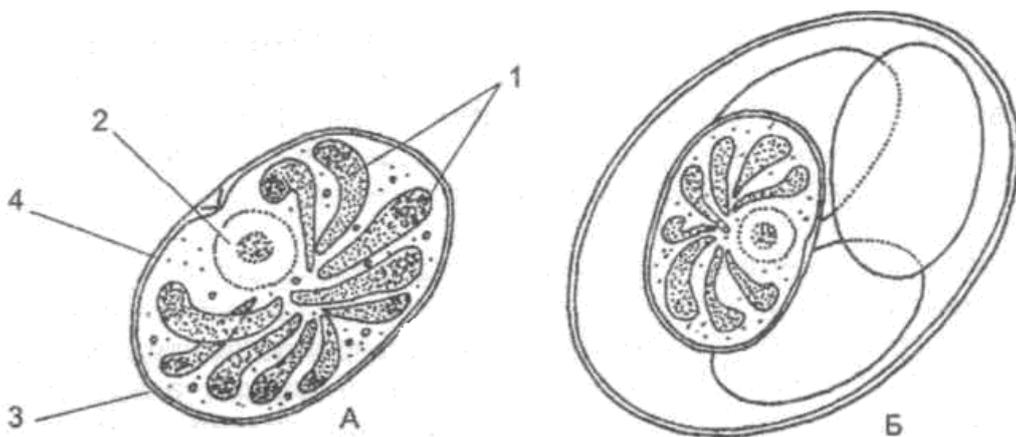


Рис. 1.65. *Glaucocystis nostochinearum*: А - окрема вегетативна клітина; Б - колонія. 1 - ціанели; 2 - ядро; 3 - клітинна оболонка; 4 - амфієсмоподібна пелікула (за: Костіков та ін., 2006)

Все це свідчить, що пластиди цих водоростей – це ціанели, видозмінені клітини синьозелених водоростей, що були захоплені клітиною-господарем

та втратили здатність до самостійного існування, тобто пластиди виникли шляхом первинного ендосимбіозу. Ядро евкаріотичне, з ядерцем. Мітоз відкритого типу. Центріолі відсутні. Полярними структурами веретена поділу очевидно є базальні тіла джгутиків. Є пучки ядерних мікрофіламентів.

Оболонка клітин глаукоцистофітових водоростей з целюлози. Лише у представників цього відділу є амфісморподібна пелікула з пластинками та фібрилярним матеріалом. Пухирці пелікули підстилаються мікротрубочками.

Еджективні органи відсутні. Фоторецепторна система не досліджена.

Монадні форми характеризуються дорзовентральною будовою. Клітина має два гетероконтні та гетеродинамічні джгутики з дворядно розташованими простими мастигонемами. Джгутики виходять із ямки біля переднього кінця клітини. Коротший джгутик забезпечує рух клітини, довший забезпечує напрямок руху.

Вегетативне розмноження клітин водоростей відбувається шляхом їх простого поділу. Поділ ціанопластів не приурочений до періоду розмноження клітини-господаря, він відбувається шляхом перетяжки надвоє. У кожну дочірню клітину потрапляє різна кількість ціанопластів, по кілька штук. Безстатеве розмноження гемізооспорами, які утворюються по 2-4, довго залишаються всередині розширеної оболонки материнської клітини, утворюючи там колонії. Зрідка можуть формуватися колонії вищого порядку. Статеве розмноження не виявлене. Цикл розвитку глаукоцистових водоростей – цикломорфоз.

У відділі виділяють один клас – *Glaucocystophyceae*.

Клас Глаукоцистофіцієві – *Glaucocystophyceae*

Представником глаукоцистофіцієвих водоростей є *Glaucocystis nostochinearum*, що зрідка зустрічається переважно у планктоні стоячих водойм як вільноплаваюча або слабо прикріплена слизом до субстрату водорість.

Це – поодинокі або з'єднані по 2-8 в колонії округлої форми еліптичні однадерні клітини, що мають гемімонадну морфологічну структуру. Хлоропласти синьозелені, у дорослих клітинах паличкоподібні, зігнуті, з'єднані в зірко- або крабоподібні групи. Вважається, що види *Glaucocystis* – це симбіоз одноклітинної водорості близької до *Oocystis* або *Prototheca* та паличкоподібної синьозеленої водорості, яку не вдається ідентифікувати. Види роду *Cyanophora* мають два джгутики різної довжини, дві синьозелені пластиди округло-еліпсоїдної форми (рис. 1.66). Біля основи джгутиків є одна пульсуюча вакуоля. Пластиди виконують також функцію фоторецептора, клітини водорості мають негативний фототаксис. Вид цього роду *C. paradoxa* зустрічається у планктоні забруднених водойм. Наявність запасної речовини крохмалю, хрестоподібне розташування джгутикових корінців та пластинчасті мітохондріальні кристи вказує на спорідненість глаукоцистових з зеленими водоростями та вищими рослинами та

підтверджує правильність віднесення їх до групи платикристалних. Наявність альвеольованих клітинних покривів пов'язує їх з динофітовими та діатомовими водоростями. Фотосинтетичний апарат цих водоростей має предковою формою синьозелені водорості, оскільки їх пластиди більш подібні до синьозелених водоростей, ніж пластиди інших відділів.

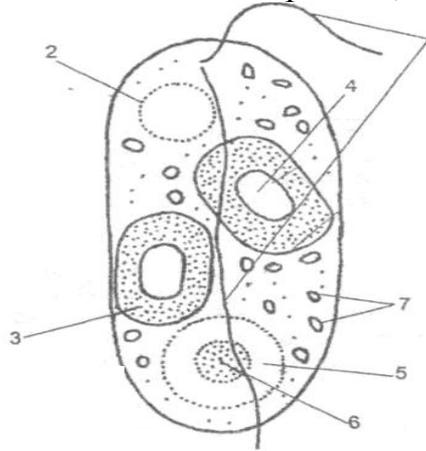


Рис. 1.66. *Cyanophora paradoxa*: 1 - джгутики; 2 - пульсуюча вакуоля; 3 - ціанела; 4 - карбоксисома; 5 - ядро; 6 - ядерце; 7 - гранули крохмалю (за: Костіков та ін., 2006)

Глаукоцистові водорості розташовуються в «термінальній кроні» філогенетичного дерева поруч з криптофітовими водоростями та разом з червоними і зеленими водоростями та вищими рослинами складають одну велику монофілетичну групу фотоавтотрофних платикристалних організмів.

Відділ Червоні (Родофітові) водорості – Rhodophyta

Червоних водоростей нараховується близько 6000 видів. Вони мають різноманітну морфологічну структуру, від мікроскопічних одноклітинних кокоїдних форм до багатоклітинних макроводоростей, розчленованих на стеблелистоподібні органи. Зростають у морях, прісноводних форм дуже мало (біля 100 видів). Виявлені рештки відомі з докембрійських відкладів (600 млн. років). Це платикристалні водорості, клітини яких вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою з домішкою фікоколоїдів. Пластиди первинно симбіотичні родофітового типу, з двомембранною оболонкою. Тилакоїди поодинокі. На всіх етапах розвитку відсутні джгутикові стадії, у циклі розвитку є додаткове покоління – карпоспорофіт. Зафіксоване зростання представника родини *Corallinaceae* на глибині 270 м, який утворює пляму площею 1м². Освітленість там складає всього 0,0005% від денної. Можливість фотосинтезувати завдячується наявності жовчних пігментів.

Веgetативне тіло їх багатоклітинне, може досягати 2 м. Це в основному макроводорості, що мають трихальну, гетеротрихальну, псевдопаренхіматозну або паренхіматозну морфологічну структуру. В

основному це прості або розгалужені нитки, кущики, пластинки, інколи розчленовані на стеблolistоподібні органи (рис.1.67).

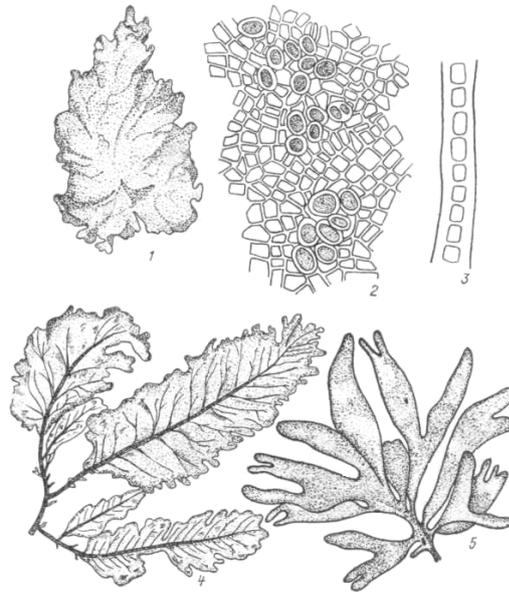


Рис. 1.67. Червоні водорості з пластинчастою структурою слані: *Porphyra* (1 – загальний вигляд; 2 – вид зверху, помітні карпоспори; 3 – поперечний розріз слані); *Delesseria* (4 – ділянка слані); *Chondrus* (5 – ділянка слані) (за: Костіков та ін., 2006)

Як виняток серед нижчих форм червоних водоростей зустрічаються мікроскопічні одноклітинні представники кокоїдної морфологічної структури, наприклад, *Porphyridium*.

Клітини в нитках зв'язані між собою плазмодесмами, що проходять через пори. Всі варіанти будови їх можуть бути зведені до системи галузистих ниток, від простих у *Callithamnion* до щільно зімкнутих ниток, які утворюють навколо осі «кору», псевдопаренхіму. Слань буває одно- або багатоосьовою. Клітини мають внутрішню оболонку з целюлози, зовнішню – з кутикули (маноза), середню – з фікоколоїдів (агар-агар, агароїд, карагенін) та пектину, який має властивість ослизнитися, внутрішню – з целюлози. Оболонка клітини інкрустується CaCO_3 .

Ядро одне, в старих клітинах кілька. Мітоз закритого типу. Полярними структурами веретена поділу є «полярні кільця», оскільки центріолі відсутні. Під час поділу утворюється перинуклеарна ендоплазматична сітка, що вкриває ядро.

Пластиди у нижчих форм пластинчасті, з піреноїдом, у більшості – зернисті, без піреноїдів. У ламелах пластид по одному тилакоїду, на поверхні якого знаходяться фікобілісоми. Комплекс зелених – хлорофіл *a*, червоних – фікоеритрин, з синіх – фікоціанін та алофікоціанін (фікобіліни), оранжевих – каротиноїди (α - та β -каротини, віолаксантин, лютеїн,) та інших пігментів зумовлює забарвлення сланей від світлорожевого до темнофіолетового і червоного кольору. Нещодавно були спростовані дані про наявність у червоних водоростей хлорофілу *d*. При дослідженнях цей хлорофіл виявлявся у клітинах червоних водоростей, що були масово контаміновані синьозеленою водорістю *Acarichloris marina*, клітини якої дійсно містять

хлорофіл *d*. Запасні речовини в клітинах – багрянковий крохмаль та олія. Багрянковий крохмаль (α -1,4 глюкозан), за хімічними властивостями більш близький до глікогену ніж до крохмалю, червоніє від йоду, накопичується в цитоплазмі або відкладається на пластидах. Глікоген виявлений лише у деяких представників класу *Bangiorhysae*.

Розмноження. Вегетативне – нетипове, частини тіла, які відриваються, гинуть. Це свідчить про високий ступінь інтегрованості організму у червоних водоростей. Зрідка у них утворюються вивідкові бруньки. Лише для одноклітинних поділ на дві дочірні клітини – характерний спосіб розмноження. Безстатеве – за допомогою без джгутикових моно- та тетраспор, які утворюються в спорангіях, що виникають з будь-якої клітини (рис. 1.68).

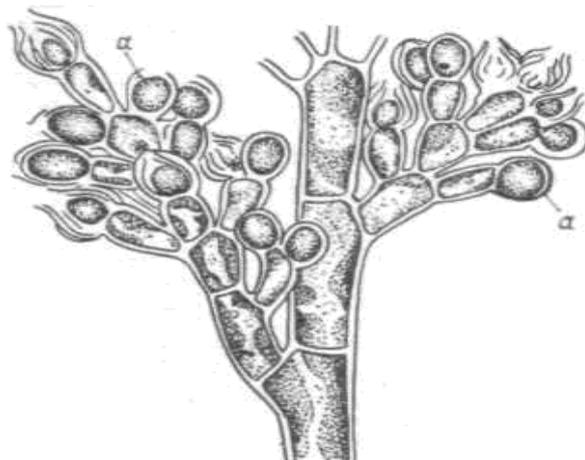


Рис. 1.68. Моноспорангії (а) флорідеофіцієвих водоростей (за: *Водоросли...*, 1989)

Статеве розмноження – специфічна оогамія. Яйцеклітина утворюється в оогонії, який у червоних водоростей називається карпогоном. У бангіофіцієвих він подібний до звичайної, трохи збільшеної і інтенсивніше забарвленої клітини. У флорідеофіцієвих карпогон має нижню розширену черевну частину, в якій міститься ядро, та верхню – витягнуту трубочкою частину – трихогіну, що виконує функцію уловлювання чоловічих гамет. Карпогон утворюється з верхівкової клітини карпогоніальної нитки. Після відгалуження карпогоніальної нитки ця клітина перетворюється у ауксиллярну клітину. Чоловіча гамета – безджгутиковий спермацій, утворюється по одному у антеридії, який називається сперматангієм. При заплідненні спермацій переноситься водою до трихогіни, прилипає до неї і після лізису її оболонки проходить по ній і зливається у черевці з яйцеклітиною. У деяких представників спермації голі, рухаються амебоїдно.

Зигота проростає без періоду спокою і дає початок утворенню карпоспор, які являють собою голі, нерухомі або з амебоїдним рухом, клітини. Карпоспори, як і зигота, диплоїдні.

Для червоних водоростей характерний складний та своєрідний цикл розвитку, який супроводжується складними процесами розвитку зиготи (рис.1.70). Цикл розвитку у більшості диплогаплофазний, є зміна двох

покоління (гаметофіта і спорофіта) або трьох (гаметофіта, паразитуючого на ньому диплоїдного *карпоспорофіта*, що утворює *карпоспори*, та диплоїдного спорофіта, що утворює безстатеві спори). Існує багато варіантів циклів розвитку червоних водоростей. Різноманітність циклу розвитку використовують в систематиці червоних водоростей.

Характерний для низькоорганізованих бангіофіцієвих цикл розвитку можна показати на червоній водорості порфірі. *Porphyra* має тіло у вигляді пластинки до 0.5 м завдовжки. Це гаметофіт, на якому з вегетативних клітин верхньої частини тіла утворюються сперматангії і карпогони. Карпогони мають вигляд клітини з невеличким виростом, що відповідає трихогні.

Після запліднення карпогон ділиться на диплоїдні карпоспори, які мають вигляд голих клітин і виходять з карпогона, іноді за допомогою амебоїдних рухів. Через деякий час карпоспори проростають в ниткоподібне тіло з однорядних ниток, яке проникає в раковину молюска. Це покоління спорофіта раніше описували як самостійний вид – конхоцеліс рожевий. В такому стані водорість диплоїдна, на ній виростають моноспорангії, в яких шляхом мейозу утворюються гаплоїдні моноспори. Вони проростають в нові гаметофіти. Тобто в циклі розвитку чергуються два покоління – гаметофіт (гаплоїдна порфіра) і тетраспорофіт (диплоїдний конхоцеліс).

Характерний для примітивних флорідеофіцієвих цикл розвитку можна показати на прісноводній водорості батрахоспермумі. *Batrachospermum* це галузистий, вкритий слизом кущик, до 10 см заввишки. На кожній нитці кущика є мутовчаті відгалуження – асимілятори. На них утворюються сперматангії. Після запліднення від черевця карпогона відчленовуються кілька бокових клітин, з яких виростають диплоїдні галузисті малоклітинні нитки – гонімобласти. З їх верхніх клітин утворюються карпоспорангії з диплоїдними карпоспорами. Вони, як правило, зібрані в щільні соруси, які іноді називають цистокарпіями. Сукупність диплоїдних гонімобластів, що не покидають гаплоїдний гаметофіт, являє собою нове, проміжне покоління – карпоспорофіт (рис. 1.69).

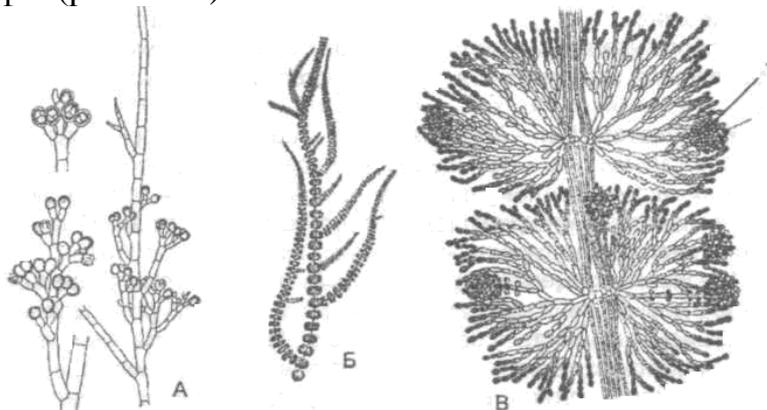


Рис. 1.69. *Batrachospermum*: А - диплоїдний спорофіт; на верхівці розташовуються клітини-спорангії та тетради клітин, гомологічні тетраспорангіям, з яких починається розвиток гаметофіту; Б - зовнішній вигляд гаметофіту; В - фрагмент гаметофіту зі сферичними карпоспорофітами. 1- цистокарпій з карпоспорами (за: Костіков та ін., 2006)

З карпоспор розвивається третє покоління власне спорофіт (моноспорофіт), що має гетеротрихальну морфологічну структуру, зовсім не схоже на гаметофіт. Частина ниток стелиться по субстрату, а частина піднімається вертикально. Цю стадію батрахоспермума раніше описували як окремий рід. На ній можуть утворюватись моноспорангії, в яких шляхом мейозу утворюються гаплоїдні моноспори.

Саме ця стадія відповідає тетраспорофіту інших червоних водоростей. В залежності від умов освітлення та температури на ній можуть утворюватись не тільки моноспори, а й гаметофіти, що доказано експериментальним шляхом. Одним з найбільш поширених типів розвитку, особливо серед високорозвинутих флорідеофіцієвих, є тип розвитку, досліджений у представників роду *Corallina*.

На верхівках кущиків слані утворюються ініціальні клітини, з яких розвиваються моносифонові, з одного ряду клітин, гілочки – *трихобласти*.

На чоловічому гаметофіті на трихобластах виникають материнські клітини спермаціїв. Спермації відбруньковуються по 2-6 від кожної материнської клітини. На жіночому гаметофіті на 4-клітинних карпогонних гілочках виникають карпогони. Після запліднення від однієї з клітин карпогонної гілочки відчленяється *ауксиллярна клітина*, яка плазмогамно зливається з карпогоном.

Сукупність ауксиллярних клітин з карпогоном називається *прокарпієм*. З прокарпія розвиваються *гонімобластні нитки*, на верхівках яких утворюються *карпоспорангії*.

З інших клітин гонімобласта виникають нитки, що утворюють навколо карпоспорангіїв і карпоспор, що розвиваються, псевдопаренхімну оболонку. Цей утвір називають *цистокарпієм*. Все це є проміжним спорофітним поколінням – карпоспорофітом. Після дозрівання карпоспори випадають через отвір на верхівці цистокарпія і проростають у диплоїдні тетраспорофіти. Вони морфологічно подібні до гаметофіта, але утворюють тетраспорангії на гілочках полісифональної будови.

В результаті мейотичного поділу в тетраспорангії утворюються 4 гаплоїдні тетраспори. Кожна тетраспора дає початок гаметофіту, на якому утворюються статеві органи. В інших водоростей, у яких ауксиллярні клітини віддалені від карпогона, з розширеної його частини виростають *ообластемні нитки*. Вони підростають до ауксиллярних клітин і зливаються з ними, причому зливаються тільки плазми. Після злиття розвиваються гонімобласти, в клітинах яких утворюються диплоїдні карпоспори, що дають початок тетраспорофіту, з тетраспор якого виростають гаметофіти.

Виділяють ще досить поширений тип циклу розвитку червоних водоростей, також характерний для найбільш високоорганізованих водоростей, зокрема з роду *Polysiphonia*. У них не утворюються ообластемні нитки, а ауксиллярні клітини розвиваються з карпогона після його запліднення, потім зливаються з черевцем заплідненого карпогона. В результаті в середині карпоспорангія утворюються диплоїдні карпоспори.

Сукупність карпоспорангіїв вкривається захисними клітинами, так званим перикарпієм. Карпоспорофіт з карпоспорангіями, карпоспорами, вкритий перикарпієм є цистокарпієм (Рис. 1.70).

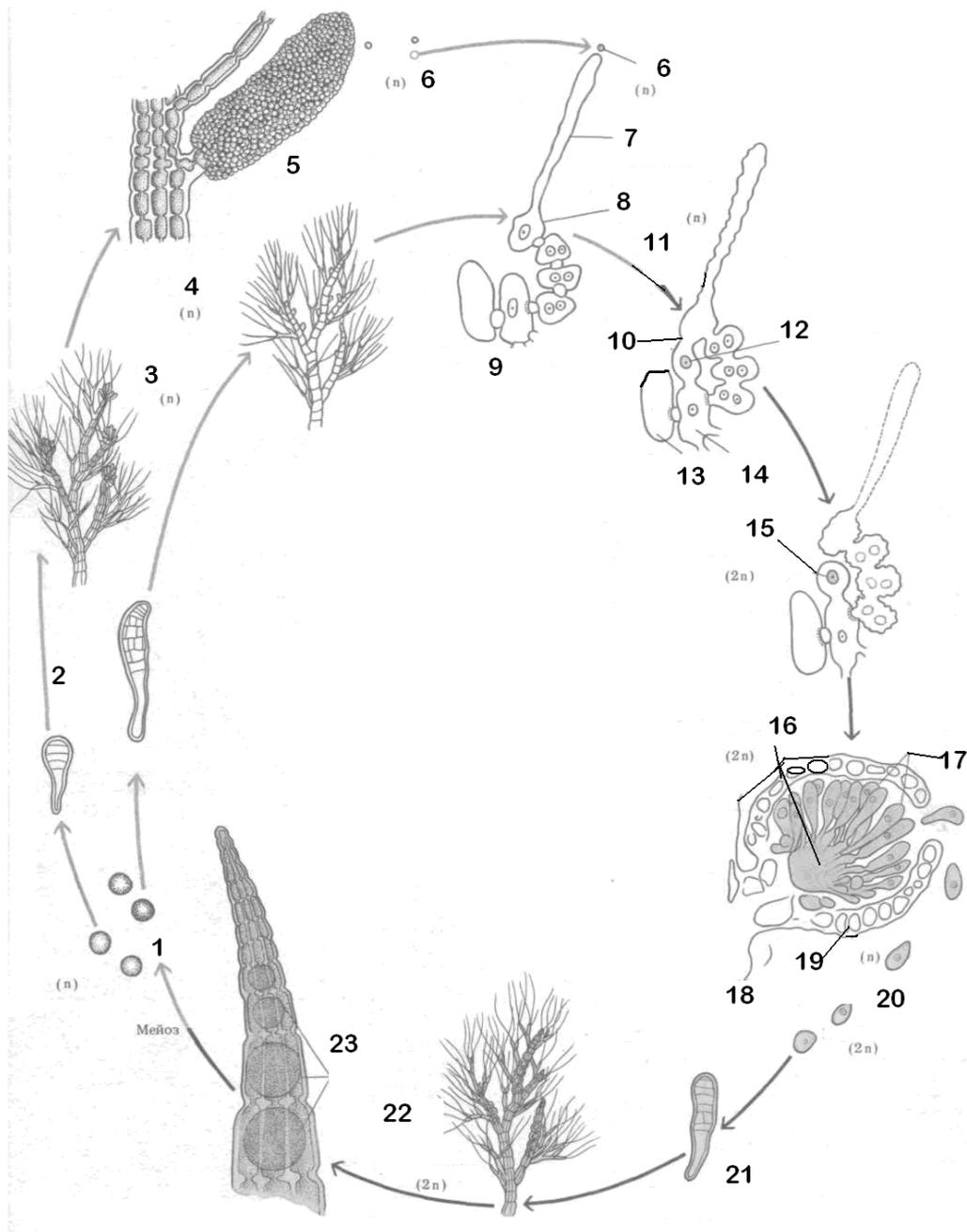


Рис. 1.70. Життєвий цикл Полісіфонії (*Polysiphonia*): 1 – тетраспори (n); 2 – проростаючі тетраспори (n); 3 – чоловічий гаметофіт (n); 4 – жіночий гаметофіт (n); 5 – сперматангій (n); 6 – спермації (n); 7 – трихогіна; 8 – яйцеклітина в базальній частині карпогона; 9 – карпогоніальна гілочка; 10 – ауксілярна клітина (n); 12 – ядро зиготи ($2n$); 13 – осьова клітина (n); 14 – опорна клітина (n); 15 – ядро зиготи ($2n$); 16 – карпоспорофіт ($2n$) всередині перикарпа (n); 17 – карпоспорангії ($2n$); 18 – цистокарп; 19 – перикарп (n); 20 – карпоспори ($2n$); 21 – проростаюча карпоспора ($2n$); 22 – тетраспорофіт ($2n$); 23 – тетраспорангії ($2n$) (за: Рейвн и др., 1990)

Цикл розвитку червоних водоростей гаплодиплофазний, мейоз споричний, чергуються три покоління: гаметофіт, карпоспорофіт, тетраспорофіт.

В основу класифікації червоних водоростей покладено будову жіночих репродуктивних органів та процес розвитку гонімобласта. За цією системою відділ ділиться на два класи: 1. Bangiophyceae ; 2 .Florideophyceae.

Клас Бангіофіцієві – Bangiophyceae

Це одноклітинні, колоніальні або багатоклітинні водорості, що мають нитчасту, різнонитчасту та пластинчасту (паренхіматозну) морфологічну структуру. В клітині одне ядро, зірчастий хлоропласт з піреноїдом (рис. 1.71). Між клітинами немає пор. Безстатеве розмноження за допомогою моноспор.

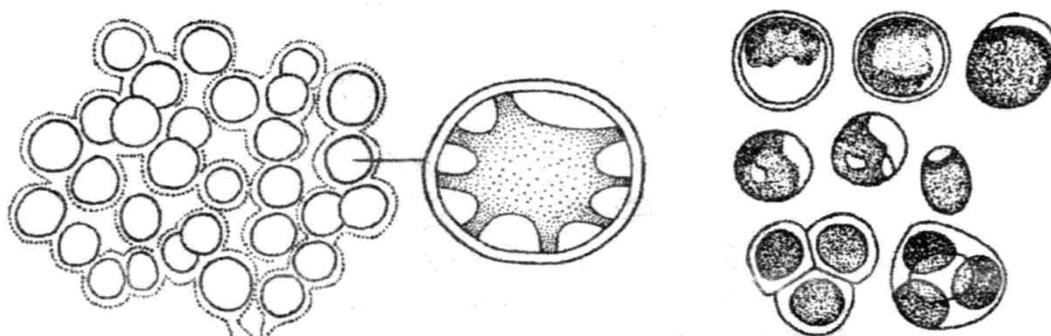


Рис. 1.71. Бангіофіцієві водорості: зліва – *Porphyridium purpureum*, справа – *Cyanidium caldarium* (за: Мандрик, Колесник, 2006)

Гамети утворюються у вегетативних клітинах, що виконують функцію гаметангіїв. В карпогоні, що не має трихогони або має тільки невеликий виріст, зигота ділиться безпосередньо на карпоспори. Моноспори та карпоспори можуть рухатися амебоїдно. В циклі розвитку чергуються два покоління – гаметофіт і спорофіт. Це нижчі форми червоних водоростей, їх порівняно небагато – близько 70 видів.

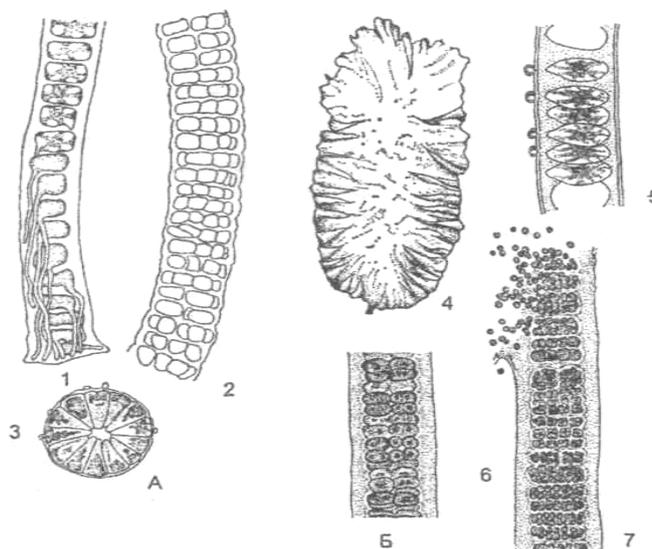


Рис. 1.72. Бангіофіцієві водорості: А – *Bangia*; Б – *Porphyra*: 1 – базальна частина слані з ризоїдами; 2 – середня багаторядна частина слані; 3 – поперечний зріз через слані в зоні розвитку моноспорангіїв; 4 – зовнішній вигляд слані; 5-7 – поперечний зріз через пластину в зоні карпогонів (5), сперматангіїв (6) та карпоспорангіїв (7) (за: Костіков та ін., 2006)

В класі виділяють чотири порядки. Представниками бангіофіцієвих є види роду *Porphyra*, що мають пластинчасту структуру паренхіматозної будови, наприклад, *Porphyra nereocystis*, яка має найбільші розміри – понад 1 м. Види роду *Bangia* представлені нерозгалуженими нитчастими структурами. Це прикріплені до субстрату водорості, наприклад, дводомна *Bangia atropurpurea* (рис. 1.72).

Бангіофіцієві зустрічаються переважно в морях. З одноклітинних водоростей з кокоїдною морфологічною структурою, що можуть утворювати слизові колоніальні скупчення клітин еліпсоїдної форми, типовим представником є *Porphyridium purpureum*, що зустрічається в аерофітних умовах, на затіненому ґрунті, а також *Cyanidium caldarium*, округлі клітини якого зустрічаються у гарячих кислих джерелах, розмножується автоспорами. Одноклітинні бангієві відомі також як внутрішньоклітинні симбіонти динофітових водоростей.

Клас Флорідеофіцієві – Florideophyceae

Багатоклітинні види різноманітної форми з вегетативним тілом, яке має вигляд від розгалужених ниток (гетеротрихальна структура) до складної будови подібної до вищих рослин зі складною анатомічною псевдопаренхіматозною будовою – одно- та багатоосьового типу. У багатьох морських форм тіло просочене вапном. Клітини одно- або багатоядерні з родопластами без піреноїдів. В них є первинні і вторинні пори. Запасна речовина клітин багрянковий крохмаль. Карпогон з трихогіною. Після запліднення розвиваються гонімобласти з карпогона або з ауксиллярних клітин після злиття їх з ообластемними нитками, чи заплідненим карпогоном, в яких утворюються карпоспори. Вегетативне розмноження відбувається за допомогою додаткових пагонів, що виростають від підошви пагонів, безстатеве – моноспорами та тетраспорами.

В класі виділяють від 6 до 17 порядків. Флорідеофіцієві є типовими мешканцями морів і океанів. У прісних водах зрідка зустрічається *Batrachospermum moniliforme*, *Thorea ramosissima* та інші. Види морського роду *Nemalion* мають багатоосьовий тип слані у вигляді блідорожевих слизових шнурів. Види *Callithamnion* звичайні у Чорному морі, слань їх просочена вапном, зовнішньо схожі з розгалуженими каменями рожевого кольору. В слані розвиваються заглибини – концептакули, в них на спорофітах утворюються спорангії, на гаметофітах – гаметангії. Вертикальні пірчасті кущики *Corallina* просочені вапном, галузяться в одній площині, органи розмноження та карпоспорофіти розвиваються у концептакулах. Для

них характерне ізоморфне чергування поколінь, можуть жити у смузі прибою та проникати на значні глибини в морях. Види *Ahnfeltia* мають дихотомічно розгалужені багатоосьові слані, що виростають від базальних кірок. Цикл розвитку представлений цикломорфозом. Використовується для отримання агар-агару. Види *Lithothamnion* мають вигляд коралоподібних кущиків, беруть участь в утворенні коралових рифів (рис. 1.73).

У *Delesseria* слань має вигляд ясно-червоних листків з перистим жилкуванням, утворених зростанням бокових гілок однієї головної осі. Види проникають в південних морях на значні глибини.

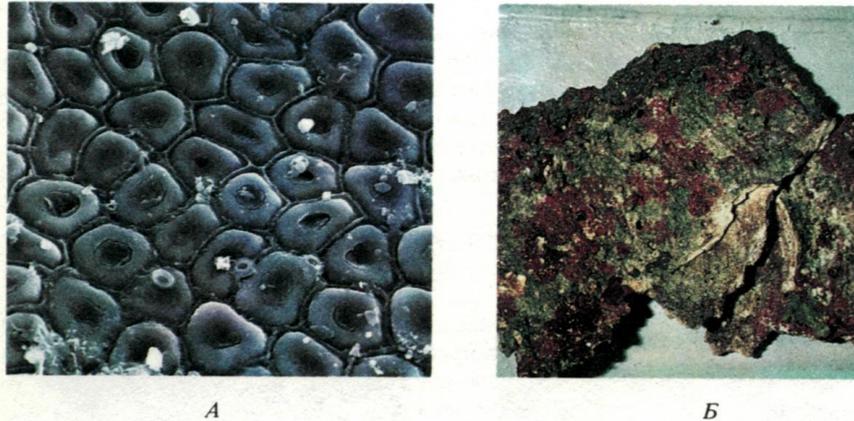


Рис. 1.73. А – водорість *Corallina* sp. утворює плями до 1 м в діаметрі на підводних скелях на глибині 268 м, де освітленість всього 0, 0005% від денної на поверхні океану; Б – родофітові кораллинові водорості на каменях підводної гори біля Багамських островів (за: Рейвн и др., 1990)

Phyllophora nervosa має вигляд закручених стрічок. Слань складається з корового шару та серцевини, гаметангії та спорангії розміщуються на спеціальних листочках. Утворює на мілководдях Чорного моря значні зарості, які називають «філофорне поле Зернова». *Ceramium rubrum* має слань у вигляді маленьких кущиків з дихотомічно розгалуженими гілочками. Водорість має членисту будову: вкриті корою ділянки інтенсивно червоно забарвлені, а проміжні між ними – без кори, майже прозорі (рис. 1.74).

Червоні водорості завдяки своїм особливостям – відсутність джгутиків, стигми, фоторецепторів, еджективних органел, скоротливих вакуолей, рухливих статевих клітин та наявність специфічних фікоколоїдів у клітині, «полярних кілець» замість відсутніх центріоль, поодиноких тилакоїдів в ламелах, фікобілісом, фікобілінів, хлорофілу *a*, запасного продукту – багрянкового крохмалю та складного розвитку зиготи – є самостійним чітко окресленим монофілетичним таксоном.

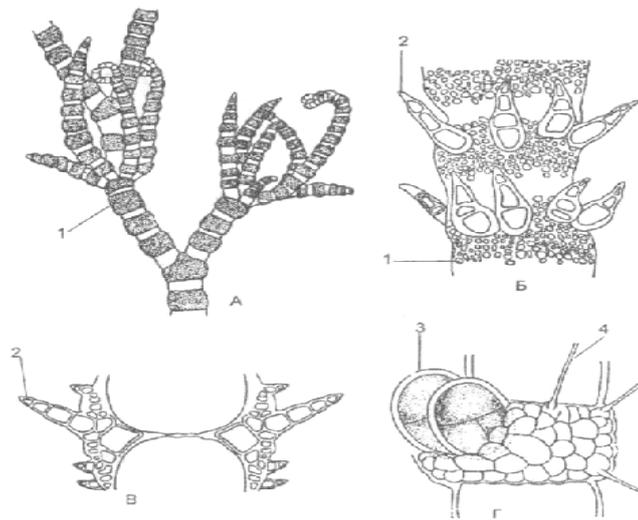


Рис.1.74. *Ceratium*: А - фрагмент слані з поясками; Б, В - зона пояска з шипами; Г - поясок з тетраспорангіями та щетинками. 1 - поясок; 2 - шип; 3 - тетраспорангії; 4 - щетинка (за: Костіков та ін., 2006)

Монофілетичність Rhodophyta підтверджує пластидний геном, який отримали клітини цих водоростей внаслідок тільки одного симбіогенезу, на що вказує двомембранна оболонка пластиди. Виникнення червоних водоростей датується значно пізнішим періодом, ніж вважалося раніше. Очевидно це відбулося під час великої радіації еукаріот.

Низка видів червоних водоростей стали рідкісними, включені до Червоної книги України. Це *Nemalion helminthoides*, *Batrachospermum moniliforme*, *B. ectocarpum*, *Thorea ramosissima*, *Phyllophora pseudocerantoides*, *Polysiphonia phinulosa* та ін.

Місце червоних водоростей в системі органічного світу при основі філогенетичного дерева не підтверджується аналізом молекулярних дендрограм. За сучасними матеріалами Rhodophyta розташовується в «термінальній кроні» філогенетичного дерева поруч з Glaucocystophyta і Chlorophyta та вищими рослинами (Embryophyta), які складають одну велику монофілетичну групу фотоавтотрофних платівчастокристиних організмів.

Відділ Зелені (Хлорофітові) Водорості – Chlorophyta

До відділу відносяться близько 25000 видів еукаріотичних фототрофних платикристалних водоростей з різноманітними морфологічними структурами (рис. 1.75). В клітинах первинні симбіотичні пластиди – хлоропласти. Зелене забарвлення їх обумовлене наявністю у хлоропластах таких пігментів, як хлорофіли *a* і *b*. Запасна речовина клітини – крохмаль. Високі рештки відомі з протерозойської ери (1400 млн. років). Зелені водорості дуже поширені скрізь, як у водоймах, так і в наземних умовах.

Будова оболонки клітини у цих водоростей різноманітна. Є клітини оточені лише плазмалею, в деяких представників на плазмалемі можуть відкладатися субмікроскопічні органічні лусочки. Але звичайно у них клітини вкриті целюлозно-пектиновими оболонками. У більшості видів клітинна оболонка має постійну форму, всередині вона целюозна, зовні пектинова, у ряду видів – тільки пектинова, може бути також глікопротеїнова, ксиланова, мананова.

Оболонка може включати солі феруму, кальцію, мангану тощо, зрідка з шаром спорополеніну, кутину. На поверхні її можуть бути різноманітні вирости, які є пристосуванням для захисту чи для збільшення плавучості. Оболонка має пори, які утворюються при цитокінезі або під дією ферментів, через які за допомогою плазмодесм відбувається зв'язок між клітинами, або ж виділяється слиз для утворення колоній, або для переходу до пальмелеподібного стану.

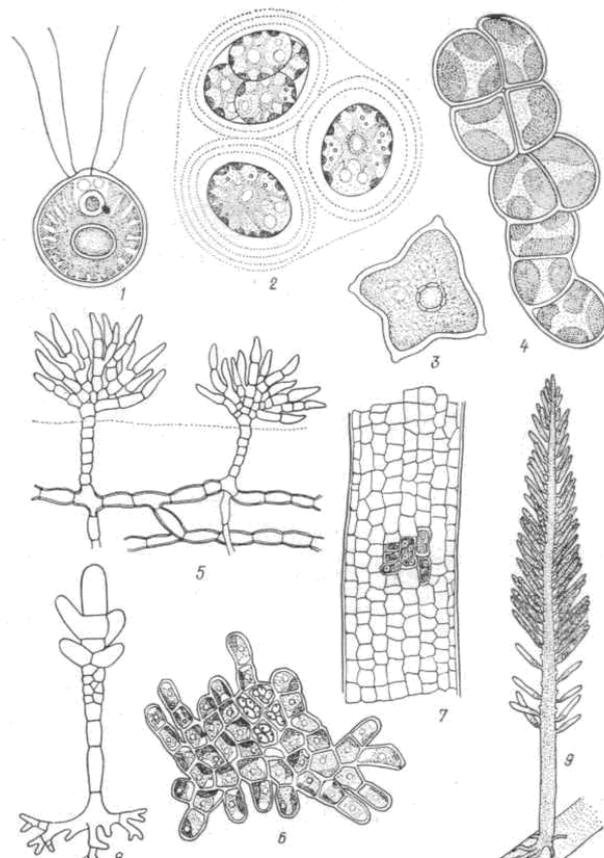


Рис. 1.75. Типи морфологічних структур вегетативного тіла хлорофітових водоростей: 1 – монадний; 2 – гемімонадний; 3 – кокоїдний; 4 – нитчастий; 5 – різнонитчастий; 6 – псевдопаренхіматозний; 7 – паренхіматозний; 8 – сифонокладальний; 9 – сифональний (за: Водоросли..., 1989)

Монадні форми, а також монадні стадії – зооспори і гамети мають від 1-2 до 16 або багатьох однакових або різних джгутиків, гладеньких чи з лусочками, чи простими мастигонемами, які можуть розташовуватися пірчасто або гребінчасто. Джгутики можуть бути апікальними,

субапикальними, латеральними, виходять, як правило, з джгутикової ямки. В перехідній зоні джгутиків монадних вегетативних клітин є зірчаста структура, може бути дископодібна або спіралевидна структури. Організація корневих систем різноманітна.

У деяких представників зелених водоростей еджективними органелами є трихоцисти, примітивні форми можуть мати псевдоніжки.

У клітині може бути від одного до сотень ядер куле- або лінзоподібної форми з багатьма ядерцями. Ядерна мембрана не має зв'язку з хлоропластами. Мітоз різних типів – закритий, напіввідкритий, відкритий. Під час мітотичного поділу клітин утворюється перинуклеарна ендоплазматична сітка. У деяких видів *Prasinophyceae* ядро має зв'язок з базальними тілами джгутиків за допомогою ризопласта. Полярними структурами веретена поділу можуть бути базальні тіла джгутиків, цистерни ендоплазматичної сітки, а також ризопласт, чи центріолі (є тільки у нерухомих клітин, крім харофіцієвих), якщо вони є.

Цитокінез відбувається за допомогою перетяжки (кільцевої борозни) або клітинної платівки, яка може формуватися по типу фікопласта (за участі мікротрубочок, паралельних площині поділу клітини) або фрагмопласта (за участі мікротрубочок, перпендикулярних площині поділу клітини).

Мітохондріальні кристи пластинчасті.

Хлоропластів у клітині буває від одного до кількох десятків, вони різноманітні за формою і розмірами. За типом пластида зелених водоростей є первинно-симбіотичним хлоропластом. Оболонка хлоропласта двомембранна. У ламелах хлоропласта може бути від двох до багатьох тилакоїдів, сформовані грани. У хлоропластах містяться піреноїди, занурені у строму хлоропласта. Вони є центрами утворення крохмалю, який накопичується у хлоропластах. Ендоплазматичної сітки у хлоропласті, на відміну від хромофітових водоростей, не виявлено.

У монадних форм у клітині є стигма (вічко) червоного кольору, яка є частиною хлоропласта і регулює світловий потік до фоторецептора. Фоторецептором служить мембрана оболонки хлоропласта та плазмалема. Фоторецепторним пігментом є каротинобілок – родопсин.

Монадні та гемімонадні форми мають скоротливі вакуолі, інші – вакуолі з клітинним соком – тонопласт. В цитоплазмі є також лізосоми, пероксисоми, сферосоми, ірисові тільця.

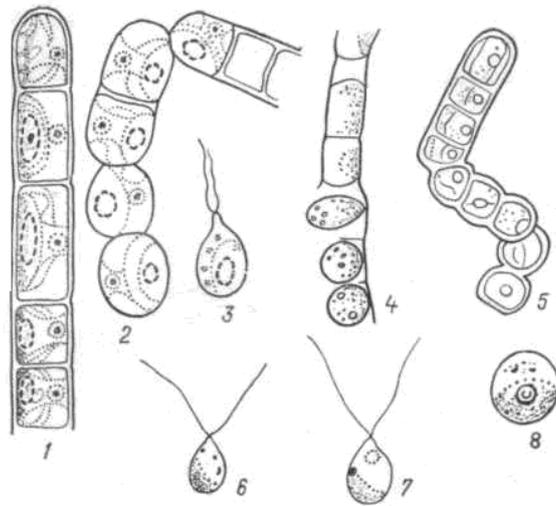


Рис. 1.76. Різні способи розмноження (на прикладі *Klebsormidium*): 1 – ділянка вегетативної нитки; 2 – фрагментація; 3 – зооспора; 4 – утворення апланоспор; 5 – утворення акінет; 6 – мікрогамета; 7 – макрогамета; 8 – зигота (за: Водоросли..., 1989)

Серед зелених водоростей наявні одноклітинні та багатоклітинні представники, колоніальні форми, характерні усі типи морфологічних структур слані: монадний, гемімонадний, кокоїдний, нитчастий, пластинчастий, різнонитчастий, сифональний, сифонокладальний.

Розмноження. Зелені водорості розмножуються вегетативним, безстатевим та статевим шляхом (Рис. 1.76, 1.77). Вегетативне розмноження у водоростей без клітинної оболонки відбувається простим поділом клітин, у колоніальних і багатоклітинних – розпадом колоній, розривом ниток, тобто фрагментацією слані.

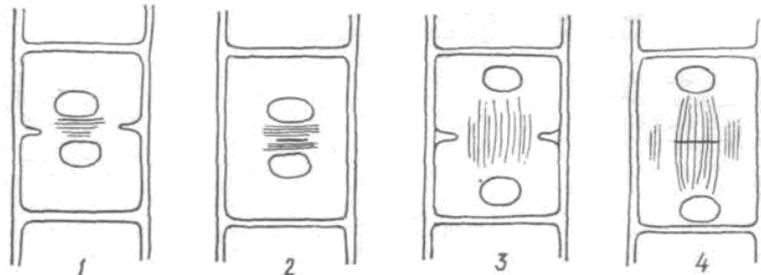


Рис. 1. 77. Типи поділу клітин хлорофітових водоростей: 1,2 – веретено поділу відсутнє, ядра зближені (1 – поділ за допомогою кільцевої борозни за участі фікопласта; 2 – поділ за допомогою клітинної пластинки, що утворюється за типом фікопласта); 3, 4 – веретено поділу є, ядра віддалені одне від одного (3 – поділ за допомогою кільцевої борозни, 4 – поділ за допомогою клітинної пластинки, що утворюється за типом фрагмопласта) (за: Масюк, 1993)

У ценобіальних форм дочірні колонії утворюються всередині клітин материнських колоній. У *Charophyceae* на ризоїдах утворюються вивідкові бульбочки, а у вузлах слані можуть утворюватися нові рослини, що відчленовуються від материнської особини. Безстатеве розмноження відбувається за допомогою спор, які утворюються в спорангіях від однієї до сотень. Спори можуть бути рухомі – зооспори, які утворюються в

зооспорангіях і мають по 2-4, зрідка – багато джгутиків, та нерухомі – апланоспори. Утворюються також автоспори та гіпноспори.

Статеве розмноження дуже поширене і проходить у формі гологамії, ізогамії, гетерогамії, оогамії, кон'югації. Гамети утворюються в одноклітинних статевих органах – гаметангіях, як виняток гаметангії багатоканальні (рід *Draparnaldiella*). Зелені водорості можуть бути гомоталічні і гетероталічні. Зигота у більшості видів проходить стадію гіпнозиготи.

У циклі розвитку зелених водоростей відбувається зміна гаплоїдної і диплоїдної ядерних фаз та зміна поколінь – гаметофіта і спорофіта. Перехід від диплоїдного до гаплоїдного стану відбувається за допомогою мейозу, який може бути зиготичним, споричним, гаметичним і соматичним. Зміна форм розвитку може бути ізоморфною або гетероморфною з домінуванням гаметофіта або спорофіта. Для агамних форм характерний цикломорфоз.

Представники зелених водоростей поширені у воді і в наземних умовах. Зустрічаються у прісних, солоних і пересолених водоймах як планктонні, перифітонні і бентосні організми. У наземних умовах поширені у ґрунті і на ґрунті, на скелях, каменях, на корі дерев, у повітрі та в інших місцезростаннях. Вони можуть поселятися як епіфіти та епізоїти на рослинах і тваринах, а також всередині інших організмів, як ендоспори і ендозоїти. Їх масовий розвиток може викликати зелене або червоне цвітіння води, ґрунту, снігу, скель, кори дерев тощо.

У відділі довгий час поділ на класи та порядки відбувався на основі типів морфологічних структур, наявності джгутиків та особливостей статевого розмноження. Вершиною цього поділу є система Б. Фотта (1971). Пізніше було досліджено, що зелені водорості мають два типи будови коренів джгутиків – хрестоподібну та асиметричну, три типи цитокінезу – за участю кільцевої борозни, фікопласта, фрагмопласта, три типи мітозу – закритий, напівзакритий, відкритий, різне місце мейозу в циклі розвитку, різні варіанти будови клітинних покривів та інше. Ці особливості та матеріали біохімічних та молекулярно-біологічних досліджень було використано для внесення змін в систему відділу.

За сучасними уявленнями, тобто з використанням молекулярних даних, та за традиційними ознаками відділ ділиться на класи: *Prasinophyceae*, *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae*, *Ulvophyceae*, *Siphonophyceae*, *Charophyceae* (в т. ч. кон'югати). Виділення цих класів у системі відділу *Chlorophyta* узгоджуються за морфолого-онтогенетичними, цитологічними, молекулярно-біологічними ознаками, а також за екологічними особливостями.

Клас Празиноїфіцієві – *Prasinophyceae*

До класу відносяться одноклітинні або колоніальні водорості, що мають монадну, кокоїдну та пальмелоїдну морфологічну структуру, клітини голі, вкриті тільки субмікроскопічними органічними лусочками з пектиногідратів з домішкою білків. Джгутиків від 1 до 16, які відходять від

заглибинки (джгутикової ямки) на передньому кінці клітини. Джгутики вкриті органічними лусочками. Фоторецептором у них є родопсин. Клітини прازیнофіцієвих мають різні типи будови, відрізняються кореневими джгутиками, типом мітозу та цитокінезу.

Типовими представниками є види роду *Pyramimonas*, види якого зустрічаються у прісних та солоних водоймах. Клітини частіше мають оберненогрушеподібну або овальну форму. Зовні клітинна мембрана вкрита 2-5 шарами лусок різноманітної форми. Джгутиків від 4 до 16, вони вкриті двома шарами лусок та мають волосоподібні відростки, розташовані хрестоподібно між валикоподібними виростами, всі джгутики однакової довжини. Базальна частина джгутиків зв'язана з піреноїдом за допомогою ризопласта. Ядро займає бокове положення. Хлоропласт чашоподібний, інколи з 4, 8, 12 лопатями. Є стигма, яка складається з 2-4 рядів ліпідних гранул, та 2-4 скоротливі вакуолі. Є трихоцисти, що викидаються з клітини у вигляді довгих ниток.

Розмножується клітина шляхом поділу, який розпочинається з заднього кінця клітини. Статевий процес гологамія, зигота ділиться мейозом і проростає чотирма зооспорами. В різних водоймах, особливо у сфагнових болотах, часто зустрічається *Pyramimonas tetrarynchus*. Представники роду *Tetraselmis* також мають 4 лускаті джгутики. Представниками кокоїдної форми є види роду *Halosphaera*. В циклі розвитку крім нерухомої клітини, з оболонкою як у цисти, є чотириджгутикові монадні клітини, схожі з *Pyramimonas* і здатні ділитися поділом пополам (рис.1.78).

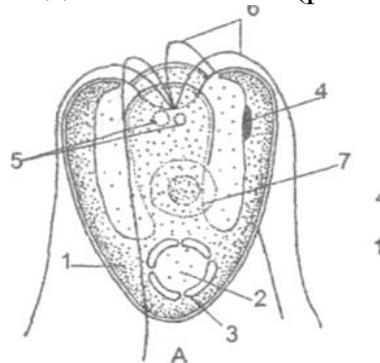


Рис. 1.78. Празинофіцієва водорість *Pyramimonas*: 1 - хлоропласт; 2 - піреноїд; 3 - крохмальна обгортка піреноїда; 4 - вічко; 5 - скоротливі вакуолі; 6 - джгутики; 7 - ядро (за: Костіков та ін., 2006)

Згідно з молекулярними та цитологічними даними Prasinophyceae лежать при основі системи Chlorophyta, зокрема нещодавно описана найпримітивніша прازیнофіцієва водорість *Crustamastix didima*. Її джгутики і клітини вкриті суцільною електронно-щільною кірочкою, яка розміщується безпосередньо над плазмалемою. Ця водорість представляє найдавнішу бокову еволюційну лінію, яка відгалужується від спільного стовбура зелених рослин.

Клас Хлорофіцієві водорості – *Chlorophyceae*

До характерних діагностичних ознак, за якими виділяється цей клас, відносяться такі: закритий мітоз, колапсуюче веретено поділу та цитокінез, у якому бере участь фікопласт. Монадні стадії мають короткі базальні тіла, які розташовуються у правій половині кола чітко, або дещо зміщені за годинниковою стрілкою, або розміщуються по всьому обрису кола. Коренева система джгутиків має хрестоподібну форму. Джгутики і плазмалема не мають субмікроскопічних лусочок. Зооспори можуть бути вкриті оболонкою або голі.

Для представників класу характерні різноманітні морфологічні структури: монадна, гемімонадна, кокоїдна, сарциноїдна, нитчаста, різнонитчаста, паренхіматозна, псевдопаренхіматозна, сифональна та сифонокладальна. Вони одно- або багатоклітинні, або неклітинні, прикріплені, неприкріплені. Розмноження вегетативне, безстатеве, статеве. Мейоз переважно споричний, інші типи зустрічаються рідше. Зміна поколінь ізоморфна і гетероморфна.

На основі молекулярних даних щодо обсягу та напрямків еволюції класу та даних щодо будови покривів клітини, цитоскелета, цито- та каріокінезу, у системі класу виділяють різну кількість порядків. Подаємо матеріали щодо кількох з них: *Volvocales*, *Chlorococcales*, *Chaetophorales*, *Scenedesmales*, *Oedogoniales*.

Порядок Вольвокальні – *Volvocales*. Характерними ознаками є монадна морфологічна структура вегетативних клітин, ризопласт, утворений з центрину, та поділ клітини, що відбувається за допомогою специфічного так званого хламідомонадного мітозу (*Ch*-мітоз). При цьому типі мітозу у формуванні веретена поділу беруть участь базальні тіла, фікопласт утворюється з мікротрубочок коренів джгутиків. Порядок походить від прازیнофіцієвих водоростей. До порядку входять понад 1000 видів одноклітинних або колоніальних, в тому числі ценобіальних, мікроскопічних водоростей.

Типовий представник – одноклітинна водорість з роду *Chlamidomonas*, частіше яйцеподібної форми, з двома однаковими джгутиками на передньому кінці (рис. 1.79). Оболонка м'яка, щільно прилягає до протопласта. Хлоропласти частіше чашоподібні з одним, рідше двома піреноїдами. Стигма та дві пульсуючі вакуолі у передній частині хлоропласта. Безстатеве розмноження зооспорами, статеве – ізо-, гетеро-, оогамія.

Найпоширенішим видом є *Chlamidomonas debaryana*. Близьким до цього роду є рід *Carteria*, клітина якої має чотири джгутики. Види роду дуже поширені у різноманітних водоймах, в т.ч. у водоймах України. Представники роду *Chlorogonium* зустрічаються в калюжах і болотах, мають дуже витягнуте, майже голкоподібне тіло з двома джгутиками.

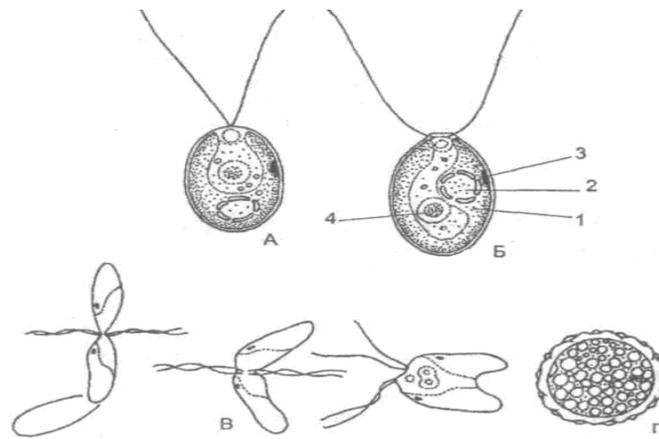


Рис.1.79. *Chlamydomonas*: А - *Ch. reinhardtii*; Б-Г - *Ch. moewusii*: А, Б - вегетативні клітини; В - послідовні стадії копуляції ізогамет; Г - зигота. 1 - хлоропласт; 2 - піреноїд; 3 - вічко; 4 – ядро (за: Костіков та ін., 2006)

Клітини роду *Dunaliella* схожі на *Chlamydomonas*, але не мають клітинної оболонки, оточені лише плазмалемою, з 2-4 джгутиками. Хлоропласт зелений, жовтий до червоного, з ясно червоною стигмою, не мають скоротливих вакуолей (рис. 1.80). Живуть у дуже солоних озерах. Масове розмноження, особливо *D. salina*, викликає червоне «цвітіння» рапи, яка має запах фіалок.

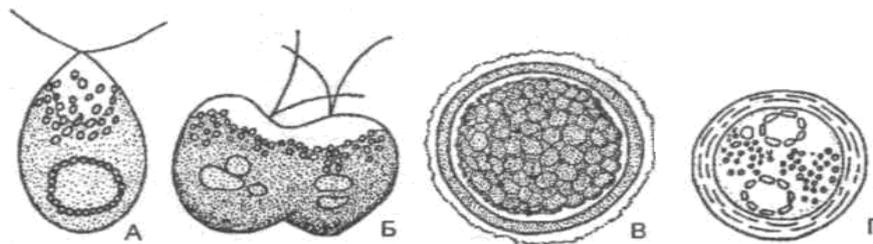


Рис.1.80. *Dunaliella salina*: А - вегетативна клітина; Б - поділ клітини; В - циста; Г – зигота (за: Топачевський, Масюк, 1984)

Представники роду *Haematococcus* одноклітинні, дводжгутикові водорості. Стигма майже непомітна, скоротливих вакуолей багато, піреноїдів два або кілька.

Ці водорості дуже накопичують каротиноїди, легко переходять до пальмелеподібного стану і утворюють цисти, забарвлені в цегляно-червоний колір завдяки пігменту астаксантину (гематохрому). *H. pluvialis* викликає червоне «цвітіння» дощових калюж. Види *Haematococcus*, як і *Dunaliella* є перспективними об'єктами для промислового отримання каротинів.

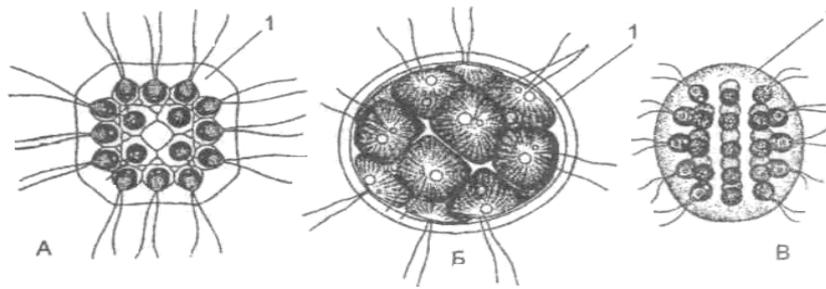


Рис. 1.81. Ценобіальні вольвокальні водорості: А – *Gonium pectorale*; Б – *Pandorina morum*; В – *Eudorina elegans*. 1 – інволюкрум (за: Костіков та ін., 2006)

Представники родини Volvocaceae є однією з завершальних ліній хламідомонадових водоростей. Вони характеризуються плоскими, кулеподібними ценобіями, оточеними слизом, всередині якого знаходяться дводжгутикові, хламідомонадоподібні клітини з ослизненими оболонками (рис. 1.81). При вегетативному розмноженні всередині материнських клітин утворюються дочірні ценобії. Представники види родів *Volvox*, *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina* поширені у різноманітних водоймах.

Ценобії видів *Gonium* мають вигляд одношарової пластинки з 4-16 клітин. Усі клітини хламідомонадового типу, повернуті передніми кінцями в один бік, оточені загальною слизовою оболонкою. Широко поширеним видом є *G. pectorale*. Ценобії видів *Pandorina* складаються з 16-32 клітин, щільно запакованих загальним слизом та від здавлювання мають конусоподібну або полігональну форму. Поширеним видом є *P. charkoviensis*. У ценобіях видів *Eudorina* 16 або 32 клітини розташовані не щільно 4-5 ярусами, повсюди зустрічається *E. elegans*. Найбільшими за розмірами є кулеподібні або яйцеподібні ценобії роду *Volvox*, які досягають 2 мм в діаметрі. Клітини розташовуються по периферії ценобія, вкриті тонким одношаровим інволюкрумом, їх протопласти з'єднані плазмодесмами. У клітині є піреноїд, вічко, 2-6 скоротливих вакуолей. У стоячих водоймах різних типів та інколи у заболочених водоймах найбільш представлений *V. globator* (рис. 1.82).

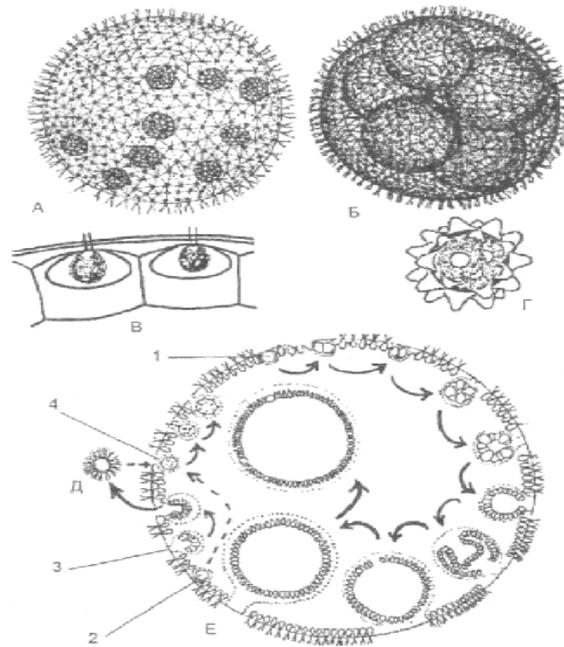


Рис. 1.82. *Volvox*: А, Б - загальний вигляд колоній; В - окремі монадні клітини ценобію; Г - зигота; Д - сперматозоїди; Е - схема утворення дочірніх колоній, яйцеклітин та сперматозоїдів. 1 - розвиток дочірнього ценобію з партеногонії; 2 - яйцеклітина; 3 - утворення та вихід сперматозоїдів; 4 - запліднення яйцеклітини та утворення зиготи (за: Костіков та ін., 2006)

У циклі розвитку порядку вольвоксових є зміна статевого і безстатевого розмноження, яка супроводжується зміною ядерних фаз і форм розвитку. В циклі розвитку *Volvox* є ізоморфні спорофіти і гаметофіти, які самовідновлюються. Цикл розвитку *Chlamidomonas* включає одноклітинний гаплоїдний гаметоспорофіт, який продукує зооспори, та одноклітинний диплоїдний зигоспорофіт.

Порядок Хлорококальні – Chlorococcales. До порядку відносяться одноклітинні, колоніальні (ценобіальні) водорості з кокоїдною морфологічною структурою, хламідомонадовим типом мітозу, гідроксипроліновою двошаровою клітинною оболонкою, нерухомими вегетативними клітинами, хлоропластами з піреноїдом, зооспорами з двома джгутиками. Вегетативні клітини мають пульсуючі вакуолі (рис. 1.83).

Більшість представників мають статеве розмноження переважно у вигляді ізогамії. Зиготи гранчастої або ребристої форми, з шипами. Вони нерухомі у вегетативному стані. Рухомі лише зооспори та гамети. Оболонка клітини з целюлози. В ценобіях клітини з'єднані боковими поверхнями або виростами оболонки. Клітини переважно кулеподібні.

У клітинах одне ядро. Ядро розташоване на периферії клітини, воно одне або їх багато. Є види з непостійною кількістю ядер.

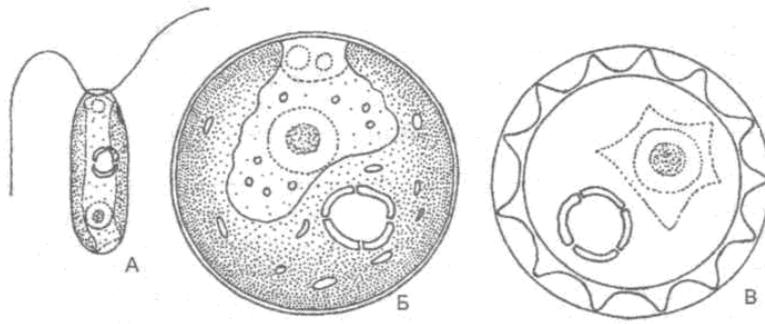


Рис.1.83. *Chlorococcum hypnosporum*: А - зооспора; Б - вегетативна клітина; В – гіпноспора (за: Костіков та ін., 2006)

Хлоропластів один або багато, мають форму блюдця або чаші. У ценобіальних форм хлоропласти займають пристінне положення. Хлоропласти можуть бути з піреноїдами або не мати їх зовсім. Піреноїд частіше розташований в базальній частині хлоропласта. Стигма є тільки у рухомих стадій – зооспор та гамет. Для джгутиків характерна типова будова.

Розмножуються представники хлорококових безстатевим і статевим шляхом, вегетативного поділу немає. Безстатеве розмноження відбувається за допомогою зооспор і автоспор. Зооспор утворюється від 8 до 32 штук. Після виходу з клітини вони через деякий час припиняють рух, скидають джгутики і вкриваються оболонкою, подібною до оболонок дорослих особин. Статевий процес спостерігається дуже рідко, це переважно ізогамія. Цикл розвитку гаплофазний, редукція зиготична. Вегетативні клітини при несприятливих умовах вкриваються товстою оболонкою і перетворюються в гіпноспори.

Типовими представниками є види роду *Chlorococcum*, що мають кулеподібні зелені клітини. Вони поширені у воді, в ґрунті, на корі дерев. Розмножуються автоспорами, які звільняються через прориви материнської оболонки. Види вступають у симбіоз з грибами, входять до складу сланей лишайників. Водорість *Protosiphon* має слань з однієї багатоядерної клітини сифональної будови, хлоропластів багато з піреноїдами. Розмножується безстатєво – голими дводжгутиковими зооспорами, статєво – ізогамією. Слань може розпадатися на гіпноспори. Зустрічається біля водойм. Ниткоподібна частина її заглиблена в ґрунт, куляста залишається над землею. Водорість *Chlorochitrium* характеризується одиничними клітинами кулястої форми з міцною оболонкою. Хлоропласт пристінний з багатьма піреноїдами. Ядро у клітині одне, розміщене у центральній частині клітини. Розмноження статєво – ізогамія. При старінні вегетативні клітини можуть перетворюватися в акінети. Представник роду *Ch. lemnae* зустрічається у водоймах, де зростає у міжклітинниках ряски. Хлорококові водорості поширені у планктоні, нейстоні і бентосі різних водойм, також на корі дерев, в складі лишайникових організмів, серед обростань різноманітних наземних матеріалів, на ґрунті та в ґрунті (0.2-1.0 см), можуть проникати на глибину до 2 м.

Порядок Хетофоральні – Chaetophorales. Порядок являє собою монофілітичну лінію, для представників якої характерні такі ознаки, як нитчаста і гетеротрихальна морфологічна структура, первинні пори, що утворюються шляхом мітотичного поділу, базальні тіла джгутиків зміщені за годинниковою стрілкою, у цитокінезі бере участь клітинна пластинка. Клітини в нитках сполучаються плазодесмами. При поділі клітини веретено поділу формується за участі центріолей. Зооспори чотириджутикові, гамети – дводжутикові, вони голі, не мають оболонки. Представники порядку зростають у перифітоні прісних водойм (рис. 1.84).

Слань *Uronema* утворена простими, однорядними, короткими нитками, прикріплена до субстрату базальною клітиною, яка утворює для прикріплення спеціальний диск. Апікальна клітина слані загострена, видовжена. Хлоропласт у клітинах пристінний з 1-5 піреноїдами. Розмноження за допомогою чотириджутикових зооспор, апланоспор, акінет. Єдиний представник роду в Україні - *U. confervicolum*, зростає як епіфіт на рослинах у прісних водоймах.

Представники роду *Stigeoclonium* мають слань різноманітної будови – куцисту, деревоподібну, розчленовану на дві частини, одна що стелиться по субстрату і прямостоячу. За розмірами слань досягає кількох десятків сантиметрів. Нитки слані дуже розгалужені, на кінцях волоскоподібні. Клітини ниток мають пристінний, сітчастий хлоропласт у вигляді пояски. Піреноїдів один або кілька. Розмноження переважно безстатеве, дво- або чотириджутиковими зооспорами та апланоспорами. Статевий процес ізогамія. Представники зустрічаються у прісних водоймах, обростаннях на різних субстратах. З 20 видів в Україні найбільш поширений *S. tenue*.

У представників роду *Draparnaldia* слань прямостояча, вкрита слизом, досягає кількох сантиметрів завдовжки, прикріплюється до субстрату базальною клітиною та ризоїдами, що відходять від нижніх клітин. Складається з довгих та широких, однорядних осьових ниток, від яких відходять темно забарвлені бокові гілочки-асимілятори. Вони дуже розгалужені, часто мають на кінцях безбарвні багатоклітинні волоски. Розмноження за допомогою чотириджутикових зооспор та акінет. З 20 видів в Україні відомо п'ять, з яких *D. glomerata* зустрічається найчастіше в чистих, холодних, проточних та стоячих водоймах.

У *Chaetophora* слань макроскопічна, складається з двох частин. Одна частина стелиться по субстрату, друга – прямостояча. Слань, яка стелиться по субстрату, розвинута слабко, складається з рихло з'єднаних клітин або коротких ниток. Від неї відходять прямостоячі дуже розгалужені нитки. Вони не диференційовані на головну і бокові галузки. Ряд галузок закінчується довгими безбарвними волосками. Усі частини слані, особливо базальна, щільно вкриті еластичним слизом. Розмножуються акінетами, зооспорами з чотирма джгутиками, апланоспорами, гіпноспорами. Статевий процес ізогамія. Найбільш поширеним видом є *Ch. elegans*, що трапляється в чистих прісних водоймах.

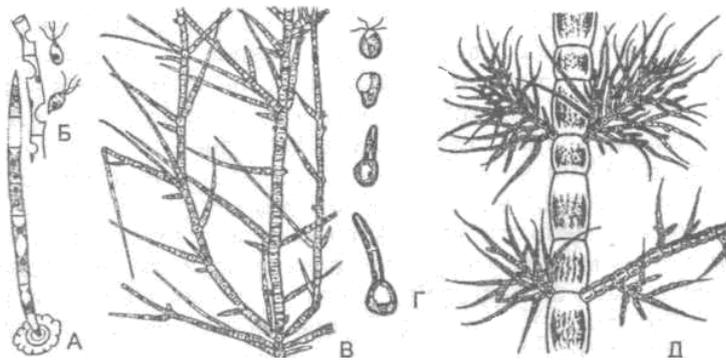


Рис. 1.84. Хетофоральні водорості: А, Б - *Uroseta* (А – вегетативна нитка; Б – вихід зооспор); В, Г – *Stigeosclonium* (В – фрагмент слані, Г – зооспора та її проростання); Д – *Draparnaldia* (за: Костіков та ін., 2006)

У філогенетичному плані предковими формами хетофоральних є представники гематококових, що є проміжною формою між хламідомонадовими і хетофоральними.

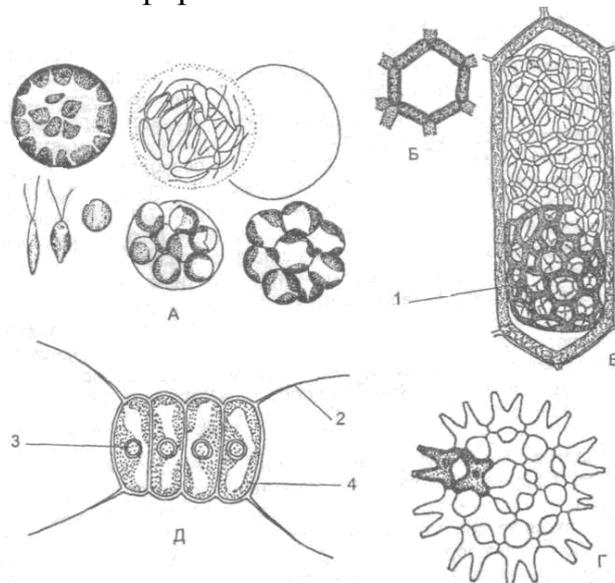


Рис. 1.85. Сценедесмальні водорості: А - *Bracteacoccus* (вегетативна клітина, вихід зооспор, зооспори та їх проростання, апланоспорангій, подібний до ценобію агрегат молодих клітин); Б-В - *Hydrodictyon*: Б - комірка з молодих клітин; В - стара клітина з дочірнім ценобієм; Г - ценобій *Pediastrum*; Д - ценобій *Scenedesmus*. 1 - дочірній ценобій; 2 - рогоподібний виріст клітинної оболонки; 3 - піреноїд; 4 – хлоропласт (за: Костіков та ін., 2006)

Порядок Сценедесмальні – Scenedesmales. До порядку відносяться одноклітинні і ценоцитні представники з кокоїдною морфологічною структурою, які розмножуються завжди голими зооспорами та автоспорами (рис. 1.85). Їх базальні тіла розташовані супротивно, не мають зміщення, при вигляді збоку майже паралельні. З'єднувальні волокна смугасті. У клітинних оболонках є шар кристалічної целюлози, нерідко також шар спорополеніну. Клітини діляться шляхом закритого мітозу. Поділ хлоропласта та піреноїда відбувається за участі оболонки ядра.

Предковими формами сценедесмальних очевидно є одноклітинні майже різноджгутикові водорості, проте з різними формами безстатевого розмноження. Одні з них – ценоцитні, утворюють зооспори (*Bracteacoccus* та ін.), інші – одноядерні, утворюють автоспори (*Ankistrodesmus* та ін.).

З ценобіальних форм цікавими є вільно плаваючі макроскопічні (до 20 см) водорості *Hydrodictyon*, що мають вигляд сітчастих мішечків, які складаються з багатьох (до 20000) багатоядерних клітин циліндричної форми, довжиною до 1.5 см, що з'єднуються кінцями і утворюють п'ятикутники або шестикутники у вигляді сіточки (водорість ще називають водяною сіточкою). При безстатевому розмноженні дводжгутикові зооспори з'єднуються ще у материнській клітині в ценобій, який дає нову особину. При статевому розмноженні (ізогамія) зигота розпадається на чотири великі гаплоїдні зооспори, з кожної утворюється поліедр – кутаста багатоядерна клітина, що є в циклі розвитку спорофітом. Вміст поліедра розпадається на зооспори, які в ньому ж складаються у новий ценобій. У клітинах пристінний хлоропласт, що має багато піреноїдів. Цикл розвитку водорості гаплофазний, мейоз зиготичний.

Типовим представником є *H. reticulatum*. Останнім часом, у зв'язку з забрудненням водойм, вид зустрічається значно рідше. Клітини видів *Ankistrodesmus* мають видовжено-еліпсоподібну форм. На одному кінці клітини утворюється шапочка слизу, за допомогою якої водорість прикріплюється до нижньої поверхні водяної плівки. Розмножується автоспорами.

Ценобії *Scenedesmus* звичайно плоскі або зігнуті, 4-, 8-клітинні, хоча можуть бути 2-, 16-, 32-клітинні. Можуть розпадатись на окремі клітини, особливо в умовах культури. Клітини видовжені, циліндричні, з'єднані довгими боками паралельно одна одній. Розташовуються в один або два ряди. Нерідко клітини мають довгі шипи або роги. Хлоропласт з піреноїдом. Розмножуються винятково автоспорами, які розпочинають утворювати новий ценобій у вигляді пучка ще в материнській клітині, але після виходу з неї набувають вигляду пластинки. Мешкають види *Scenedesmus* у планктоні прісних водойм. Їх у роді більше 100 видів, в Україні відомо понад 25. Найчастіше з них зустрічається *S. quadricauda*.

Порядок Едогоніальні – Oedogoniales. Представники порядку мають нитчасту морфологічну структуру з однорядних, простих або розгалужених ниток, характерними ознаками яких є поділ клітин слані з утворенням ковпачків, наявність віночка джгутиків на передньому кінці зооспор, редукція чоловічих рослин до однієї клітини – антеридія. Ковпачки утворюються при вегетативному поділі клітин, внаслідок того, що оболонка материнської клітини залишається на дочірній. Кількість ковпачків відповідає кількості поділів даної клітини. Нитки слані від кількох міліметрів до 50 см завдовжки прикріплюються до субстрату базальною клітиною або відриваються і вільно плавають у воді. Ріст слані апікальний, базальний, дифузний та інтеркалярний. Клітини циліндричні, з целюлози та пектину,

зовні інкрустовані солями феруму та кальцію. Ядро велике, хлоропласт один, пристінний, піреноїдів від 1 до 20 і більше.

Вегетативне розмноження за допомогою спеціальних клітин оранжевого або червонуватого кольору – акінет (рис. 1.86). Безстатеве розмноження зооспорами. Статеве розмноження оогамне. Оогонії еліпсоїдної або кулеподібної форми, з однією яйцеклітиною. Антеридії мають вигляд ланцюжка з коротких циліндричних клітин, кожна продукує по 1-2 сперматозоїди. Зигота після періоду спокою редукційно ділиться і проростає гаплоїдними зооспорами, що дають нові нитки водорості. Є види одно- та дводомні. Спостерігається статевий диморфізм. На основній формі – жіночій рослині, а саме на оогонії або на сусідніх з ним клітинах, прикріплюється чоловіча карликова рослинка з 2-3 клітин (наннандрій), яка виростає з андроспори (чоловічої зооспори, що утворюється в особливому спорангії). Верхні клітини наннандрії перетворюються в антеридії. Цикл розвитку едогонієвих гаплофазний, диплоїдна лише зигота, мейоз споричний.

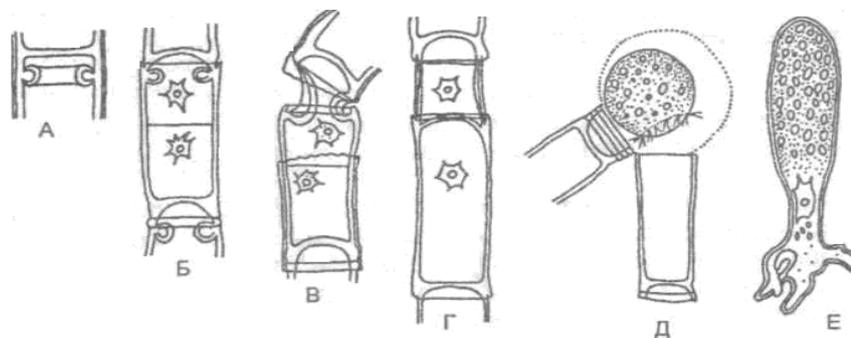


Рис.1.86. *Oedogonium*: А-Г - клітинний поділ; Д - вихід зооспори; Е - проростання зооспори (за: Костіков та ін., 2006)

Едогонієві найчастіше зустрічаються в евтрофних водоймах як епіфіти на вищих водних рослинах та макроводоростях, епіліти та епіксили. Їх відомо понад 650 видів, в Україні – понад 150 видів. Найдавніші знахідки едогонієвих відомі з середнього девону.

Види роду *Oedogonium* мають прості нитки з циліндричних клітин з гладкою або хвилястою оболонкою. Прикріплюються до субстрату за допомогою ризоїдальних виростів, верхівкові клітини бувають заокруглені або загострені. Зооспори багатоджгутикові. В стоячих і проточних водоймах найчастіше зустрічаються *O. plagiostomum* та *O. undulatum*.

Представники роду *Bulbochaete*, на відміну від едогоніума, що має слань у вигляді простих ниток, мають слань у вигляді розгалужених ниток, на клітинах яких розвиваються довгі волоскоподібні щетинки, з потовщеннями у вигляді цибулинки при основі. Поширеним в заболочених місцях є *B. setigera*.

Клас Требуксиофіцієві – *Trebouxiophyceae*

Клас виділений у 1995 р., на основі нових матеріалів цитологічних та молекулярних досліджень. Представники мають кокоїдну, нитчасту та різнонитчасту морфологічну структуру, поширені як епіфіти на деревах, у ґрунтах, як симбіонти лишайників. У клітин целюлозно-пектинова оболонка зі спорополеніном. Зооспори та гаметами дводжгутикові, рідше чотириджгутикові. Поділ цитоплазми та утворення клітинної оболонки відбувається за участі фікопласта, фікопласт метацентричного типу, поділ клітин за допомогою напіввідкритого мітозу, монадні клітини голі, без субмікроскопічних лусочок, мають два джгутики, базальні тіла їх короткі, в орієнтації зміщені проти годинникової стрілки, мають хрестоподібну кореневу систему, волокно, що їх з'єднує, поперечно-смугасте. Хлоропласти клітин, як правило, відслонені від оболонки, піреноїди, якщо вони є, голі, нечіткі. Види у культурі не накопичують вторинних каротиноїдів, тому клітини завжди зелені.

Діагностичними ознаками при виділенні порядків є наявність монадних стадій, центріолей, веретена у телофазі, піреноїда, статевого процесу, а також тип мітозу, хлоропласта, поділу протопласта та здатність до утворення апланоспор.

Види роду *Trebouxia* мають кулясті поодинокі одноядерні клітини або їх скупчення по дві, чотири, вісім клітин. Клітини кулясті, хлоропласт зірчастий, в центрі клітини з одним піреноїдом. Безстатеве розмноження дводжгутиковими зооспорами, які не мають оболонки, та безджгутиковими апланоспорами і автоспорами. Статевий процес – ізогамія. Повсюди на корі дерев зустрічається *T. arboricola*. Види цих водоростей є найпоширенішими фікобіонтами лишайників (рис. 1.87).

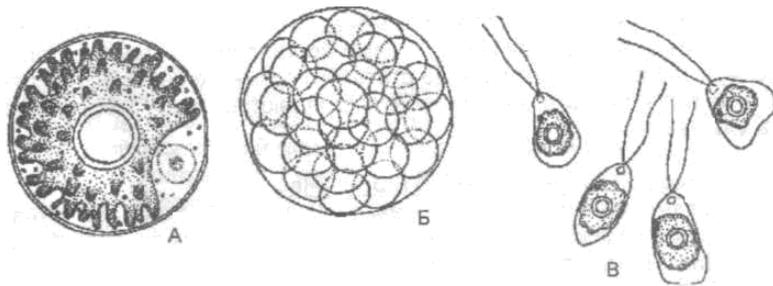


Рис.1.87. *Trebouxia crenulata*: А - вегетативна клітина з центральним хлоропластом та піреноїдом; Б - зооспорангій; В – зооспори (за: Костіков та ін., 2006)

Рід *Desmococcus* (синонім =*Pleurococcus*) має тіло з двох-, чотирьох-, багатьох клітин, що за формою нагадує перев'язаний пакет. Клітина з одним ядром та великим пристінним хлоропластом. Розмножується вегетативно – поділом клітин, безстатєво – апланоспорами, які вважаються недорозвиненими зооспорами. *Desmococcus olivaceus* масово розвивається на корі дерев, використовується при проведенні екомоніторингу.

Представники роду *Chlorella* є одноклітинними водоростями кулеподібної або еліпсоподібної форми (рис. 1.88). Клітини мають товсту оболонку з гранулами, в якій в домішці є спорополенін.

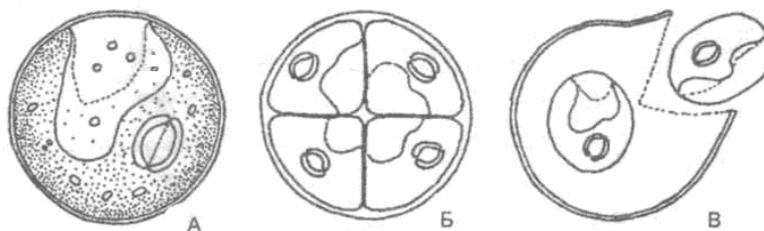


Рис. 1.88. *Chlorella vulgaris*: А - вегетативна клітина; Б – автоспорангій; В – вихід автоспор (за: Костіков та ін., 2006)

Хлоропласт чашоподібної форми з лопастями, містить піреноїд з гранулами крохмалю. Розмноження автоспорами, що утворюються у вегетативних клітинах в кількості 2-8, відомі також спори-акінети зі значною кількістю олії. Види є симбіонтами інфузорій та губок, їх називають зоохлорелами. *Chlorella vulgaris* зростає в різних екотопах – у водоймах і на суходолі. Використовується як продуцент біомаси у промислових масштабах.

Клас Ульвофіцієві – Ulvophyceae

До класу входять морські, прісноводні та аерофітні водорості з переважно великими багатоклітинними сланями, що мають нитчасту, різнонитчасту, сифонокладальну і паренхіматозну морфологічну структуру, зрідка водорості одноклітинні. Цикл розвитку гаплодиплофазний з гетероморфною зміною поколінь. Оболонка клітини з целюлози і пектину. Зооспори та гамети голі, дво- або чотиридждугутикові, коренева система дждугутиків хрестоподібна, базальні тіла дждугутиків зміщені проти стрілки годинника. Цитокінез за типом кільцевої борозни (лише у трентеполієвих цитокінез відбувається за участю фрагмопласта).

У класі на основі цих та інших ознак виділяють кілька порядків.

Порядок Улотріхальні – Ulothrichales. Представники цього порядку мають нитчасту та гетеротрихальну морфологічну структуру. Нитчасті слані часто вкриті слизом, прикріплюються до субстрату базальною клітиною, різнонитчасті представлені не тільки розгалуженими у площині, а й висхідними нитками. Вегетативне розмноження улотрихових відбувається шляхом фрагментації або утворенням клітин з потовщеними оболонками і запасними речовинами – акінетами розмноження. Безстатеве розмноження чотиридждугутиковими зооспорами або апланоспорами. Статевий процес – ізо-, гетеро-, оогамія. Гамети дводждугутикові. Цикл розвитку гаплодиплофазний, з чергуванням поколінь, або лише зі зміною ядерних фаз. На плазмалемі монадних клітин виражені субмікроскопічні лусочки. Характерними представниками порядку є види родини *Ulothrix* (рис. 1.89).

Поширені у бентосі слабо проточних прісних водойм *U. zonata* та *U. tenerrima* мають слань з однорядних ниток, клітини якої характеризуються товстою оболонкою та хлоропластами у вигляді незамкненого кільця. Слань прикріплюється до субстрату базальною клітиною. При безстатевому розмноженні в клітинах утворюється від 2 до 16 чотиридзгугутикових зооспор, причому зооспорангієм може стати кожна клітина. На плазмалемі зооспор виражені субмікроскопічні лусочки.

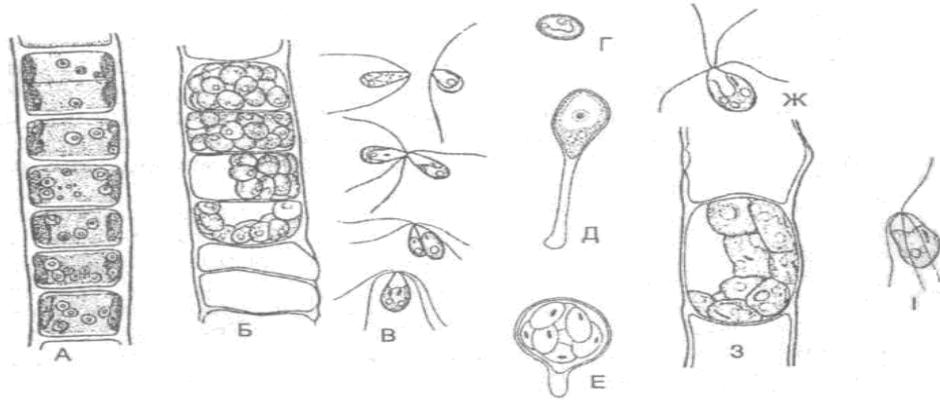


Рис. 1.89. *Ulothrix*: А - гаметоспорофіт; Б - утворення гамет; В - послідовні стадії копуляції гамет; Г - зигота; Д, Е - утворення зооспор спорофітом; Ж - зооспора спорофіта; З - утворення зооспор гаметоспорофітом; І - зооспора гаметоспорофіта (за: Костіков та ін., 2006)

Особини улотрикса гетероталічні, тобто роздільностатеві, кожна особина продукує або +гамети, або –гамети. При статевому розмноженні у будь-якій клітині вміст шляхом мітотичного поділу розпадається на дводзгугутикові гамети, які виходять у воду і копулюють з гаметами протилежного знаку, утворюючи рухому зиготу (планозиготу). Зигота після періоду спокою проростає в одноклітинний грушоподібний спорофіт, після редукційного поділу (зиготичний мейоз) вміст розпадається на чотиридзгугутикові гаплоїдні зооспори. Вони осідають на дно і проростають, даючи початок новим вегетативним особинам. Для циклу розвитку характерно, що домінує гаплоїдна фаза, диплоїдна фаза представлена лише зиготою.

Порядок Ульвальні – Ulvales. До порядку відносяться макроводорості з паренхіматозною (пластинчастою) морфологічною структурою у вигляді трубок, пухирів, прикріплених до субстрату або вторинно вільно плаваючих.

Розмножуються фрагментацією слані, чотиридзгугутиковими зооспорами. Статевий процес ізо-, гетеро-, оогамія, гамети дводзгугутикові. Зооспори і гамети не мають субмікроскопічних лусочок (рис. 1.90, 1.91). В циклі розвитку спостерігається ізоморфна, рідше гетероморфна зміна поколінь.

В морських затоках зустрічаються пластинчасті *Ulva rigida* та *U. lactuca*, їх спорофіти і гаметофіти однакові за формою, розмірами, мають вигляд гофрованої пластинки. На гетероталічних гаплоїдних гаметофітах в

гаметангіях утворюються (+) або (-) гамети, які копулюють з гаметами протилежного знаку.

Зигота не має періоду спокою, вона зразу ж проростає і утворює диплоїдний спорофіт, дуже схожий на гаметофіт. Цикл розвитку в ульви гаплодиплофазний з ізоморфною зміною диплоїдного і гаплоїдного поколінь.

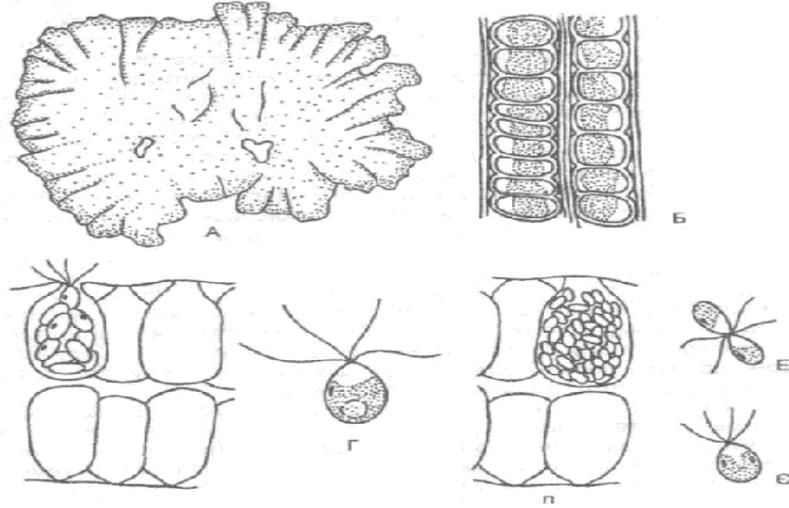


Рис. 1.90. *Ulva*: А - зовнішній вигляд слані; Б - поперечний зріз слані; В - зооспорангій; Г - зооспора; Д - гаметангій; Е - копуляція ізогамет; Є – планозигота (за: Костіков та ін., 2006)

В прісних, нерідко забруднених водоймах часто зустрічається *Enteromorpha intestinalis* з трубчастою сланню, яка має вигляд кишки світлозеленого кольору (в побуті її називають кишечниця). У зрілих особин верхня частина має вигляд пластинки. За більшістю характеристик ентероморфа дуже схожа з ульвою. Більшість видів ентероморфи поширені у морях, є там звичайним видом водоростей (рис. 1.91).

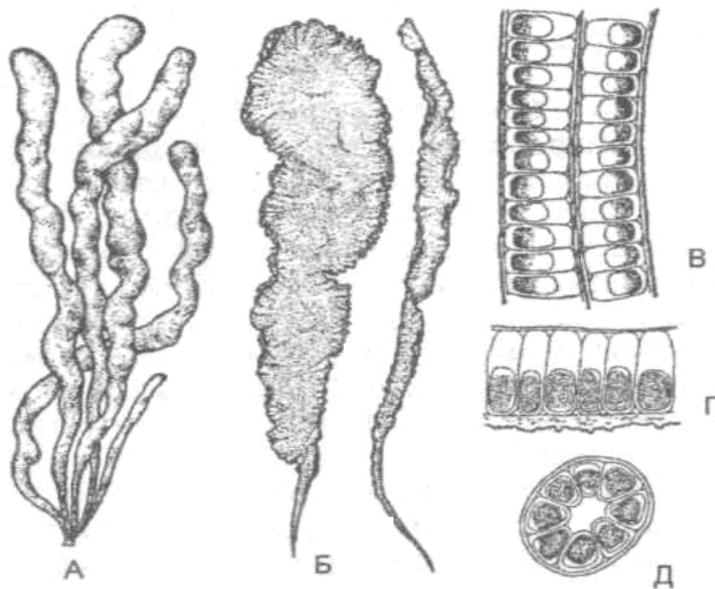


Рис. 1.91. *Enteromorpha*: А – трубчаста слань; Б – пластинчаста слань; В-Д - поперечні зрізи слані: В - зріз у зоні двошарової платівки; Г - зріз у середній частині слані з великою порожниною; Д - зріз у базальній частині (за: Костіков та ін., 2006)

З гетероморфною зміною поколінь в морській воді зростає *Monostroma bullosum*, яка має макроскопічний пластинчастий або мішкоподібний одношаровий гаметофіт, до 1 м завдовжки, на якому утворюються дводжгутикові гамети, та одноклітинний мікроскопічний спорофіт, у якому утворюються чотириджгутикові зооспори. При гетероморфному чергуванні поколінь в циклі розвитку домінує гаметофіт.

Порядок Кладофоральні – Cladophorales. До порядку відносяться представники, що мають сифонокладальну морфологічну структуру, при якій багатоклітинна слань утворюється багатоядерними клітинами (рис.1.92). Слані цих водоростей – прості або розгалужені нитки, частіше зібрані в прикріплені до субстрату або відірвані вільно плаваючі дернинки. Деякі утворюють дернинки у вигляді м'ячів до 10-20 см в діаметрі. Клітини багатоядерні з сітчастим або дірчастим хлоропластом з багатьма піреноїдами.

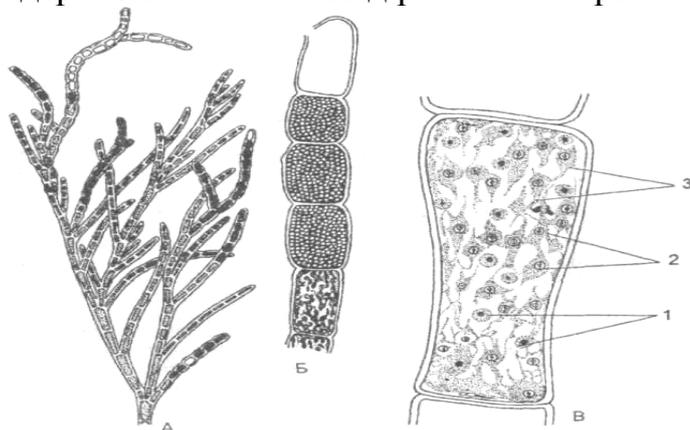


Рис. 1.92. *Cladophora*: А - частина нитки із зооспорангіями (темні клітини); Б - зооспорангії; В - багатоядерна клітина. 1 - ядра; 2 - піреноїди; 3 - хлоропласт (за: Костіков та ін., 2006)

Розмножуються фрагментацією, акінетами, дво- або чотириджгутиковими зооспорами, статевий процес ізо- або гетерогамія. Дуже поширені у морських і прісних водоймах. У прісних водоймах дуже поширена *Cladophora glomerata*, а у морських – *C. vagabunda*.

Ці види здатні накопичувати велику фітомасу і завдяки цьому відіграють значну роль у водних екосистемах. *Rhizoclonium hieroglyphicum* поширений у прісних водоймах, слань його, що має вигляд видовжених ниток (до кількох метрів), прикріплюється до субстрату ризоїдальними виростами базальних одно- або двоядерних сегментів. Нерідко слань відривається і водорість стає вільноплаваючою, утворюючи значні скупчення.

Порядок Трентеполіальні – Trentepohliales. Це наземні водорості, слань яких має вигляд однорядних неправильно розгалужених коротких ниток без ризоїдів або багатшарових паренхіматозних пластинок.

Зростають на корі і листі дерев, відслоненнях кам'янистих порід, входять як фікобіонти до складу слані лишайників (рис. 1.93). В товстостінних клітинах багато хлоропластів, без піреноїдів. Продукують багато каротиноїдів, тому забарвлені в цегляно-червоний колір. Розмноження фрагментацією – частинами ниток. Безстатеве – чотириджгутиковими зооспорами, які утворюються в гачкоподібних або лійкоподібних спорангіях, статеве – ізогамія. Мітоз закритий. До найбільш поширених відноситься *Trentepohlia aurea*, яка зростає на каменях та корі дерев, на яких утворює великі оранжевочервоні плями.

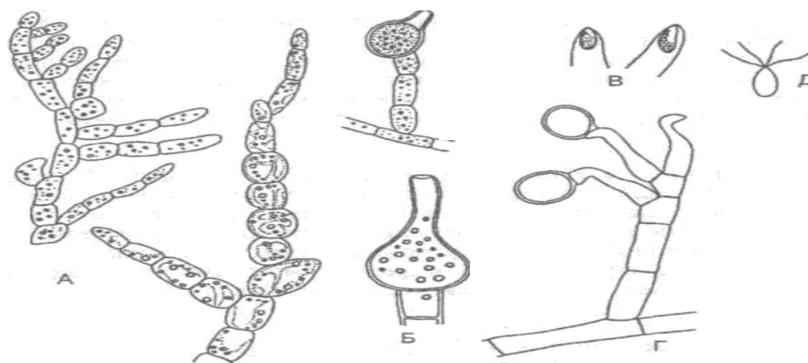


Рис. 1.93. *Trentepohlia*: А - таломи; Б - гаметангії; В - гамети; Г - зооспорангій; Д – зооспора (за: Костіков та ін., 2006)

Клас Сифонофіцієві – Siphonophyceae

Сифонофіцієві в переважній більшості морські водорості. До класу відносяться водорості, що мають сифональну (неклітинну) морфологічну структуру вегетативного тіла (рис. 1.94, 1.95).

Слань їх, незважаючи на значні розміри – понад 0.5 м та диференціацію, розчленована на коренеподібну (ризоїд), стеблоподібну (каулоїд) та листоподібну (філоїд) частини, являє собою гігантську клітину з численними ядрами (ценоцитна слань), центральною вакуолею та багатьма хлоропластами. В багатьох випадках слань має внутрішні перетинки, якими розділена на багатоядерні фрагменти.

Клас Сифонофіцієві включає дуже давні, реліктові групи морських водоростей. Оболонки клітин целюлозні або пектинові, просочені солями кальцію. Крім типових хлоропластів у деяких представників є безбарвні амілопласти, які накопичують запасні речовини. У клітині виявлені специфічні ксантофіли – сифонеїн та сифоноксантин, запасні речовини – крохмаль і інулін.

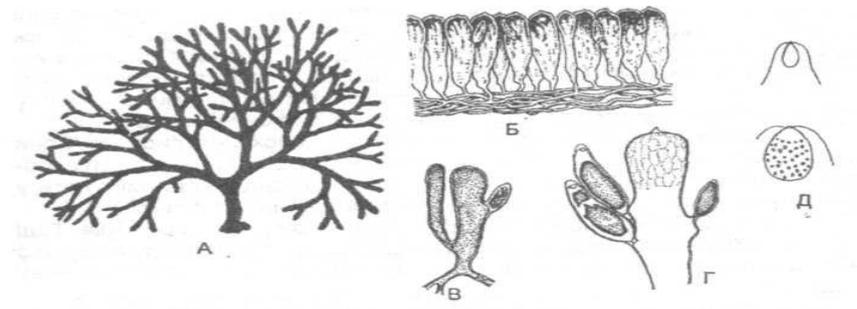


Рис. 1.94. *Codium*: А - зовнішній вигляд слані; Б - фрагмент слані з видовженими ризоїдальними сифонами, від яких відгалужуються міхуроподібні сифони-утрикули; В - загальний вигляд утрикули; Г- частина утрикули з гаметангіями; Д - чоловіча та жіноча гамети (за: Костіков та ін., 2006)

Вегетативне розмноження відбувається за допомогою вивідкових бруньок або акінет, безстатеве – дво- або чотиридігугутиковими зооспорами. Статевий процес ізо-, гетеро-, оогамія. При утворенні зооспор чи гамет функцію спорангія або гаметангія може виконувати вся слань чи її частина. Мейоз відбувається при утворенні гамет, або т.з. стефаноконтних зооспор, тобто він гаметичний або споричний. Зигота не має стадії спокою.

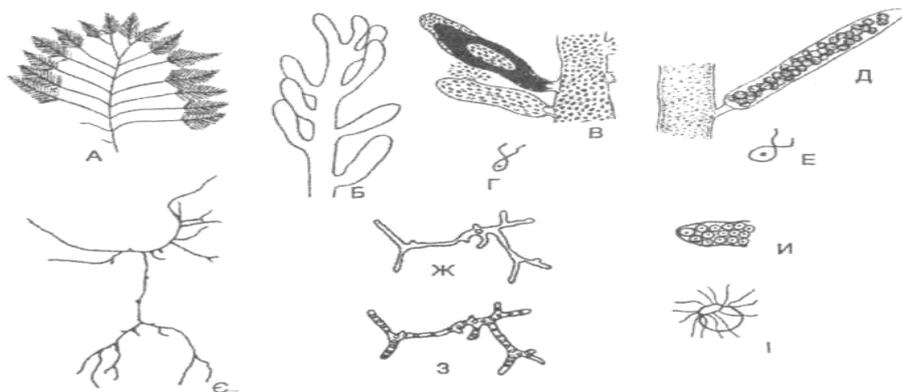


Рис.1.95. Стадії розвитку *Bryopsis*: А - зовнішній вигляд гаметофіта; Б - верхівкова частина «гілки» гаметофіта; В - чоловічий гаметангій; Г- чоловіча гамета; Д - жіночий гаметангій; Е - жіноча гамета; З - зовнішній вигляд спорофіта; Ж - молодий одноядерний спорофіт з первинним ядром; З - спорофіт з багатьма первинними ядрами; И - зооспорангій з протопластами майбутніх зооспор, що мають вторинні ядра; І – зооспора (за: Костіков та ін., 2006)

Сифональна структура може бути представлена простими, нитчастими формами – неупорядкованими або перисто-розгалуженими, або щільно переплетеними, які утворюють псевдопаренхіматозну структуру у вигляді пухирів, подушок, пірчастих розгалужень тощо.

Поширеними представниками є *Caulerpa*, *Codium*, *Udotea*, *Bryopsis*, *Acetabularia*, *Valonia*, *Cladophoropsis* (рис. 1.96).

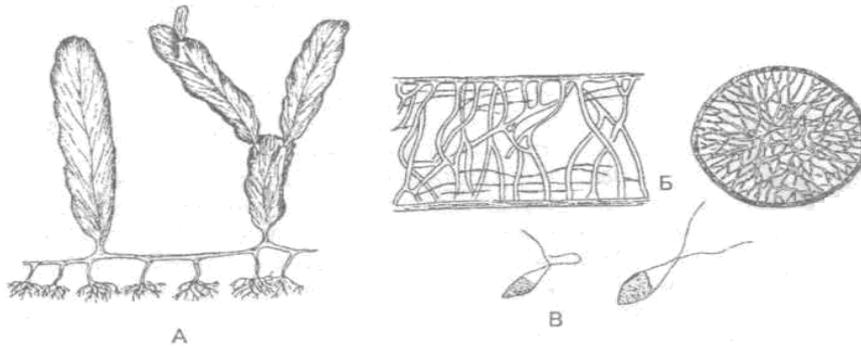


Рис.1.96. *Caulerpa*: А - зовнішній вигляд слані; Б - калозні опірні балки (повздовжній та поперечний зрізи через ризом); В - чоловіча та жіноча гамети (за: Костіков та ін., 2006)

Bryopsis hypnoides поширений у морях та океанах, зокрема у Чорному морі. Частина слані у вигляді сифонів з ризоїдами стелиться по субстрату, частина зростає вертикально – це товсті ниткоподібні трубочки з перистими боковими асиміляторними сифонами.

Статевий процес – гетерогамія. Безстатеве розмноження за допомогою стефаноконтних гаплоїдних зооспор. У *Codium* слані темнозеленого кольору, можуть досягати 30 см, а у *C. magnum* – до 8 м. Слань складається з переплетених гіф неклітинної будови. Розмножується фрагментацією слані та спеціальними вивідковими гілочками з ризоїдом. *C. tomentosum* – звичайний вид кам'янистих субстратів на глибинах до 50 м у Чорному морі.

Представники роду *Caulerpa* (*C. prolifera* та ін.) поширені в морях і океанах, мають слані, розчленовані на ризоїди та стебло- і листоподібну частини, зовнішньо нагадують вищі рослини, досягають понад 1 м завдовжки. В центральній порожнині сифональної слані є целюлозні балки, що виконують механічну функцію. Розмноження вегетативне та статеве (гетерогамія).

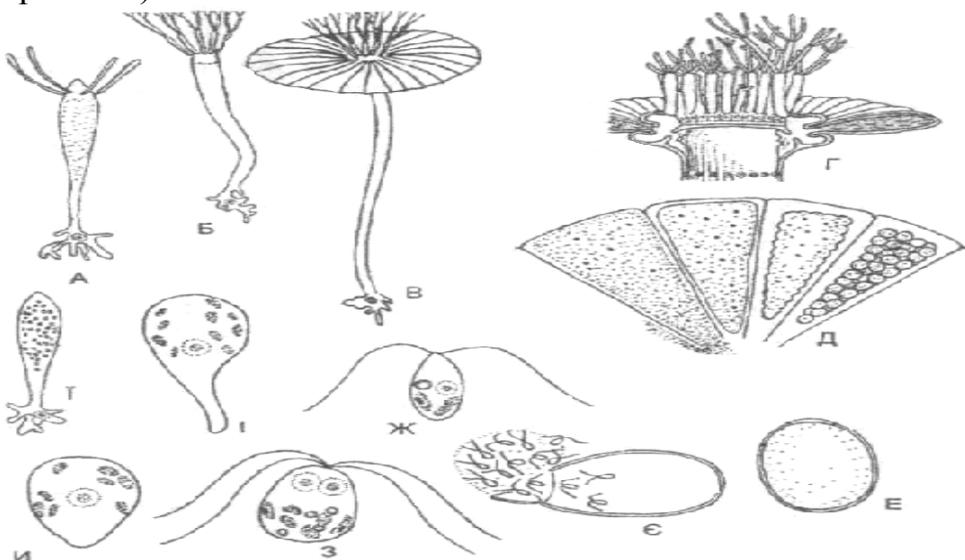


Рис.1.97. Послідовні стадії циклу розвитку *Acetabularia*: А, Б - стерильні слані першого та другого років із первинним ядром у ризоїдальній частині; В - фертильна слань третього року з сегментами, що утворюють парасольку; Г - повздовжній зріз через парасольку; Д -

послідовні стадії утворення гаметичних цист; E - зріла гаметична циста; C - вихід гамет із цисти; Ж - ізогамета; З - планоцигота; И - зигота; I - проростання зиготи; Ī - молода стерильна слань першого року (за: Костіков та ін., 2006)

Слань *Acetabularia* має вигляд парасольки до 16-18 см заввишки, складається з вертикального сифона – ніжки та з кільця верхівкових сифонів, прикріплюється до субстрату ризоїдом. До формування плодючого кільця на третьому році життя, весь організм не тільки одноклітинний, а й одноядерний, єдине велетенське диплоїдне ядро цього організму розташовується в лопатоподібному ризоїді (рис. 1.97). На третьому році відбувається редуційний поділ і дрібні ядра переходять у промені плодючого кільця, які відділяються перетинками і розпадаються на цисти з дводжгутиковими ізогаметами. Після копуляції гамет зигота розвивається у нову диплоїдну особину. Ця водорість з величезним ядром – дуже зручний об'єкт для цитологічних та генетичних досліджень.

ГРУПА (КЛАДА, ФІЛА) ЗЕЛЕНИХ ВОДОРОСТЕЙ-СТРЕПТОФІТІВ (STREPTOPHYTA, АБО STREPTOPHYTINA).

Відділ Хлорофітові водорості включає багато різноманітних видів, які можна класифікувати, групувати за багатьма ознаками, що мають різну таксономічну та філогенетичну цінність. Як показали дослідження останніх десятиріч, система цих водоростей ще дуже недосконала, тому і ведеться її інтенсивна розробка. Наприклад, такі класи, як харофіцієві та кон'югатофіцієві, за даними різних авторів мають різне положення в системі відділу, їх то об'єднують, то роз'єднують, навіть виділяють в окремий відділ рослинного світу (Streptophyta). Оскільки панівної точки зору на це питання ще немає, розглянемо ці класи окремо (Charophyceae і Zygnematomphyceae (Conjugatophyceae), але в загальній групі водоростей-стрептофітів. Вони являють собою еволюційну гілку, що походить від Prasinophyceae і має тісні зв'язки з вищими рослинами.

Отже, це безранговий таксон, на положення якого в системі рослинного світу, на обсяг та на його особливості є різні точки зору, про що інтенсивно дискутують протягом останніх років ботаніки та філогенетики рослин. Ті, хто розглядає його як відділ Streptophyta, виділяють у ньому два підвідділи: підвідділ Streptophytina та підвідділ Embryophytina. Підвідділ Streptophytina включає водорості відділу Charophyta (або класу Charophyceae) з порядками Charales, Klebsormidiales, Coleochaetales. Крім цих порядків деякі дослідники виділяють ще Mesostigmatales та Chlorokybales, та класу Zygnematomphyceae (Conjugatophyceae) з порядками Zygnematales та Desmidiales. Підвідділ Embryophytina включає усі рослини відділів вищих несудинних (мохоподібні) та судинних (плавуноподібні, хвощеподібні, папоротеподібні, голонасінні та покритонасінні) рослин.

Клас Харофіцієві – Charophyceae

Донедавна клас розглядався як єдина монотипна група з одним порядком. Нині до цього класу відносять одноклітинні монадні, сарциноїдні, нитчасті, різнонитчасті та псевдопаренхіматозні водорості з відкритим мітозом, подібним до вищих рослин, персистентним телофазним веретенном та цитокінезом за участі кільцевої борозни або фрагмопласта. Монадні форми вкриті субмікроскопічними лусками, коренева система джгутиків унілатеральна.

Порядок Харальні – Charales (рис. 1. 98). Порядок включає представників, які характеризуються гетеротрихальною (варіант – т. з. харофітна структура) морфологічною структурою. Водорості мають складну будову. Макроскопічна, багатоклітинна слань зовні нагадує вищі рослини, а саме хвощі, у них багатоклітинні статеві органи, дещо подібні до органів архегоніальних рослин. Слань у вигляді кущика, має членисто-мутовчасту (членисто-кільцеву) будову, з вузлами і міжвузлями, прикріплюється до субстрату за допомогою ризоїдів. Від вузлів відходять бокові гілочки. Міжвузля складається з однієї довгої багатоядерної клітини, кілька сантиметрів завдовжки, а кожний вузол – з кількох дрібних однадерних клітин, які утворюють кору. Клітини міжвузлів багатоядерні, ядра мають лопатеву структуру, додатково містять пучки мікротрубочок, діляться амітозом. Клітини вузлів однадерні, ядро має сферичну форму, ділиться мітозом. У клітинах спорофіта відсутні центріолі. Цитокінез відбувається за участю фрагмопласта. Хлоропласти дископодібні, без піреноїдів.

Вегетативне розмноження відбувається за допомогою бокових гілочок, які вкорінюються і відчленовуються від материнської рослини, а також вивідковими бульбочками, що утворюються на ризоїдах та стеблах. У вузлах бічних гілок, що мають обмежений ріст, розвиваються спорангіальні клітини. З цієї клітини розвиваються жіночий і чоловічий гаметангії – статеві органи.

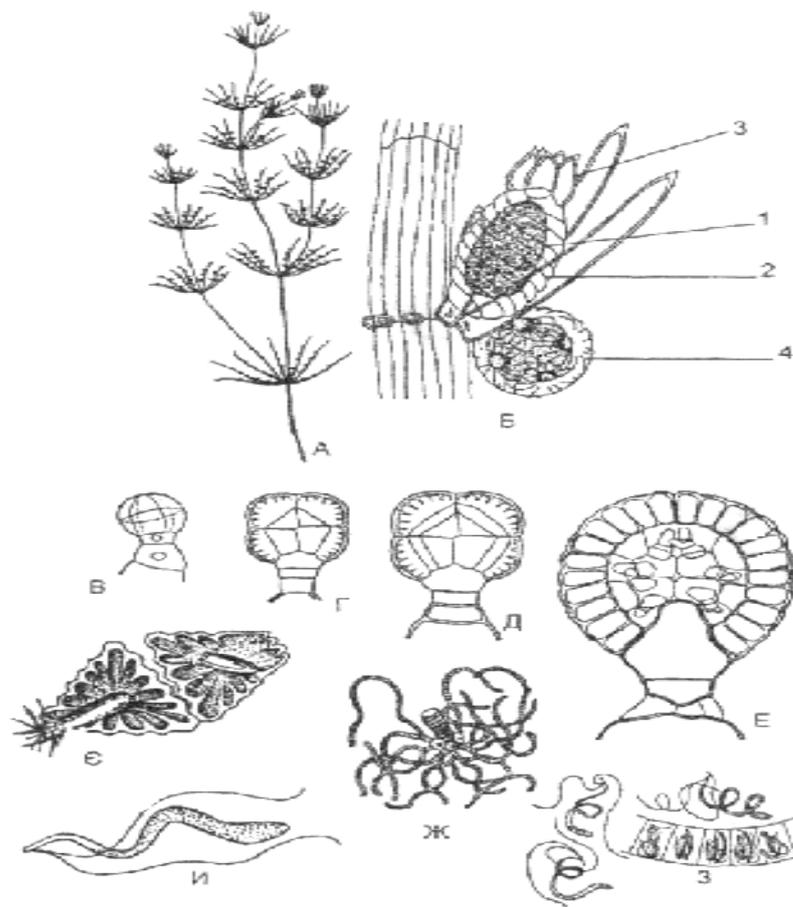


Рис. 1.98. *Chara*: А - зовнішній вигляд слані; Б - фрагмент слані спорофіта *Chara* із жіночим та чоловічими гаметофітами; В-Е - послідовні стадії розвитку антеридію; Є - октанти; Ж - сперматогенні нитки; З - фрагмент сперматогенної нитки та вихід сперматозоїдів; Й - сперматозоїд. 1 - яйцеклітина; 2 - кора оогонія; 3 - коронка; 4 - чоловічі гаметофіти, що утворюють антеридій (за: Костіков та ін., 2006)

Статеві органи розташовуються при основі вузла або на вершині листків. Статевий процес оогамний. Оогоній з однією яйцеклітиною – багатоклітинний, вкритий 5 спіралью закрученими клітинами, які на вершині складаються в коронку. Антеридії округлі, складаються з 8 клітин-щитків, на внутрішньому боці яких є по одній циліндричній клітині – рукоятці, від якої відходять 4 довгі сперматогенні нитки, в кожній з численних клітин яких утворюється по одному дводжгутиковому сперматозоїду. Після періоду спокою в зиготі – ребристій ооспорі відбувається мейоз, в результаті чого утворюються 4 гаплодні ядра. Три з них дегенерують, а четверте починає мітотично ділитися. Одна з клітин стає апікальною клітиною стебла, а друга – ризоїда. Подальші мітотичні поділи приводять до утворення ризоїдальної та стеблової частин нової слані особини. Цикл розвитку харових водоростей гаплофазний, редукція зиготична, зміни поколінь немає, є тільки зміна ядерних фаз з домінуванням гаплоїдної фази, диплоїдна фаза представлена лише зиготою. В загальних рисах цикл розвитку подібний до циклу розвитку улотрикса.

Поширені харові у прісних і солонуватих водоймах. Найбільш поширені види роду *Chara*, характеристику яких дано в описі. Це в першу чергу *Ch. vulgaris*, а деякі види – *Ch. canescens*, *Ch. braunii* та інші стали рідкісними і занесені до Червоної книги України. Водорість *Nitella* відрізняється від хари тим, що має стебло без кори, яке може бути просочене солями кальцію. Оогонії і антеридії розташовані не в пазухах листків, а на вузлах. Коронка оогонію з десяти клітин, розташованих в два поверхи. Представник роду – *N. mucronata* зростає у стоячих водоймах. Крім цих видів у водоймах зустрічаються також види родів *Nitellopsis* та *Tolypella*.

Порядок Клебсормідіальні – Klebsormidiales. До порядку відносять представників, що мають нитчасту морфологічну структуру. Для них характерно, що клітинна стінка між дочірніми клітинами при поділі утворюється за допомогою кільцевої борозни.

Види роду *Klebsormidium* мають слань у вигляді нерозгалуженої нитки (рис. 1.99).

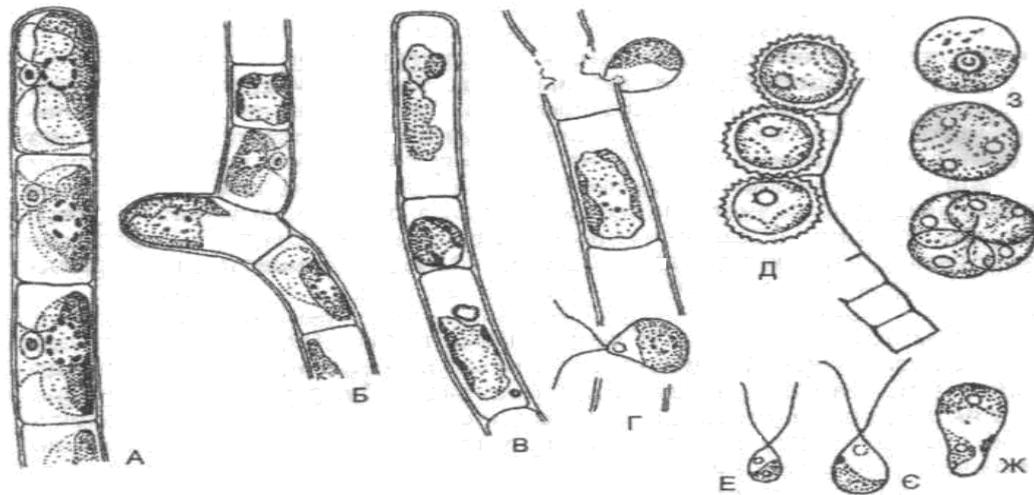


Рис.1.99. *Klebsormidium*: А - гаметоспорофіт; Б - зачаткове галузження; В - утворення зооспори; Г- вихід зооспори; Д - акінети; Е, Є - мікро- та макрогамети; Ж - початкова стадія проростання зиготи; З - апланоспора та її проростання (за: Костіков та ін., 2006)

Клітина містить один пристінний хлоропласт з піреноїдом. Мітоз відкритий. Веретено поділу формується за допомогою центріолей. При поділі в клітині утворюється велика вакуоля. Утворена клітинна стінка не має пор. Це є однією з таксономічних ознак даного порядку. Вегетативне розмноження відбувається фрагментацією слані. Безстатеве – за допомогою голих зооспор з двома субапикальними джгутиками та апланоспорами. В клітині утворюється тільки одна зооспора. Корінцева система джгутиків має асиметричну будову, обумовлену наявністю багатопарової структури.

Види з порядку *Klebsormidiales* зустрічаються у ґрунтах рівнинних та гірських районів, в т.ч. і України. Серед 9 видів найбільш поширеним є *Klebsormidium flaccidum*, який зустрічається в багатьох місцях, зокрема на піщаних ґрунтах Нижньодніпровських арен.

Порядок Колеохетальні – Coleochaetales. До порядку включають усі види зелених водоростей у яких зустрічаються дуже своєрідні волоски. Ці волоски, їх ще називають *хети*, відходять від клітинної оболонки, вони довші за саму клітину в десятки разів. Хета оточена своєрідним футляром. Клітини однадерні з одним або багатьма пристінними хлоропластами з піреноїдами. Мітоз відкритий, є центріолі, цитокінез здійснюється за допомогою кільцевої борозни. Слані цих водоростей мають різнонитчасту структуру, не завжди чітко виражену. Коли є вертикальні нитки, то вони зібрані на вершині в щільну напівкулясту слизову подушку. У багатьох видів є тільки базальна частина у вигляді округлого диска.

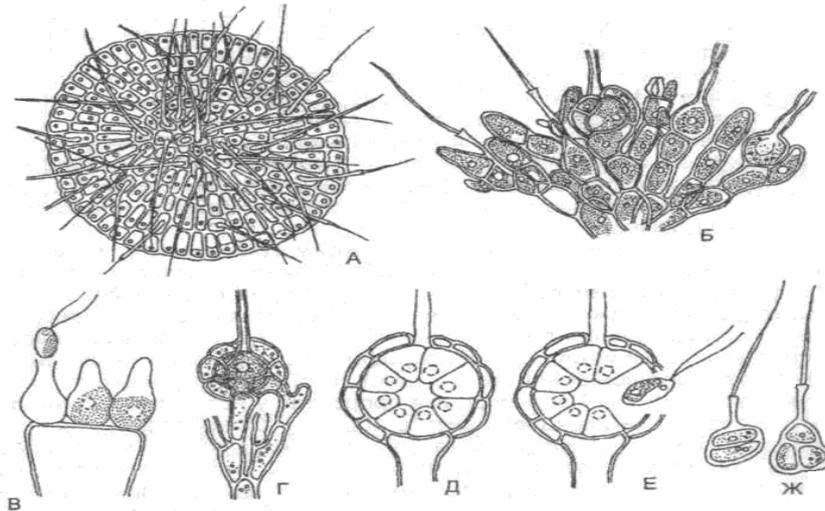


Рис.1.100. *Coleochaete*: А, Б - зовнішній вигляд гаметоспорофіта у видів зі сланями пластинчастої (*C. scutata*) та розгалужено-ниткоподібної (*C. pulvinata*) форми; В - антеридії та вихід сперматозоїда; Г - зрілий оогоній, вкритий корою; Д - спорофіт, що розвивається із зиготи; Е - проростання спорофіта зооспорами; Ж - початкові стадії розвитку гаметоспорофіта (за: Костіков та ін., 2006)

Крім нитчастих форм зустрічаються псевдопаренхіматозні. Безстатеве розмноження за допомогою великих дводжгутикових зооспор, які утворюються по одній у вегетативних клітинах, що виконують функцію спорангіїв. Джгутики зооспор вкриті ультрамікроскопічними лусками. Проростаюча зооспора продукує дві клітини, з верхньої утворюється хета, а з нижньої – меристематична клітина, що утворює диск.

Статеве розмноження – це високоспеціалізована оогамія. Оогоній має пляшкоподібну форму, утворює одну яйцеклітину, в антеридії утворюється один дводжгутиковий сперматозоїд, вкритий ультрамікроскопічними лусками. Зигота має період спокою, який триває всю зиму. Навесні вона ділиться з утворенням 8-32 зооспор, які проростають у вегетативне тіло.

Види роду *Coleochaete* (*C. scutata*, *C. pulvinata* та ін.) поширені у прісних водоймах, як епіфіти, відмічені також на різних предметах у воді (рис.1.100).

Charophyceae дають матеріал для того, щоб предковими формами вищих рослин можна було вважати представників двох порядків зелених водоростей – *Charales* та *Coleochaetales*.

Клас Зигнематофіцієві (Кон'югатофіцієві) – *Zygnematorphyceae (Conjugatorphyceae)*

До класу відносяться види з кокоїдною та нитчастою морфологічними структурами. Викопні рештки відомі з девону (400 млн. років). Джгутикові стадії у циклі розвитку відсутні. Центріолі також відсутні. Статевий процес – кон'югація, при якому зливаються амебоїдні протопласти клітин. При поділі клітини ядерна оболонка руйнується у профазі, тобто мітоз напіввідкритий. У водоростей наявна слизова капсула, слиз утворюється апаратом Гольджі і виділяється через пори клітинної оболонки. У циклі розвитку домінує гаплоїдна фаза, чергування поколінь відсутнє, є тільки зміна ядерних фаз, диплоїдна тільки зигота, у якій відбувається зиготичний редукційний поділ. Зиготи утворюють дуже щільну оболонку, завдяки чому добре переносять несприятливі умови, зберігають життєздатність до 20 років.

Порядок Зигнематальні – *Zygnematales*. Представники порядку мають суцільну оболонку без пор, кокоїдну або нитчасту морфологічну структуру (рис.1.101). Характерними ознаками є відсутність у циклі розвитку джгутикових стадій та безстатевого розмноження. У них специфічний статевий процес – кон'югація, при якому функцію гамет виконують протопласти вегетативних клітин. При кон'югації клітини занурюються у загальний слиз, в місці контакту у клітин виникають вирости, які утворюють між собою кон'югаційний канал. Нитчасті форми, як правило, не галузяться, клітини мають слизовий чохол. Одноклітинні форми з циліндричних клітин з різними за формою хлоропластами. Хлоропласти клітин бувають у вигляді плоскої пластинки, двох осьових зірок або однієї чи багатьох спіральних стрічок. Ядро завжди перебуває у центрі клітини. Вегетативне розмноження – фрагментація внаслідок розриву ниток. Кон'югація буває двох типів – драбинчаста, характерна для гетероталічних, і бокова – для гомоталічних видів.

Зигота після періоду спокою проростає мейотично, з чотирьох проростків виживає тільки один. Найбільш поширеними видами кон'югат є *Zygnema pectinatum*, *Spirogyra varians* та ін.

Нитчасту слань *Zygnema pectinatum* складають витягнуті циліндричні клітини. У центрі клітини велике ядро, по обидва боки від нього розташовані два зірчасті хлоропласти. Клітинна оболонка має слизовий чохол. Часто зустрічається у заболочених водоймах. Слизькі нитки *Mougeotia genuflexa* вільно плавають у прісних водоймах з стоячою водою. Відрізняється вони від видів зигнеми та спірогіри одним великим хлоропластом, який має вигляд пластинки, що розміщується по осі клітини і в залежності від освітлення може повертатися під прямим кутом, виставляючи то ребро, то широкий бік пластинки.

Нитки *Spirogyra varians*, як і інших видів роду *Spirogyra*, складають циліндричні клітини з 1-4 стрічкоподібними спіралью скрученими хлоропластами. Ядро у центрі клітини, велике, з ядерцем. Оболонка клітини целюозна, вкрита слизистим чохлом. В центрі клітини велика вакуоля з

клітинним соком. Цитокінез відбувається при одночасній дії кільцевої борозни та клітинної пластинки. Ця пластинка утворюється за типом фрагмопласта. У пластинці немає пор, тому немає з'єднання плазмодесмами. Вегетативне розмноження – фрагментація слані.

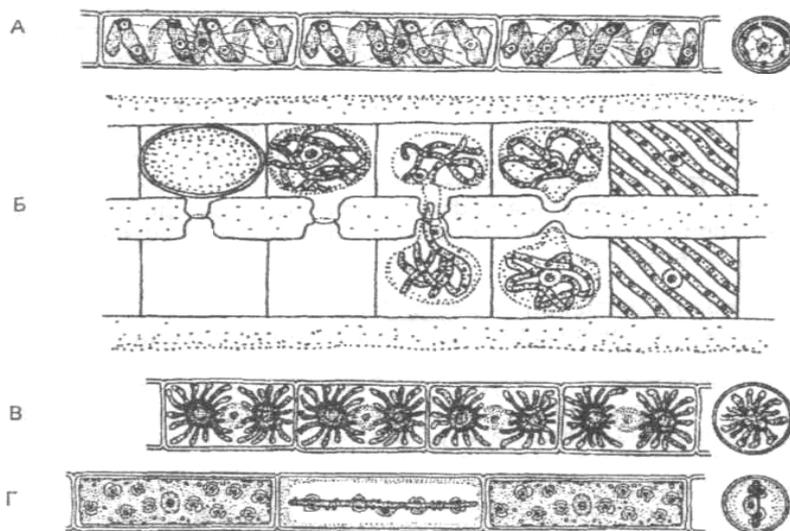


Рис. 1.101. Нитчасті зігнематальні водорості: А, Б - *Spirogyra*: А - вегетативна нитка; Б - драбинчаста кон'югація; В — *Zygnema*; Г – *Mougeotia* (за: Костіков та ін., 2006)

Статевий процес – кон'югація, яка буває драбинчастою (між клітинами двох ниток різних знаків, які об'єднуються спільним слизом) і бічною (між клітинами однієї особини). Протопласт однієї клітини по утвореному кон'югаційному містку переливається в іншу клітину. Після злиття утворюється зигота, яка після періоду спокою редуційно ділиться. З чотирьох ядер тільки одне дає життєздатний проросток, три дегенерують. Поширені види спірогіри переважно у стоячих водоймах, часто на поверхні води скупчується світлозелена маса спірогіри, слизької на дотик. Серед цієї маси є великі повітряні пухирі, що можуть піднімати це жабурино над поверхнею води.

Порядок Десмідіальні – Desmidiiales. Представники переважно одноклітинні кокоїдні форми, зрідка утворюють ниткоподібні або слизові колонії. Клітинна оболонка пронизана порами, складається з двох симетричних половинок, між якими частіше є помітна перетинка, рідше вона відсутня, однак у примітивних представників клітини не поділені на дві половинки. Між половинками розташоване велике ядро.

Хлоропластів два, симетрично розташованих в обох напівклітинах. Коли через пори виділяється слиз, клітина рухається (рис. 1.102). Джгутикові стадії і центріолі відсутні.

При вегетативному розмноженні, яке відбувається поділом на дві симетричні половинки, кожна половинка добудовує собі другу. При кон'югації клітини сближуються і вкриваються слизом. Половинки

розходяться в області перешийка, утворюючи кон'югаційний канал. Один з протопластів проходить через кон'югаційний канал і зливається з протопластом іншої клітини. Зигота після періоду спокою ділиться мейотично.

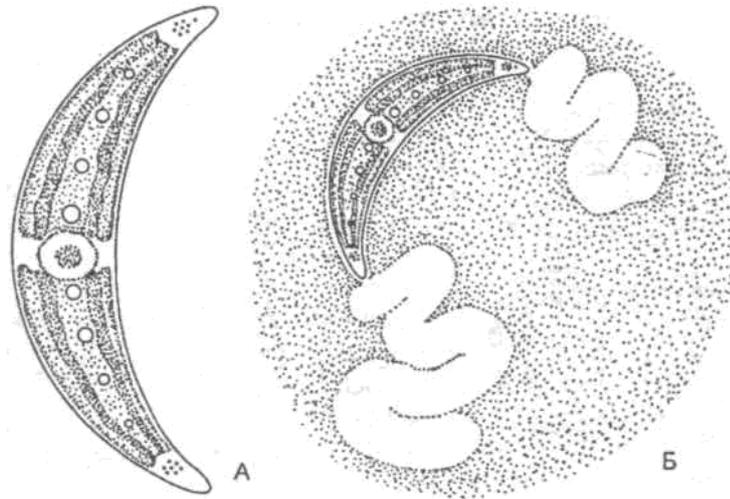


Рис. 1.102. *Closterium*: А - вегетативна клітина; Б - виділення слизу термінальними порами (препарат забарвлений розчином туші) (за: Костіков та ін., 2006).

Після поділу зиготи життєздатними залишаються тільки два ядра, які дають початок новим організмам. У циклі розвитку домінує гаплоїдна ядерна фаза, диплоїдна тільки зигота, яка ділиться редукційним поділом. З чотирьох гаплоїдних ядер життєздатними залишаються лише два, які дають початок новим особинам.

Найчастіше у водоймах зустрічаються *Closterium lunula*, *Desmidium swartzii*, *Cosmarium reniforme*, *Penium margaritaceum*, *Micrasterias truncata* та ін. У представників роду *Closterium* клітини одиничні, півмісяцевої форми. У клітинній оболонці багато пор. Найбільші розташовані на полюсах клітини, через них виділяється слиз, який служить для реактивного руху клітини. Хлоропласти з піреноїдами, розташовані по осі клітини, мають ребра, по 1-2 в кожній півклітині. На кінцях клітини у вакуолях накопичуються кристали гіпсу.

Представник роду – *Closterium lunula*, звичайний вид прісних водойм. Представники роду *Cosmarium* характеризуються кокоїдною морфологічною структурою. Клітини у них складаються з двох симетричних напівклітин, які з'єднуються між собою відносно широким перешийком. На клітинних оболонках є різноманітні скульптурні вирости, просочені солями феруму. Рухаються клітини таким же способом, що й попередній вид. Представник роду *Cosmarium reniforme* зростає у різноманітних водоймах, частіше у сфагнових болотах.

Клітини *Desmidium swartzii* зверху радіально симетричні, трикутні або чотирикутні, збоку – трапецієподібні, з неглибоким перешийком. Хлоропласт осьовий з піреноїдами, з лопастями, які можуть заходити у вирости клітини. Зустрічається у неглибоких прісних водоймах

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Чим пояснюється проміжне місце гаптофітових водоростей у системі між тубулокрістатами і платикрістатами?
2. Які специфічні ознаки є у криптофітових водоростей, що вказують на місце їх у «термінальній зоні» філогенетичного дерева?
3. Який тип пластид характерний для глаукоцистофітових водоростей, про що це свідчить?
4. В чому проявляється специфічність пігментного складу червоних водоростей?
5. Особливості циклу розвитку червоних водоростей.
6. Які ознаки вказують на монофілетичність червоних водоростей?
7. Які ознаки покладені в основу класифікації зелених водоростей?
8. Назвати варіанти морфологічних структур зелених водоростей.
9. Які види водоростей включені до Червоної книги України?

Частина II.

МОХОПОДІБНІ (BRYOBIONTA)

Мохоподібні (бріобіонти) друга за чисельністю, після квіткових, група вищих рослин, нараховує понад 18000 видів. Їх вивчає спеціальна наука – *бріологія*, а ботаніки, дослідники мохоподібних називаються бріологами.

Частина представників мохоподібних мають подібно до водоростей тіло у вигляді слані, але більшість мохоподібних мають слань диференційовану на органи, умовно їх тіло складається з стебла та листків. Проте це ще не справжні стебло і листки, вони в певній мірі лише подібні до них, їх ще називають *каулідій* і *філідій*, тобто подібні до стебла та листків. Однак традиційно їх продовжують називати стеблом та листками. У даному навчальному посібнику також їх називаємо стеблом і листками. Стебло і листки практично не мають справжніх тканин, тканиноподібні утвори мають лише деякі невеликі групи мохоподібних.

Мохоподібні не мають водопровідної і водорегуляторної системи, вони всмоктують воду усім тілом. Продихи мають лише спорофіти деяких груп.

Кореня мохоподібні не мають, його функції в певній мірі виконують ризоїди, ниткоподібні утвори, які можуть розташовуватися як на стеблах, так і на листках. У частини мохів *ризоїдна повсть*, що обгортає стебло, відіграє роль зовнішньої водопровідної системи. Але за будовою статевих органів мохоподібні дуже подібні до інших вищих рослин. Чоловічі гаметангії – *антеридії* багатоклітинні мають вигляд витягнутого мішечка з чоловічими статевими клітинами – сперматозоїдами. Жіночі гаметангії – *архегонії* також багатоклітинні, мають пляшкоподібну форму, характерну для усіх вищих рослин. У їх нижній розширеній частині – черевці утворюється жіноча статеві клітина – яйцеклітина. За типом розташування статевих органів мохоподібні можуть бути однодомними (рослина як з чоловічими, так і з жіночими гаметангіями) або дводомними (на одній рослині тільки чоловічі, на другій – тільки жіночі гаметангії).

Порівняно з нижчими рослинами – водоростями для мохоподібних характерна регулярна зміна поколінь: гаметофіта і спорофіта. На відміну від інших відділів вищих рослин, у циклі розвитку мохоподібних переважає статеве покоління – гаплоїдний гаметофіт або гапlobіонт, нестатеве покоління – диплоїдний спорофіт (дипlobіонт) не є самостійним, а як напівпаразит виростає на гаметофіті з зиготи і виконує функцію утворення спор. Причому у більшості мохоподібних у молодому віці він має зелене забарвлення, здатний до фотосинтезу, в результаті якого утворюються органічні речовини, що йдуть на його живлення, особливо на утворення з клітин спорогенної тканини спор, тобто його можна охарактеризувати як автотрофний організм. Характерною особливістю мохоподібних є утворення

з проростаючої спори *протонеми* – нитки з кількох клітин, багатоклітинної нитки, пластинки, рідше кулеподібного тільця. На протонемі закладаються спеціальні бруньки, з яких виростає *гаметофор* – гаметофіт з статевими органами.

При загальній характеристиці мохоподібних нині серед ботаніків уже переважаючою стала науково підтверджена думка, що **мохоподібні не прості, не примітивні предки судинних рослин, не сліпа еволюційна лінія**, як про це писали і на жаль продовжують писати деякі автори. Необхідно переглянути стару точку зору, замінити віджившу парадигму новою. Усвідомити, що мохоподібні не є предками вищих судинних рослин.

Мохоподібні є високорозвинутими представниками альтернативної стратегії адаптації до життя в умовах нашої планети. Це самостійна філогенетична лінія розвитку рослинного світу. Цьому підтвердженням є те, що за чисельністю вони поступаються лише покритонасінним, поширені скрізь на планеті, є у всіх екостемах суходолу, практично у всіх типах ценозів, зростають на більшості типів субстратів. Мохоподібні домінують у рослинному покриві субполярних, альпійських територій, тундри, боліт, нижніх ярусів лісів від бореальної зони до мохових лісів тропічних гір, на відслоненнях різноманітних гірських порід, де конкурують лише з лишайниками.

Бріобіонти одними з перших колонізують нові субстрати, які утворюються в результаті природних процесів, наприклад, на відслоненнях гірських порід, при зсувах ґрунту, при зламі стовбурів та гілок дерев тощо. Цю свою здатність вони з успіхом використовують у наш час, коли на природні екосистеми дуже сильно діє антропогенний фактор та відбуваються різноманітні зміни природного середовища, зокрема, з'являються нові типи субстратів та зазнають істотних змін колишні субстрати. Мохоподібні першими з рослин освоюють ці найрізноманітніші субстрати антропогенного походження.

Короткий нарис історії бріологічних досліджень

Перші відомості про мохоподібні зустрічаються у працях давньоримського вченого-природознавця Плінія Старшого, який для епіфітних мохів вжив назви «*Sphacos*» та «*Bryon*», що використовувалися ще давньогрецьким вченим, «батьком ботаніки» Теофрастом, але для інших організмів. Пізніше, у 1581 р., голландський ботанік Лобель у книзі про рослини навів малюнок сфагнового моху, це був вид *Sphagnum acutifolium*. Назву «*Sphagnum*», взяту у Плінія Старшого, вперше для даного роду використав Діленіус у 1719 р., хоча крім сфагнуму він відносив до нього і інші роди мохів – *Grimmia*, *Phascum*, *Neckera*. Він вперше дав назву п'ятьом родам: *Mnium*, *Hypnum*, *Polytrichum*, *Bryum*, *Fontinalis*. Галлер у 1742 р. описав новий рід мохів – *Vuxbaumia*, проте відніс його до грибів.

Номенклатура сфагнів та печіночників веде свій початок від 1 травня 1753 р., часу виходу у світ праці К.Ліннея «*Species Plantarum*». К. Лінней

(1753) виокремив у самостійну групу низку видів мохів. У 24 класі його системи є підрозділ Musci, до якого віднесені роди *Sphagnum*, *Phascum*, *Splachnum*, *Polytrichum*, *Mnium*, *Bryum*, *Hypnum*, *Fontinalis*, *Vuxbaumia*, а також рід печіночників *Porella*. Проте такі роди печіночників як *Jungermannia*, *Targionia*, *Marchantia*, *Blasia*, *Riccia* він відніс до водоростей. Відомий французький вчений А. Жюссє групи Musci та Hepaticae назвав родинами.

Номенклатура брієвих мохів веде свій початок від 1 січня 1801 р., часу виходу у світ праці І. Гедвіга «Species Muscorum...». Гедвіг описав 34 роди мохів, дав численні кольорові малюнки мохів та таблицю для визначення мохів. Він є засновником наукової бріології. Гедвіга називають «батьком бріології». Вперше монографічну обробку усіх відомих мохів Європи провели Шімпер, Брух, Гюмбель. У праці «Європейська бріологія» (1836-1855) вони оперували уже 135 родами та установили 45 родин. Серед родів з'явилися нові, такі як *Thuidium*, *Amblystegium*, *Brachythecium* та ін. Усі мохи були добре ілюстровані 640 таблицями.

У ХІХ столітті мохоподібні розглядаються як відділ Bryophyta, в якому виділяють два класи – Musci та Hepaticae (Ендліхер, 1836; Сакс, 1873; Енґлер, 1898 та ін.), хоча в працях Янчевського (1872) та Хоу (1899) було запропоновано виділити з класу печіночників ще один клас – антоцеротові. Дійсне виділення цього класу відбулося уже у ХХ ст. (Сміт, 1938; Тахтаджян, 1950; Шустер, 1953; Зеров, 1964 та ін.), а Ротмалер (1951) та А.С.Лазаренко (1961) запропонували виділити антоцеротові у окремий відділ рослинного світу Anthocerotophyta (Липа, Добровольський, 1975).

З часів Гофмейстера (1851) у розвитку мохоподібних, як і в інших вищих рослин, виділяють спорофіт (спорогон) та гаметофіт, які чергуються в їх циклі розвитку. За ступенем розвитку спорофіта і редукції гаметофіта Гофмейстер розташував мохоподібні в основі лінійного ряду вищих рослин і вважав їх дуже близькими до харових водоростей. Бовер (1890) вважав першими формами суходільних рослин річчєві печіночні мохи з мало розвинутим спорофітом. Ветштейн (1903) пояснював чергування поколінь у мохоподібних як наслідок пристосування до життя в двох різних за відношенням до вологості середовищах, він вважав більш давніми мохи і виводив з них печіночники. Скотт (1911) та Кашьяп (1919) виказали думку про походження мохоподібних від папоротеподібних шляхом редукції. Черч (1919), Гейнтце (1927), Дженнингс (1928) виводять мохоподібні від псилофітів. Пізніше ці погляди підтримав Тахтаджян (1950). За поглядами цих дослідників (Ветштейн, Скотт, Кашьяп, Черч, Еванс, Тахтаджян та ін.) процес еволюції печіночників йшов регресивним шляхом – від складних до простих. Інші ботаніки – Лейтгеб (1881), Ундервуд (1894), Кемпбел (1905), Мейер (1922), Сміт (1938), Реймерс (1954), Зеров (1966) та ін. вважали, що еволюція печіночників йшла від простих сланевих форм до складних сланевих та до листостеблових форм (Липа, Добровольський, 1975).

Щодо предкових форм мохоподібних, деякі автори (Мейер, Кудряшов, Жуковський) надавали перевагу поглядам, що такими є бурі водорості,

оскільки за своєю морфологією є ближчими до вищих рослин, ніж зелені водорості. У них є диференціація на органи та багатоклітинні гаметангії, чого немає у зелених водоростей. Проте ця точка зору є недостатньо обґрунтованою, так як бурі водорості – дуже спеціалізована група як за будовою, так і за хімізмом, тому дати таку нову лінію розвитку вони не могли. Переважаючою точкою зору є така, що визнає предками мохоподібних зелені водорості, а саме представників двох порядків– *Charales* або *Coleochaetales*

Щодо класифікації мохоподібних, то першим вдало класифікував печіночники Ліндберг ще у 1869 р. Він розділив печіночники на три групи: юнгерманієві, маршанцієві та антоцеротові. Останні пізніше були виділені з печіночників у самостійний відділ. Першу спробу класифікації мохів зробив Гедвіг (1801), розділивши їх на три групи за будовою перистома. Більш вдало класифікував мохи Ендліхер (1836-1840). Клас Musci він розділив на три порядки – андрееві, сфагнові, брієві, але цю класифікацію довго не брали до уваги, а класифікували мохи за будовою перистома (Мюлер, 1849; Шимпер, 1860). Пізніше Флейшер і Бротерус (1924-1925) ці ж порядки назвали класами, в яких виділялися групи порядків. Флейшер цю систему назвав природною системою, оскільки вона створювалася на морфолого-філогенетичній системі з використанням ознак як спорофіта, так і гаметофіта. Система Флейшера-Бротеруса охоплювала мохи усього світу – понад 14000 видів 665 родів 82 родин. Дану систему уточнювали Діксон (1932), Льюїс (1935) та інші автори. Ця ж система, але без груп порядків та зі змінами відповідно до правил ботанічної номенклатури була прийнята Абрамовою, Савич-Любицькою та Смирною (1961). Бріологи відмічали, що при усіх змінах утримувався поділ Musci на порядки Sphagnales, Andreaeales, Bryales, хоча вони розглядалися як підкласи, як порядки, як класи. Реймерс (1954) ділить клас мохів на 5 підкласів: сфагнові, андрееві, брієві, буксбаумові, політрихові (Липа, Добровольський, 1975).

У ХХ столітті багато досліджень бріологів були направлені на вивчення географічних особливостей мохів. Було показано, що для видів мохоподібних характерні зональна приуроченість та широкі ареали (Сапегин, 1910; Герцог, 1928; Лазаренко, 1944, 1956; Абрамов, 1968 та ін.). Кожен вид відноситься до певного географічного елементу відповідно до центру масовості його поширення, а видовому ареалу мохоподібних відповідає за розмірами ареал роду квіткових рослин. Бойко (1992) виділив еволюційно-географічні елементи, оскільки елемент розглядається як певний етап історичного розвитку мохоподібних. В нього вкладається стільки ж еволюційно-історичного змісту, скільки й географічного. Тобто еволюційно-географічний елемент – це комплекс (група) видів зі схожими центрами масового поширення, розвитку і становлення, що склався в процесі еволюційно-історичних змін.

В кінці ХХ та особливо на початку ХХІ століття завдяки використанню новітніх методів досліджень, особливо вивчення закономірностей розташування нуклеотидних пар у ДНК пластидного та ядерного геномів та

критичного опрацювання результатів біологічних досліджень – Крендел-Стотлер, Стотлер (2000), Гофіне, Бак (2004), Гілл та ін. (2006) та ін., отримано багато матеріалів для більш вагомих висновків щодо анатомії, морфології, систематики, екології, біохімії, фізіології, видоутворення, філогенії, класифікації та созології мохоподібних (Бойко, 2009).

У системі відділу Bryophyta на відміну від традиційного поділу на три класи (Sphagnopsida, Andreaeopsida та Bryopsida) чи підкласи (Sphagnidae, Andreaeidae, Bryidae), виділяються шість класів. Причому два класи, а саме Sphagnopsida та Andreaeopsida, не зазнали змін. Але останній клас – Bryopsida, на думку авторів, обґрунтовано поділяється на чотири класи. Порядкам Oedipodiales, Polytrichales та Tetraphidales, що виділені з класу Bryopsida, надано ранг класів, усі інші порядки складають клас Bryopsida. Система відділу Bryophyta цих авторів має такий вигляд: Sphagnopsida, Andreaeopsida, Oedipodiopsida, Polytrichopsida, Tetraphidopsida, Bryopsida. Дана система мохів значно відрізняється від тих, що були запропоновані раніше. Антоцеротові та печіночники не зазнали особливих змін. У системі відділу Anthocerotophyta виділяється один клас Anthocerotopsida, а у системі відділу Marchantiophyta – два класи: Marchantiopsida та Jungermanniopsida.

Оскільки печіночкам, мохам та антоцеротовим надано ранг окремих відділів, то для їх згрупування найкраще використовувати проміжний таксон «надвідділ» з назвою Bryobionta. При розумінні рослинного світу як царства ця одиниця може бути підцарством, яке охоплює три філи (відділи) мохоподібних.

Значно більше змін є у запропонованих у «Біології бріофітів» (2009) системах, що зумовлені матеріалами новітніх досліджень, отриманих з застосуванням філогеномного методу на основі нової науки філогеноміки – (Айзен, 1998) та на основі палеонтологічних даних. Крендел-Стотлер, Стотлер та Лонг (2009) вказують, що Marchantiophyta нараховує майже 5000 видів 391 роду. Філу (відділ) розділено на три класи: 1. Клас Haplomitriopsida з підкласами Treubiidae та Haplomitriidae. 2. Клас Marchantiopsida з підкласами Blasiidae та Marchantiidae. 3. Jungermanniopsida з підкласами Pelliidae, Metzgeriidae та Jungermanniidae.

Гофіне, Бак та Шоу (2009) вказують, що Bryophyta нараховує понад 13000 видів. Філу (відділ) розділено на 5 надкласів. Ранг надкласу введено для того, щоб об'єднати усі артродонтні мохи в один таксон (надклас V). I надклас включає один клас Takakiopsida, II надклас включає клас Sphagnopsida, III надклас включає клас Andreaeopsida, IV надклас включає клас Andreaobryopsida, V надклас включає 4 класи – Oedipodiopsida, Polytrichopsida, Tetraphidopsida та Bryopsida. Останній клас розділений на підкласи – Vuxbaumiidae, Diphysciidae, Timmiidae, Funariidae, Dicraniidae та Bryidae з двома надпорядками – Bryanae та Hurnanae. Рензаглія, Вілліреал та Дуфф (2009) вказують, що Anthocerotophyta нараховує близько 150 видів 14 родів. Філа Anthocerotophyta розділена на два класи: 1. Leiosporocerotopsida з одним видом *Leiosporoceros*, 2. Клас Anthocerotopsida з підкласами Anthocerotidae, Notothilatidae та Dendrocerotidae.

У черговому випуску «Біології бріофітів» (2009), крім нових класифікаційних схем, багато уваги приділено також питанням походження, віку виникнення та особливостям розвитку бріофітів на основі молекулярних даних, отриманих при секвенуванні, тобто матеріалів з вивчення закономірностей розташування нуклеотидних пар у ДНК пластидного та ядерного геномів, а також палеонтологічних матеріалів. Виникнення печіночників можна датувати ордовіком, а вік усіх головних предків – пермським періодом, тобто геологічний вік їх значно збільшено. Мохи розвиваються від спільного з печіночниками предка та займають проміжне положення, яке передувало розходженню предків на антоцеротофіти та судинні рослини. Вихід мохів на суходіл відбувся 425-490 млн. років тому, в силурі або ордовіку, але дані *сіквенсу* вказують, що це відбулося значно раніше, суходільна флора виникла близько 1 млрд. років тому, а дивергенція між мохами і поліспорангіофітами відбулася близько 700 млн. років тому. В результаті численних радіацій більшість сучасних порядків і навіть багато родин виникли у крейдовому періоді. Дані сучасної молекулярної філогенії (дані мультигенного *сіквенсу*) показують, що антоцеротофіти є найближчими родичами трахеофітів, які збереглися донині. Вони брали участь у ранній колонізації суходолу. Проктор (2009) підкреслив, що дивергенція бріофітів і різних груп судинних рослин відбулася в період ранньої історії життя рослин на суходолі (більше 400 млн. років тому). Тому мохи, печіночники і антоцероти до сьогодні є філогенетично різноманітними, розвиваються незалежно один від одного.

Бріологічні дослідження в Україні.

— * * * —

Розмноження та цикл розвитку мохоподібних

У циклі розвитку мохоподібних крім чергування ядерних фаз відбувається чергування статевого та нестатевого поколінь, з домінуванням статевого покоління. Статеве покоління – гаметофіт має у клітинах гаплоїдний набір хромосом. Гаметофіт не тільки забезпечує статеве розмноження, а й виконує усі життєві функції – фотосинтезу, мінерального живлення, водообміну. Спорофіт має у клітинах диплоїдний набір хромосом, його функція – утворення та розсіювання спор.

Стать у мохоподібних обумовлена генетично. Гетероморфні біваленти, подібні до статевих хромосом *xx* та *xу*, спостерігалися у різних видів. Статеві органи хоча й обумовлені генетично, але механізм їх розвитку запускається екологічними факторами навколишнього середовища.

Статеві органи мохоподібних, як і у всіх вищих рослин, багатоклітинні. Чоловічі статеві органи – антеридії мають вигляд багатоклітинного кулеподібного або еліпсоподібного мішечка на коротенькій ніжці, всередині якого з сперматогенної тканини утворюються чоловічі статеві клітини – сперматозоїди. Жіночі статеві органи – архегонії мають вигляд

багатоклітинної пляшки, що складається з вузької шийки і розширеного внизу черевця, у якому утворюється одна жіноча статеві клітина – яйцеклітина.

Якщо антеридії і архегонії утворюються на одній рослині, то вона називається *однородною*, якщо на різних – *двородною*. Захисна обгортка з листків навколо антеридіїв називається *перигоній*, а навколо архегоніїв або антеридіїв і архегоніїв – *перихецій*.

Крім гаметангіїв, в обгортках багатьох мохів є *парафізи* ниткоподібної, булавоподібної або пластинчастої форми, які капілярно утримують воду, захищаючи статеві органи від висихання, а також сприяють звільненню сперматозоїдів з антеридія. При дозріванні гамет відкривається кришечка антеридія і сперматозоїди через отвір виходять назовні. При наявності краплинної вологи під хемотаксичною дією цукрів вони рухаються за допомогою двох джгутиків до архегонія, у якому уже відбулося ослизнення канальцевих клітин і вивільнився отвір в канал шийки, що веде до яйцеклітини.

У двородних видів запліднення може відбуватися, якщо різностатеві особини знаходяться в одній дернинці або перенесення гамет до інших дернин відбувається за допомогою дрібних тварин. Після *копуляції*, тобто злиття гамет, в архегонії утворюється зигота. Зигота проростає мітотичними поділами, утворюється ніжка зі стопою, яка проростає вниз і через стінку архегонія входить між клітини гаметофіта, але не зростається з ними. Підтвердженням цьому є те, що спорофіт у деяких видів можна легко витягти з гаметофіта не руйнуючи його. У верхній частині на ніжці закладається коробочка. При рості спорофіта обгортка архегонія – *епігон* розривається по колу, піднімається і з верхньої частини формується ковпачок коробочки, а з нижньої – *півхвочка*, яка у вигляді комірця оточує основу ніжки.

Молодий спорофіт – зародок росте, у його верхній частині формується коробочка з стінкою, а всередині зі споровим мішком, який відстає від росту коробочки і в ній виникає повітряна порожнина, через яку проходять хлорофілоносні нитки. Всередині коробочки формується колонка, а також археспорій – споротвірна тканина, в якій з материнських клітин спор шляхом мейозу утворюються тетради гаплоїдних спор. Спори вивільнюються з коробочки і, попадаючи в сприятливі екологічні умови, проростають, утворюючи протонему. З бруньок на протонемі виростають зелені рослини – гаметофіти, на яких закладаються статеві органи.

Таким чином, у життєвому циклі мохоподібних регулярно відбувається як зміна двох ядерних фаз, так і чергування двох поколінь – статеві і нестатеві. Зміна статеві покоління на нестатеві відбувається при статеві процесі, коли гаплоїдна ядерна фаза змінюється на диплоїдну. Зміна нестатеві покоління на статеві відбувається при утворенні спор у коробочці, коли у материнських клітинах спор відбувається поділ шляхом споричного мейозу (рис. 2.1, 2.2).

Регулярність зміни ядерних фаз і чергування двох поколінь у життєвому циклі мохоподібних може бути порушена. Для деяких видів

мохоподібних були відмічені явища *апогамії* і *апоспорії*. При апогамії спорофіт розвивається з клітин гаметофіта без копуляції гамет і має, як і гаметофіт, гаплоїдний набір хромосом. При апоспорії гаметофіт розвивається з диплоїдних клітин спорофіта (без мейозу) і має диплоїдний набір хромосом, як і спорофіт. У подальшому такий життєвий цикл приводить до утворення поліплоїдів. Однак дослідники відзначають, що процеси апоспорії і апогамії та їх роль як механізмів видоутворення у мохоподібних ще залишаються недослідженими (Bryophyte brylogy, 2009).

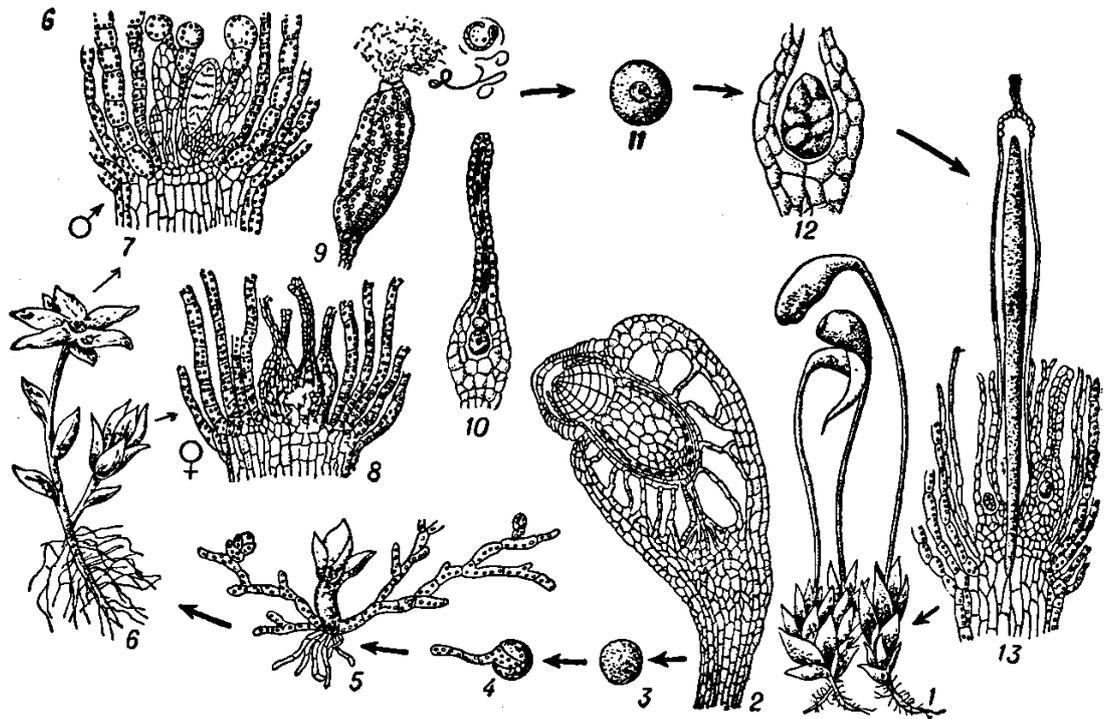


Рис. 2.1. Схема життєвого циклу мохів (на прикладі однодомного моху *Фунарії вологомірної* (*Funaria hygrometrica*): 1 – загальний вигляд рослини (гаметоспорофіта); 2 – зріз коробочки; 3 – спора; 4 – проростання спори в протонему; 5 – протонема з брунькою; 6 – гаметофіт; 7 – антеридії з парафізами; 8 – архегонії з парафізами; 9 – антеридій, з якого виходять сперматозоїди; 10 – архегоній з яйцеклітиною в черевці; 11 – зигота; 12 – проростання зиготи; 13 – молодий спорофіт, що утворився з зиготи в архегонії (за: Липа, Добровольський, 1975)

Крім статевого, у мохоподібних часто зустрічається вегетативне розмноження. Багато видів стерильні, розмножуються тільки вегетативно. Способів вегетативного розмноження багато. Перш за все це *фрагментація*. Фактично з кожної частинки гаметофіта може виникнути новий організм шляхом утворення вторинної протонемі, на якій виростають молоді рослини. Ефективними способами є розпад дернини на частини, розпад первинної протонемі, розпад надземної або підземної частини ламкого материнського пагона та в результаті цього відособлення молодих пагонів. Вегетативне розмноження відбувається також за допомогою утворення *ламких бруньок*,

ламких гілочок, ламких листків, додаткових пагонів, вивідкових гілочок, вивідкових листків.

Для багатьох мохоподібних характерно утворення спеціальних власне вивідкових тіл – бруньок, тілець, ниток, ризоїдних бруньок. Вивідкові тіла багатоклітинні, можуть утворюватися на стеблах у пазухах листків, на клітинах та жилці листка, на протонемі, на ризоїдах.

Усі типи вегетативних діаспór відділяються від материнської рослини і виконують функцію розселення за допомогою вітру, води, рідше тварин. Стосовно спорофіта, то він практично не бере участі у вегетативному розмноженні.

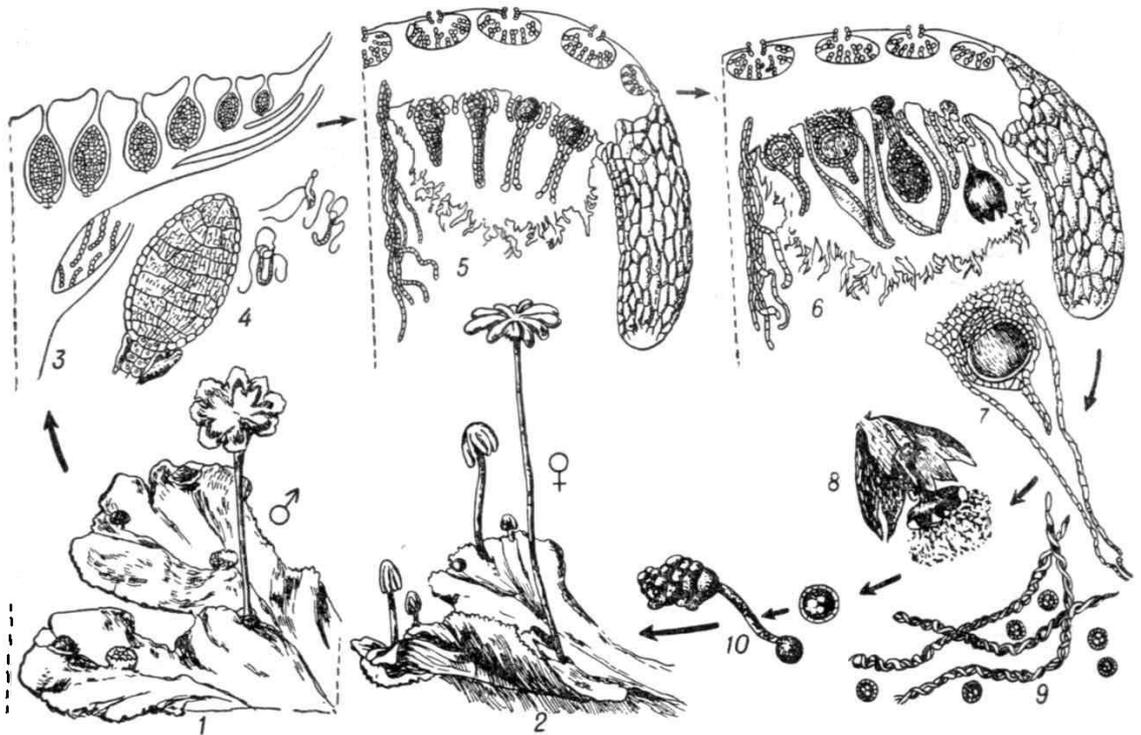


Рис. 2.2. Схема життєвого циклу печіночників (на прикладі дводомного виду Маршанції поліморфної (*Marchantia polymorpha*): 1 – частина слані чоловічого гаметофіта з підставкою; 2 – фрагмент жіночого гаметофіта з підставкою; 3 – зріз чоловічої підставки з антеридіями; 4 – антеридій і сперматозоїди; 5 – зріз жіночої підставки з архегоніями; 6 – зріз жіночої підставки з архегоніями, спорогонами і несправжніми періантіями, що вкривають спорогон; 7 – зріла закрыта коробочка; 8 – розкрита коробочка, з якої випадають спори та елатери; 9 – спори і елатери; 10 – спора, що проростає в пластинчасту протонему (за: Липа, Добровольський, 1975).

Екологічні та географічні особливості мохоподібних

Для існування та життєдіяльності мохоподібних як фототрофних рослин необхідні волога, світло, тепло, субстрат з певними хімічними та фізичними властивостями та наявністю мінеральних і органічних речовин. За відношенням видів до цих факторів навколишнього середовища виділяються їх відповідні групи.

Для життєдіяльності мохоподібним необхідна краплиннорідка волога, яку вони всмоктують усією поверхнею тіла. Тому провідним екологічним фактором у поширенні мохоподібних є вологість місцезростання. За відношенням до вологи мохоподібні розділяються на кілька груп. *Ксерофіти* – види посушливих місцезростань, у яких волога буває періодично, *мезофіти* – види місцезростань з середніми умовами зволоження, *гігрофіти* – види мохоподібних, що трапляються у перезволожених місцезростаннях, *гідрофіти* – види, що живуть у воді. Більшість видів мохоподібних мають широку екологічну амплітуду і відносяться до перехідних груп, наприклад, до ксеромезофітів, мезогігрофітів тощо.

Різні види мохоподібних пристосувалися до освітлення різної інтенсивності. Серед них є *геліофіти* – світлолюбиві, види відкритих місцезростань, які живуть на скелях, в пустелях, степах, на корі стовбурів дерев з південного боку тощо, та *сціофіти* – види затінених місцезростань, які зростають в густих лісах, в дуплах, під каменями і навіть у печерах. Мохи мають широку екологічну амплітуду щодо освітленості місцезростань. Серед них проміжні форми – геліосціофіти та сціогеліофіти.

Температурний режим місцезростань є важливим фактором для існування мохоподібних. Він має великий вплив на інші фактори – на відносну вологість повітря, на вологість субстрату, на швидкість випаровування вологи. Від цього залежить швидкість обмінних реакцій в організмі, ступінь необхідності захисних пристосувань у будові тіла, пристосування до проживання у різних місцях рельєфу, у різних типах ценозів, у різних фізико-географічних зонах та висотних поясах. Для мохоподібних характерно пристосування до існування у широких температурних межах, вони здатні переносити значні низькі та високі температури. Зафіксовано, що вони фотосинтезують навіть при температурі (-)14°C та залишаються живими при дії температури (+) 100 °C протягом 30 хвилин. Це пов'язано з їх здатністю до швидкого обезводнення клітин і переходу до стану *криптобіозу*.

Мохоподібні за типами місцезростань розділяються на такі основні екогрупи: *епігеїди* – види, що зростають на поверхні ґрунту; *епіфіти* – зростають на корі дерев (*епіфітофорів*); *епіліти* – на відслоненнях гірських порід, на їх осипищах, на окремих каменях; *епіксили* – на оголеній деревині, пеньках дерев, на відламаних гілках без кори; *епіфіли* – на листках дерев хвойних порід, на листках листяних порід у тропіках та вологих субтропіках.

В залежності від багатства субстрату елементами живлення та можливістю отримання їх з атмосферного пилу серед мохоподібних виділяють кілька основних екогруп: *евтрофи*, *мезотрофи*, *оліготрофи*, серед яких є і проміжні групи. Евтрофів (видів, що віддають перевагу багатим субстратам) та оліготрофів (видів, що не вимагають багатства елементів живлення) серед мохоподібних відносно небагато. Більшість видів – мезотрофи, приурочені до субстратів з середніми значеннями трюфності.

Мохоподібні у своєму поширенні залежать також і від особливостей хімізму субстрату. За цією властивістю серед них виділяють екогрупи

кальцефілів, кальцефобів, ацидофілів, силіціофілів, галофілів, нітрофілів та еврифілів (індиферентних видів). Проте найбільше серед них таких видів, які зростають на субстратах без чітких проявів хімізму, де не проявляється дія якої-небудь складової хімічного складу. Такі види без чітких проявів залежності від хімізму субстрату, з тяжінням до екоотопів, в яких чітко не проявляється дія якої-небудь однієї з складових частин хімічного складу, запропоновано називати *інцертфілами* (від лат. *incertus* – неясний, непевний) (Бойко, 1992). Індиферентні види від інцертфільних відрізняються тим, що можуть зростати на будь-якому субстраті, з будь-якими хімічними властивостями, в тому числі у крайніх за будь-яким фактором умовах з чітко вираженими властивостями субстрату.

У географічному плані мохоподібні є широко поширеними рослинами (рис. 2.3). Вони зустрічаються на усіх материках і на більшості островів. Для кожного материка в цілому характерний свій набір видів мохоподібних. Найбільше їх зростає у дощових тропічних лісах, у зоні тундри, у субальпійському та альпійському поясах гір, у гірських лісах, на болотних масивах. Види мохоподібних є домінантами рослинного покриву багатьох типів ценозів у лісах, на оліготрофних та мезотрофних болотах, на відслоненнях гірських порід. Вони беруть участь також у формуванні ценозів лісів, боліт, лук, степів, чагарникових заростей. Найменше їх у пустелях, в яких переважають субстрати з хлоридним і сульфатним засоленням. Проте є види, життєві стратегії яких дозволяють їм існувати і в таких умовах. Так мох *Syntrichia desertorum* є домінантом суцільного мохового покриву у глинисто-піщаних пустелях. Мохоподібні відсутні у морських водах, лише деякі види можуть зростати близько біля моря на літоральних валах, куди досягають бризки солоної води. Низка видів зростає у прісних водоймах, за умови прозорості води проникають в глибину на десятки метрів.

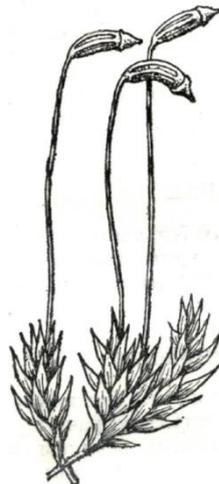


Рис. 2.3. Космополітний мох *Цератодон пурпуровий* (*Ceratodon purpureus*), поширений на всіх материках, в Антарктиді зустрічається далеко на півдні континенту, південніше 84° пд.ш.

Мохоподібні на відміну від багатьох представників вищих рослин у помірних широтах мають дуже широкі ареали. Практично у всіх регіональних флорах є види з біполярними, голарктичними, панбореальними,

паннеморальними, панаридними та іншими типами ареалів. Для мохів характерний низький рівень ендемізму. Видів з вузькими ареалами, наприклад, європейським, надзвичайно мало. Так у бріофлорі України їх нараховується лише 10 видів. Проте у тропічних широтах у мохоподібних добре виражений вузький ендемізм. За масовістю поширення виду у певній географічній зоні у бріофлорах виділяють такі *еволюційно-географічні* елементи: *арктичний, субарктичний, аркто-монтанний* (арктично-гірський), *монтанний* (гірський), *бореальний* (тайговий), *неморальний* (дібровний), *аридний, субтропічний, тропічний*.

Значення мохоподібних у біосфері та житті людини

Мохоподібні, як і інші фотосинтезуючі організми, виконують дуже важливу роль в колообігу речовин у природі, вони створюють органічні речовини, крім того, в результаті фотолізу води виділяють кисень, який збагачує атмосферу, і беруть участь у створенні захисного озонового шару нашої планети. Тобто мохоподібні є однією з ініціальних ланок колообігу речовин у біосфері. *Бріофіти*, особливо сфагнові мохи, мають велике значення у функціонуванні екосистем північної півкулі, оскільки кількість вуглецю у сфагновому торфі (Bryophyte brylogy, 2009) становить близько 44% всього диоксиду карбону атмосфери.

Вони, як *пойкілогідричні* організми, можуть існувати в дуже жорстких екологічних умовах та утворювати піонерні рослинні угруповання в таких місцях, де судинні рослини існувати не можуть. Мохоподібні є піонерами заростання відслонень кам'янистих гірських порід, різних заглиблень, зсувів ґрунтів, розвіяних пісків, потоків вулканічної лави та вулканічного попелу, тобто місць, в яких відсутні органічні та мінеральні речовини, необхідні для існування рослин. У місцях, у яких пізно тане сніг в горах, на еродованих, на слабо задернованих ділянках у горах печіночні мохи створюють суцільний покрив до сотень квадратних метрів.

Поселяючись на таких субстратах, вони сприяють накопиченню речовин, що осідають з атмосферного пилу, та, відмираючи, створюють гумус, на якому уже можуть поселятися вищі судинні рослини.

Часто мохоподібні сприяють накопиченню вологи та внаслідок цього заболочуванню місць з слабким стоком і близьким до поверхні заляганням ґрунтових вод. Таким чином відбувається заболочування лісів та лук і перетворення їх в мохові болота. Ці болота дають притулок проживанню на них різних тварин і рослин та є також накопичувачами прісної води. Відмираючи, мохоподібні утворюють торф. Поверхня торфовищ у північних районах планети майже завжди повністю вкрита моховим покривом, торф складається з залишків бріофітів. Судинні рослини – дерева, кущі і трави торфовищ, в яких переважають мохи, дають менше біомаси і розкладаються більше, ніж наземний моховий покрив. У бореальних лісах та багатьох типах гірських лісів субтропіків і тропіків мохи створюють суцільний покрив, що досягає 0.1-0.2 м завтовшки. Цей покрив стабілізує екологічні умови і сприяє

відновленню та стабільному функціонуванню цих лісів. Мохоподібні відіграють важливу роль у цих ландшафтах.

Вони беруть участь у регулюванні гідрологічного режиму, тобто гідрологічного балансу різних територій, причому значних за площею. На територіях схилів мохи попереджують ерозію ґрунтів, сприяють переводу поверхневого стоку вод в підземний. В мохових болотах бере початок багато рівнинних річок, наприклад, річка Дніпро. В районах багаторічної «вічної» мерзлоти мохоподібні є регуляторами сталої природної рівноваги в тундрі, лісотундрі, північній тайзі. Мохоподібні разом з лишайниками утворюють наземний рослинний покрив в Антарктиді. Їх там нараховується до 130 видів, з них 30 видів – печіночники, решта – мохи. За кількістю видів вони поступаються лише лишайникам (300 видів), квіткових рослин відмічено лише два види.

Мохи поїдаються лише деякими представниками тварин, з безхребетних це жуки, мурашки, м'якуни, черви, личинки деяких комах, з хребетних – мишоподібні гризуни (лемінги та полівки), північні олені, качки. Коробочки мохів їдять птахи – глухарі, куріпки, тетереви, дрозди, вівсянки та інші. Стебла мохів використовують деякі види птахів для своїх гнізд. Ніжними і м'якими стеблами та галузками мохів вони вистеляють дно та стінки гнізд, що сприяє рівномірному обігріву усіх висиджуваних яєць.

Мохоподібні використовуються людиною в незначній мірі. Печіночні мохи, які подавляють ріст багатьох бактерій, в тому числі і патогенних, можуть використовуватися для виробництва антибіотиків. Сфагнові мохи, які мають бактерицидні властивості, досі використовуються у медицині для загоєння ран. Сфагнові пелюшки найкращі, найгігієнічніші природні підгузки для немовлят.

Торф, як фосилізовані залишки мохів, використовується як паливо, добрива, підстилка для тварин, з нього отримують деякі цінні для людини речовини.

Печіночник річчія вирощується в акваріумах. Мохи вирощують в садах як декоративні рослини. Деякі мохи (наприклад, *Climacium*, *Dausonia* та ін.) використовуються з метою прикрашання будівель, кімнат, жіночих головних уборів тощо.

Мохоподібні використовуються як модельні організми в експериментальних наукових дослідженнях. Печіночник Маршанція звичайна та мох Скрученіжка вологомінра уже багато десятиріч використовуються як лабораторні об'єкти в експериментах з фізіології та екології рослин. Мох Чарочниця відхилена (*Physcomitrella patens*) інтенсивно використовується як модельний організм для молекулярної і клітинної біології та біології розвитку. Зараз повністю секвенованим є геном цього виду мохів. Його повний ланцюжок в DOE Joint Genome BROWSER доступний в Інтернеті <http://genome.igi-psf.org/Physcomitrella>. Розпочато роботи з повного секвенування генома печіночника Маршанції звичайної та інших видів. На думку провідних біологів, цілогеномний філогенетичний аналіз, тобто знання про розташування нуклеотидів усіх генів у геномі та їх

аналіз, приведе до нової ери не тільки у філогенетиці мохоподібних, а й у філогенетиці рослин взагалі. Нові порівняльні геномні дані повинні дати матеріали для підвищення точності реконструкції Дерева Життя.

Є перевага у використанні мохоподібних як модельних організмів в популяційних і фітосоціологічних дослідженнях, оскільки багато видів, особливо доміантних, мають дуже широкі ареали, просту морфологію. У них немає коренів, провідних тканин, продихів. Для них характерний особливий життєвий цикл, дуже висока здатність до регенерації з будь-якого фрагмента або з нестатевої пропагули, здатність до криптобіозу, переважаюча дводомність. Внаслідок низької поживності мохоподібні не знищуються тваринами та паразитними грибами, їх популяції тривалі у часі і зручні для спостереження протягом усього року.

Мохоподібні є одним з найкращих індикаторів стану як природного, так і антропогенного середовища. Своєю присутністю, відсутністю чи певними змінами, що відбулися з їх організмами, вони дають багато матеріалів для оцінки стану середовища відносно дії тих чи інших екологічних факторів. Вони є *тест-об'єктами* для індикації атмосферного забруднення, дуже зручними для використання, не вимагають значного обсягу робіт, часу та фінансових затрат.

Сфагнові мохи є *трофоіндикаторами* різних за трофністю боліт (евтрофних, мезотрофних, оліготрофних). Індикаторний комплекс видів ксерофітних печіночників (види роду *Riccia*) та верхоспорогонних мохів (види родів *Phascum*, *Syntrichia*, *Tortula* та ін.) є індикаторами ступеню антропогенного перетворення степових ценозів. Мохоподібні показують ступінь дії антропопресії на лісові ценози в дигресивному ряду фітоценозів: у напрямку від відносно збережених до штучних деградованих ценозів падає видове багатство бріофлори, зменшується кількість зональних географічних елементів та рідкісних видів, збільшується кількість космополітних та синантропних видів. Низка видів є індикаторами хімічного складу субстратів.

Мохоподібні здатні акумулювати різні речовини з атмосфери та субстрату та реагувати на них. *Pohlia nutans* та *Ceratodon purpureus* обезбарвлюються при дії на них газодимових викидів, *Polytrichum commune* при дії диоксиду сірки відмирає починаючи з кінчиків листків, змінює колір до червоно-коричневого, у *Funaria hygrometrica* при дії Pb і Cd гальмується ріст, поділ клітин, ріст спор та протонеми. *Ceratodon purpureus* змінює своє забарвлення під дією сонячних променів, є – індикатором активності сонця.

Бріофіти є індикаторами рівня забруднення селітебних територій – індикаторами різних ізотоксичних бріоіндикаційних зон. Серед них виділяють крайні урбанофіли, помірні урбанофіли, урбанонейтралі, помірні урбанофоби та ін.

Охорона мохоподібних

У складі бріофлор різних областей є види, які вважаються залишками минулих епох – *релікти*. Це релікти третинного періоду, *релікти* різних кліматичних епох антропогену тощо. Під дією природних екологічних

факторів та історичних причин певна частина видів мохоподібних стають рідкісними, їх еколого-біологічні особливості при більш-менш раптових змінах навколишнього середовищі не можуть забезпечити швидке пристосування до цих змін. Це у більшості випадків стає причиною кількісного зменшення особин популяцій і вид стає рідкісним, тобто природно рідкісним. Такими видами частіше стають реліктові види мохоподібних (рис. 2.4).

Мохоподібні стають рідкісними під дією антропогенного фактора. Це пов'язано в першу чергу з прямим знищенням місцезростань, з процесами, в результаті яких відбуваються негативні зміни в забезпеченні мохів вологою, світлом, поживними речовинами. Значна кількість видів у зв'язку з цим стає зникаючими, а значить і рідкісними видами, хоча причини рідкісності у них інші.

Охорона рідкісних та зникаючих видів мохоподібних є важливою задачею. На першому етапі охорони мохоподібних складаються списки рідкісних та зникаючих видів, що дає матеріал для реальної охорони видів у природі. Наступним етапом є встановлення видів, які зростають на територіях та об'єктах природно-заповідного фонду, тобто забезпечені реальною охороною.



Рис. 2.4. Оригінальний за будовою мох, реліктовий вид Буксбаумія безлиста (*Buxbaumia arhylla*): загальний вигляд в натуральну величину; 2 – те ж (x 5) (за: Савич-Любицкая, Смирнова, 1970).

Далі необхідним є створення природоохоронних об'єктів у місцях виявлених усіх рідкісних та зникаючих видів. І накінець необхідне поєднання цих об'єктів екокоридорами у системі Національної екомережі України і Екомережі Європи.

Раритетна фракція бріофлори України нараховує 123 види, з них 22 види печіночники та 101 вид мохи. Це види, занесені до офіційних природоохоронних документів – «офіційно рідкісні» види. До Світового Червоного списку МСОП занесено 1 вид, до Червоної книги європейських бріофітів – 92 види, до Додатку I Бернської конвенції – 6 видів, до Червоної книги України – 46 видів. Крім того, в кожному регіоні України є види,

рідкісні в даному регіоні – «регіонально рідкісні», але в інших є звичайними або спорадично поширеними видами.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. В чому полягає відмінність мохоподібних від нижчих рослин (водоростей) та від вищих судинних рослин?
2. Чим підтверджується положення про те, що мохоподібні це не сліпа лінія еволюції, а високорозвинуті представники альтернативної стратегії адаптації до життя в умовах нашої планети?
3. Якого вченого і за які заслуги називають «батьком бріології»?
4. Особливості циклу розвитку (життєвого циклу) мохоподібних.
5. Екологічні та географічні особливості мохоподібних.
6. Чому мохоподібні є одними з найкращих індикаторів стану довкілля?
7. До яких офіційних природоохоронних документів включені рідкісні види мохоподібних України?

СИСТЕМАТИКА МОХОПОДІБНИХ

Мохоподібні у систематичному плані складають підцарство або надвідділ Мохоподібні (Бріобіонти) – Bryobionta. Вони є Несудинними вищими рослинами – Nonvasculare plantae. Це – сланеві або листкостеблові дрібні наземні, значно рідше водні рослини. Для циклу розвитку характерна зміна ядерних фаз та поколінь. Домінує гаплоїдне статеве покоління – гаметофіт. Спорофіт (спорогон) дуже редукований, складається з коробочки, у якій утворюються спори, ніжки та стопи (гаусторії), за допомогою якої прикріплений до гаметофіта. Спора, проростаючи, утворює протонему, на якій закладається гаметофіт.

Підцарство Bryobionta ділиться на три відділи: відділ Бріофітові (Мохи) – Bryophyta; відділ Маршанціофітові (Печіночники) – Marchantiophyta; відділ Антоцеротофітові – Anthocerotophyta (табл. 2.1.).

Ключ для визначення відділів мохоподібних

1. Рослини листкостеблові. Рослини з простими або розгалуженими округлими стеблами, три-, багаторядно улистнені, без черевних листків – амфігастріїв, листки не розділені на лопаті, з жилкою або без жилки. Добре виражена протонема. Спорогон на листкостебловому гаметофорі, має колонку, перистом, кришечку, коробочка вкрита ковпачком.....**Відділ BRYOPHYTA**
– Вегетативне тіло має вигляд слані (або талому)2
2. Слань має вигляд розпростертої на субстраті лопатевої розетки, з простою, не диференційованою на тканини будовою, з кількох шарів клітин. На нижньому боці з численними ризоїдами, що мають гладенькі стінки, черевних лусок немає. Клітини мають хроматофори з піреноїдами. Спорогон у вигляді рогоподібного виросту, розкривається двома стулками**Відділ ANTHOCEROTOPHYTA**

– Слань дихотомічно розгалужена або округла, лопатева, інколи у вигляді округлих розеток, або рослини з двома рядами бокових (спинних) різної форми листків, знизу стебла буває ще один ряд (черевних) листків – амфігастрій, які відрізняються від бокових за розмірами і формою. Слань з однакових клітин або диференційована на основну, яка може бути вкрита одним-трьома шарами епідермісу, часом з олійними тільцями, і асиміляційну тканину, з повітряними камерами, які відкриваються зверху продихами. На слані часто є різноманітні волоски і щетинки, з спіднього боку є одноклітинні ризоїди та черевні луски. Листки з одного шару клітин, без жилки. Коробочка спорогона без колонки і перистома.....**Відділ MARCHANTIOPHYTA**

Відділ Квіткорогофіти (антоцероти) – Anthocerotophyta

Відділ Anthocerotophyta нараховує близько 150 видів, які входять до складу 14 родів 4 родин 4 порядків, трьох підкласів, двох класів, які являють собою гомогенну групу організмів. Більшість видів поширена у тропічному поясі, проте низка видів зростає у помірних поясах обох півкуль. У північних широтах вони заходять за 60° пн.ш. Антоцероти мають низьку конкурентну здатність, тому частіше займають піонерні екотопи – відслонення ґрунтів, а також залишки мохів, трав, гнилу деревину тощо.

Діагностичними ознаками антоцеротів є особливості хлоропластів, продихів, антеридіїв та спор. Матеріали сучасних філогенетичних досліджень показали, що найтісніше антоцеротофітові споріднені з судинними рослинами – трахеофітами (Qui et al., 2006; Rensaglia et al., 2009). На відміну від печіночників та мохів, у антоцеротових спостерігається відсутність організованих зовнішніх виростів. У них немає листків, лусок, слизистих *панілі*, зовнішніх гаметангіїв. Гаметангії, а також колонії симбіотичних синьозелених водоростей *Nostoc* розташовуються всередині сланевого тіла антоцеротів, включені у недиференційовану частину слані – *хлоренхіму*. Виступаючі частини тіла – клітини апікальної меристеми і архегонії захищені зовні слизовими секретами клітин, а не якимись виростами. Антоцероти дуже давні організми. Успішному виживанню антоцеротів, як відносно ізольованого таксону у незмінному вигляді протягом величезного проміжку часу сприяли такі їх особливості, як дрібні розміри тіла, швидкий життєвий цикл, гаметофіт не диференційований на тканини, слизовий захист точок росту та *експлерентна* життєва стратегія.

Рослини сланеві, дорзо-вентральні. Вегетативне тіло не диференційована на тканини слань. Слань гаметофіта пластинчаста, розеткоподібна, зрідка може бути пальчасто розгалуженою, досягає 1-3 см,

без черевних лусок (рис. 2.5, 2.6). Складається з кількох шарів однорідних клітин з тонкими стінками, біля верхньої поверхні клітини дрібніші. До країв слань тоншає. У представників Dendrocerotidae слань поділяється на потовщених в кілька шарів у вигляді жилки середину та краї в одну клітину. На верхній і нижній стороні слані розвиваються редуковані продихи. На нижній стороні вони відкриваються у порожнини, заповнені слизом, який захищає точку роста слані від висихання. Часто пізніше ці порожнини заповнюються синьозеленими ностокальними водоростями.

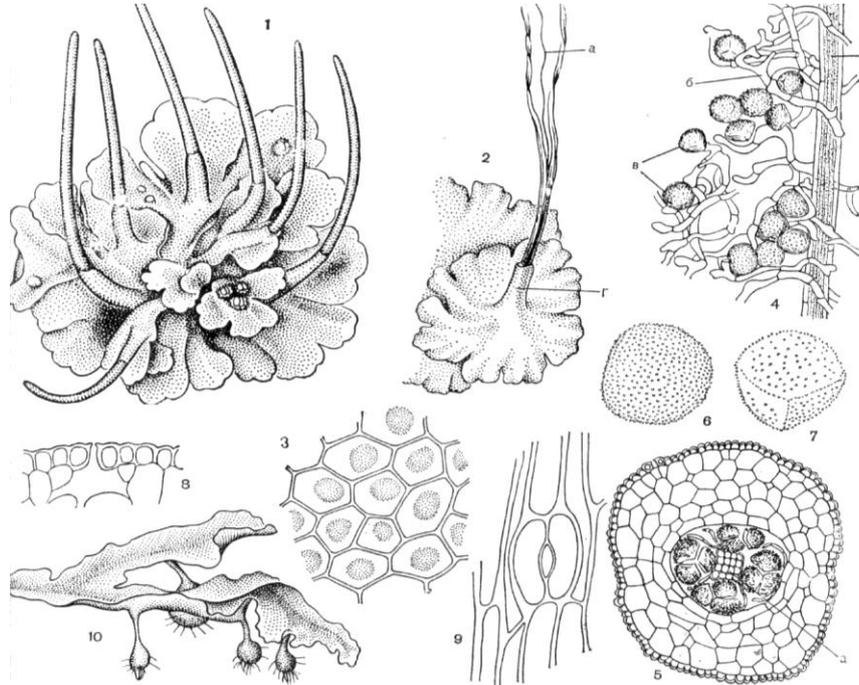


Рис. 2.5. Антоцероти. Темноріг гладенький (*Phaeoceros laevis*): 1– загальний вигляд; 2 – частина слані з розкритим спорогоном; 3 – клітини епідермісу слані; 4 – частина колонки спорогона з спорами та псевдоелатерами; 5 – спорогон на поперечному розрізі; 6 – спора з дистального боку; 7– спора з проксимального боку; 8 – поперечний зріз через продих; 9 – продих на спорогоні (а – колонка, б – псевдоелатери, в – спори, г – потовщення слані при основі спорогона). Квіткоріг дихотомічний (*Anthoceros dichotomus*): 10 – стерильна слань з вивідковими бульбочками (за: *Жизнь растений*, т.4, 1978)

Взаємозв'язок антоцерота і синьозеленої водорості можна охарактеризувати як факультативний симбіоз. Ризоїди на нижньому боці слані, численні, гладкостінні, можуть утворюватися з будь-якої клітини гаметофіта. У епідермальних клітинах наявний один пластинчастий хлоропласт з піреноїдом, як у водоростей. Він має складну будову, складається з окремих частин – піреносом, у яких утворюється крохмаль. Між піреносомами розташовані ламели з двох тилакоїдів. У представників Dendrocerotidae у клітинах епідерміса є від 2 до 8 хлоропластів, що можуть містити піреноїдоподібні тільця або бути без них. У клітинах є також трубчасті утвори – канали, які зв'язують окремі частини клітини. Основний набір хромосом у антоцеротів становить 5 і 6. Наявні також мікрохромосоми – т-хромосоми.

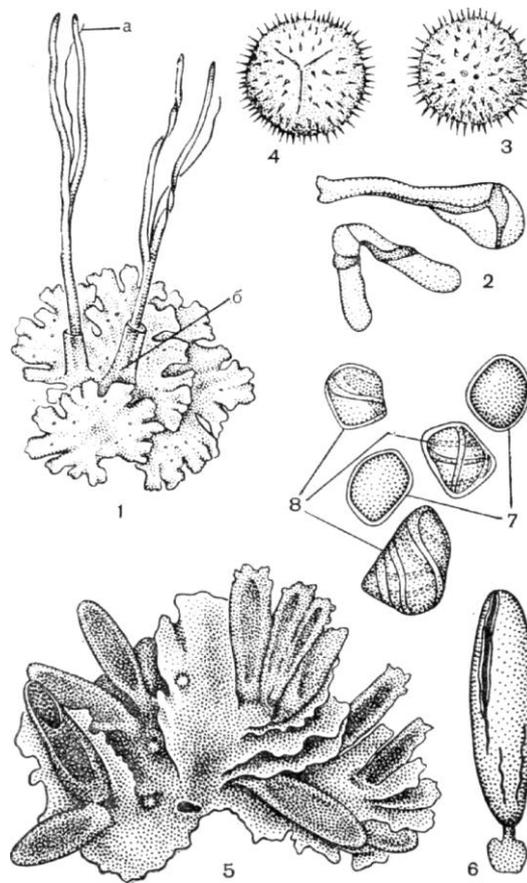


Рис. 2.6. Антоцероти. Квіткоріг крапчастий (*Anthoceros punctatus*): 1– загальний вигляд слані з розкритими спорогонами (а – колонка, б – потовщення слані при основі спорогона); 2 – псевдоелатери; 3 – спора з дистального боку; 4 – спора з проксимального боку. Нототилас округлий (*Notothylas orbicularis*): 5– слань з спорогонами; 6 – спорогон з ніжкою і стопою; 7 – спори; 8 – псевдоелатери (за: *Жизнь растений*, т.4, 1978)

Статеві органи антоцеротів багатоклітинні: антеридії і архегонії розташовуються ендогенно, під верхньою частиною слані гаметофіта. Архегоній занурений у слань спинної поверхні рослини, він має покривні клітини, які зростаються з клітинами слані. При дозріванні яйцеклітини покривний шар архегонія лізується, отвір ослизнюється, в архегоній може проникнути сперматозоїд.

Антеридій розвивається по одному або по кілька у антеридіальних порожнинах з двоклітинного зачатка. З нижньою клітини утворюється сам антеридій на коротенькій ніжці, з клітин якої можуть виникати нові антеридії. З верхньої клітини утворюється одно- або двошаровий покрив порожнини, який при дозріванні антеридія, що забарвлюється в помаранчевий колір, кратероподібно розривається і з антеридія виходять чоловічі гамети.

Після запліднення зигота ділиться на дві частини, з більшої утворюється коробочка, з меншої бульбоподібна стопа, яка за допомогою сосочкоподібних виростів вростає у слань. Коробочка має рогоподібну або стручкоподібну форму. Клітини коробочки з хлоропластами, здатні до

фотосинтезу. Спорогони на слані досить численні, зелені, при дозріванні чорніють і розтріскуються двома стулками і витягаються в висоту. Спорогон досягає 10-12 см заввишки. При основі коробочки є трубчаста обгортка, під якою розташовується вставочна меристема, що має необмежений ріст. На поверхні коробочки є продихи типової будови, з двома замикаючими клітинами.

Всередині коробочки є *колонка*, яка утворюється з внутрішнього шару зародка – *ендотецію*. Вона утворена довгими вузькими клітинами і виконує механічну функцію та функцію проведення води і поживних речовин. Колонка оточена спорогенною тканиною, що утворюється з зовнішнього шару зародка – *амфітецію*. Далі утворюються первинні материнські клітини спор, які діляться на дві клітини: материнську клітину спор, з якої в результаті мейозу утворюється тетрада спор, та клітину, що внаслідок кількох мітотичних поділів утворює одно- або кількаклітинну псевдоелатеру. Молоді псевдоелатери являють собою тонкостінні трубочки з олією і крохмалем і виконують функцію живлення материнських клітин спор. Зріла *псевдоелатера* не має спіральних потовщень стінок клітини, тому на відміну від *елатер* печіночників не здатна до гігротичних рухів для розрихлення спорової маси.

Спори у більшості представників полярні, вони перемішані з псевдоелатерами. Тетради спор звільняються з коробочки після затвердіння екзینی. У верхній частині спорогона спори дозрівають раніше, ніж у нижній, оскільки нижня частина завдяки *інтеркалярному росту* молодша. Спори дозрівають восени, висіваються при поступовому розтріскуванні коробочки в напрямку зверху донизу протягом певного часу. Це є пристосуванням до жорстких кліматичних умов зі зміною сухого і вологого періодів.

При розпаді тетради на чотири спори, внутрішня (проксимальна) сторона спори утворена трьома площинами, має плоску форму. Зовнішня (дистальна) сторона має опуклу форму. Спори мають добре виражені тетрадні рубці, тому називаються полярними.

При проростанні спори утворюється коротка протонема з 1-3 клітин. У деяких видів антоцеротів тропічного поясу початок проростання спор припадає на період, коли вони ще знаходяться у спорогоні, тобто висіваються пророслі спори з зачатковою протонемою. Слань більшості антоцеротів руйнується після дозрівання спор.

Для антоцеротів характерне також вегетативне розмноження, що відбувається за рахунок *вивідкових бульбочок*, які утворюються під час несприятливих періодів на краях та на нижньому боці слані. Вивідкові бульбочки містять запас поживних речовин, який використовується для живлення молоді слані, що утворюється з бульбочки. За допомогою вивідкових бульбочок можуть вегетативно розмножуватися як однорічні, так і багаторічні антоцероти. Деякі види перезимовують у стадії вивідкових бульбочок.

— * * * —

Класифікація антоцеротофітів

Класифікація антоцеротів основана на мультигенній послідовності. Відділ розділяють на два класи.

Клас Лейоспороцеротопсиди – *Leiosporocerotopsida*

До складу класу входить лише один порядок *Leiosporocerotales* з однією родиною *Leiosporocerotaceae* та одним родом *Leiosporoceros*.

Клітини з одним хлоропластом без піреноїда. Спорогони з продихами. В порожнинах (камерах) слані утворюється до 80 антеридіїв з багаторівневим розташуванням клітин покриву.

Спорогенна тканина масивна, 6-9 шарів. Спори жовті, гладенькі, дрібні, яйцеподібні. Орнаментація – з Y-подібною або однопроменевою позначками. Тетради спор білатеральні. Псевдоелатери 1-клітинні, товстостінні.

З *схізогенними* порожнинами у старших за віком екземплярів. Слизіві порожнини є у молодих рослин, але відсутні, коли в рослині поселяється синьозелена водорість *Nostoc*. Колонії *Nostoc* розташовані у повздовжньо орієнтованих пасмах у схізогенних каналах, наповнених слизом.

Клас Антоцеротопсиди – *Anthocerotopsida*

Клітини з 1-3 або 4 хлоропластами з піреноїдом (у деяких видів відсутній). Спорогони без продихів або з продихами. В порожнинах (камерах) слані утворюється від 2-4 до 45 антеридіїв з багаторівневим розташуванням клітин покриву, а коли 1 антеридій, то з небагаторівневим розташуванням клітин покриву. Спори темно-коричневі до чорних, а якщо багатоклітинні, то безбарвні або блідо-жовті. Орнаментація шипувата, зерниста, папілозна. Псевдоелатери тонкостінні, з кільцеподібними або спіралеподібними потовщеннями, або псевдоелатери відсутні. Слані та обгортки з схізогенними порожнинами, наповненими слизом.

У класі виділяють три підкласи.

До підкласу **Антоцеротиди** – *Anthocerotidae* входить порядок Квіткорогальні – *Anthocerotales* з однією родиною Квіткорогові (*Anthocerotaceae*) з родами *Anthoceros*, *Folioceros* та *Sphaerosporoceros*.

Клітини з 1-4 хлоропластами з піреноїдом. Спорогони з продихами. Антеридіїв 45 в камері, з багаторівневим розташуванням клітинного покриву. Спори темно-коричневі, чорні. Орнаментація шипувата, дрібнокрапчаста, паличкоподібна або з пластинками. Псевдоелатери 3-5-клітинні. Слані та обгортки з схізогенними порожнинами, наповненими слизом.

До підкласу **Нототілатиди** – *Notothyliatidae* входить порядок Нототіладальні – *Notothykladales* з однією родиною Нототіладові (*Notothykladaceae*) та родами *Notothyllas*, *Phaeoceros*, *Paraphymatoceros*, *Hattorieoceros* та *Mesoceros*.

Клітини з 1-3 хлоропластами з піреноїдом або без нього. Спорогони без продихів, з колонкою або без неї. Антеридії 2-4 (6) в камері з багаторівневим розташуванням клітинного покриву. Спори жовті до чорнуватих з пояском посередині. Орнаментація червоподібна, зерниста до горбкуватої.

Псевдоелатери відсутні, а якщо є, то півквратно подовжені з кільцеподібними потовщеннями або без них. Спорофіти не мають хлоропластів, короткі, лежать горизонтально в слані або зовсім закриті в обгортці до дозрівання спор, без колонки. При основі гаусторії немає меристеми.

До підкласу **Дендроцеротіди** – **Dendrocerotidae** входять порядок Фіматоцеротальні – *Phymatocerotales* з родиною Фіматоцеротові (*Phymatocerotaceae*) та родом *Phymatoceros* та порядок Дендроцеротальні – *Dendrocerotales* з родиною Дендроцеротові (*Dendrocerotaceae*) та родами *Dendroceros*, *Megaceros*, *Nothoceros*, *Phaeomegaceros*.

Клітини з 1 хлоропластом з піреноїдом з сферичними потовщеннями. Продихів на коробочках немає. Антеридії по 1 в камері. Спори багатоклітинні завдяки ендоспоровому проростанню, безбарвні до блідожовтих, в живих клітинах зелені завдяки великим хлоропластам та тонкій екзині. Орнаментація папілозна до короткогорбкуватої. Псевдоелатери з спіралеподібними потовщеннями. Слань з схізогенними порожнинами, наповненими слизом, з помітними серединними товстими жилками і перфорованими тоненькими одношаровими крильцями. Колонії Носток у вигляді сферичних утворень, які виступають на вентральній або дорзальній стороні. Стінки клітин слані з потовщеннями у вигляді тяжів.

В Україні зустрічаються 4 види родини Антоцеротових. З роду *Anthoceros* зустрічаються Квіткоріг крапчастий (*Anthoceros punctatus*), який має слань у вигляді розеток до 2 см у діаметрі, з розсіченими краями, 5-20 шарів клітин у товщину, спорогон до 3 см і довший, спори чорного забарвлення. Зростає у вологих місцях на ґрунті, на полях, на стінках закинутих канав тощо. Квіткоріг польовий (*Anthoceros agrestis*) має слань кучерявого вигляду від численних виростів на її верхньому боці. Слань дещо дрібніша, ніж у попереднього виду, менше 1 см в діаметрі та меншої товщини, 5-12 шарів клітин. Спори жовто забарвлені. Вид зростає на вологому ґрунті полів.

З роду *Phaeoceros*, слань якого без слизових порожнин, з лопатевим краєм, а спори мають жовте забарвлення, в Україні відомі два види – Темноріг гладенький (*Phaeoceros laevis*) та Темноріг каролінський (*Phaeoceros carolinianus*). Перший зустрічається у Карпатах, на Поліссі, у Лісостепу та Степу України. Другий вид лише недавно виявлений на Правобережному Поліссі. Зростають види на вологому ґрунті біля доріг, на схилах, а особливо на полях, засіяних багаторічними травами.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Які особливості характеризують антоцеротофіти, як окремий відділ рослинного світу?
2. Дати характеристику класифікації антоцеротофітів, розробленої на мультигенній основі.
3. Які види і в яких еколого-ценотичних умовах зустрічаються види антоцеротофітових на території України?

ВІДДІЛ МАРШАНЦІОФІТИ (ПЕЧІНОЧНИКИ, ПЕЧІНОЧНІ МОХИ) – MARCHANTIOPHYTA

Відділ містить 391 рід з 5000 видів, зустрічаються вони на різноманітних субстратах на усіх материках, в т.ч. і в Антарктиді. Найбільше маршанціофітових зростає у гірських дощових лісах у південній півкулі. Вони входять до складу споріднених груп з усіма іншими нинішніми наземними рослинами. Щодо їх віку, то знайдені викопні спори, дуже схожі на спори печіночників, за даними аналізів їх вік складає близько 475 млн. років. Бріологи, ґрунтуючись на цих матеріалах та на молекулярних даних, отриманих останнім часом, виникнення печіночників датують пізнім ордовіком. У відкладах девону знайдені залишки печіночника *Pallaviciniites devonicus*, дещо подібного до сучасних Metzgeriales. Усі головні предки печіночників відомі з пермського періоду.

Молекулярні філогенетичні дослідження останнього часу підтвердили монофілію печіночників. Але треба враховувати, що вирішення питань філогенії печіночників все ще знаходиться на стадії дослідження, оскільки для молекулярного аналізу використано менше 30% родів (менше 5% видів). У дослідників викликає сумнів гілка порядку Sphaerocarpaceles та недавно описаних порядків – Neohodgsoniales та Lunulariales, не вирішені ієрархічні відношення низки родин *парафілетиків* кранової групи Marchantiales. Як зазначає Crandell-Stotler з співавторами (2009), новітня класифікація печіночних мохів відображає нинішій стан розуміння їх філогенії.

Більшість печіночників мають вегетативне тіло у вигляді облистненого пагона, менше – у вигляді пластинчастої або стрічкоподібної слані. Маршанціофітові характеризуються *дорзовентральною* будовою вегетативного тіла. Ризоїди не розділені перегородками, одноклітинні. Слань рівна, гладенька, дихотомічно розгалужена або округла, лопатева, інколи у вигляді округлих розеток, з однакових клітин або диференційована на основну, яка може бути вкрита одним-трьома шарами епідермісу, часом з *олійними тільцями*, і асиміляційну тканину, з повітряними камерами, які відкриваються зверху продихами.

На слані часто є різноманітні волоски і щетинки, з спіднього боку є одноклітинні ризоїди та черевні луски. Рослини з двома рядами бокових (спинних) різної форми листків, знизу стебла буває ще один ряд листків – *амфігастріїв*, які відрізняються від бокових за розмірами і формою. Листки розташовуються рядами, а не спіралью, складаються з одного шару клітин, без жилки. Антеридії майже кулеподібної форми.

Спорофіт має радіальну симетрію, короткоживучий, залежний від гаметофіта, оскільки він на ньому розташований і отримує від нього поживні речовини. Коробочка спорогона без колонки і перистома, розкривається чотирма щілинами, рідше в результаті відпадання верхньої кришечкоподібної частини стінки. Крім спор, у ній є клітини з спіральними

потовщеннями – елатери. Для листостеблових і для сланевих форм характерний ендомікосимбіоз.

Класифікація маршанціофітів

Відділ Маршанціофіти (Marchantiophyta) нараховує майже 5000 видів 391 роду. Філу (відділ) розділено на три класи: 1. Клас Гаплотріопсиди – *Haplomitriopsida*. 2. Клас Маршанціопсиди – *Marchantiopsida*. 3. Юнгерманніопсиди – *Jungermanniopsida*.

Ключ для визначення класів печіночників

1. Вегетативне тіло має вигляд слані (або талому). Слань дихотомічно розгалужена або округла, лопатева, інколи у вигляді округлих розеток, з однакових клітин або диференційована на основну, яка може бути вкрита одним-трьома шарами епідермісу, часом з олійними тільцями, і асиміляційну тканину, з повітряними камерами, які відкриваються зверху продихами. На слані часто є різноманітні волоски і щетинки, з спіднього боку є одноклітинні ризоїди та черевні луски..... **Клас *Marchantiopsida***

– Рослини листостеблові, лише зрідка мають вигляд розпростертої вирівняної дорзовентральної слані2

2. Рослини з двома рядами бокових (спинних) різної форми листків, знизу стебла буває ще один ряд (черевних) листків – амфігастріїв, які відрізняються від бокових за розмірами і формою, різного ступеню дорзовентральності. Листки з одного шару клітин, без жилки. Олійні тільця або в спеціальних клітинах або їх немає. Коробочка спорогона без колонки і перистома..... **Клас *Jungermanniopsida***

– Вегетативне тіло розчленоване на прямостоячі стебла з цілими або розділеними на маленькі і великі лопаті листками, які відходять від повзучої м'ясистої кореневищеподібної безлиствої частини. Олійні тільця великі або маленькі. Антеридії і архегонії розташовані вільно в пазухах листків або прикриті дорзальною лопаттю. *Періантія* та стеблового *перигонія* немає, молодий спорогон захищений м'ясистим ковпачком або целокаулом. З клітин епідерміса стебел виділяється велика кількість глею, завдяки чому утворюються комплекси з гломеромікотовими грибами.....

..... **Клас *Haplomitriopsida***

Клас Гаплотріопсиди (*Haplomitriopsida*)

Клас ділиться на підкласи – **Трейбіїди (*Treubiidae*)** та **Гаплотріїди (*Haplomitriidae*)**, включає печіночники трьох родів *Apotreubia*, *Treubia*, *Haplomitrium*, вегетативне тіло яких розчленоване на прямостоячі стебла з листками, які відходять від повзучої м'ясистої кореневищеподібної безлиствої частини або має вигляд розпростертої вирівняної дорзовентральної слані. Листки цілі або розділені на маленькі і великі лопаті. Апікальні клітини тетрадральної форми. Олійні тільця великі або маленькі.

Антеридії блідо-помаранчевого забарвлення розміщені вільно, як і архегонії в пазухах верхівкових листків або на дископодібно розширеній

верхівці стебла. В ранньому онтогенезі антеридій формується із однієї ініціальної клітини. Антеридії і архегонії розташовані вільно в пазухах листків або прикриті дорзальною лопаттю. *Періантія* та стеблового *перигінія* немає, молодий спорогон захищений м'ясистим ковпачком або целокаулом.

Коробочка з одношаровими стінками, видовжено-циліндричної форми, розкривається 4, рідше 1-3 стулками. Спори великі 20-35 мкм в діаметрі, елатери часто прикріплені до стулок, одно- або двоспіральні. Вивідкові органи невідомі. З клітин епідерміса стебел виділяється велика кількість глею, завдяки чому утворюються комплекси з гломеромікотовими грибами.

Підклас Трейбіїди (Treubiidae) характеризується розпростертою, вирівняно дорзовентральною сланню, листки розташовані двома рядами, нерівно розділені на лопаті – маленькі дорзальні та великі вентральні, з товстою повздожньою, злегка прикритою, багатшаровою лопаттю, що зливається з стеблом. Ризоїди на нижньому боці, розташовані розсіяно. Олійні тільця великі, в спеціалізованих клітинах. Антеридії і архегонії оточені спинною лопаттю. Коробочка яйцеподібної форми, її стінка з 3-5 шарів клітин, розкривається 4 стулками. Вивідкові бруньки багатоклітинні, не в ложі. Роди *Апотрейбія* та *Трейбія* в Україні не зустрічаються.

Підклас Гапломітріїди (Haplomitriidae) представлений лише одним родом. Це рослини, диференційовані на галузисті стелони без листків і прямі листостеблові пагони. Стебло округле, м'ясисте, без ризоїдів, з центральним пучком з тонкостінних клітин. Розташовані листки на стеблі трьома неправильними рядами, з третім дорзальним листком, прикріплюються поперечно або листки слабо прикривні. Листки цілі, з виямчастими або цілими краями, одношарові, лише при основі багатшарові, на краях з слизовими сосочками. Олійні тільця маленькі, гомогенні у всіх клітинах. Вивідкові бруньки відсутні.

Антеридії і архегонії знаходяться в пазухах листків або на апікальних дисках, розташовані розсіяно по стеблу.

Коробочка циліндричної форми, її стінка з одного шару клітин, розкривається без стулок, по 1, 2 або 4 лініях розриву. В Україні зустрічається Простошاپка Гукера (*Haplomitrium hookeri*), зростає він в Карпатах на вологому піщаному або торф'янистому ґрунті високо в горах (рис. 2.7).

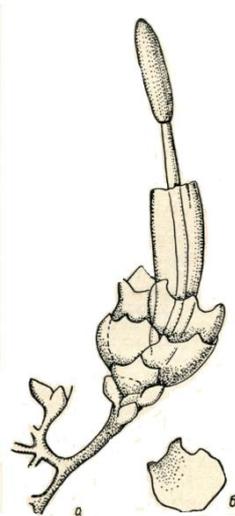


Рис. 2.7. Рідкісний червонокнижний вид печіночник Престошапка Гукера (*Placomitrium hookeri*)(x20: а – загальний вигляд рослини з спорогоном, б – листок)(за: Шляков, 1975)

Цей рідкісний вид включений не тільки до Червоної книги України, а й до Червоної книги європейських бріофітів.

Клас Маршанціопсиди (Marchantiopsida)

Клас ділиться на підкласи – Блазіїди (Blasiidae) та Маршанціїди (Marchantiidae), включає 5 порядків 20 родин 35 родів. В Україні зростають види родів *Blasia*, *Lunularia*, *Marchantia*, *Preissia*, *Mannia*, *Reboulia*, *Athalamia*, *Sauteria*, *Conocephalum*, *Oxymitra*, *Riccia*, *Ricciocarpos*, *Targionia*.

Рослини з вегетативним тілом у вигляді слані. Слань дихотомічно розгалужена або округла, лопатева, інколи у вигляді округлих розеток, з однакових клітин або диференційована на основну тканину, яка може бути вкритою одним-трьома шарами епідермальної тканини – *епідермісу*, зрідка з олійними тільцями в спеціальних клітинах, і асиміляційну тканину, з повітряними камерами, які відкриваються зверху продихами. Апікальні клітини клиноподібні з чотирма відчленовуючими поверхнями. На слані часто є різноманітні волоски і щетинки, з спіднього боку є одноклітинні ризоїди та черевні луски з верхівковими відростками. Ризоїди прості і язичкові. Протонема завжди недовговічна, негалузиста, на ній виростає тільки одна рослина. Гаметангії і спорогони занурені в слань або містяться у спеціальних обгортках, розташованих по середній лінії слані або на спеціальних підставках над сланню. Архегоніальна шийка з 6 повздовжніх рядів клітин. Черевце архегонію з одного шару клітин. На ранніх етапах антеридіального онтогенезу утворюються чотири андрогоніальні ініціальні клітини. Спорофіт без ніжки або з короткою ніжкою і стопою або відсутній. Коробочка без колонки, на ній немає продихів. Стінки коробочки звичайно одношарові. Крім спор, у коробочці часто є стерильні видовженої або округлої форми клітини – елатери, рідше вони відсутні.

Підклас Блазіїди включає види, слань яких проста, не має дорзовентральної диференціації, дихотомічно розгалужена, в середній

частині з багатьох шарів, до краю лопаті одношарові. Краї крил слані від злегка до глибоко лопатевих, певною мірою схожі на листкостеблові. На нижньому боці слані два ряди повздовжніх черевних лусок з виростами – «вушками», що мають порожнини, в яких спочатку знаходиться слиз, а пізніше живуть синьозелені водорості. Статеві органи – антеридії і архегонії розташовані на верхньому боці слані. Спорогони при основі мають валикоподібний комірець. Стінки еліпсоподібної за формою коробочки з 3-4 шарів клітин. Вегетативне розмноження за допомогою вивідкових тілець або кулястих за формою, що сидять в пляшкоподібних утворах, або за допомогою зірчастих, що сидять по краю слані. В родині Блазієвих (*Blasiaceae*) монотипний рід з видом Блазія крихітна (*Blasia pusilla*). Його жовтувато-зелені дернинки зустрічаються у вологих місцях на слабо задернованих глинистих та мулистих ґрунтах, на схилах, в канавах, біля доріг і стежок в лісах переважно у Карпатах та північних районах України.

Підклас Маршанціди мають вегетативне тіло у вигляді слані з порівняно складною будовою. Верхню частину утворює асиміляційна тканина, яка складається з стовпчиків багатих на хлоропласти клітин з вузькими проміжками або з повітряних камер, які відкриваються простими отворами, або продихами з зірчасто потовщеними радіальними стінками замикаючих клітин. Нижня частина утворена основною або запасуючою тканиною, клітини якої багаті на крохмаль. На ній є черевні луски та гладенькі або язичкові ризоїди. Архегонії і антеридії можуть бути заглиблені в слань, розташовуватися у спеціальних обгортках вздовж середньої лінії слані або зібрані групами на спеціальних підставках чи на спідньому боці слані. Спорогони з стопою і ніжкою, рідше без стопи і ніжки, заглиблені в слань. Коробочка розкривається кришечкою або лопатями чи при руйнуванні оболонки, в останньому випадку в коробочці відсутні елатери.

Родина Річчієві (*Ricciaceae*) представлена в Україні 16 видами роду *Riccia* та монотипним родом з одним видом – Плавунчик плаваючий (*Ricciocarpos natans*).

До роду *Річчія* відносяться близько 150 видів, поширених на всіх континентах. Слань у них дихотомічно розгалужена, переважно має вигляд розеток до 2,5 см у діаметрі, синьозелена або зелена, по краях нерідко з вієчками, часто має пористий вигляд. Сегменти розеток лінійної або серцеподібної форми (рис. 2.8). На ґрунті в степах, на піщаних ґрунтах, на освітлених скелях зростають Річчія війконосна (*Riccia ciliifera*) та Р. війчаста (*R. ciliata*), характерною особливістю яких є війки, часом численні, по краях розеткоподібних сланей. У стоячій або слабо проточній воді часто плаває Річчія плавуча (*R. fluitans*). Її вегетативне тіло має вигляд лінійної, правильно дихотомічно розгалуженої слані до 1.0 мм завширшки, без ризоїдів і черевних лусок. Використовується для заселення акваріумів.

В стоячих водоймах та на вогкому мулистому ґрунті зустрічається Плавунчик плаваючий (*Ricciocarpos natans*), що має вигляд дихотомічно розгалужених піврозеток темно-зеленого кольору. На нижньому боці добре

розвинуті довгі, лінійної форми, фіолетові, зубчасті по краю, стьожкоподібні черевні луски – амфігастрії.

Родина Маршанцієві (*Marchantiaceae*) одна з найбільших серед печіночників, вона включає більше 200 видів, поширених скрізь, а особливо в тропічній зоні. В Україні представлена лише двома видами двох родів.

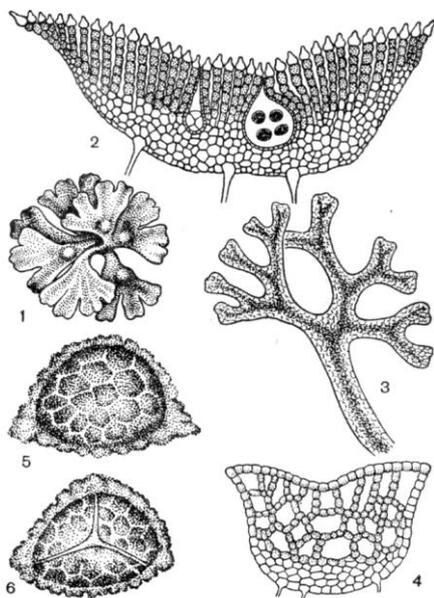


Рис.2.8. Річчієві. Річчія сиза (*Riccia glauca*): 1 – загальний вигляд слані зі спорогонами; 2 – поперечний зріз слані (видно спорогони з спорами). Річчія Гюбенера (*Riccia huebeneriana*): 3 – частина слані; 4 – поперечний зріз слані; 5 – спора з дистального боку; 6 – спора з проксимального боку (за: *Жизнь растений*, т.4, 1978)

На слані утворюються особливі підставки, на яких розташовані архегонії і антеридії. Спорогони, що утворюються на жіночих підставках після запліднення, складаються з коробочки, ніжки і стопи. Після запліднення з основи архегонія розвивається *псевдоперіантій*, який оточує спорогон. Продихи на слані і підставках бочкоподібної форми. Амфігастрії розміщені на нижньому боці слані в кілька рядів. Наявні поодинокі олійні клітини. Коробочка при дозріванні спор розкривається щілинами. Крім спор, в коробочці є довгі елатери, що мають два спіральні потовщення.

Рід Маршанція (*Marchantia*) включає понад 70 видів, що зростають всюди, переважно у тропіках. В Україні відомі два види. В Карпатах зрідка зустрічається Маршанція альпійська (*M. alpestris*). Інший вид – Маршанція звичайна (*M. polymorpha*) зустрічається широко, по всій Україні. Слань цього виду має вигляд великих дернинок або окремих розеток, вона порівняно велика – до 10 см завдовжки, дихотомічно розгалужена з виїмчастими верхівками лопатей. Посередині вздовж слані проходить темна лінія без повітряних камер, до країв багато повітряних камер з *асиміляторами*, що складають асиміляційну тканину. Повітряні камери з бочкоподібними продихами. Під повітряними камерами розташована основна тканина з паренхімних клітин з крохмалем, серед яких є клітини з олійними тільцями (рис. 2.9).

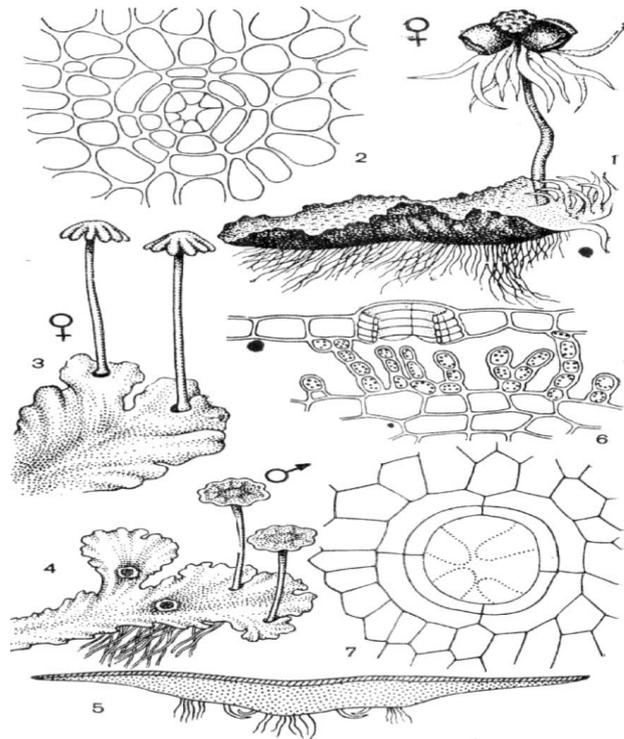


Рис. 2.9. Маршанцієві. Запашиця запашна (*Mannia fragrans*): 1 – загальний вигляд слані з підставкою; 2 – прорих (вид зверху). Маршанція звичайна (*Marchantia polymorpha*): 3 – жіноча рослина з підставками; 4 – чоловіча рослина з підставками; 5 – поперечний зріз слані з ризоїдами і амфігастріями; 6 – зріз через прорих; 7 – вид прориху зверху (за: *Жизнь растений, т.4, 1978*)

На верхньому боці нерідко розташовані кошики, на дні яких утворюються вивідкові тільця, що служать для вегетативного розмноження. З спіднього боку на слані ростуть прості та сосочкові ризоїди та черевні луски різної форми – язикоподібні, трикутні, вузьколанцетні від світлого до червоно-фіолетового кольору.

На чоловічих рослинах антеридіальні підставки з дископодібною голівкою. Антеридії утворюються в овальних заглибинах на верхньому боці підставки та відкриваються вузькими отворами при дозріванні дводжгутикових сперматозоїдів, які утворюються шляхом мейозу з спермагенних клітин. При наявності води вони рухаються до архегонія.

На жіночих рослинах розташовані архегоніальні підставки з голівкою, розсіченою на вузькі лопаті. На нижньому боці лопатей групами розташовані архегонії, направлені шийками вниз. У черевці архегонія утворюється яйцеклітина. При її дозріванні черевна та каналцеві клітини ослизнюються, по каналу шийки архегонія проходить сперматозоїд і зливається з яйцеклітиною. З зиготи утворюється спорогон, що складається з коробочки, ніжки і стопи з гаусторією. Він вкритий прозорим виростом з основи архегонія – псевдоперіантієм.

При дозріванні спорогона з материнських клітин, що утворилися з археспоріальної тканини, утворюються гаплоїдні спори. Спори при наявності

вологи проростають на субстраті в протонему, яка швидко з короткої ниточки розростається до пластинки, яка дає початок росту слані гаметофіта.

Зростає маршанція поліморфна у вологих місцях на ґрунті, на скелях, болотах, біля джерел та струмків у всіх регіонах України. Вона є найпоширенішим печіночником у горах і на рівнині.

На вологому ґрунті в горах і на рівнині, крім степових областей, зустрічається Конусоголов конічний (*Conocephalum conicum*). Його великі зелені блискучі дернинки досягають 10-20 см завдовжки і 1-2 см завширшки. Крім спор, розмножується вивідковими бульбочками, що містяться на нижньому боці слані. Цікавий вид печіночників – Місячниця хрещата (*Lunularia cruciata*) має на підставках горизонтальні трубчасті обгортки, з отворів яких при дозріванні висовуються частини розкритої коробочки хрестоподібної форми, з яких випадають спори. Цей вид поширений у природному стані лише у південних країнах з теплим кліматом, у нас же трапляється тільки в оранжереях та ботанічних садах, зокрема у ботанічному саду Київського університету.

З рідкісних маршанцієвих печіночників до Червоного списку європейських бріофітів включена Запашниця потрійна (*Mannia triandra*), Річчія Фроста (*Riccia frostii*) та Р. Гюбенера (*R. huebeneriana*).

Клас Юнгерманіопсиди – Jungermanniopsida

Клас ділять на три підкласи: Пелііди (Pelliidae), Метцгерііди (Metzgeriidae) та Юнгерманііди (Jungermanniidae), які включають 8 порядків, 59 родин, 376 родів. Клас містить переважаючу кількість печіночників, поширених на всіх континентах світу. В Україні відмічені 153 види 47 родів 22 родин 6 порядків – Фоссомброніальні (Fossombroniales), Метцгеріальні (Metzgeriales), Лепіколеальні (Lepicoleales), Юнгерманіальні (Jungermanniales), Бококолосальні (Porellales) та Шкрєбниціальні (Radulales).

Рослини сланеві, дихотомічно розгалужені, з крилами або розчленовані на стеблоподібну вісь і вільні листоподібні вирости, які косо прикріплені і збігають по стеблу, або листостеблові, плагіотропні, листки розміщені на стеблі в два або три ряди. Тобто з двома рядами бокових (спинних) різної форми листків, знизу стебла буває ще один ряд (черевних) листків – амфігастріїв, які відрізняються від бокових за розмірами і формою, різного ступеню дорзовентральності.

Листки складаються з одного шару клітин, без жилки. Край листків цілий або війчастий, кучерявий, зубчастий. Листкові лопаті містяться в одній площині або нерівні, спідня лопать міститься під верхньою. Спідня лопать значно менша, овальна, збігає по стеблу або має вигляд ковпачка чи ланцетного листочка. Ризоїди червоно-фіолетові або світлі, пурпурові, бурі.

Антеридії і архегонії містяться на верхньому боці дорзовентрального стебла або на кінцях стебел, чи гілочок (рис. 2.10). У юнгерманіїдних печіночників архегонії мають періантій – обгортку з верхівкових листків, що зрослися. Періантії можуть бути тригранні або видовжено-овальні, рідше циліндричні або яйцеподібні, вгорі складчасті, стягнуті до отвору. Рідше

періантій утворюється на верхівці стебла, плоский, верхній край його широкий, зрізаний, з дволопатеvim отвором. Коробочка спорогона без колонки і перистома, розкривається чотирма щілинами, крім спор у ній є елатери з спіральними потовщеннями.

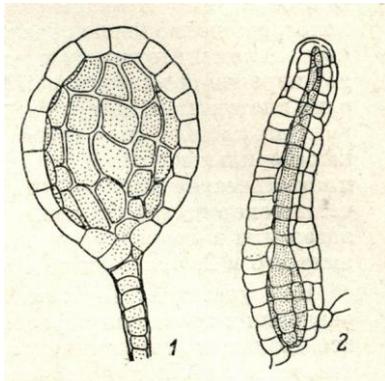


Рис. 2.10. Гаметангії печіночника *Lophozia*: 1 – антеридій (x220); 2 – архегоній (x250) (за: Шляков, 1975)

Підклас Пеліди (Pelliidae) представлений родиною Фосомбронієві (*Fossombroniaceae*). Представники родини – листостеблові печіночники. Листки на стеблі розміщені двома рядами, збігаючі, косо прикріплені, прикриті, тобто одні листки накривають інші листки. Рідше вони мають вигляд слані з крилоподібними вертикальними пластинками. У північних областях та в Карпатах на голому порушеному ґрунті зростає Фосомбронія Вондрачека (*Fossombronia wondraczekii*), спори якої по краю мають 32 зубчики. Поширеним у північних областях видом, що зростає на вогкому затіненому ґрунті, є Пелія налисткова (*Pellia epiphylla*) з плоскою, простертою, до 1 см завширшки, дихотомічно розгалуженою сланню у великих дернинках темно-зеленого кольору.

Підклас Метцгеріди (Metzgeriidae) представлений родиною Метцгерієві (*Metzgeriaceae*), види якої характеризується вузькою розгалуженою сланню, з багат шаровою жилкою і одношаровою пластинкою, яка знизу рідко вкрита волосками. Звичайним видом, що зростає на корі дерев та на каменях в горах і на рівнині, є Метцгерія вильчата (*Metzgeria furcata*). Вегетативне розмноження у неї вивідковими тільцями, розташованими по краю розгалужень слані. Вид легко розпізнається за жовто-зеленим забарвленням сухих рослин. Вид Палавічінія Лієля (*Pallavicinia lyellii*) занесений до Червоної книги європейських бріофітів.

Підклас Юнгерманіди (Jungermanniiidae) включає представників порядків Лепіколеальні (*Lepicoleales*), Юнгерманіальні (*Jungermanniales*), Бококолосальні (*Porellales*) та Шкрєбниціальні (*Radulales*).

Родина Красунчикові (***Ptilidiaceae***) з порядку Лепіколеальні (***Lepicoleales***) характеризується наявністю у видів дво-, трилопатеvih листків, лопаті яких та амфігастрії мають по краю численні довгі війки. Красунчик найпрекрасніший (*Ptilidium pulcherrimum*) має тонке, перисторозгалужене стебло від червоно-бурого до зелено-бурого кольору, з

гілочками, густо вкритими листками. Він є звичайним, переважно епіфітним, видом у Карпатах та у північних лісових районах (рис. 2.11).

З родини **Тріхоколесві (Trichocoleaceae)** зустрічається вид Війчатка короткоповстиста (*Trichocolea tomentella*), яка має великі дернинки жовтувато-зеленого кольору. Стебла дво-, триперисті, вкриті парафіліями, досягають 10 см завдовжки. Листки і амфігастрії дуже розсічені. Трапляється на луках та лісових болотах.

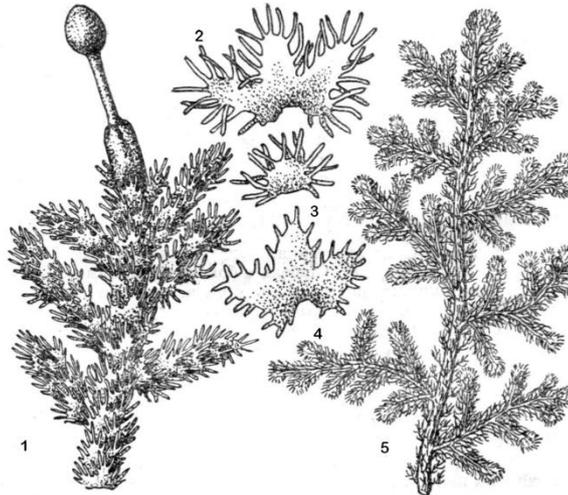


Рис. 2.11. Красунчик найпрекрасніший (*Ptilidium pulcherrimum*): 1 – рослина з спорогоном; 2 – листок; 3 – амфігастрій. Красунчик війчастий (*Ptilidium ciliare*): 4 – листок. Війчатка короткоповстиста (*Trichocolea tomentella*): 5 – загальний вигляд (за: Филін, 1978)

Порядок **Юнгерманіальні (Jungermanniales)** найчисельніший серед печіночників, тільки в Україні він включає 119 видів 11 родин.

З родини Землекелихові (*Geocalycaceae*) характерним представником є Гребінниця різнолиста (*Lophocolea heterophylla*), яка зростає на гнилій деревині та при основі стовбурів дерев по всій Україні. Дернинки її великі, жовто-зелені, стебла до 2 см завдовжки, з численними ризоїдами. Листки різні, внизу стебла двороздільні, вище – лише з неглибокими виїмками. Періантій тригранний, на вершині трилопатевий, по краю з великозубчастим краєм.

З дуже дрібних представників на ґрунті, на пісках, на скелях зустрічається печіночник з родини Дрібноткові (*Cephaloziellaceae*) Дрібнотка розчепірена (*Cephaloziella divaricata*). На піщаному ґрунті у соснових лісах та на піщаних кучугурах її дернинки від темно-зеленого до бурого та чорного забарвлення утворюють відносно великі латки. Для виду характерне вегетативне розмноження численними вивідковими бруньками, що знаходяться на верхівках листків (рис. 2.12).

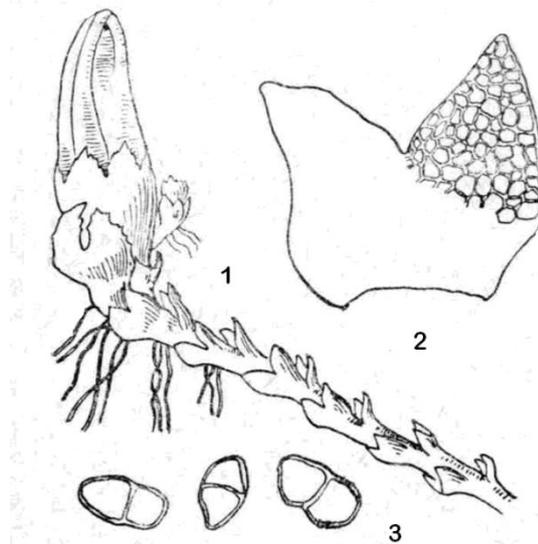


Рис. 2.12. Дрібнотка розчепірена (*Cephaloziella divaricata*): 1 – загальний вигляд; 2 – листок, показано клітинну сітку; 3 – вивідкові бруньки (за: Зеров, 1964)

З родини Юнгерманієві (***Jungermanniaceae***) (рис. 2.13) на вологому ґрунті, на гнилій деревині в горах і на рівнині зустрічається Плащівка ланцетоподібна (*Liochlena lanceolata*), великі, плоскі дернинки якої мають яскраво-зелене забарвлення. Стебла печіночника досягають 4 см завдовжки, періантії одношарові, циліндричні, без складок.

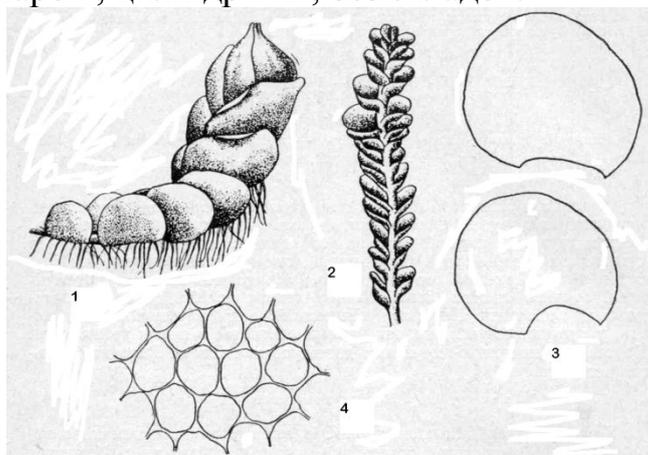


Рис. 2.13. Трубкапрозора (*Solenostoma hyalinum*): 1 – жіноча рослина; 2 – чоловіча рослина; 3 – листки; 4 – клітини листка (за: Зеров, 1964)

Види цього порядку – Дрібнотка ніжненька (*Cephaloziella elachista*), Д. елегантна (*C. elegans*), Плащівка шилоподібна (*Liochlena subulata*), Гострячка висхідна (*Lophozia ascendens*), Лопатник вирізний (*Lophosiopsis excisa*), Голошاپка обвуглена (*Gymnomitrium adustum*), Бокогілочка білувата (*Pleurocladula albescens*), Лопатинка вапнякова (*Scapania calcicola*) та деякі інші занесені до Червоної книги європейських бріофітів, а Лопатинка щільна (*Scapania compacta*) – до Червоної книги України.

Родина Бококолосові (***Porellaceae***) з порядку **Бококолосальні (*Porellales*)** представлена у бріофлорі України 4 видами роду *Porella*. Бококолос плосколистий (*Porella platyphylla*) утворює досить великі дернинки від зеленого до бурого забарвлення. Стебла її досягають 10 см

завдовжки, перисторозгалужені, відходять від кореневищеподібної частини, яка стелиться по субстрату. Вид поширений на рівнині і в горах.

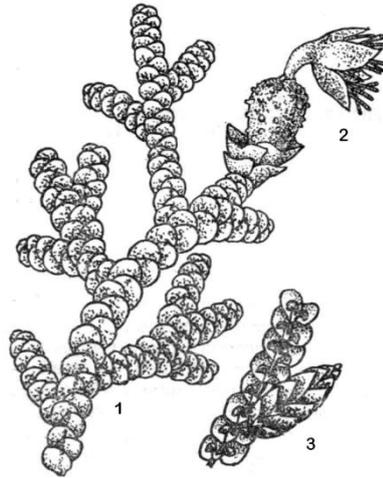


Рис. 2.14. Фруланія розширена (*Frullania dilatata*): 1 – загальний вигляд; 2 – спорогон і періантій на верхівці стебла; 3 – фрагмент рослини з спіднього боку (за: Филін, 1978)

Поширеним видом в горах і на рівнині є Фруланія розширена (*Frullania dilatata*) з родини Джубуляльні (*Jubulaceae*). Вид зростає переважно на корі різних дерев, рідше на скелях. Його не блискучі, бурі або чорні, плоскі дернинки, обплітаючи стовбури з усіх сторін, утворюють на корі стовбурів дерев цікаві візерунки, (рис. 2.14). Бококолос Бауера (*Porella baueri*) занесено до Червоної книги європейських бріофітів, а Вапничка крейдяна (*Cololejeunea calcarea*) та Фрулянія Яка (*Frullania jackii*) – до Червоної книги України.

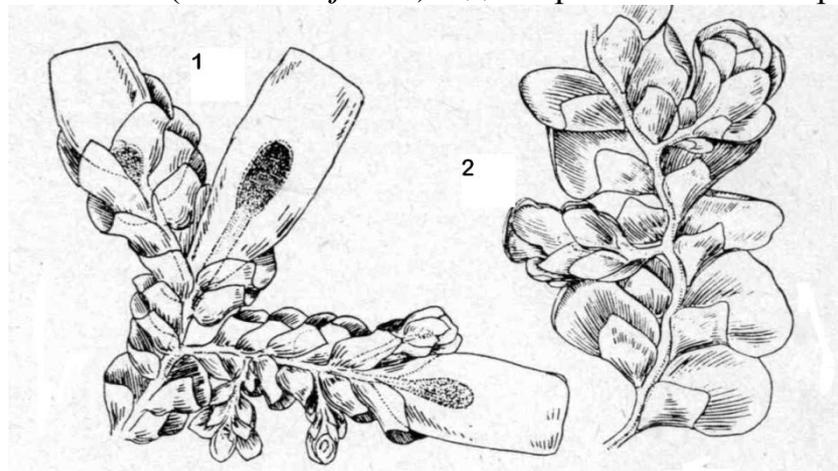


Рис. 2.15. Шкрєбниця сплющена (*Radula complanata*): 1 – стебло з періантіями; 2 – стебло з нижнього боку (за: Зеров, 1964)

Родина Шкрєбницеві (*Radulaceae*) з порядку Шкрєбницяльні (**Radulales**) у бріофлорі України представлена двома видами. Одним з звичайних видів, що зустрічається по всій країні, є Шкрєбниця сплющена (*Radula complanata*). Вона має зелені, сплющені, притиснуті до субстрату зелені дернинки з перисторозгалужених стебел до 4 см завдовжки. Листки на стеблі розташовані черепитчасто, дволопастні. Верхня лопать більша, округлої форми. Нижня лопать прямокутна, притиснута до верхньої.

Періантій плоский, з широким лопатоподібним отвором з цілим краєм (рис. 2.15). Вегетативне розмноження за допомогою багатоклітинних вивідкових бруньок, що у великій кількості утворюються на краях листків.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Час виникнення маршанціофітів (печіночників).
2. Особливості будови гаметофіта маршанціофітів (печіночників).
3. Які особливості будови спорофіта печіночників?
4. Цикл розвитку маршанціофітів (печіночників).
5. Характеристика класів та підкласів маршанціофітів (печіночників).
6. Назвати характерних представників класів, звернувши увагу на представників української маршанціофлори.
6. Які види української маршанціофлори включені до природоохоронних документів різного рівня?

Відділ Бріофіти (Бріофітові мохи) – Bryophyta

До відділу відносяться понад 13000 видів. Це листкостеблові рослини з простими або розгалуженими округлими стеблами (каулідіями), три-, багаторядно улистнені, без черевних листків – амфігастріїв, листки не бувають розділеними на лопаті, з жилкою або без жилки. Листкорозміщення спіральне або дворядне. Ризоїди одно- або багатоклітинні, рідше вони відсутні. Добре виражена протонема. Гаметангії – архегонії і антеридії, а також спорогон можуть розташовуватися на верхівці головного пагона або потужних галузок – *акроспорогонні мохи* або *верхоспорогонні мохи*, а можуть – на верхівці дуже вкорочених брунькоподібних бокових галузок перисторозгалуженого пагона – *плевроспорогонні мохи* або *бокоспорогонні мохи* (Бойко, 1992). Між ними розташовуються парафізи, короткі стерильні нитки. Терміни «верхоплідні» та «бокоплідні» мохи, які часто вживаються досі, не відповідають у мохів змісту понять, тому повинні бути рішуче відкинуті. Спорофіт (спорогон) не самостійний, знаходиться на листкостебловому гаметофіті (гаметофорі), має ніжку зі стопою з присоскою (*гаусторією*) та спорангій (коробочку) з колонкою, перистомом. Коробочка відкривається кришечкою, рідше коробочка без кришечки, *клеїтоспорогонна*, деякі бріофіти мають коробочку, яка відкривається чотирма щілинами. Коробочка вкрита ковпачком, який може бути різноманітним за формою.

Класифікація бріофітів

Відділ ділиться на класи: Такакіопсиди (Takakiopsida); Торфовикопсиди (Sphagnopsida); Андреопсиди (Andreaeopsida); Андреобріопсиди (Andreaebryopsida); Едіподіопсиди (Oedipodiopsida); Рунянкопсиди (Polytrichopsida); Чотирикінчикопсиди (Tetraphidopsida); Головмохопсиди (Bryopsida).

Клас Такакіопсиди (Takakiopsida)

Клас Takakiopsida включає один порядок Такакіальні (Takakiales) з однією родиною Такакієві (Takakiaceae), представленою одним родом *Takakia* з двома видами – Такакія роголиста (*T. ceratophylla*) і Т. лускоподібна (*T. lepidozoides*) (рис.2.16).

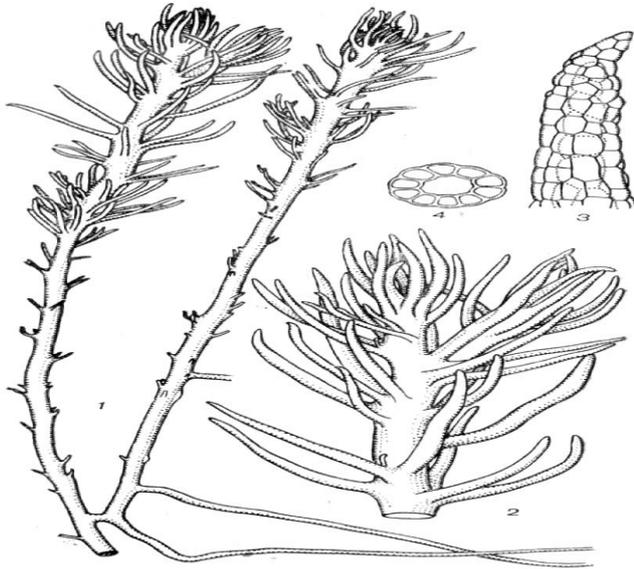


Рис. 2.16. Такакія лускоподібна (*Takakia lepidozoides*): 1 – загальний вигляд; 2 – верхівка; 3 – верхівка сегмента листка; 4 – поперечний зріз сегмента листка (за: *Жизнь растений*, т.4, 1978)

Види зустрічаються в Центральній і Східній Азії (Японія, Гімалаї, Борнео, Тайвань) та на заході Північної Америки – Алеутські о-ви, Британська Колумбія. Клас взагалі характеризується своєю незвичайністю. Представники мають найменше хромосомне число, $n = 4$, яке очевидно є вихідним для усіх мохоподібних. Мають повзучі кореневища та зелені пагони до 1 см заввишки, які несуть нерівномірно розташовані листки.

На верхівці стебла листки скупчені, нижче значно рідші, розташовані без якихось закономірностей (рис. 2.17). Листки незвичайні, розділені на глибоко розсічені дві або більше валькуваті нитки (*філаменти*). Пагони і листки дуже крихкі. Ці фрагменти виконують функцію вегетативного розмноження цих рослин. Антеридії і архегонії не оточені перихетціальними листками, розміщені як на верхівці стебла, так і нижче, знаходяться в кутах між стеблом і листком. Архегонії пляшкоподібної форми, шийка з чотирьох рядів клітин по 11-12 клітин в ряду, розширена нижня частина – черевце має двошарову стінку.



Рис.2.17. Такакія лускоподібна (*Takakia lepidozioides*) у природі (за: www.ubcbotanicalgarden.org/2005/05/potd/takakia_lepidoz.php.)

Спорофіт розвивається на довгому стеблі. Коробочка містить центральний тяж стерильної тканини в центрі. Продихів немає. При дозріванні коробочка розривається вздовж однією центральною спіральною щілиною на стулки, які скручуються і при цьому відбувається висівання спор.

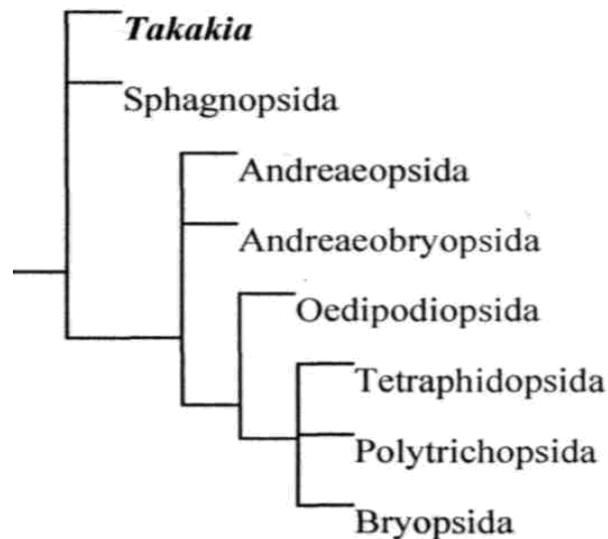


Рис.2.18. Місце *Takakia* у філогенетичній системі відділу *Bryophyta* (за: Goffinet, Buck & Shaw, 2009)

Зростають види Такакія на голих вологих скелях з прошарками гумусу, в якому розташовуються підземні кореневищеподібні вирости.

За молекулярними даними у філогенетичній системі *Takakia* має найтісніші зв'язки з *Sphagnopsida* та дещо слабкіші з *Andreaeopsida* та *Andreaebryopsida* (рис. 2.18).

Питання для контролю та самоконтролю.

1. В чому незвичайність будови представників класу *Takakiopsida*?
2. В чому полягають особливості вегетативного розмноження *Takakiopsida*?

Клас Торфовикопсиди (Сфагнові мохи) – *Sphagnopsida*

Клас *Sphagnopsida* включає два порядки.

Порядок Торфовикальні (***Sphagnales***) з родиною Торфовикові (*Sphagnaceae*) та з одним родом Торфовик (*Sphagnum*).

Порядок Амбухананіальні (***Ambuchananiales***) з родиною Амбухананієві (*Ambuchananiaceae*) та одним родом *Ambuchanania*.

Клас *Sphagnopsida* нараховує близько 350 видів, які зростають на усіх материках світу, у північній та південній півкулях, де є відповідні умови. Це мохи доволі значних розмірів, що утворюють м'які подушки білувато-зеленого, рідше червоно-бурого кольору. Їх ще називають білими або торфовими мохами. Сфагнові мохи приурочені до боліт та інших вологих місцезростань, мають багато пристосувань для утримання та зберігання вологи.

Зі спори при проростанні утворюється гаметофіт, спочатку у вигляді пластинчасто-лопатевої протонеми, прикріпленої до субстрату ризоїдами. З закладеної бруньки виростає прямостоячий пагін з радіально розташованими листками (філідіями) та внизу з тонькими ризоїдами, які пізніше зникають. З крайових клітин протонеми можуть виростати короткі ниточки, які утворюють нові пластинчасті протонеми, тобто відбувається вегетативне розмноження сфагнів (рис. 2.19, 2.21, 2.23).

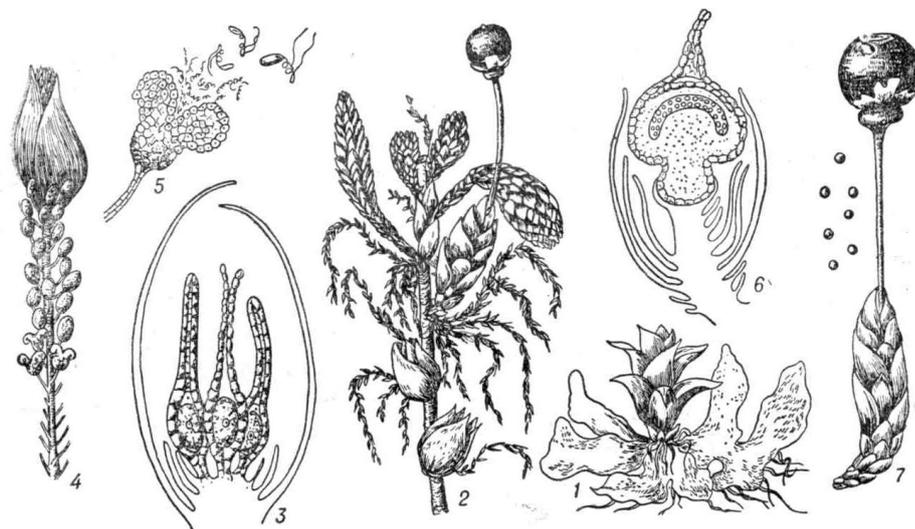


Рис. 2.19. Сфагнові мохи: 1 – протонема з молодю рослиною; 2 – верхня частина стебла з спорогоном; 3 – архегонії; 4 – галузка з антеридіями; 5 – антеридій, з якого виходять сперматозоїди; 6 – спорогон у розрізі; 7 – спорогон на псевдоніжці (за: Ліпа, Добровольський, 1975)

Під епідермою розташовується *склеродерма* з товстостінних буруватих прозенхімних клітин. В центрі знаходиться *серцевина* з великих

паренхімних клітин, центрального пучка немає. Галузки мають таку ж будову як стебло.

Листки сфагнів двох типів: стеблові та менших розмірів – галузкові, одношарові, без жилки, прикріплюються частіше своєю основою. Клітини їх двох типів: вузькі, зелені, живі – хлорофілоносні, фотосинтезуючі; широкі, безбарвні, відмерлі – водоносні, з кільчастими потовщеннями та з *порами* в стінках, завдяки чому можуть вбирати та накопичувати значну кількість води з розчиненими мінеральними солями для життєдіяльності хлорофілоносних клітин і всього організму (рис. 2.20).

Стебло без ризоїдів (як виняток ризоїди є у епіфітних видів Тофовика та у роду Амбухананія), щорічно наростає верхівкою, нижня частина постійно відмирає і під впливом сфагнолу (фенольного глікозиду), що має бактерицидні властивості, оторфовується і в такому вигляді може зберігатися невизначено довго.

На верхівці короткі галузки утворюють щільну голівку, нижче по стеблу в пазухах стеблових листків галузки зібрані в пучки.

Зовнішній шар стебла, *епідерма* або *гіалодерма*, складається з 1-5 шарів тонкостінних, безбарвних відмерлих клітин з водою або повітрям, які мають пори.

Сфагнові мохи бувають однодомні, коли чоловічі (антеридії) і жіночі (архегонії) статеві органи знаходяться на одній особині, але завжди на різних галузках, та дводомні – антеридії і архегонії знаходяться на різних особинах (рис. 2.22).

При дозріванні антеридія з нього виходять сперматозоїди, які за допомогою двох джгутиків активно рухаються у краплиннорідкій волозі і, досягнувши архегонія, копулюють з яйцеклітиною. З зиготи в архегонії утворюється спорофіт у вигляді округлої коробочки зі стопою на *псевдоніжці*, витягнутої архегоніальної гілочки.

У коробочці яйцеподібної або циліндричної форми утворюється колонка, на ній зверху розташовується споровий мішечок (спорангій), у якому шляхом мейозу розвиваються спори. Отвір на верхівці коробочки закриває кришечка, ніяких інших структур у ньому немає.

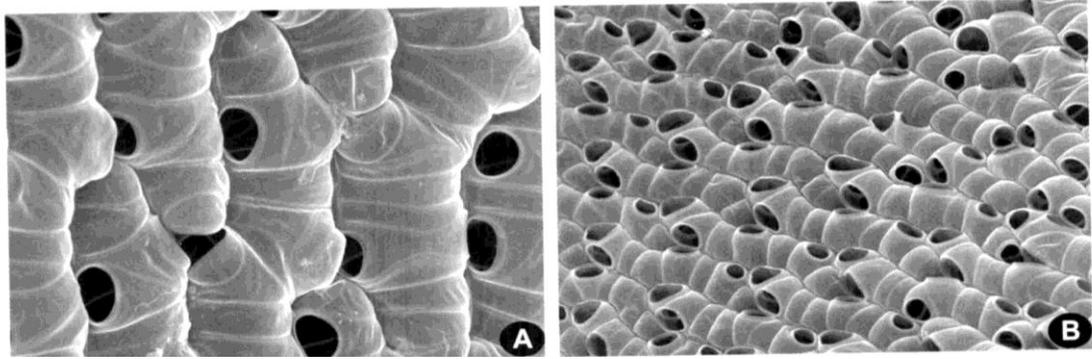


Рис. 2.20. Пори на дорзальному боці галузкових листків: А – Торфовик центральний (*Sphagnum centrale*) (x400); В – Торфовик болотяний (*Sphagnum palustre*) (x260) (за: Игнатов, Игнатова, 2003).

При дозріванні спор прориси стінки коробочки закриваються, стінки зсихаються і стискають повітря, яке під тиском 4-6 атм. виштовхує кришечку і з отвору на відстань до 10 см вилітають спори округло-тетраедральної форми (рис. 2.21).

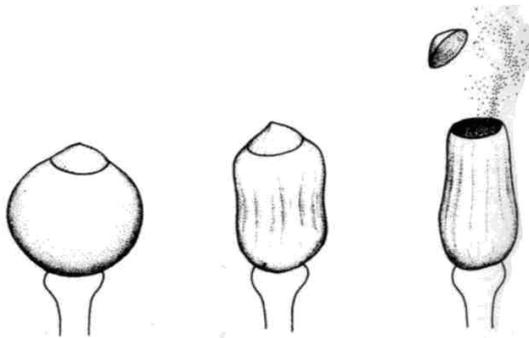


Рис. 2.21. Викидання спор при висиханні зрілої коробочки сфагнового моху (за: Рейвн и др., 1990).

Усі спори однакові, тобто сфагнові мохи є рівноспоровими рослинами. Середній розмір спор 2-30 мкм. Оболонка спор двошарова, верхня – екзоспорій або екзина, внутрішня – ендоспорій або інтина.

Сфагнові мохи з роду Торфовик поширені у тундрі, лісотундрі, тайзі, у мішаних лісах, навіть на лісостепових та зрідка на степових болотах, багато їх у вологих горах. Найбільш поширеними видами в Україні є Торфовик центральний, Т. оманливий, Т. звивистий, Т. болотяний, Т. відстовбурчений (*Sphagnum centrale*, *S. fallax*, *S. flexuosum*, *S. palustre*, *S. squarrosum*).



Рис. 2.22. Гаметофіт сфагнового моху з багатьма спорогонами на псевдоніжках (за: Рейвн і др., 1990).

Окремі види дуже рідко трапляються у степовій зоні, поселяючись у березових болітцях піщаних терас південних річок. Так на Нижньодніпровських пісках за 20 км від берега Чорного моря зростають три види сфагнів – Торфовик торочкуватий, Т. відстовбурчений, Т. оманливий (*Sphagnum fimbriatum*, *S. squarrosum*, *S. fallax*).

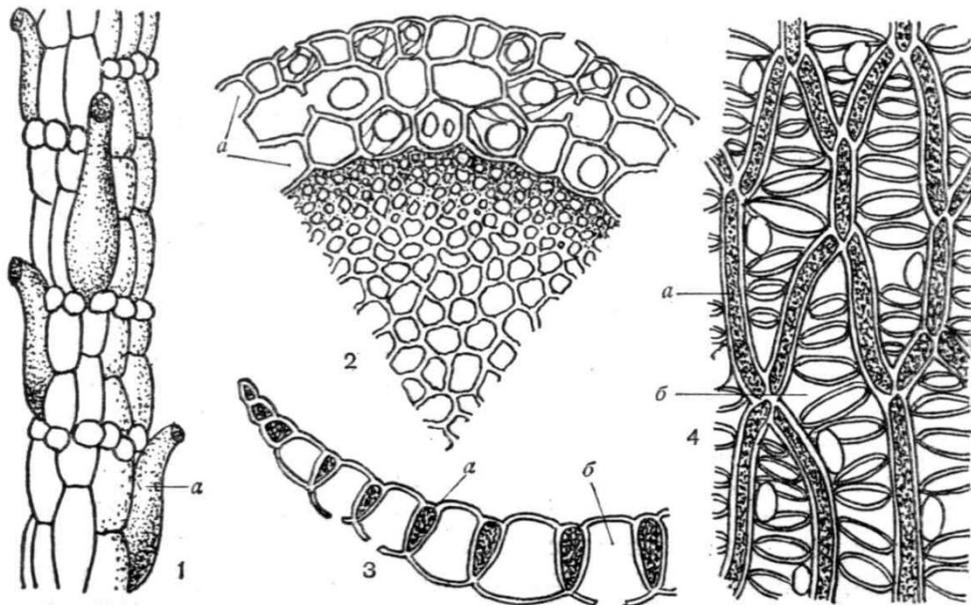


Рис. 2.23. Будова стебла і листка торфовика (*Sphagnum*): 1 – поверхня стебла з ретортподібними клітинами (а); 2 – поперечний зріз стебла (а – гіалодерміс); 3 – поперечний зріз листка; 4 – клітини листка (а – вузькі, зелені, живі – хлорофілоносні, фотосинтезуючі клітини; б – відмерлі водоносні гіалінові клітини) (за: Филін, 1978)

В Європі відмічено 50 видів, а в Україні – 29 видів сфагнових мохів (рис. 2.24). Серед них 5 видів рідкісні – Торфовик балтійський, Т. м'якенький, Т. майжеблискучий, Т. ніжненький, Т. Вульфа (*Sphagnum balticum*, *S. molle*, *S. subnitens*, *S. tenellum*, *S. wulfianum*), занесені до Червоної книги України.

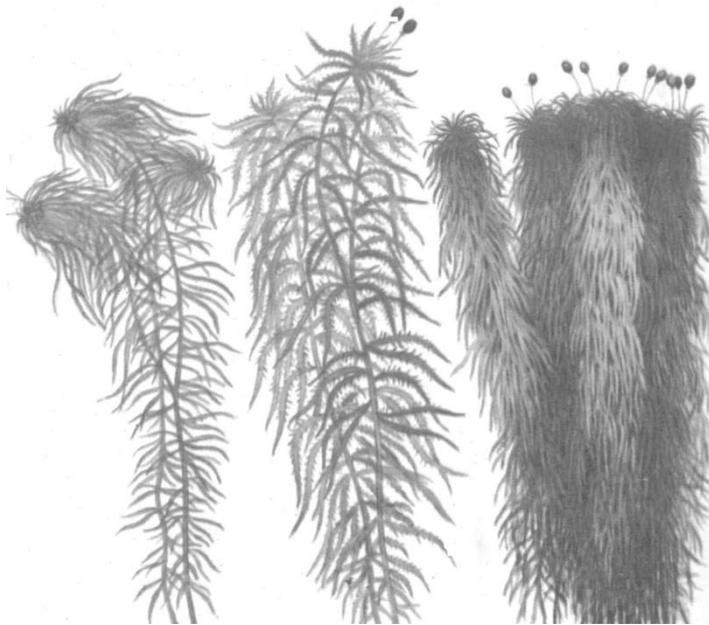


Рис. 2.24. Сфагнові мохи (зліва направо): Торфовик береговий (*Sphagnum riparium*); *T. відстовбурчений* (*S. squarrosum*) з спорогонами; *T. волосолистий* (*S. capillifolium*) з спорогонами (за: *Жизнь растений*, т.4, 1978)

Єдиним представником порядку Амбухананіальні та родини Амбухананієві є вид Амбухананія левкобриїдна – *Ambuchanania leucobryoides* (синонім: *Sphagnum leucobryoides*) (рис. 2.25).



Рис. 2.25. Амбухананія левкобриїдна – *Ambuchanania leucobryoides*. Стебла розташовані в піску. Середня рослина з спорогоном (за: *Yamaguchi et. al.*, 1990)

Це ендемічний вид о-ва Тасманія. Був вперше знайдений у 1988 р. За зовнішнім виглядом подібний до видів сфагнів. Основна частина пагона розташована в основному під землею, в мокрому піску, з рН від 3,5 до 5,5. На поверхні знаходиться тільки голівка пагона. Стебло білувато-зеленого кольору, дещо розгалужене. Галузки, на відміну від видів Сфагнуму, не зібрані в пучки, а ростуть кожна окремо на стеблі. Листки значно більші.

Галузкові листки до 4,3 мм завдовжки. Місцями двошарові, одні клітини мертві, заповнені водою, інші – живі, з хлоропластами.

Закріплюються в ґрунті ризоїдами. Архегонії розташовані зовні на голівці пагона, антеридії нижче під ними.

У біосфері велике значення сфагнів у формуванні болотних масивів та рослинного покриву лісів, а також в утворенні великих відкладів торфу. Із сфагнів та торфу добуваються різні корисні хімічні речовини – антибіотики, деревний спирт, торфовий віск та ін. Сфагнові мохи та торф використовують у сільському господарстві як підстилку для тварин та паливо, також у косметичі та медицині.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Які головні ознаки класу *Sphagnopsida*?
2. Особливості будови гаметофіта сфагнових мохів.
3. Які типи клітин мають листки та які функції цих клітин?
4. Особливості будови спорофіта у *Sphagnopsida*.
5. Тип циклу розвитку *Sphagnopsida*.
6. Чим відрізняються представники родів *Sphagnum* та *Ambuchanania*?
7. Яку роль відіграють сфагнові мохи у біосфері?
8. Назвати види, включені до Червоної книги України.

Клас Андреєопсиди (Андреєві) – *Andreaeaeopsida*

Клас *Andreaeaeopsida* включає один порядок **Андреєальні (*Andreaeales*)** з однією родиною Андреєві (*Andreaeaceae*) та двома родами: *Acroschisma* – Акросхізма Вільсона (*A. wilsonii*) та *Andreaea*. Клас Андреєві нараховує близько 120 видів, в Європі відомо 13 видів, в Україні два види – Андреєа альпійська (*Andreaea alpestris*) та Андреєа скельна (*A. rupestris*). Найбільш поширені андреєві мохи з роду *Andreaea* в Арктиці, зустрічаються у горах усіх широт та в Антарктиці. Зростають вони переважно на сухих скелях та окремих каменях. *Acroschisma* – рід, поширений у Південній Америці вздовж Анд, від Колумбії до мису Горн. В тропіках росте в горах до висоти 2000 над р.м. і вище, а в південній частині Чилі навіть на рівні моря.

Це дрібні мохи з жорсткими та крихкими пагонами, що утворюють маленькі щільні дернинки від бурого до чорного кольору. У спорі, що перебуває ще в коробочці, під екзоспорієм утворюється багатоклітинна протонематична кулька. Спори випадають з коробочки через щілини. З спори виростає дуже розгалужена багатоклітинна нитчасто-пластинчаста протонема. Частина її ниток вростає в щілини субстрату як ризоїди, а прямостоячі нитки циліндричної форми розвиваються в листоподібні пластинки, клітини яких вкриті товстою кутикулою. У такому стані протонема може переживати несприятливі умови, а потім давати початок гаметофіту (рис. 2.26, 2.27).

Стебло багаторічне симподіально розгалужене, багаторядно улистнене, побудоване з однотипних клітин, з багатоклітинними ризоїдами. Листки дрібні, еліптичні або ланцетні, часто серпоподібні або загнуті, непрозорі, з жилкою або без жилки.

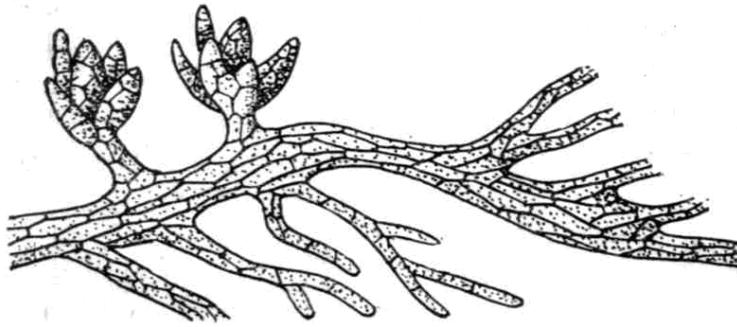


Рис. 2.26. Протонема *Andreaea* (за: Филін, 1978)

Архегонії та антеридії типової будови, розташовані на верхівках галузок. Спорогони одиночні, складаються з коробочки і стопи, ніжки не мають. Підносяться над покривними, перихеціальними листками на псевдоніжці. Коробочка видовжено-яйцеподібна, з колонкою, розкривається повздовжніми щілинами на 4-8 стулок, які залишаються з'єднаними на верхівці та при основі. Ковпачок шапчочкоподібно-лопатевий, швидко опадає. Спори округло-тетраедричної форми, від 15 до 40 мкм в діаметрі.

Андрееві мохи завдяки своїм морфолого-фізіологічним особливостям є піонерними видами у заростанні відслонень кислих гірських порід, скель та окремих каменів.

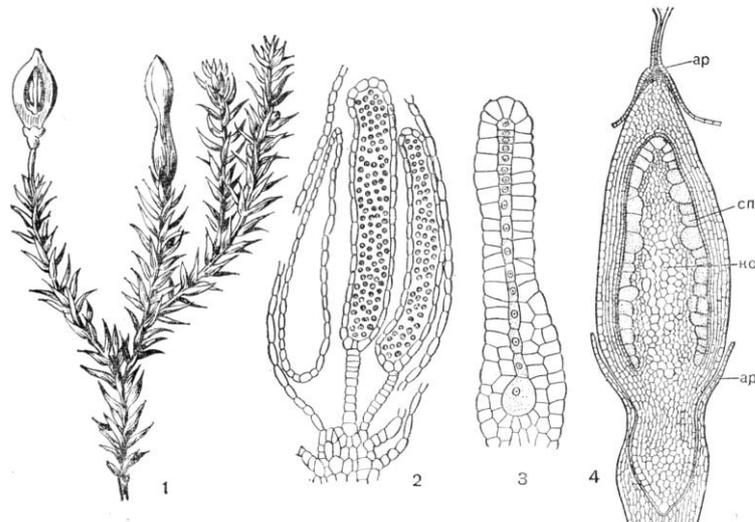


Рис. 2.27. Андреея скельна (*Andreaea rupestris*): 1 – рослина з спорогонами; 2 – верхівка стебла з антеридіями; 3 – архегоній; 4 – спорогон (кол – колонка, сп – спорангій з спорами, ар – залишки архегонія (за: Комарницький и др., 1975)

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Які діагностичні ознаки класу *Andreaeopsida* ?
2. Чим відрізняється спорогон видів *Andreaeopsida* від спорогонів інших мохів?
3. Які особливості у будові протонемі видів *Andreaeopsida*?

Клас Андресобріопсиди– *Andreaeobryopsida*

Клас *Andreaeobryopsida* включає один порядок **Андресобріальні (*Andreaeobryales*)** з однією родиною Андресобрієві (*Andreaeobryaceae*) з одним родом Андресобріум (*Andreaeobryum*) та одним видом *Andreaeobryum macrosporum* (рис. 2.28, 2.29). В окремий клас його виділили у 2000 р. американські бріологи Б. Гофіне і У.Бак.

Єдиний вид Андресобріум макроспоровий (*Andreaeobryum macrosporum*) зростає винятково на вапняках. Поширений в арктичних і субарктичних районах Америки. Ендемік Аляски і заходу Канади. Стебла його часто білі, в місцях прикріплення вкриті кіркою з солей кальцію. Цим він також відрізняється від видів *Andreaeaeopsida*, які зростають на гранітах та інших кислих субстратах. Філогенетичне положення *Andreaeobryum* у відділі *Bryophyta* на основі даних послідовностей нуклеотидів ДНК показує, що найвірогідніша спорідненість даного виду з представниками класу *Andreaeaeopsida*. Дещо слабкіші філогенетичні зв'язки прослідковуються з єдиним представником класу *Oedipodiopsida* – (*Oedipodium griffithianum* (рис. 2.29).

Від них він ще відрізняється великою жилкою, у видів *Andreaeaeopsida* вона відсутня, гладенькими не папілозними клітинами, недиференційованими перихеціальними листками, більшими спорами, що досягають більше 100 мкм. Спори дозрівають в кінці літа. Дернинки подушкоподібні від яснозеленого до темночервоно-чорного кольору. Стебло прямостояче, неправильно розгалужене, до 2-4 (6) см заввишки, без центрального тяжа, при основі з червоно-коричневими ризоїдами. *Склеродерма* з 3-4 товстостінних клітин.

Листки *диморфні*. Одні серпоподібні, зігнуті в один бік, овально-ланцетоподібні, до 1.0-1.7 мм завдовжки, на стеблі або на тоненьких пагонах, з плоскими до слабо трубчастих краями, дещо збіжні. Жилка проста, широка, збіжна, слабо диференційована від клітин листової пластинки, з субстереїдними клітинами в центрі, утворює широку тупоконічну шилоподібну верхівку листка. Рідше утворюються дрібні лускоподібні листочки, без жилки, черепитчасто розташовані на джгутікоподібних пагонах. Пазушні волоски при основі листків мають дзьобоподібні верхівкові клітини, цим вони схожі з *Takakiopsida*. Листкові пластинки плоскі до дещо загнутих всередину. Краї листків плоскі, гладенькі, до злегка звивистих у верхівці.

Клітини листової пластинки округло-квадратні до коротко-прямокутних, зрідка звивисті, одношарові при основі, вище двошарові, не пористі, з парно потовщеними стінками, у шилоподібній м'ясистій верхівці листка 4-шарові, гладенькі до випукло-мамілозних у верхівці. Базальні клітини коротко прямокутні 2 (3): 1, інколи обезбарвлені біля місця прикріплення.



Рис. 2.28. Андрееобріум макроспоровий (*Andreaeobryum macrosporum*): 1 – поперечний зріз верхівки листка; 2 – спорогон; 3 – листки; 4 – дрібні лускоподібні листочки; 5 – рослина з спорогоном; 6 – проросток з ризоїдами; 7 – чоловіча рослина; 8 – рослина з пагонами, що несуть дрібні лускоподібні листочки; 9 – поперечний зріз листка (за: Eckel, 2007)

Спорофіт верхівковий, на короткій і широкій ніжці. Основа ніжки виходить з піхви верхівки стебла, подібно до брієвих мохів. Коробочка червоно-коричнева до блискуче чорної при дозріванні, найширша при основі, пряма, кутасто-яйцеподібно заокруглена, а не чітко еліптична, як у *Andreaeaopsida*.

Ніжка червоно-коричнева, як і основа коробочки, масивна. Відкривається нерегулярно, розтріскуючись для звільнення спор на 4-8 бокові повздовжні стулки, які залишаються з'єднаними на верхівці. Щілини гігроскопічні. Кришечка, кільце, перистом та продихи відсутні. Ковпачок накриває усю коробочку, спочатку шапочкоподібний, але при дозріванні і розтріскуванні коробочки стає кlobукоподібним.

Спорогенна тканина і колонка є похідними від ендотецію як у *Andreaeaopsida*, а не як у *Sphagnopsida*, у яких вони похідні від амфітецію. Спори сферичні до яйцеподібних, папілозні або сітчастопапілозні, великі – 50-120 мкм, звідси назва виду – Андрееобріум макроспоровий.

При проростанні спор утворюється масивна, багатоклітинна протонема, що має здатність галузитися. Протонематичні вирости циліндричні, до 2 мм завтовшки.

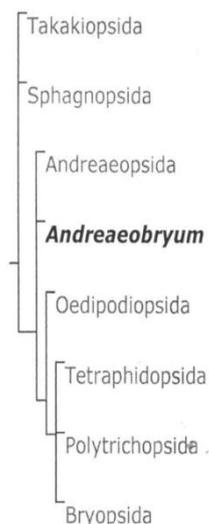


Рис. 2.29. Філогенетичне положення *Andreaeobryum* у відділі *Bryophyta* на основі даних послідовностей нуклеотидів ДНК (за: Goffinet, Buck & Shaw, 2009; [http:// en.wikipedia.org/wiki/Andreaeobryum](http://en.wikipedia.org/wiki/Andreaeobryum))

Андреєобріум макроспоровий дводомний мох. Перигоній брунькоподібний, верхівковий або боковий, антеридії звичайно по 4-6, розташовані на стеблах двома рядами. Перихецій також верхівковий або боковий, по 1-4 на стеблі. Перихеціальні листки майже не відрізняються від листків основи стебла, заокруглено-півхвові.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Якими ознаками представник *Andreaeobryopsida* відрізняється від представників *Andreaeaeopsida*?
2. Які типи листків характерні для виду Андреєобріум макроспоровий?
3. Чим відрізняється механізм розкриття коробочки у *Andreaeobryopsida* та у *Andreaeaeopsida*?
4. Чи відрізняються спори *Andreaeobryopsida* та *Andreaeaeopsida*?

Клас Едіподіопсиди– Oedipodiopsida

Клас Oedipodiopsida включає один порядок **Едіподіопсидальні (Oedipodiopsidales)** з однією родиною Едіподієві (Oedipodiaceae) з одним родом Едіподіум (*Oedipodium*) та одним видом *Едіподіум Гріфіфа (Oedipodium griffithianum)*. Відносно положення *Oedipodium* питання дискусійне. Раніше таксон включали до порядків Funariales або до Splachnales з Bryopsida. Первинна безперистомність, особливості протонемати та безстатевого розмноження, а також молекулярні дані щодо послідовностей нуклеотидів ДНК надали можливість виділити даний мох в окремий клас, що займає проміжне положення між сфагновими і політріховими мохами, з найближчими родинними зв'язками з Tetraphidopsida (рис. 2.30). Клас недавно був виділений американськими

бріологами Б. Гофіне та У. Баком (2009) на основі молекулярно-генетичних досліджень.

Поширений *Oedipodium griffithianum* біполярно, дуже диз'юнктивно в більш холодних районах з океанічним кліматом, переважно в гірських районах: північ Європи, Гренландія, Північна Америка, Аргентина, Фолклендські о-ви, Вогняна Земля, Японія, Китай, Далекий Схід Росії. Зростає в заглибинах каменів, переважно кислих порід, а також на глинистому, гумусному ґрунті. В Україні невідомий.

Рослини зростають невеликими групами або помірно щільними дернинками, вологі – блідозелені, сухі – темнозелені, блискучі від випуклих великих клітин. Стебло висхідне до прямостоячого, до 1 – 2 см, м'ясисте, тільки при основі з ризоїдами, на поперечному зрізі з великих недиференційованих клітин. Густо облистнений, вгорі з розеткою листків салатного забарвлення, внизу листки дрібніші (рис. 2.31).

Листки широкі, далеко відгорнені, оберненояйцеподібні з плоскими краями, внизу з довгими війками, на верхівці широко заокруглені, з простою жилкою, до основи вужчі, довго відтягнуті. Сухі листки мають зім'ятий вигляд. Краї листка цілі, плоскі, до полого хвилястих, з довгими звивистими війчастими виростами внизу великих і по всьому краю у дрібних листків. Подібні вирости є і на дорзальному боці жилки. Жилка проста, при основі широка, зникає нижче верхівки листка. Клітини листової пластинки великі, від округлих до овальних, з дрібними зернистими папілами, дуже коленхіматичні. По краях квадратні і коротко прямокутні, до основи листка довго прямокутні.

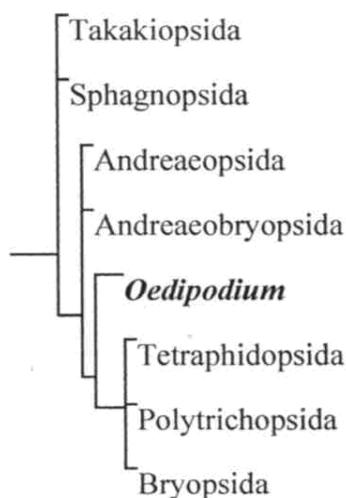


Рис. 2.30. Філогенетичне положення *Oedipodium* у відділі *Bryophyta* на основі даних послідовностей нуклеотидів ДНК (за: Goffinet, Buck & Shaw, 2009; <http://en.wikipedia.org/wiki/Oedipodium>”).

На кінцях стебел зібрані антеридії з численними парафізами, під ними на коротких бокових виростах знаходяться архегонії. Тобто вид однодомний.

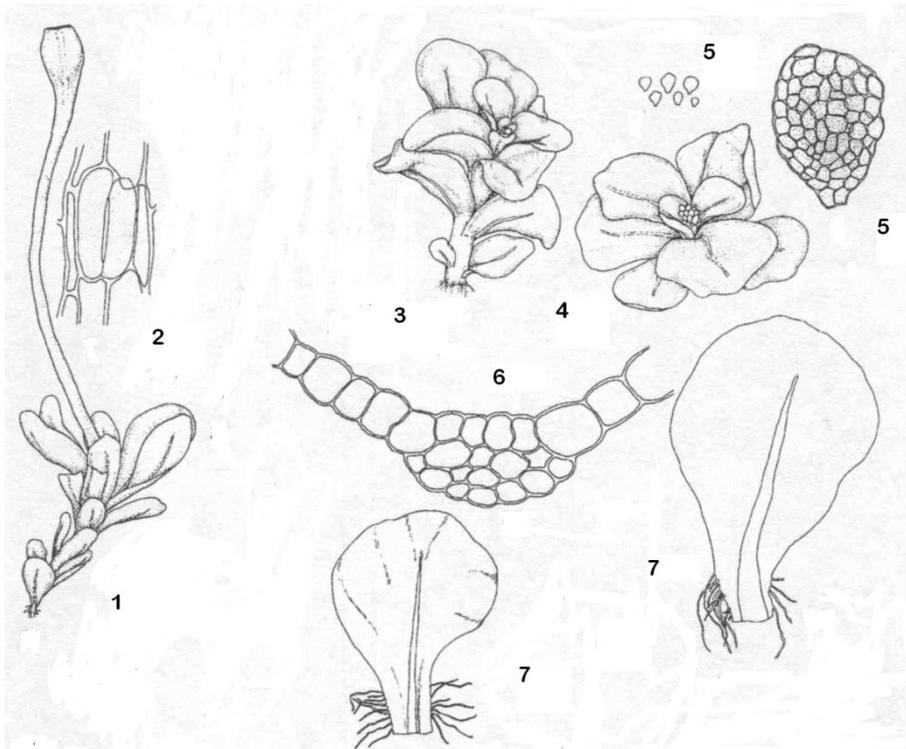


Рис. 2.31. *Едиподіум Гріффіта* (*Oedipodium griffitianum*): 1 – рослина з спорофітом; 2 – прорих; 3, 4 – загальний вигляд моху; 5 – вивідкові тільця; 6 – поперечний зріз листка; 7 – листки з війками (за: Ignatov et al., 2006)

Спорофіти поодинокі на м'ясистій блідозеленій, фосфорилуючій ніжці, до 1 см завдовжки, яка при висиханні джгутикоподібно закручується. Здуття верхньої частини ніжки є видовженою *гіпофізою*.

Коробочка симетрична і пряма, безперистомна, з дуже довгою шийкою – *гіпофізою*, яка поступово переходить у ніжку. Всередині коробочки є міцна колонка, яка після відкидання кришечки знаходиться в отворі коробочки. Кришечка плоска з бородавкою, кілечко, перистом відсутні, ковпачок клобукоподібний. Спори відносно великі, 30-35 мкм, папілозні, тетраедричної форми.

Вегетативне розмноження дископодібними тільцями, близько 300 мкм в діаметрі, що утворюються у верхівкових розетках листків.

Згідно з аналізом *нуклеотидних послідовностей*, едиподіум розташований на філогенетичному дереві серед первинно безперистомних груп. Він відділився від загального еволюційного стовбура ще перед відділенням від нього представників класів *Polytrichopsida* і *Tetraphidopsida*.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Між якими класами мохів клас *Oedipodiopsida* займає проміжне положення?
2. З представниками якого класу пов'язаний *Oedipodium griffitianum* найближчими родинними зв'язками, виявленими на основі молекулярних даних щодо послідовностей нуклеотидів ДНК?
3. Особливості будови спорофіта *Oedipodiopsida*.

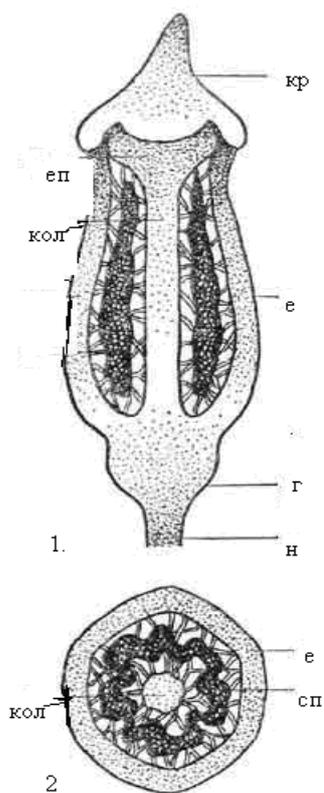
Клас Рунянокпсиди – Polytrichopsida

Клас Polytrichopsida включає один порядок **Рунянкальні (Polytrichales)** з однією родиною Рунянкові (Polytrichaceae), до складу якої входять 23 роди, з яких 9 монотипні.

Клас нараховує понад 350 видів, які зустрічаються в обох півкулях світу. В Україні зростають 20 видів 5 родів – *Atrichum*, *Oligotrichum*, *Pogonatum*, *Polytrichastrum*, *Polytrichum*. Це мохи великих розмірів, багаторічники, зростають щільними та нещільними дернинками на ґрунті в лісах, в тундрі, на болотах, також у горах.

Підземне стебло у них горизонтальне, без листків, з густою ризоїдною повстю. *Надземне стебло* прямостояче, густо вкрите листками. Анатомічна будова стебла найскладніша серед усіх мохоподібних: є листкові сліди, високорозвинутий центральний пучок з *гідроїдами*, є основна тканина та багаточаровий стереом.

Листки мають піхву і листову пластинку з повздовжніми асиміляційними пластинками. Жилка міцна, широка, має складну будову: *покажчики* – паренхіматичні тонкостінні клітини з широким просвітом, служать для проведення та запасання води; *супровідники* – тонкостінні, довгі клітини, об'єднані в тяж, розташовані на спинному боці покажчиків; зовнішні, спинні клітини утворюють поверхневий шар жилки; *стереїди* – клітини з товстими стінками, утворюють тяжі, пучки тяжів виконують механічну функцію.



А



Б

Рис. 2.32. Рунянка (*Polytrichum*): А. 1 – повздовжній зріз коробочки; 2 – поперечний зріз коробочки (кр – кришечка, еп – епіфрагма, кол – колонка, е – епідерміс, г – гіпофіза, н – ніжка, сп – спорангій); Б – загальний вигляд жіночих рослин з спорогонами та чоловічих рослин з бокальчиками, що залишаються від листків обгортки при проліфації (за: Комарницький и др., 1975).

Дводомні, рідше багатодомні види. Андроеї бокальчаті, проростають всередині і утворюють проліфації, архегонії верхівкові.

Спорогони верхівкові на довгій ніжці. Коробочка пряма або горизонтальна, мінливої форми, часто з шийкою і епіфрагмою. Кришечка загострена або дзьобоподібна. Ковпачок клобукоподібний, частіше з довгими волосками. Політріхові мохи мають особливості в будові перистома, він у них простий, 32 або 64 зубців (зрідка 16), нечленистозубий, *нематодонтного типу*, розвивається з ділянок тканин, тобто побудований з цілих клітин. Тому клас відносять до нечленистозубих або нематодонтних (*Anarthrodontei* або *Nematodontei*) мохів.

Рід Безволосник (*Atrichum*) відрізняється кучерявими в сухому стані та хвилястими листками, з косими рядами зубців. В Україні 5 видів. Найчастіше трапляється Безволосник хвилястий (*A. undulatum*), звичайний вид листяних і мішаних лісів.

Рід Рунозірка (*Polytrichastrum*) включає види з 4-6-гранною або кутастою коробочкою, з слабо відмежованою гіпофізою, з перистомом з зубцями неправильної форми, без кіля, з м'яккою епіфрагмою, що легко відвалюється від зубців. В Карпатах зустрічається Рунозірка альпійська (*P. alpinum*), по всій території України в різних типах лісів, рідше та на болотах відмічені Рунозірка гарна (*P. formosum*) та Рунозірка довгоніжка (*P. longisetum*).

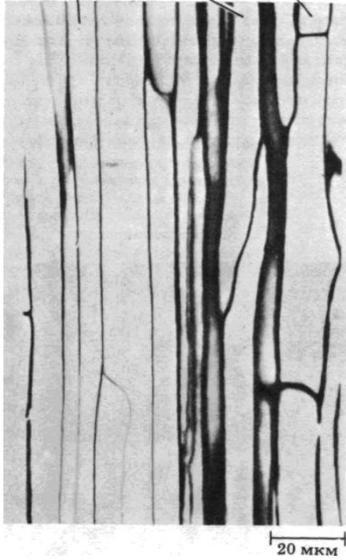
Рід Бородай (*Pogonatum*) включає близько 150 видів. Вид Бородай японський (*P. japonicum*) досягає 40 см заввишки. В Україні 3 види, найчастіше зустрічається Бородай урноносний (*P. urnigerum*). Для роду характерні листки з багатоклітинними крайовими зубцями. Коробочка не ребриста, без продихів.

Рід Даусонія (*Dawsonia*) з найдовшим серед мохів стеблом, довжина стебла досягає 1 м. Ніжки або спорофори мають центральний тяж, що складається з водопровідних клітин, які називаються гідроїдами. Ці клітини мають видовжену форму, кінці їх скошені, що сприяє проходженню води і розчинених у ній мінеральних речовин.

У Даусонії сукупність гідроїдів утворює спеціалізований тяж, клітини якого оточені іншими клітинами, які можуть проводити поживні органічні речовини. Ці клітини називаються лептоїдами. Їх розташування в певній мірі нагадує ксилему і флоему вищих судинних рослин.

Деякі вчені роблять спроби пояснити це тим, що мохоподібні, зокрема такі, що мають складну анатомічну будову, походять від якогось загального предка. Проте, на наш погляд, наявність дещо подібних структур у деяких мохів і в судинних рослин вказує лише на певний паралелізм у розвитку цих груп.

Гідроїд Лептоїд Паренхіма



Гідроїд Лептоїд Паренхіма

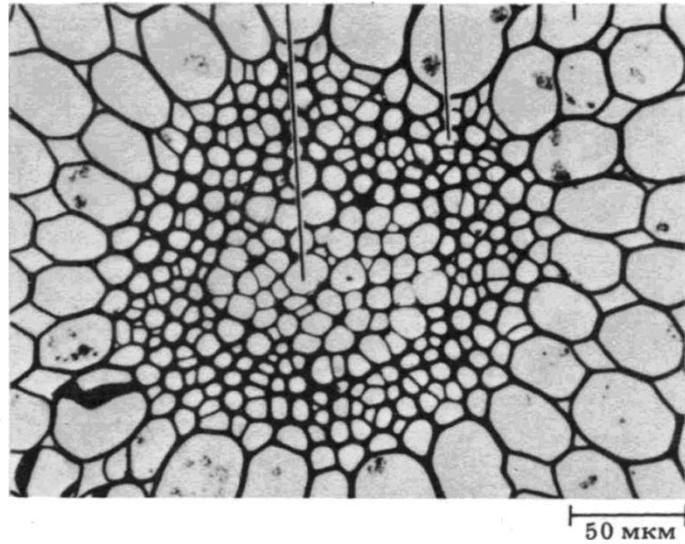


Рис. 2.33. Повздовжній та поперечний зрізи ніжки спорофіта *Dawsonia superba* (за: Рейвен и др., 1990).

Рід Даусонія поширений у тропіках та субтропіках Австралії та на прилеглих територіях.

Рід Рунянка (*Polytrichum*) є одним з найчисельніших родів. Для роду характерні листки з одноклітинними крайовими зубцями. Коробочка ребриста, з продихами. В Україні відмічено 6 видів цього роду. Майже у всіх адміністративних областях у вологих місцях у лісах, на луках, на болотах можна знайти Рунянку звичайну (*P. commune*), який досягає висоти 40-50 см, ще частіше зустрічається Рунянка волосконосна (*P. piliferum*), але на сухих місцях в соснових лісах та на пісках.

Також часто зустрічається у лісах, на схилах, на скелях, на вологих пісках Рунянка ялівцева (*P. juniperinum*). Масово на болотах на рівнині і в горах зростає Рунянка стиснута (*P. strictum*).

Серед інших груп мохоподібних представники політріхопсидів відзначаються найскладнішою будовою і спорофіта, і гаметофіта (рис. 2,33, 2.34). Вони мають структури, які нагадують тканини вищих судинних рослин. Рунянокосиди — це невелика давня група мохоподібних, на прикладі якої можна спостерігати паралелізм еволюційного розвитку з вищими судинними рослинами.

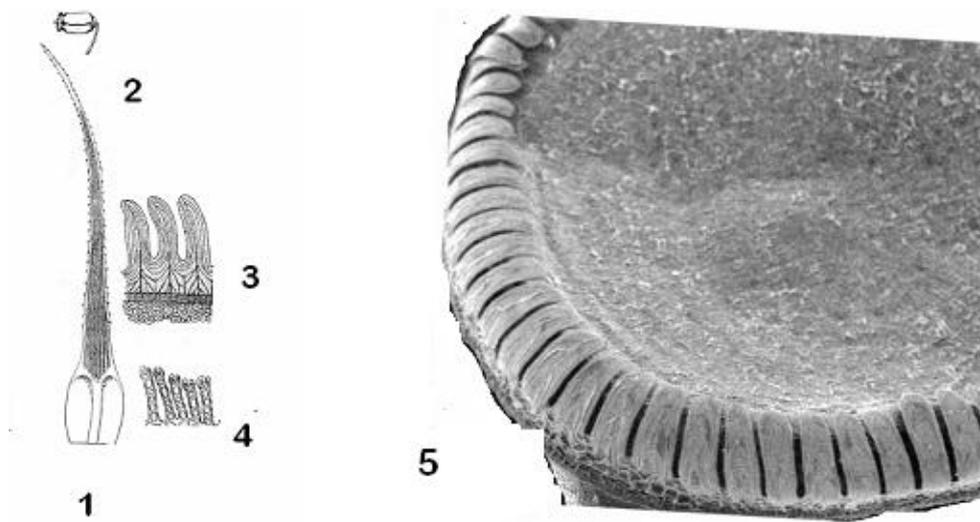


Рис. 2.34. Рунянка звичайна (*Polytrichum commune*): 1 – листок, 2 – коробочка, 3 – частина перистому, 4 – поздовжні асиміляційні пластинки на черевному боці листка (за: Мельничук, 1970), 5 – фрагмент перистома та епіфрагми (за: Игнатов, Игнатова, 2003)

Рунянокпсиди дуже відрізняються від інших мохів, на основі цих відмін вони виділені в окремий клас – велику таксономічну одиницю. Вони за багатьма найважливішими ознаками зовсім не схожі з брієвими мохами, але чомусь розглядаються у курсі ботаніки середньої і вищої школи як типові представники брієвих мохів.

Знаючи це, треба домагатися такого становища, щоб у всіх навчальних літературних та електронних ботанічних джерелах замінити Рунянку звичайну (зозулин льон) більш типовим представником, що широко зустрічається скрізь, наприклад, Головмох дернистий (*Bryum caespiticium*), Головмох сріблястий (*Bryum argenteum*), Скарученіжка вологомірна (*Funaria hygrometrica*), Всюдник пурпуровий (*Ceratodon purpureus*), Аридниця сільська (*Syntrichia ruralis*) тощо. Це важливо як у науковому, так і в дидактичному аспектах.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Які основні діагностичні ознаки класу *Polytrichopsida*?
2. Анатомічна будова стебла моху Рунянка звичайна.
3. Особливості будови листка рунянкових.
4. На основі яких ознак Рунянокпсиди відносять до нематодонтних мохів?
5. Що дає підставу стверджувати, що Рунянокпсиди відзначаються найскладнішою будовою спорофіта і гаметофіта?
6. Чому представників класу Рунянокпсиди неправильно вважати типовими представниками брієвих мохів, тобто класу *Bryopsida*?

Клас Чотирикінчикопсиди – *Tetraphidopsida*

Клас *Tetraphidopsida* включає один порядок Чотирикінчикальні (*Tetraphidales*) з однією родиною Чотирикінчикові (*Tetraphidaceae*), до складу якої входять 2 роди – Чотирикінчик (*Tetraphis*) з 2 видами – Ч. колінчастий (*T. geniculata*) та Ч. прозорий (*T. pellucida*), та Чотиризубець (*Tetrodontium*) з 3

видами – Ч. Брауна (*T. brownianum*), Ч. яйцеподібний (*T. ovatum*), Ч. виямчастий (*T. repandum*).

Протонема довго зберігається, на ній утворюються листоподібні багатоклітинні пластинчасті або галузисті протонемні листочки, на яких закладаються бруньки, що дають початок гаметофітам. Можуть також утворюватися дуже розгалужені т.з. протонемні «деревця» (рис. 2.35).

Стебло пряме, просте, багаторядно улистнене. Листки прозорі, овальні або ланцетні, одношарові, з чіткою або неясною жилкою.

Андроцеї і гінцеї верхівкові, брунькоподібні, чоловічі – з ниткоподібними парафізами. Перихеціальні листки довші за верхівкові листки.

Спорогони верхівкові. Коробочка прямостояча, пряма, гладенька, майже циліндрична, на довгій ніжці. Кришечка конусоподібна. Ковпачок конічний, складчастий, гладенький. Перистом простий з 4 масивними конічними не гігроскопічними багатоклітинними зубцями. Спори темнозелені, 8-18 мкм в діаметрі. Тетрафідопсидові мохи мають нематодонтний, нечленистий перистом з цілих клітин, що розвиваються з ділянок тканини.

Представники класу – багаторічні лісові або гірські мохи, що зростають на гнилій деревині або на скелях та окремих каменях, мають широкі ареали – голарктичний, циркумбореальний, амфіпаціфічний тощо.

В Україні часто зустрічається Чотирикінчик прозорий (*T. pellucida*), яка зростає в лісах в тінистих вологих місцях на гнилій деревині. Для моху характерне вегетативне розмноження вивідковими пластинками лінзоподібної форми, які сидять на тоненьких ніжках в 4-листочковій кубкоподібній обгортці на верхівці спеціальних пагонів. З роду Чотиризубець (*Tetradontium*) в Україні, а саме в Карпатах, на безвапнякових скелях та на окремих каменях в тінистих місцях спорадично трапляються два види – Ч. Брауна (*T. brownianum*) та Ч. яйцеподібний (*T. ovatum*).

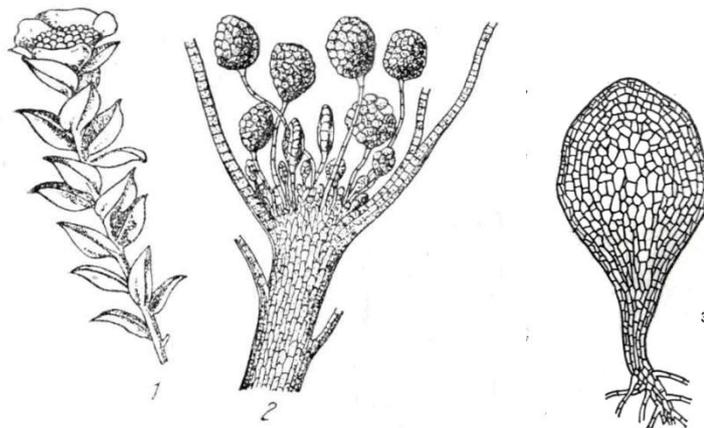


Рис. 2.35. Чотирикінчик прозорий (*Tetraphis pellucida*): 1 – стебло з вивідковими тільцями у чашоподібному утворі; 2 – повздовжній зріз верхівки стебла (видно вивідкові тільця; 3 – протонема (за: 1, 2 – Флора спорових растений, 1954; 3 – Филін, 1978)

Клас недавно виділений американськими бріологами Б. Гофіне та В. Баком. Чотирикінчикопсидові своєрідні мохи, займають відособлене місце в системі бріофітів. Такі ознаки, як будова і спосіб утворення перистома, довгоживуча протонема та наявність на ній протонемних листочків вказують на давність походження цих мохів.

Питання для контролю та самоконтролю.

- 1. В чому проявляються специфічні особливості будови гаметофіта і спорофіта у представників класу Tetraphidopsida?*
- 2. Які ознаки вказують на давність походження чотирикінчикопсидових мохів?*

Клас Головмохопсиди (Мохи) – Bryopsida

Клас Bryopsida (головмохопсиди, мохи) включає 20 порядків, до складу яких можуть входити від однієї до 42 родин з одним або багатьма родами та видами. Забарвлені вони переважно у зелений колір, тому їх раніше називали зеленими мохами. Це одно-, дво- та багаторічні рослини. Ростуть дернинками різної форми, рідше окремими особинами або групами. Серед них є дуже дрібні – до 1 мм заввишки, інші ж досягають до 0.5 м і більше.

Поширені мохи на усіх континентах, особливо велике їх різноманіття у гірських лісах тропічних зон. У арктичній, тундровій зоні мохи є одними з ценозоутворювачів. Багато їх у бореальній (тайговій) зоні, у субтропіках, зростають у лісостеповій та степовій зонах, зустрічаються також у різних пустелях.

Поселяються вони на різноманітних субстратах, є серед них епіфіти, епіліти, епіксили, епігеї, гідрофіти та ін. У циклі розвитку у них є нитчаста гаплоїдна протонема. Протонема, що виростає зі спори, є *первинною протонемою*, а та, що виростає з частин пагона – стебла, листків, ризоїдів, є *вторинною*. Вони морфологічно і функціонально нічим не відрізняються. Протонема складається з зелених фотосинтезуючих ниток – хлоронеми та багатоклітинних, бурувато забарвлених ниток з косими перетинками – ризоїдів. На протонемі утворюються бруньки і з них виростають гаметофіти – листкостеблові пагони, які закріплюються на субстраті ризоїдами. Протонема також може утворюватися з коробочки або ніжки, тоді вона поліплоїдна. З бруньок протонеми виростають стебла з листками, прикріплені до субстрату ризоїдами (рис. 2.36).

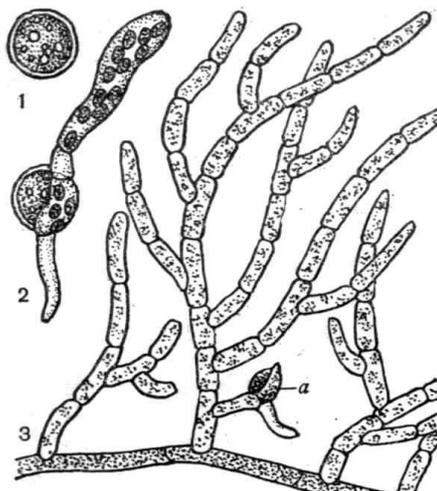


Рис. 2.36. Скрученіжка вологомірна (*Funaria hygrometrica*): 1 – спора, 2 – спора, яка проростає 3 – нитчаста протонема, з проростаючою брунькою – а (за: Филін, 1978)..

Стебло симподіально або моноподіально розгалужене, з простою анатомічною будовою. Стебло буває від невеликих розмірів, майже редуковане, до значних – більше 0.5 м. Товщина стебла незначна, до 1.5 мм. Стебла бувають прямостоячі, нахилені, висхідні, лежачі, повзучі, звисаючі, плаваючі тощо. На стеблах можуть утворюватися бокові галузки з листками. Галуження може бути правильно перистим або галузки розташовуються нерівномірно. У верхоспорогонних мохів стебло може розгалужуватися вильчато (псевдодихотомія) або пучкоподібно.

На поперечному зрізі стебла овальні, округлі, кутасті, ребристі. Стебло побудоване з неодинакових клітин. Один або кілька шарів поверхневих клітин без хлоропластів утворюють *гіалодерміс* (*епідерміс*). В епідермісі стебла продихів немає. Потовщені зовнішні клітини епідермісу виконують функцію водозапасання (рис. 2.37).

Під ними розташовуються стереїдні або механічні клітини, вони товстостінні, рідше *коленхіматичні*, тобто з дуже потовщеними кутами. У їх внутрішніх стінках є пори, через які відбувається обмін речовин. Вони мають жовте, бурувате до темного забарвлення. Стереїдні клітини виконують функцію корової механічної тканини стебла, це кора, *стереом* або *склеродерма*.

Всередину від кори розташована *основна тканина*, що заповнює всю внутрішню частину стебла. У її клітинах накопичується крохмаль, олії, оксалати кальцію, є хлоропласти. У основній тканині закінчується жилка листка, ці клітини називають листковими слідами. Листкові сліди можуть закінчуватися сліпо, а можуть з'єднуватися з осьовим пучком стебла. Осьовий або центральний пучок не є постійним, навіть у особин одного виду моху. Його утворюють довгі тонкостінні клітини, які служать для запасання води.

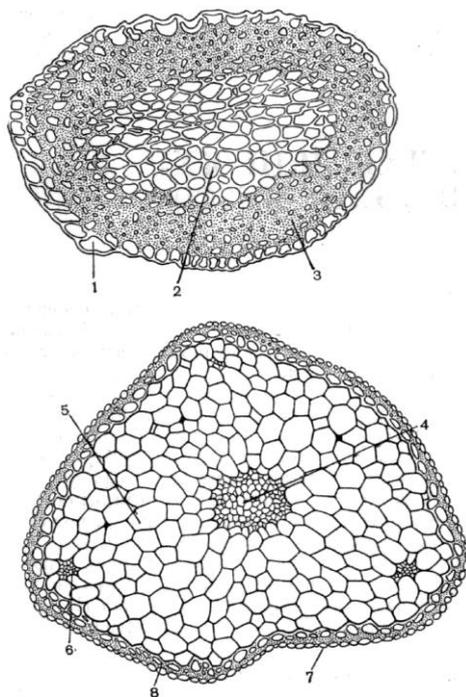


Рис. 2.37. Поперечний зріз стебла брієвих мохів: 1, 7 – гіалодерміс; 2, 5 – основна тканина; 3, 8 – кора; 4 – центральний пучок; 6 – листковий слід (за: *Жизнь растений, т.4, 1978*).

На стеблі з будь-якої клітини можуть утворюватися ризоїди. Це нитки бурого, фіолетового або червоного кольору з косими поперечними перегородками. Вони розташовуються поодинокі, групами або утворюють густу ризоїдну повсть, яка за нашими дослідженнями є зовнішньою водопровідною системою.

На верхівках стебел мохів утворюються булавоподібні волоски, які, виділяючи слиз, захищають точку росту від висихання та беруть участь у проведенні води. Часто на епідермісі стебла утворюються ниткоподібні або листкоподібні вирости – *парафілії*, які крім фотосинтетичної функції, виконують роль водопровідної системи, густо обгортаючи стебло.

Видозміною пагона є столони – довгі стерильні пагони, які виростають на підземній частині стебла. Це вторинні пагони, які, відділяючись від материнської рослини, виконують функцію вегетативного розмноження. Верхівки бокових пагонів можуть ниткоподібно потоншуватися та утворювати флагелоподібні пагони. Видовження стебла, на кінці якого утворюються вивідкові листочки, що відпадаючи дають початок новій особині, називаються *псевдоподіями* (*псевдоніжками*).

Щодо характеру розташування листків розрізняють *радіальні* пагони – багаторядно всестороннє облистнені, *білатеральні* – дворядно облистнені, *дорзовентральні* – різнолистні на спинній і на черевній частинах.

Листки розташовуються один за одним по спіралі. В залежності від напрямку освітлення пагони бувають *ортотропні* або прямостоячі та

плагіотропні або косостоячі, які прилягають до субстрату і утворюють на нижньому боці ризоїди.

Листки у мохів прості, цілісні, не лопатеві, сидячі, поперечно прикріплені, з жилкою, рідше без жилки, різноманітної форми. Пластинка листка одношарова, зрідка буває двошаровою, симетричною або асиметричною. Бік листка, повернутий до стебла, є внутрішнім, верхнім або черевним. Протилежний бік є зовнішнім, нижнім або спинним. За розташуванням на стеблі листки бувають низові, стеблові і покривні. Низові листки розташовуються у нижній надземній або підземній частині стебла. Вони дуже редуковані, не зелені. Стеблові листки бувають плоскі, увігнуті, кілюваті, жолобчасті, з повздовжніми або поперечними складками, м'ясисті, м'які або жорсткі, прямі або серпоподібно зігнуті.

За формою розрізняють лінійні, ланцетні, видовжені, яйцеподібні, язикоподібні, лопаткоподібні листки. Верхівка листка буває гострою, видовженою, тупою, заокругленою, ковпачкоподібною, гачкоподібною, волоскоподібною. Край листка буває цілісним, зубчастим, виїмчастим, з *облямівкою* або без облямівки тощо. Зубці і облямівка, крім механічної функції, сприяють також збереженню вологи.

Клітини листка добре виражені, мають типову для вищих рослин будову, сполучаються між собою плазмодесмами. Вони бувають паренхімні або прозенхімні, ромбічні або лінійні, тонкостінні або товстостінні, гладенькі або папілозні чи мамілозні. *Папіли* – це вирости на стінках клітин у вигляді сосочків та бородавок різноманітної форми. *Маміли* – це виступи, вигини зовнішніх стінок клітини. Папіли дуже збільшують поверхню клітини і сприяють всмоктуванню атмосферної вологи з розчиненим атмосферним пилом. Оболонки клітин бувають потовщені або з порами, коленхіматичні, виїмчасті, продірявлені. В кутах основи листка часто розвинуті листові вушка з клітин, які різко відрізняються від сусідніх клітин листової пластинки.

Жилка листків частіше проста, рідше буває подвійна, інколи вильчасто розгалужена, може бути тільки у вигляді сліду, ледь намічена або зовсім відсутня. Вона може доходити до середини листка або вище, заходити у верхівку, виступати з верхівки гостряком, довгим гладеньким або зубчастим безбарвним або забарвленим жовтим чи коричневим волоском. Жилка може бути однакової ширини від основи до верхівки листка, може потоншуватися до верхівки або від верхівки до основи, може займати усю ширину основи листка. Вона може бути повздовжньо борозенчаста, з повздовжніми асиміляційними пластинками, зубчаста, папілозна, з спинним крилом.

У бокоспорогонних мохів жилка слабо розвинута, однорідна, її клітини лише трохи потовщені. У верхоспорогонних мохів жилку складають чотири види клітин: покажчики, супровідники, стереїди, зовнішні клітини. Покажчики мають широкий просвіт, тонкостінні, з бідним цитоплазматичним вмістом. *Супровідники* – клітини витягнуті в довжину, дуже тонкостінні, поєднані в один тяж. Стереїди – товстостінні, довгі клітини, які також поєднані в один пучок – стереом. Зовнішні клітини (спинні і черевні) з більш

широким просвітом розташовані на відповідних боках клітини і утворюють епідерміс жилки.

Для мохів характерне статеве розмноження. Тип статевого процесу – *оогамія*. На верхівках головних пагонів або на коротких бокових пагонах закладаються гаметангії – статеві органи: чоловічі – антеридії, жіночі – архегонії.

Антеридії – це багатоклітинні мішечкоподібні тільця еліпсоїдної або булавоподібної форми на короткій ніжці. Всередині у них утворюється сперматогенна тканина з материнських клітин гамет. При дозріванні у клітині утворюється дводжгутиковий гвинтоподібно закручений сперматозоїд. При дозріванні гамета виходить з антеридія через отвір, який утворюється на верхівці під дією краплинно-рідкої вологи.

Архегонії – це багатоклітинне тіло пляшкоподібної форми на масивній ніжці. Нижня розширена частина називається черевце, від нього відходить вузька шийка. У черевці утворюється одна гамета – яйцеклітина.

Навколо антеридій з спеціалізованих листків утворюється захисна обгортка – *перигоній*, а навколо архегоній або двостатевих гаметангій – *перихецій*. В обгортках бувають стерильні клітинні нитки – парафізи, які капілярно утримують вологу, захищаючи гаметангії від висихання.

Мохи бувають однодомні, якщо антеридії і архегонії утворюються на одній особині, та дводомні – антеридії і архегонії зростають на різних особинах. *Багатодомними* є мохи, коли на рослинах утворюються або антеридії або архегонії, чи ті і інші разом.

При наявності краплинно-рідкої вологи та при ослизненні каналцевих клітин шийки архегонія сперматозоїд під дією цукрового розчину хемотаксично та за допомогою джгутиків проникає по каналу шийки у архегоній, де відбувається запліднення і утворюється зигота. У дводомних мохів запліднення може відбутися, якщо чоловічі і жіночі рослини знаходяться близько, в одній дернинці. Якщо ж вони знаходяться на значній відстані, то сперматозоїди можуть переносити комахи та інші дрібні тварини. Зигота мітотично ділиться і утворює стеблоподібне тіло, яке дає початок ніжці з коробочкою і стопою. При рості спорогона розривається архегоній, з його верхньої частини утворюється ковпачок коробочки, а з нижньої – піхвочка, яка оточує основу ніжки.

Ковпачок у більшості мохів добре розвинутий, він захищає коробочку від несприятливих екологічних умов, вкриваючи всю коробочку або тільки верхівку. Він буває різної величини, вкриває тільки верхівку кришечки, всю кришечку, половину коробочки, всю коробочку. Ковпачок буває різної форми – кlobукоподібний, конусоподібний, шапочкоподібний, дзвоникоподібний, пухирчастий, веретеноподібний. Він може бути голим або вкритим волосками, складчастим, папілозним тощо. Край ковпачка буває цілим або бахромчастим.

Усі частини спорогона до дозрівання мають зелений колір, тобто спорогон умовно є напівпаразитом, оскільки сам фотосинтезує, але вологу з розчиненими мінеральними солями отримує від гаметофіта. Ніжка спорогона

видовжена, циліндричної форми, жовтуватого, червоного, бурого кольору, зрідка безбарвна, гладенька або папілозна. У більшості видів вона видовжена, виносить коробочку над дернинкою для кращого розсіювання спор. Цьому сприяє також її висока гігроскопічність, коли при зміні вологості повітря ніжка скручується або розкручується і коробочка робить колоподібні рухи.

Спорогон (коробочка) у мохів верхівковий або боковий, коробочка на ніжці зі стопою. Як уже вказувалося вище, в залежності від розташування спорогона розрізняють верхоспорогонні та бокоспорогонні мохи. Коробочка у більшості мохів, відкривається кришечкою, отвір коробочки з перистомом та кілечком. Зрідка коробочка без кришечки. Коробочка буває правильна або неправильна, гладенька, смугаста, борозенчаста, зморшкувата, прямостояча, звисла, нахилена. За забарвленням – від світложовтого до бурого і темночервоного кольору. За своєю формою – кулеподібна, овальна, яйцеподібна, грушоподібна, булавоподібна, циліндрична, призматична, ребриста. Коробочка складається з шийки, апофізи (гіпофізи), урночки, кільця та кришечки.

Шийка – це нижня частина коробочки, яка переходить у ніжку. Вона може бути довгою або мало помітною, зрідка з одnobічним здуттям – *зобиком*.

Апофіза – це здута нижня частина коробочки, різко відмежована від урночки, у низки родів мохів товща за урночку і інакше забарвлена.

Урночка – головна частина коробочки, у якій розвиваються спори. Всередині урночки є колонка, навколо якої формується споровий мішок, який відстає від росту коробочки і в ній виникає повітряна порожнина. В споровому мішку з материнських клітин спор шляхом мейозу утворюються тетради гаплоїдних спор.

Спора має зовнішню оболонку – екзоспорій та внутрішню оболонку – ендоспорій. Спори мають розміри від 7 до 200 мкм. Спори до 20 мкм називають дрібними, більше 20 – великими. Дрібні спори мають велике біологічне значення, вони можуть поширюватися на дуже великі відстані. У спорі міститься хлорофіл, жирні олії, крохмаль. Вони дуже стійкі до впливів навколишнього середовища, здатні до криптобіозу. За дослідями відомо, що спори *Ceratodon purpureus* здатні проростати після 6-річного перебування у гербарії. Спори *Funaria hygrometrica* витримували нагрівання до 102°C протягом однієї години. Спори, які перебували протягом однієї години під дією температури -271° C, проростали на стерильному поживному середовищі, утворювали звичайну нормальну протонему.

Коробочка відкривається кришечкою, яка буває плоскою, конусоподібною, з бородавочкою, з дзьобиком. Між кришечкою і краєм коробочки є кільце, яке являє собою один або кілька рядів дуже гігроскопічних клітин, що беруть участь у відкриванні кришечки. Стінка коробочки складається з одного, двох або кількох шарів клітин. Верхній шар – епідерміс, відносно твердий, кутинований, у багатьох мохів з потовщеннями. Внутрішні шари стінки утворені водною тканиною з

паренхімних клітин. Губчата паренхіма в області шийки є асиміляційною тканиною.

Газообмін асиміляційної та інших тканин коробочки виконують продихи, які частіше розташовуються в області шийки, а також вище і нижче шийки, а у деяких видів і по всій коробочці. Продихи бувають поверхневі і занурені, останні зірчастої форми. У багатьох видів мохів продихи редуковані.

Отвір урночки по краю займають *зубці* та *вієчки*, що являють собою перистом (рис. 2.38). Перистом бере участь у активному розсіюванні спор. У низки видів він відсутній, ці мохи називаються *гімностомними* (або голоустими), у деяких недорозвинених, рудиментарний.

Якщо перистом складається з одного ряду зубців, це – простий перистом, якщо з двох рядів зубців – це подвійний перистом. Він складається з зовнішнього ряду зубців – зовнішній перистом (*екзостом*) та внутрішнього ряду – внутрішній перистом (*ендостом*). Кількість зубців перистома, як правило, кратна чотирьом (4, 8, 16, 32 і 64). Інколи між стінкою кришечки і екзостомом є ще третій ряд зубців – *предперистом*. Перистом, утворений з цілих, тангентально зрослих клітин і ділянок тканини, називається *нематодонтним* або *нечленистозубим*. Такі мохи називаються *нематодонтними* або *нечленистозубими*, *анартродонтними*. До них відносяться види класів Polytrichopsida і Tetraphidopsida, розглянуті нами раніше.

Перистом мохів Bryopsida утворений з частин стінок клітин, вони потовщені, розташовуються одна над другою. Виступаючі частини клітин, що брали участь в утворенні зубців зовнішнього ряду перистома (екзостома), називаються *трабекулами*. Їх виступання надає зубцям членистого вигляду. Тобто зубці такого перистома мають членисту будову. Такі мохи є членистозубими або *артродонтними*. Зубці членистозубих мохів побудовані з трьох рядів клітин. Серед цих мохів виділяють: *гаплогленідні* мохи (порядки Dicranales, Fissidentales, Pottiales і Grimmiales), зовнішня поверхня зубця з одного ряду клітин (без середньої лінії) і двох рядів внутрішніх клітин, вони мають простий перистом; *диплогленідні* мохи (більшість мохів), зовнішня поверхня зубців перистома з двох рядів зовнішніх клітин, між якими проходить серединна лінія у вигляді зигзага, і одного ряду внутрішніх клітин, вони мають подвійний перистом. Бріолог М. Флейшер пропонував виділяти ще *гетерогленідні* мохи (родина Encalyptaceae), які характеризуються наявністю гаплогленідного і диплогленідного типів будови зубців перистома.

Для мохів дуже характерне вегетативне розмноження. Мохи відносяться до організмів, які характеризуються слабкою ступінню інтегрованості організму, тому кожна клітина будь-якої частини моху при сприятливих умовах може дати початок новій рослині.

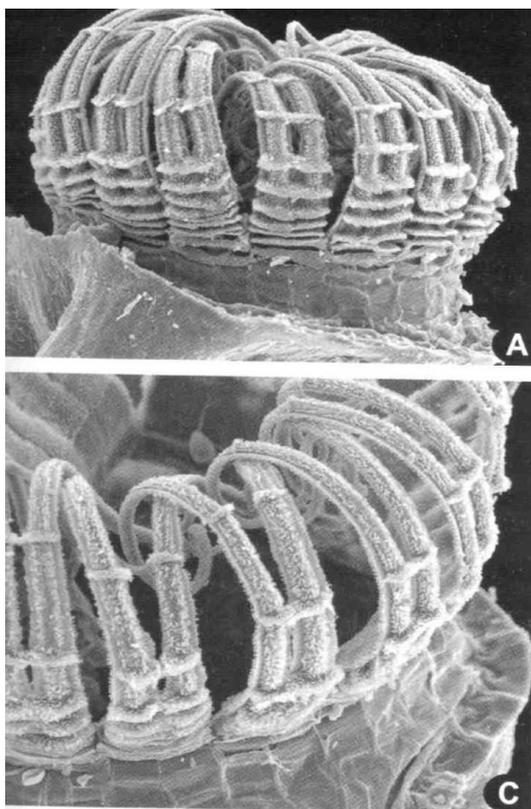


Рис. 2.38. Перистом *Ceratodon purpureus*: А – (x 150), С – (x 220) (за: Игнатов, Игнатова, 2003).

Це відбувається шляхом утворення вторинної протонеми, яка в цьому відношенні нічим не відрізняється від первинної протонеми. Вегетативне розмноження відмічене у всіх мохів, але особливо воно характерне для дводомних, які часто не можуть мати статевого контакту через просторову віддаленість чоловічих і жіночих особин.

Найпростішим способом вегетативного розмноження є *фрагментація*, а саме: відокремлення молодих пагонів при відмиранні розгалуженої надземної (у *Plagiomnium*) або підземної (у *Climacium*) частини материнського пагона; утворення ламких стебел, ламких бруньок, ламких гілузок, ламких листків, тобто розпад крихкого стебла на окремі фрагменти, відпадання кінцевих бруньок, відламування гілузок; розпад первинної протонеми на членики. Кожен з цих фрагментів дає нову особину завдяки продовженню функціонування точки росту у відламаному фрагменті або утворення вторинної протонеми.

Дуже часто вегетативне розмноження відбувається за допомогою вивідкових органів. *Вивідкові гілузки* відділяються від пагона над першим листком, що залишається на материнській рослині. *Вивідкові бруньки* – видозмінені та дуже вкорочені вивідкові гілузки у пазухах листків, які зупиняються в рості на ранніх стадіях розвитку і збільшуються в розмірах завдяки відкладанню запасних речовин. *Вивідкові листки* – вкорочені, дрібні, лускоподібні листочки з запасом поживних речовин. *Вивідкові тільця* – багатоклітинні утворення різноманітної форми на стеблі, частіше в пазухах

листіків, на стебловій ризоїдній повсті, у різних місцях пластинки листка, на жилці листка. *Ризоїдні бульбочки* – утворення на підземних або надземних ризоїдах являють собою видозмінені бруньки.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Що характерно для будови протонеми головмохопсидів?
2. Анатомічні та морфологічні особливості стебла мохів.
3. Будова листків головмохопсидів.
4. Особливості будови спорофіта мохів.
5. На які групи діляться мохи в залежності від будови перистому?
6. Які способи вегетативного розмноження притаманні представникам класу *Bryopsida*?

Систематика класу Бріопсиди (Мохи)

Клас ***Bryopsida* (Мохи, Бріопсиди)**. У сучасній класифікації клас розділяють на 6 підкласів: *Vuxbaumiidae* (з одним родом *Vuxbaumia*), *Diphysciidae* (з одним родом *Diphyscium*), *Timmiidae* (з одним родом *Timmia*), *Funariidae* (5 родин), *Dicraniidae* (24 родин), *Bryidae* (71 родина) та на 22 порядки: *Vuxbaumiales*, *Diphysciales*, *Timmiales*, *Gigaspermiales*, *Encalyptales*, *Funariales*, *Scouleriales*, *Bryoxiphiales*, *Grimmiales*, *Archidiales*, *Dicranales*, *Pottiales*, *Splachnales*, *Bryales*, *Bartramiales*, *Orthotrichales*, *Hedwigiales*, *Rhisogoniales*, *Hypnodendrales*, *Ptychomniales*, *Hookeriales*, *Hypnales*. Розглянемо низку порядків, у яких відображені всі основні особливості цього класу: *Vuxbaumiales*, *Encalyptales*, *Funariales*, *Grimmiales*, *Dicranales*, *Pottiales*, *Bryales*, *Orthotrichales*, *Hypnales*.

На рис. 2.39 показані філогенетичні зв'язки цих внутрішньокласових таксонів, а також зв'язки з іншими класами відділу *Bryophyta* на основі даних послідовностей нуклеотидів ДНК. Найміцніші споріднені зв'язки класу *Bryopsida* спостерігаються з представниками класів *Polytrichopsida* та *Tetraphidopsida*.

Порядок Буксбауміальні (*Vuxbaumiales*). Порядок представлений однією родиною Буксбаумієві (*Vuxbaumiaceae*) з одним родом *Vuxbaumia*, що включає 12 видів, з яких в Україні поширені два: Буксбаумія безлиста (*Vuxbaumia aphylla*) та Б. зелена (*B. viridis*).

Це дрібні однорічні мохи з багаторічною протонемою. Стебло у них дуже коротке, близько 1 мм з багатьма безбарвними ризоїдами. Листки дрібні, редуковані, коричневого забарвлення, широкояйцеподібні, без жилки. Зелені листки бувають тільки при основі молодих рослин. Клітини листка видовженошестикутні, з тонкими стінками, безхлорофільні. Крайові клітини перетворюються в довгі нитки, які вкривають стебло густою повстю. Рослини дводомні. Чоловічі рослини дуже редуковані, мікроскопічної

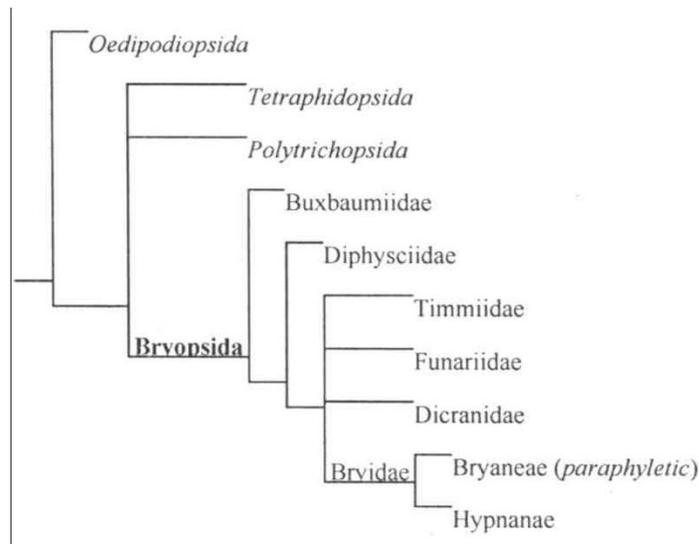


Рис. 2.39. Філогенетичні зв'язки внутрішньокласових таксонів класу Bryopsida та зв'язки з іншими класами відділу Bryophyta на основі даних послідовностей нуклеотидів ДНК (за: Goffinet, Buck & Shaw, 2009; <http://en.wikipedia.org/wiki/Bryopsida>).

величини, складаються з одного листка, що зростає на протонемі. В ньому виростає антеридій на довгій зігнутий ніжці. Жіночі рослини більші, на їх верхівках утворюється архегоній, оточений перихеціальними листками.

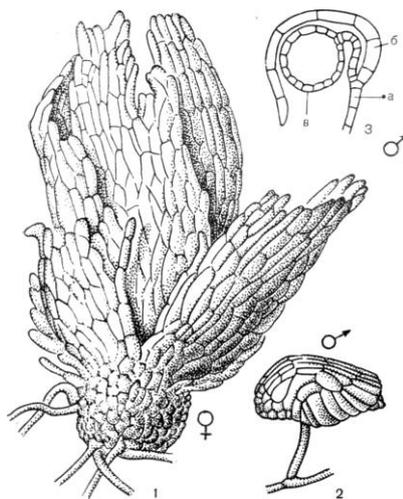


Рис. 2.40. Буксбаумія безлиста (*Buxbaumia arphylla*): 1– жіноча рослина; 2 – карликова чоловіча рослина на протонемі; 3 – зріз чоловічої рослини (а – протонема, б – листок, в – антеридій на ніжці) (за: Жизнь растений, т.4, 1978)

Спорогон верхівковий. Коробочка відносно велика, не симетрична, яйцеподібна, дорзовентральна, звужена до отвору, косо розташована, зверху плоска, знизу опукла. На шийці і в нижній частині є занурені або поверхневі продихи. Ніжка товста, бородавчата, жовтувата або буро-червона, до 2 см завдовжки. Перистом подвійний, зовнішній з 1-4 рядів коротких зубців, внутрішній цілий, дуже папілозний. Кришечка маленька, тупо конусоподібна, відпадає з частиною колонки. Ковпачок також маленький, шкірястий, циліндричний, гладенький. Спори дуже дрібні, до 15 мкм, округлі, гладенькі.

В Україні в Карпатах та на рівнині у затінених соснових лісах на піщаному ґрунті зростає Буксбаумія безлиста (*Buxbaumia aphylla*), що має велику буру коробочку на буро-червоній дуже бородавчатій ніжці (рис. 2.40).

В Карпатах, у Криму та на Прикарпатті в хвойних і букових лісах, переважно на гнилій деревині, зрідка зростає Буксбаумія зелена (*Buxbaumia viridis*) з зеленувато-жовтою коробочкою на жовтій слабо бородавчастій ніжці. Цей рідкісний вид занесено до Червоної книги європейських бріофітів.

Порядок Ковпачкальні (Encalyptales). Порядок включає дві родини – Ковпачкові (Encalyptaceae) з родами Ковпачка (*Encalypta*), до складу якого входять 34 види, та Бріобритонія (*Bryobrittonia*), представлена одним видом *B. longipes*, та Бріобартрамієві (Bryobartramiaceae) з одним родом Бріобартрамія (*Bryobartramia*), який представлений одним видом – *B. novaevalesia*. Види порядку поширені у помірних та північних зонах, у тропіках – лише в високих горах.

Мохи середніх розмірів, до 3-8 см заввишки, стебла прямостоячі, прості або вильчасто розгалужені, густо вкриті цілокраїми листками язичкоподібною або шпательподібною форми, коротко загострені або тупуваті. Жилка листка потужна, проста. Клітини пластинки листка ізодіаметричні, папілозні або мамілозні, в основі більших розмірів, прозорі або червонуваті, при основі листка утворюють жовтувату облямівку. Рослини одно- або дводомні. Коробочка на прямій довгій ніжці, прямостояча, циліндрична з кришечкою, яка має довгий прямий дзьобик. Перистом гетеролепідний. Ковпачок великий, вузькодзвоникуватий, повністю вкриває коробочку.

В Україні у горах і на рівнині зустрічаються 7 видів роду *Encalypta*, переважно на скелях, на відслоненнях вапнякових, силікатних порід, пісковиків, на окремих каменях, рідше на кам'янистому та піщаному ґрунті, на стінах.

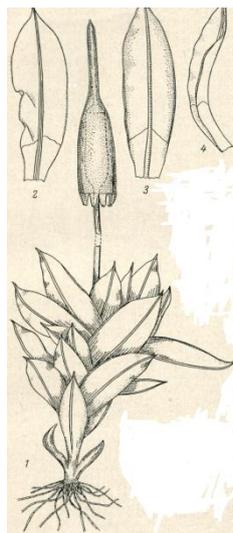


Рис. 2.41. Ковпачка війчаста (*Encalypta ciliata*): 1 – рослина з спорогоном; 2-4 – листки (за: Савич-Любицкая, Смирнова, 1970)

Найчастіше в усіх природних регіонах зустрічається Ковпачка звичайна (*Encalypta vulgaris*), яка відрізняється тупими або коротко загостреними

листочками без волоска на верхівці, гладенькою коробочкою та ковпачком з гладеньким нижнім краєм. Її подушкоподібні коричнево-зеленуваті дернинки до 1.0 см заввишки, зростають на скелях, каменях та на відслоненнях ґрунтів. Ковпачка в'їчата (*Encalypta ciliata*) частіше зустрічається у степовій зоні (рис. 2.41).

Порядок Скрученіжкальні (Funariales). Порядок включає дві родини – родину Скрученіжкові (Funariaceae) з 15 родами, з яких в Україні відомі *Entosthodon*, *Funaria*, *Physcomitrella*, *Physcomitrium*, *Pyramidula* та родину Дісцелієві (Disceliaceae) з одним родом – *Discelium*. До порядку входить кількост видів, які зростають на ґрунті на усіх материках, але найбільше їх різноманіття спостерігається в аридних районах планети.

Дрібні однорічні або дворічні рослини. Стебло просте, з центральним тяжем, з ризоїдами при основі. Листки широкі, шпательоподібні, верхні більші, тому рослина має вигляд розетки. Жилка листка тоненька. Клітини листка містять мало хлорофілу, з тонкими стінками, з гладенькими краями, порівняно великих розмірів. Коробочка широка, грушоподібна з багатьма продихами, з перистомом або без нього. Кришечка маленька, часто з дзьобиком. Ковпачок клобукоподібний, здутий, з довгим дзьобиком, зрідка шапочкоподібний.

В Україні зустрічаються 11 видів, з яких 6 видів, зокрема Грушечник угорський (*Entosthodon hungaricus*), Скрученіжка дрібноуста (*Funaria microstoma*), Чарочник піщаний (*Physcomitrium arenicola*) та ін. занесено до Червоної книги європейських бріофітів.

Найбільш поширеним є вид Скрученіжка вологомінна (*Funaria hygrometrica*), який є нітрофілом, переважає у місцях, багатих азотом, в т.ч. антропогенного походження. Це звичайний мох на згарищах, на місці багать тощо. Ніжка цього моху дуже чутлива до зміни вологості повітря, спіральню скручуючись і розкручуючись, вона сприяє викиданню зрілих спор з коробочки та їх розсіюванню. Спор утворюється дуже багато, по кілька генерацій протягом одного сезону, тому можна бачити суцільний моховий покрив на площі в кілька квадратних метрів, коричневий від великої кількості коробочок. Завдяки дуже короткому життєвому циклу від спори до спори Фунарія вологомінна використовується у біологічних лабораторіях в наукових цілях.

Мох Чарочниця відхилена (*Physcomitrella patens*) був одним з перших організмів з повністю секвенованим геномом. Тобто були отримані знання про розташування нуклеотидів усіх генів у геномі *Ph. patens*, що сприяє проведенню цілогоеномного філогенетичного аналізу.

Порядок Гріміальні (Grimmiales). Порядок включає три родини: Грімієві (Grimmiaceae), Птіхомітрієві (Ptychomitriaceae), Селігерієві (Seligeriaceae). До нього відносяться понад 300 видів. Родина Grimmiaceae включає 8 родів, з яких в Україні відомі *Grimmia*, *Coscinodon*, *Racomitrium*, *Schistidium*. Родина Ptychomitriaceae включає 6 родів, в Україні відомий лише один – *Campylostelium* з двома видами, що зростають в Карпатах.

Родина Seligeriaceae включає 5 родів, з яких в Україні відомі *Seligeria*, *Blindia*, *Brachydontium*.

До порядку відносяться мохи, що зростають на кам'янистому субстраті на всіх континентах, в тропічній зоні – лише в горах. Мають подушкоподібну життєву форму – щільні дернинки та подушки від темнозеленого до чорного або сірого кольору від кінцевих волосків. Стебла від 0.5 до 10-20 см заввишки. Листки ланцетної форми, гігроскопічні, як правило, закінчуються безбарвним волоском. Клітини листка дрібні, квадратні або багатокутні, не прозорі, з виямчастими стінками. Спорогон верхівковий або боковий, коробочка на зігнутій або прямій ніжці. У більшості видів перистом без основної перетинки, простий, часто продірявлений, з 16 ланцетних зубців. Ковпачок клобукоподібний або шапочкоподібний.

В Україні зустрічаються більше 50 видів. Найчастіше зустрічається Грімія подушкова (*Grimmia pulvinata*) (рис. 2.42). Її сизуваті до чорнувато-зелених подушкоподібні дернинки округлої форми зустрічаються повсюдно – на скелях у горах і на рівнині, на кам'яних стінах, на окремих каменях, у кам'янистих степах, на залишках будівельних матеріалів з цементу та вапняків, на бетонних спорудах. Коробочки виступають з перихеція на колінчасто зігнутій ніжці, в сухому стані вони повздовжньо борозенчасті.



Рис. 2.42. Грімія подушкова (*Grimmia pulvinata*) на цементних будівельних залишках: загальний вигляд дернинки (за: Бойко, 2009)

На таких же субстратах дуже часто зустрічається Розтріщеник коробочковий (*Schistidium apocarpum*). Його темно-зелені, нещільні, подушкоподібні дернинки звичайні як у горах, так і на рівнині. Коробочки у нього коричневі, яйцеподібні, занурені у перихеціальні листки.

Вид Кривостеблик скельний (*Campylostelium saxicola*) з родини Птихомітрієвих дуже рідкісний, зустрічається в Карпатах, занесений до Червоної книги європейських бріофітів та до Червоної книги України.

Порядок Двоголівникальні (Dicranales). Порядок включає 13 родин, з яких найвідоміші, в т.ч. і в Україні – Спинокрилові (Fissidentaceae),

Двоволосникові (Ditrichaceae), Самосвітньомохові (Schistostegaceae), Двоголівникові (Dicranaceae), Біломохові (Leucobryaceae).

До порядку різні автори включають різну кількість родин. Гетерогенність порядку підтверджується молекулярними дослідженнями, аналізом нуклеотидних послідовностей ДНК. Класифікація порядку ще далеко не завершена. До порядку входять однорічні і багаторічні мохи. Стебла прямостоячі, густо облистнені. Листки переважно вузькі, проте бувають і широколанцетні та стеблообгортні. Представники відносяться до різних екогруп, є серед них епігеї, епіліти, епіфіти.

Родину Fissidentaceae часто розглядають як окремий порядок завдяки специфічним ознакам. У представників листки дворядні, піхвовочовникоподібні, мають специфічне спинне крило, просту жилку і розташовані вертикально в одній площині. Спорогони верхівкові або бокові. Перистом простий з роздвоєних на верхівці 16 червоних зубців. Це тропічна родина, в Україні відомо 17 видів роду *Fissidens*, який нараховує понад 700 видів. Звичайним видом в Україні є Спинокрил тисолистний (*Fissidens taxifolius*), кілька видів, серед яких С. рудуватий (*F. rufulus*) та ін. включені до Червоної книги України.

Монотипна родина Schistostegaceae представлена єдиним видом – Самосвітній мох перистий (*Schistostega pennata*) (рис. 2.43).

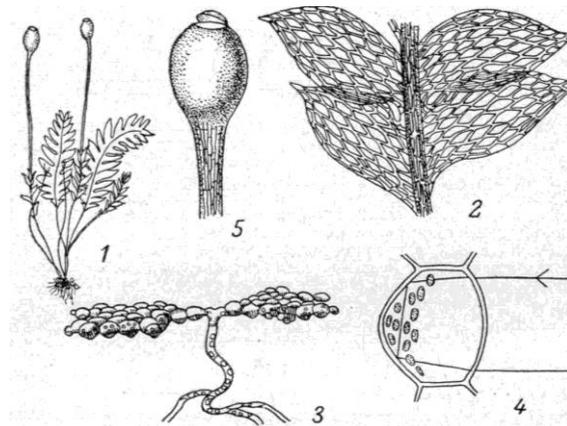


Рис. 2.43. *Schistostega pennata*: 1 – рослина з спорогонами; 2 – частина стебла з листками; 3 – протонема; 4 – віддзеркалювання розсіяних світлових променів лінзоподібними клітинами протонемі, яке викликає смарагдове світіння у напівтемряві; 5 – коробочка з кришечкою (за: Савич-Любицкая, Смирнова, 1970)

Мох однорічник, дрібних розмірів, росте групами, має світло-зелене забарвлення. Має два види пагонів – стерильні і фертильні. Коробочка маленька, куляста, без перистома. Мох дводомний. Цей мох відрізняється від інших мохів листками без жилки, що сидять на стеблі вертикально, поперечно прикріплені, та багаторічною протонемою, клітини якої розсіюють світло, завдяки чому мох зростає у напівтемряві печер та різних заглибин. Його ще називають самосвітнім мохом.

З родини Ditrichaceae найбільш відомим є поширений на усіх материках у різноманітних місцезростаннях космополітний мох Всюдник пурпуровий (*Ceratodon purpureus*). Він не тільки поширений у природних екотопах, завдяки дуже інтенсивному вегетативному та споровому розмноженню він бере участь у заселенні нових екотопів антропогенного походження, є найтипівішим синантропним видом мохів (рис. 2.44).



Рис. 2.44. Всюдник пурпуровий (*Ceratodon purpureus*) на очеретовій стпці (за: Бойко, 2009)

Родина Leucobryaceae представлена у помірних широтах кількома видами, усі інші поширені у тропіках і субтропіках. В Україні відмічено два види. Звичайним, крім півдня України, є мох Біломох сизий (*Leucobryum glaucum*). Його подушкоподібні білувато-зелені дернинки зростають у вогких і мокрих мішаних і хвойних лісах, на мокрих луках, у гірських букових лісах.

Найбільш чисельною є центральна родина порядку – Dicranaceae, яка представлена дрібними та значних розмірів мохами, зібраними у дернинки. Стебла внизу з густою ризоїдною повстю. Стебла частіше з серпоподібними листками, зібраними на верхівці в чубок. Клітини у верхній частині листка короткі, у нижній – видовжені, у кутах основи листка виражена група здутих клітин – вушка. Коробочка часто із зобиком, кришечка з довгим дзьобиком.

До роду Двоголівник (*Dicranum*) у бріофлорі України відноситься 17 видів. Серед них домінуючі у наземному покриві мішаних і хвойних лісів Двоголівник багатоніжковий та Д. мітлоподібний (*Dicranum polysetum*, *D. scoparium*), боліт, заболочених лук та вільхових лісів – Д. Бонжана (*D. bonjeani*), у лісах на корі дерев та гнилій деревині – Д. гірський (*D. montanum*). З рідкісних видів Двоголівник зелений (*D. viride*) включений до Червоної книги європейських бріофітів.

Порядок Потіальні (Pottiales). Порядок включає чотири родини, в Україні лише одна родина – Потієві (Pottiaceae). До цієї родини входять близько 80 родів, 27 з яких відомі в Україні.

До потієвих відносяться мохи, що зростають на ґрунті, а також на скелях на прошарках гумусу переважно в аридних районах, у степах. Стебло

здебільшого з центральним пучком. Листки різноманітної форми, у верхівці одно- або двошарові. Клітини листка дрібні, ізодіаметричні, з товстими стінками та густими папілами, при основі листка видовжені, прозорі. Жилка листка потужна, часто виступає вістрям або гіаліновим волоском.

Однодомні або дводомні. Коробочка на б.-м. довгій ніжці, рідше занурена в перихецій, клейстокарпна. Перистом простий, рідше рудиментарний або відсутній. Ковпачок клобукоподібний або шапочкоподібний.

Найбільшою кількістю видів представлені роди *Tortula* – 17 видів та *Syntrichia* – 11 видів. У тортулі зубці перистома сидять на низькій основній перетинці, яка лише трохи видається над краєм отвору коробочки, а у синтріхії зубці перистома сидять на високій перетинці і мають вигляд порожнього циліндра, що високо піднімається над краєм отвору коробочки. Рід *Didymodon* також представлений 11 видами.

Найпоширенішим видом є Крученозубка мурова (*Tortula muralis*), сірі від волосків щільні дернинки або подушечки з великою кількістю коробочок повсюди зустрічаються на кам'янистому субстраті (рис. 2.46).

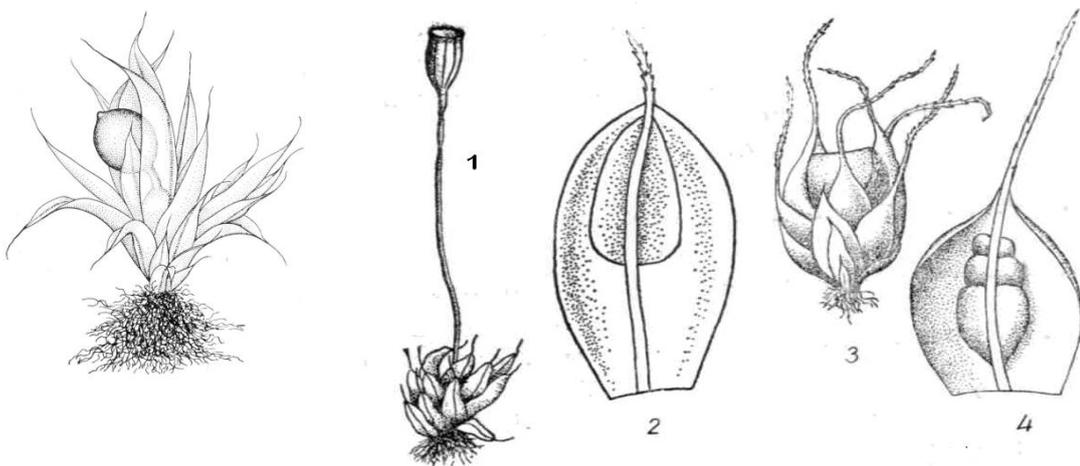


Рис. 2.45. Степові мохи. Степовичок волосконосний (*Phascum piliferum*) – загальний вигляд спороносного моху (за: *Жизнь растений*, т.4, 1978). Жилкокрил яйцеподібний (*Pterygoneurum ovatum*): 1 – загальний вигляд; 2 – листок. Жилкокрил напівсидячий (*Pterygoneurum subsessile*): 3 – загальний вигляд; 4 – листок (за: Мельничук, 1970)

Звичайним видом степових та піщаних ценозів степів і лісів, кам'янистих відслонень, окремих каменів є Аридниця сільська (*Syntrichia ruralis*), яка також заселяє солом'яні та очеретові стріхи та старі вапнякові стіни. Щільні або не дуже щільні її дернини коричневого кольору з іржастою ризоїдною повстю сягають до 10-12 см заввишки, а проективне покриття сягає до 50-90 %.

Значну участь у створенні мохового покриву на пісках та у соснових лісах інший вид цього роду – Аридниця піщана (*S. ruraliformis*), її потужні дернинки сприяють заростанню піщаного субстрату.

Проміжки між дернинними злаками (кальвіції) у степах повністю заповнюють Вайсія довголиста (*Weissia longifolia*), Степовичок волосконосний (*Phascum piliferum*) та Крученозубка безстеблова (*Tortula acaulon*), що місцями густо вкривають ґрунт (рис. 2.45). Типовим синантропним видом є Бородкія нігтикподібна (*Barbula unguiculata*), звичайна на порушених ґрунтах, біля доріг, в канавах, на стінах тощо.



Рис. 2.46. Крученозубка мурова (*Tortula muralis*) на каменях: загальний вигляд дернинки з молодими спорогонами (за: Бойко, 2009)

Рідкісними видами потієвих є Лазаренкія Козлова (*Lazarenkia kozlovii*), Крученозубка Ранда (*Tortula randii*), Генедієля Гайма (*Hennediella heimii*), Решіткозуб водяний (*Cinclidotus aquaticus*), які включені до Червоної книги України.

Порядок Головмохальні (Bryales). Порядок включає сім родин, з яких в Україні відомі родини Головмохові (Bryaceae) і Зіркомохові (Mniaceae s.l.).

До порядку відносяться багаторічні рослини з багаторядно облистненим стеблом. Листки різноманітної форми, цілокраї або зубчасті, з жилкою, що закінчується до верхівки листка або виступає з неї. Нижні листки дрібні, верхні більші, зібрані чубком, часто з облямівкою. Коробочка з шийкою і випуклою або конусоподібною кришечкою, на довгій, часто дугоподібно зігнутій ніжці. Перистом подвійний, з ендостомом на основній перетинці, переважно з розвинутими війками. Ковпачок кlobукоподібний. Зустрічаються переважно на ґрунті в лісах, на болотах, на відслоненнях ґрунтів, рідше на кам'янистому субстраті, нерідко епіфіти у тропічних та субтропічних лісах.

У родині Головмохові (Bryaceae) 10 родів, з яких 4 відомі в Україні, це *Anotobryum*, *Bryum*, *Plagiobryum*, *Rhodobryum*. Це багаторічні мохи, які зростають дернинками або окремими особинами. Стебла їх часто з ризоїдною повстю, субфлоральними пагонами. Листки внизу стебла розставлені, верхні зближені в чубок, за формою яйцеподібні до ланцетних, в основі часто збігають по стеблу, часто відгорнуті, з облямівкою, клітини якої видовжені.

Клітини листка гладенькі, за формою ромбічно-шестикутні, лише при основі прямокутні або квадратні. Коробочка з подвійним перистомом, на довгій зігнутий ніжці, звисла, грушоподібної форми. Багато видів часто мають вивідкові органи у вигляді вивідкових бруньок, вивідкових ниток, ламких пагонів.

Типовий рід *Bryum* нараховує велику кількість видів (понад 500), у бріофлорі України 33 види. Зростають у різноманітних умовах. Найчастіше відмічається Головмох сріблястий (*Bryum argenteum*), його сріблясто блискучі дернинки трапляються всюди на сухих ґрунтах, на каменях, скелях, стінах, дахах, бетонних та асфальтових поверхнях тощо (рис. 2.47).

Також часто як у сухих, так і в дещо вологіших умовах зустрічається Головмох дернистий (*B. caespiticium*). Його щільні, подушкоподібні, блідо- або жовтозелені, густі з іржастою ризоїдною повстю дернинки повсюдно зростають на різноманітних природних і антропогенних субстратах. Вид часто утворює численні спорогони з повислою червонувато-коричневою коробочкою на високій, до 2-4 см, каламутно-пурпуровій ніжці, густо виступають з дернинок.

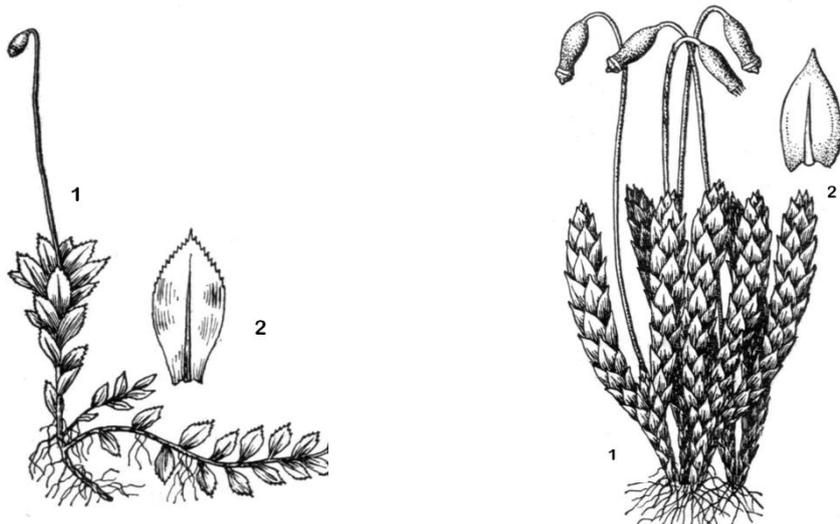


Рис. 2.47. Косостеблик загострений (*Plagiomnium cuspidatum*): 1 – рослина з генеративним та стерильними пагонами; Головмох сріблястий (*Bryum argenteum*). 1 – загальний вигляд рослини з спорогонами; 2 – листок (за: Филін, 1978).

На цілинних степових вапнистих схилах, на вапнякових каменях та відслоненнях скель зростає Головмох Функа (*B. funckii*). Окремі нещільні або щільні дернинки, до 2 см заввишки, мають білувато-зелений колір, злегка блискучі, всередині червонуваті, з густою ризоїдною повстю.

На сирих і мокрих гранітах, на прошарках ґрунту серед скель, на мокрих луках зрідка відмічається Головмох альпійський (*Bryum alpinum*). Його щільні, подушкоподібні коричнево-зелені з червоним відтінком дернинки дуже помітні в сухому стані, оскільки при висиханні набувають сильного металічного блиску.

На затінених вологих ґрунтах у лісах зростає великий мох Розеточник рожевий (*Rhodobryum roseum*) до 10-12 см заввишки. Він має вигляд розетки

листіків на висхідному стеблі з підземними столонами, на кожному стеблі має по 1-3 спорогони.

Родина Зіркомохові (Mniaceae s.l.) (*лат. s.l., sensu lato* – в широкому розумінні) в Україні нараховує 19 видів. Це переважно великі лісові та болотні мохи, стебла яких прямостоячі, мають багато стерильних пагонів, часто дугоподібно зігнутих і вкорінених.

До родини відносяться 16 родів, з них в Україні відомі *Mnium*, *Cinclidium*, *Plagiomnium*, *Pohlia*, *Pseudobryum*, *Rhizomnium*. У горах і північних лісових районах України на вологих затінених місцях, лісовому ґрунті, на прошарках ґрунту на вапняках поширений Зіркомох зірчастий (*Mnium stellare*), по всій Україні на ґрунті у лісах звичайно зустрічається Косостеблик загострений (*Plagiomnium cuspidatum* (рис. 2.47), у більш вологих лісах, на лісових луках, по краях боліт часто зростає Косостеблик хвилястий (*Plagiomnium undulatum*) у вигляді великих темнозелених дернинок, до 10-12 см заввишки. Фертильні стебла у нього деревоподібно розгалужені, а вологі листки поперечно хвилясті, що добре видно неозброєним оком. Мох Зірколист цінклідієподібний (*Pseudobryum cinclidioides*), що рідко трапляється у Карпатах і Поліссі на евтрофних болотах та джерелистих місцях, занесено до Червоної книги України.

Порядок Прямоволосникальні (Orthotrichales). Порядок включає одну родину Orthotrichaceae з 19 родами, з яких в Україні відомі *Orthotrichum* (включає 16 видів), *Ulota* (7 видів), *Zygodon* (3 види), *Nyholmiella* (2 види). До порядку відносяться дрібні епілітні та епіфітні мохи, які зростають подушкоподібними дернинками по всій Україні.

Листки з простою потужною жилкою. Коробочка виступає або занурена в перихецій, гладенька або смугаста – з 8, рідше з 16 повздовжніми смужками, суха – з повздовжніми борозенками, з поверхневими або зануреними продихами.

Перистом простий або подвійний, рідше перистом не розвинутий. Екзостом з 16 зубців, ендостом з 8 або 16 війок. Ковпачок клобукоподібний або шапочноподібний, гладенький або складчастий, з волосками або голий. Вегетативне розмноження вивідковими тільцями, що утворюються на листках.

З роду *Orthotrichum* найбільш поширеними є Прямоволосник споріднений (*Orthotrichum affine*), який зростає на стовбурах листяних та хвойних дерев, П. неправильний (*O. anomalum*) поселяється на вапняках, П. карликовий (*O. pumilum*) зустрічається на корі поодиноких дерев з м'якою корою, П. прекрасний (*O. speciosum*) – на стовбурах листяних дерев та на безвапнякових каменях (рис. 2.48). З рідкісних видів – П. скандинавський (*O. scanicum*) є єдиним видом бріофлори України, занесеним до Світового червоного списку Міжнародного союзу охорони природи (МСОП), а вид Нігольмієля голоуста (*Nyholmiella gymnostoma*) включений до Червоної книги європейських бріофітів.

З роду *Ulota* найбільш поширеним в Україні є вид Кучерявка звичайна (*U. crispa*) який зустрічаються часто у горах, рідше на рівнині у північних

районах у лісах на корі стовбурів дерев. Три види роду Кучерявка – К. Бруха (*U. bruchii*), К. стиснута (*U. coartrata*) та К. Ремана (*U. rehmanii*) та один вид роду *Zygodon* – Парнозуб зубчастий (*Z. dentatus*) є рідкісними і занесені до Червоної книги європейських бріофітів.

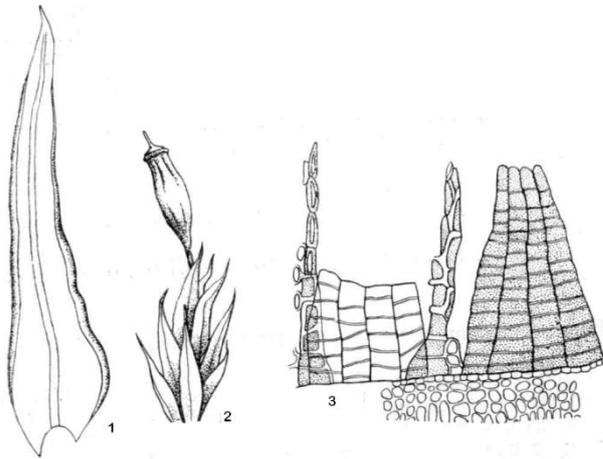


Рис. 2.48. Прямоволосник прекрасний (*Orthotrichum speciosum*): 1– листок; 2 – загальний вигляд; 3 – подвійний перистом (за: Мельничук, 1970)

Порядок Сонмохальні (Hypnales). Порядок включає 42 родини, з яких найвідоміші, в т.ч. і в Україні – Fontinalaceae, Amblystegiaceae, Calliergonaceae, Leskeaceae, Thuidiaceae, Brachytheciaceae, Hypnaceae, Hypnaceae, Plagiotheciaceae, Leucodontaceae, Neckeraeae, Anomodontaceae.

До порядку відносяться бокоспорогонні (застаріла назва – бокоплідні) мохи, у яких гінецеї і спорогони розташовані на бічних пагонах. Розміри представників дуже відрізняються, від дрібних до великих. Вони утворюють плоскі, нещільні або щільні подушкоподібні дернинки. Стебло їх простерте, висхідне або прямостояче. У низки представників є повзуче первинне столоноподібне стебло. Облищення багаторядне або плоске. Листки звичайно симетричні, з жилкою або без жилки. Клітини пластинки листка паренхіматичні, б.-м. папілозні або прозенхіматичні і гладенькі. Коробочка симетрична, на довгій ніжці, рідше занурена. Перистом розвинутий, подвійний, рідше відсутній або недорозвинутий. Ковпачок клобукоподібний, часто волосистий.

До родини Водникові (Fontinalaceae) відносяться потужні водні, плаваючі мохи від темно-зеленого до червонувато-коричневого кольору, які прикріплюються до підводних предметів. У бріофлорі України відомо три види. Типовим представником є Водник протипожежний (*Fontinalis antipyretica*), стебло якого сягає до 50 см завдовжки та прикріплюється до каміння, коренів та стовбурів дерев у проточних, рідше стоячих водоймах.

До родини Тупокришникові (Amblystegiaceae) відносяться 30 родів. Це дрібні або потужні мохи різної екологічної приуроченості – *enigeïdi*, *enilimi*, *enifîmi*, *галофіти* тощо. Стебла округло облиствені. Листки прямо відхилені або відстовбурчені. Жилка проста або подвійна, зрідка відсутня. Клітини

листка гладенькі, шестикутні, овальні, зрідка лінійні, в основі ширші і коротші, в кутах основи листка відрізняються від інших.

Найпоширенішим є вид Тупокришник повзучий (*Amblystegium serpens*) з цілокраїми листками, в яких жилка закінчується в середині листка. Він зростає у вологих і затінених місцях на ґрунті, біля дерев, на корі основ стовбурів, на каменях, на мурах по всій Україні. На болотах, заболочених луках, по берегах річок та озер звичайним є Серпник гачкуватозігнутий (*Drepanocladus aduncus*) з серпоподібно зігнутими листками, в кутах основи яких виражене вушко з тонкостінних клітин, які збігають по стеблу.

У воді і над водою на каменях, біля берегів водойм, на деревині, на мокрому ґрунті, на стінках басейнів звичайним є Прибережник береговий (*Leptodictyum riparium*) – мох з плаваючим або повзучим, майже перисто розгалуженим стеблом до 15-20 см завдовжки.

Рідкісні види амблістегієвих – Конардія щільна (*Conardia compacta*) та Серпник плавуноподібний (*Drepanocladus lycopodioides*) занесені до Червоної книги України.

До родини Красивомохові (*Calliergonaceae*), яка виділена недавно з родини *Amblystegiaceae*, відносяться види 5 родів, відомих в Україні. Серед них реліктовий вид льодовикового періоду Скорпіоновець скорпіоноподібний (*Scorpidium scorpioides*). Вид зрідка трапляється у складі рослинного покриву евтрофних боліт на Поліссі та прилеглих територіях, включений до Червоної книги України.

До родини Льоскеєві (*Leskeaceae*) відносяться 22 роди, представники яких зустрічаються переважно у північній, рідше у південній півкулі, з них в Україні відомі види родів *Haplocladium*, *Lescuraea*, *Leskea*, *Pseudoleskea*, *Pseuduleskeella*, *Ptychodium*. Вони характеризуються листками з простою жилкою, клітинами з обох боків листка папілозними або на спинці з виступаючими кутами та не розгалуженими або дуже слабо розгалуженими, гладенькими парафіліями на стеблах.

По всій території України поширений голарктичний вид Льоскея багатоплода (*Leskea polycarpa* (рис. 2.49), вид зростає на стовбурах дерев, рідше на вапняках, пісковиках, відслоненнях інших гірських порід. Вид Лекерея складчаста (*Lescuraea plicata*) з Карпат занесений до Червоної книги України.

До родини Туйникові (*Thuidiaceae*) відносяться 11 родів, з яких в Україні відомі види родів *Abietinella*, *Helodium*, *Pelekium*, *Thuidium*. Вони характеризуються щільними, не блискучими дернинками, одно- або дво-, триперистими стеблами, листками з простою жилкою, клітинами з обох боків листка папілозними або на спинці з виступаючими кутами та дуже розгалуженими, а якщо не розгалуженими, то дуже папілозними парафіліями на стеблах. Листки у них часто глибокоповздовжньоскладчасті.

На степових схилах, у лучних північних степах, на відслоненнях крейди та гранітів значну участь у створенні мохового покриву бере Яличка ялицева (*Abietinella abietina*). Рідкісний реліктовий болотний вид Болотник Бландова (*Helodium blandovii*) включений до Червоної книги України.



Рис. 2.49. *Льоскея багатоплода (Leskea polycarpa)*: 1 – загальний вигляд моху з споро гонами; 2 – листок. *Скорпіоновець скорпіоноподібний (Scorpidium scorpioides)*: 3 – лист; 4 – загальний вигляд (за: Филін, 1978)

До великої родини Короткокошикові (Brachytheciaceae) відносяться 43 роди, види яких поширені по всій земній кулі, з яких в Україні відомі види родів *Pseudoscleropodium*, *Palatocladium*, *Eurhynchium*, *Platyhypnidium*, *Rhynchostegium*, *Rhynchostegiella*, *Cirriphyllum*, *Oxyrrhynchium*, *Kindbergia*, *Brachythecium*, *Brachytheciastrum*, *Homalothecium* та ін. Для родини характерні такі ознаки. Дернинки не щільні або густі, великі або малі, часто блискучі. Стебло лежаче або висхідне, перисто розгалужене, звичайно з ризоїдами по всій довжині, з центральним пучком. Стеблові і галузкові листки однакові, різноманітної форми. Листки без складок, слабкоскладчасті або глибокоповздовжньоскладчасті. Жилка проста, звичайно закінчується до верхівки листка. Клітини листка видовжено-ромбічні, вузькі, лінійні. Коробочка прямостояча, правильна, зігнута, на б.-м. довгій, гладенькій або бородавчастій ніжці. Кришечка опукла з носиком. Перистом подвійний, добре розвинутий. Внутрішній перистом на основній перетинці, з відростками і війками.

Ці мохи зростають на ґрунті, на гнилій деревині, на прошарках ґрунту на відслоненнях гірських порід та окремих каменях, на корі основ стовбурів дерев, в текучій воді на каменях, на антропогенних субстратах.

Значну участь у створенні мохового покриву беруть потужні мохи Золотолистник жовтіючий (*Homalothecium lutescens*) – на степових схилах, Короткокошик білуватий (*Brachythecium albicans*) – в соснових лісах. На засоленних місцях, на відслоненнях крейди, вапняків, пісковиків моховий покрив створює Короткокошик шорсткий (*Brachythecium salebrosum*) – на ґрунті та основах стовбурів дерев у лісах, у чагарниках – Короткокошичок оксамитовий (*Brachytheciastrum velutinum*) та Гостродзьобик зяючий (*Oxyrrhynchium hians*) – на різноманітних субстратах повсюдно.



Рис. 2.50. Короткокошик струмковий (*Brachythecium rivulare*): 1 – загальний вигляд моху з спорогонами; 2 – листок (за: Филін, 1978)

В текучій воді на каменях переважає Дзьобник береговий (*Rhynchostegium riparioides*), а на вологих і мокрих місцях – Короткокошик струмковий (*Brachythecium rivulare*) (рис. 2.50).

Серед рідкісних короткокошикових мохів Долонник яскравозелений (*Palamocladium euchloron*) занесений до Червоної книги України, Короткокошик Гегеба (*Brachythecium gehebia*) та Короткокошик яскравий (*Brachythecium laetum*) включені до Червоної книги європейських бріофітів.

До великої родини Сонмохові (Нурпасеае) відносяться 63 роди, види яких поширені по всій земній кулі, з яких в Україні відомі види родів *Breidleria*, *Callicladium*, *Calliergonella*, *Campylophyllum*, *Stenidium*, *Homomallium*, *Hypnum*, *Ptilium*, *Pylaisia*, *Taxiphyllum*, *Heterocladium*, *Pterigynandrum* та ін. Для родини характерні такі ознаки. Дернинки від дрібних до великих, щільні або не щільні, звичайно блискучі. Стебло повзуче до прямостоячого, перисте, в кутах розгалужень часто з парафіліями. Галузки дугоподібно зігнуті, на кінцях потоншені. Листки різноманітні, переважно повернуті в один бік, серпоподібно зігнуті. Жилки немає або вона дуже слабенька, інколи подвійна. Клітини листка вузько-прозенхіматичні або широко-прозенхіматичні, (1:2-5), ромбоподібні або лінійні, видовжено-шестикутні, в кутах основи листка квадратні, дрібні, утворюють б.-м. чітку групу, гладенькі, рідше папілозні.

Найпоширенішим видом є Сонмох кипарисоподібний (*Hypnum cupressiforme*), блискучі зелені або жовто-зелені дернинки якого до 10 см заввишки повсюди часто зустрічаються на ґрунті, на каменях, на вапняках, гранітах, пісковиках, на стовбурах дерев в лісах. Часто утворює моховий покрив з великим проективним покриттям. Це дуже поліморфний, космополітний вид (рис. 2.51).



Рис. 2.51. Сонмох кипарисоподібний (*Hurnium cupressiforme*): 1 – загальний вигляд моху з спорогонами; 2 – листок (за: Филін, 1978)

Пілезія багатокоробочкова (*Pylaisia polyantha*) є звичайним неморальним видом. Стебло повзуче, галузки часто дугоподібно зігнуті, коробочка прямостояча. Її зелені, жовтувато-зелені, темно-зелені, блискучі, розпростерті на субстраті дернинки часто зустрічаються на корі дерев, на пеньках, на старих оброблених дерев'яних спорудах, на каменях.

Пір'їтник гребінчастий (*Ptilium crista-castrensis*) бореальний вид, дуже красивий мох, має вигляд страусового пера, зрідка зустрічається на ґрунті в хвойних лісах. Дернинки великі, не щільні, жовтувато-зелені, блідо-зелені, блискучі. Стебла лежачі або прямостоячі, до 20 см завдовжки, густо перисто розгалужені.

Красивомошка загострена (*Calliergonella cuspidata*) має перисто розгалужене стебло, до 15-20 см завдовжки, з гострими прямими, колючими кінчиками галузок. Це типовий мох евтрофних боліт, зростає по краях боліт, в заболочених березняках, на сирому ґрунті, на мокрих осипах крейди, відмічений навіть на відвалах вугільної шахти в Донбасі.

До родини Ярусникові (*Hylocomiaceae*) відносяться 15 родів, з яких в Україні відомі *Hylocomiastrum*, *Hylocomium*, *Loeskeobryum*, *Pleurozium*, *Rhytidiadelphus*. Для родини характерні такі ознаки. Потужні мохи, стебла лежачі, висхідні або прямостоячі, до 15 см завдовжки. Листки черепитчасті або відстовбурчені, від слабо складчастих до глибокоповздовжньоскладчастих, по всьому краю або тільки у верхівці зубчасті або гостропилчасті. Жилка подвійна. Клітини листка лінійні, в кутах основи листка прямокутні, квадратні, округло-багатокутні, жовті, оранжеві. Ніжка спорогона червона, кришечка конічна.

Мох Червоностебловик Шребера (*Pleurozium schreberi*) звичайний вид ґрунтового ярусу бореальних хвойних та мішаних лісів. Дернинки великі, не щільні, блідо- або жовтозелені, блискучі. Стебло висхідне до прямостоячого, до 10-15 см заввишки, з червоною корою, здуто, округло облистнене черепитчастими листками (рис.2.52).

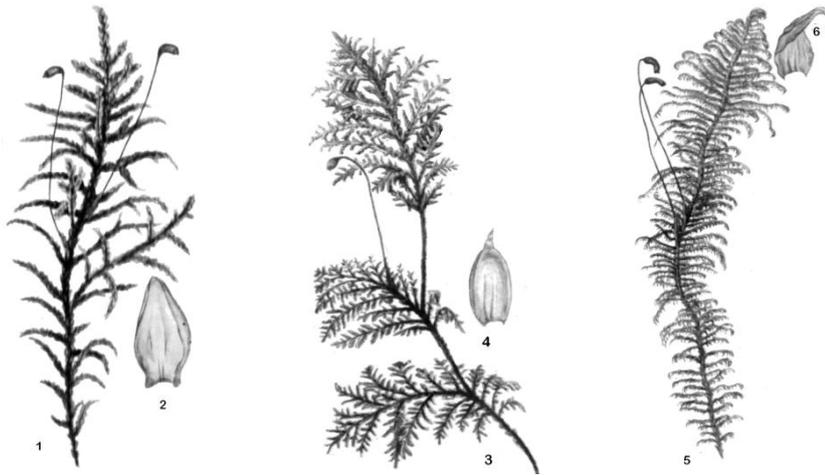


Рис. 2.52. Червоностебловик Шребера (*Pleurozium schreberi*): 1 – загальний вигляд моху з спорогонами; 2 – листок. Ярусник блискучий (*Hylocomium splendens*): 3 – загальний вигляд моху з спорогонами; 4 – листок. Пір'їнник гребінчастий (*Ptilium crista-castrensis*): 3 – загальний вигляд моху з спорогонами; 4 – листок (за: Филін, 1978)

Ярусник блискучий (*Hylocomium splendens*) потужний мох хвойних і мішаних лісів з стеблом до 10-20 см, вгорі двічі- або тричіперисторозгалуженими, ярусно розташованими щорічними пагонами з численними парафіліями.

Родина Косолистникові (*Plagiotheciaceae*) в Україні представлена родами *Plagiothecium*, *Myurella*, *Herzogiella*, *Isopterygiopsis*, *Orthothecium*, *Platycladia*, *Pseudotaxiphyllum*. Дернинки щільні, плоскі, блискучі, зелені або жовтозелено забарвлені. Стебло плоско, зрідка відстувбурчено облиствене. Листки косо прикріплені, черевні і спинні симетричні, бокові відігнуті і несиметричні, цілокраї або пилчасті, іноді тільки у верхівці. Жилка коротка, подвійна, вилчата, інколи відсутня.

Рід *Plagiothecium* представлений 12 видами. У хвойних та листяних лісах, на ґрунті, на гнилій деревині, при основах стовбурів дерев часто зростає Косолистник дрібнозубчастий (*P. denticulatum*) жовто-зеленими, блискучими дернинками, з плоско облиственими усіма пагонами, несиметричними листками з мішкоподібними збіжними кутками основи з безбарвних клітин.

Бронзовик рудуватий (*Orthothecium rufescens*) та Косолистник некероподібний (*Plagiothecium neckeroideum*) є рідкісними карпатськими видами, включені до Червоної книги України, а останній ще й до Червоної книги європейських бріофітів.

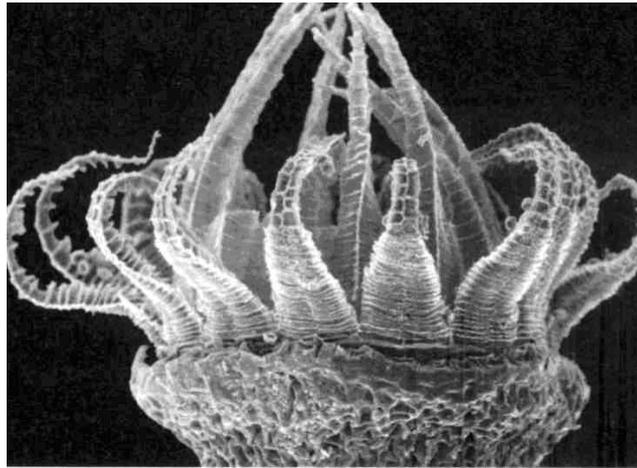


Рис. 2.53. Дзьобокришка кучерява (*Exsertotheca crispa*) – загальний вигляд (за: *Жизнь растений...*, 1978). Перистом ($\times 80$); Плосколистка блискуча (*Homalia trichomanoides*) (за: *Игнатов, Игнатова, 2004*)

До родини Білозубцеві (*Leucodontaceae*) відносяться 7 родів, з яких *Antitrichia*, *Leucodon*, *Pterogonium* зустрічаються в Україні. Білозубець білячий (*Leucodon sciuroides*) місцями звичайний вид на стовбурах дерев, на гранітах, пісковиках. Його дернинки не щільні, жовтуваті, бурувато-зелені до чорнувато-зелених. Первинне стебло повзуче, вторинне – прямостояче або висхідне, звичайно дугоподібно зігнуте, просте або з кількома галузками. Листки розташовані густо, прямо відстоять, дещо серпоподібні, яйцеподібні, загострені, без жилки, повздовжньоскладчасті, злегка збігають, плоско- і цілокраї.

Кутокрильник стрункий (*Nogopterium gracile*) є рідкісним видом, зустрічається тільки на півдні Криму, включений до Червоної книги України.

До родини Некерові (*Neckeraceae*) відносяться 28 родів, які зустрічаються переважно у тропіках та субтропіках. *Homalia*, *Neckera*, *Thamnobryum* зустрічаються в Україні (рис. 2.53). Дернинки досить щільні, зелені, переважно блискучі. Первинне стебло повзуче, вторинне – прямостояче, як і галузки плоско облиственне, перисте або неправильно розгалужене

Листки поперечнохвилясті або не хвилясті, яйцеподібно-ланцетні до язикоподібних, по краю вгорі звичайно зубчасті. Плосколистка блискуча (*Homalia trichomanoides*) спорадично зростає у лісах на стовбурах старих листяних дерев. Її дернинки щільні, подушкоподібні, жовто- або темно-зелені, дуже блискучі. Стебла неправильно розгалужені, з плоскими тупими галузками. Листки з простою, рідше вилчастою або непомітною жилкою, несиметричні, по краю вгорі дрібнозубчасті, дворядні, широкоязикоподібні.

Некера периста (*Neckera pennata*) занесена до Червоної книги європейських бріофітів.

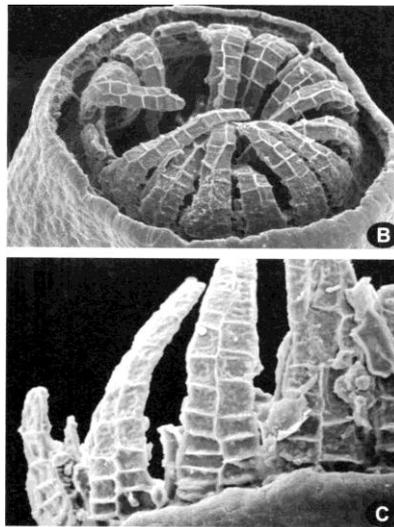


Рис. 2.54. Оманоzubець вусатий (*Anomodon viticulosus*): В, С – перистом, $\times 190$, $\times 370$ (за: Игнатов, Игнатова, 2004)

До родини Оманоzubцеві (*Anomodontaceae*) відносяться 7 родів, з яких в Україні зустрічається лише *Anomodon* з 5 видами. Дернинки густі, жовтувато- або бурувато-зелені, рідше зелені. Первинне стебло лежаче, вторинне – висхідне або прямостояче, неправильно розгалужене. Стеблові і галузкові листки однакові, язикоподібні або ланцетні, довго або коротко загострені. Листки з міцною жилкою (рис. 2.54, 2.55).



Рис. 2.55. Аномодон вусатий (*Anomodon viticulosus*): а – рослина з спорогонами; б – листок (за: Филін, 1978)

Аномодон вусатий (*Anomodon viticulosus*) – потужний мох у нещільних зелених неблискучих дернинках. Вторинні стебла висхідні до прямостоячих. Листки злегка серпоподібні, з хвилястим, відігнутих у нижній частині краєм, з язикоподібною верхівкою, з міцною жилкою. Звичайний вид на стовбурах дерев та різноманітних субстратах по всій Україні.

Питання для контролю та самоконтролю.

1. Які основні діагностичні ознаки відділу *Bryophyta*?

2. Поясніть філогенетичні зв'язки внутрішньокласових таксонів класу Bryopsida та його зв'язки з іншими класами відділу Bryophyta на основі даних послідовностей нуклеотидів ДНК.
3. В якому напрямку еволюціонували мохи порядку Баксбауміальні?
4. Який тип перистома мають види роду *Eucalypta*?
5. Чому Самосвітній мох перистий називають самосвітнім?
6. Які види бріопсидних мохів включені до природоохоронних документів?
7. Які ознаки характерні для представників порядку Сонмохальні?
8. Які представники сонмохових беруть найбільш значну участь у створенні мохового покриву у різних типах ценозів?

ПОКАЖЧИК УКРАЇНСЬКИХ НАЗВ ТАКСОНІВ

- Акросхізма Вільсона, 188
Альвеоляти, 64
Амбухананієві, 183
Амбухананіальні, 183
Амбухананія левкобриодна, 187
Амебо-флагеляти, 61
Андреєальні, 188
Андреєві, 188
Андреєобріальні, 189
Андреєобрієві, 189
Андреєобріопсиди, 180, 189
Андреєобріум, 189
Андреєобріум макроспоровий, 189, 190
Андреєопсиди, 180, 188
Андреєя альпійська, 188
Андреєя скельна, 188, 189
Антоцеротиди, 166
Антоцеротопсиди, 166
Антоцеротофіти, 162
Аридниця піщана, 215
Аридниця сільська, 214
Бангіофіцієві, 113
Баціляріофіцієві, 93
Баціларіофітові водорості, 48
Безволосник, 195
Безволосник хвилястий, 196
Безшовні, 92
Біломохові, 212
Біломох сизий, 213
Білозубець білячий, 224
Блазіди, 172
Блазія крихітна, 172
Бококолос Бауера, 179
Бококолос плосколистий, 178
Бококолосальні, 175, 176, 178
Бококолосові, 178
Бородкія нігтикподібна, 215
Бокогілочка білувата, 178
Болотник Бланкова, 220
Бородай, 196
Бородай урноносний, 196
Бородай японський, 196
Ботридіальні, 78
Бріобартрамієві, 209
Бріобартрамія, 209
Бріобіонти, 146
Бріобрітонія, 209
Бріопсиди, 181, 199
Бріофіти, 180
Бріофітові, 180
Бронзовик рудуватий, 224
Буксбауміальні, 207
Буксбаумієві, 207
Буксбаумія безлиста, 208
Буксбаумія зелена, 208
Бурі водорості, 81
Вайсія довголиста, 215
Вапничка крейдяна, 179
Війчатка короткоповстиста, 177
Вольвокальні, 122
Всюдник пурпуровий, 156, 213
Водникові, 218
Водник протипожежний, 219
Вошеріальні, 78
Гаманчиця обвуглена, 178
Гапломітріїди, 170
Гапломітріопсиди, 169, 170
Гаптофіцієві, 101
Гаптофітові водорості, 48, 99
Генедієля Гайма, 215
Геокалікацієві, 177
Глаукоцистофітові водорості, 48, 105
Глаукоцистофіцієві, 106
Головмох дернистий, 198, 216
Головмох сріблястий, 216
Головмох Функа, 216
Головмохальні, 215
Гостродзьобик зяючий, 220
Гострячка вирізна, 178
Гострячка висхідна, 178
Гребінниця різнолиста, 177
Гріміальні, 211
Грімієві, 211
Грімія подушкова, 211
Грушечник угорський, 210
Даусонія, 196
Дендроцеротальні, 167
Дендроцеротиди, 167
Дендроцеротові, 167
Десмідіальні, 143
Джубулові, 179
Дзьобник береговий, 221
Дзьобокришка кучерява, 224
Динофіцієві, 66
Динофітові водорості, 48, 64
Дискокристаті, 57
Діатомові водорості, 48, 89
Двоволосникові, 212
Двоголівник, 213
Двоголівник багатоніжковий, 213

Двоголівник Бонжана, 213
Двоголівник гірський, 213
Двоголівник мітлоподібний, 213
Двоголівникальні, 212
Двоголівникові, 212
Диктиотальні, 84
Диктіохофіцеві, 97
Диктіохофітові водорості, 48, 95
Долонник яскравозелений, 221
Дрібнотка елегантна, 178
Дрібнотка ніжненька, 178
Дрібнотка розчепірена, 177, 178
Дрібноткові, 177
Евгленальні, 59
Евгленоморфальні, 60
Евгленофітові водорості, 48, 57
Евгленофіцеві, 59
Евкаріотичні водорості, 56
Евстигматофітові водорості, 48, 75
Евстигматофіцеві, 75
Едіподієві, 192
Едіподіопсидальні, 192
Едіподіопсиди, 180, 192
Едіподіум, 192
Едіподіум Гріфіта, 192
Едогоніальні, 128
Ектокарпальні, 83
Жилкокрил напівсидячий, 214,
Жилкокрил яйцеподібний, 214
Жовтозелені водорості, 48, 77
Запашниця пахуча, 174
Запашниця потрійна, 175
Зелені водорості, 48, 116
Зигнематальні, 142
Зірколист решетоподібний, 217
Зіркомох зірчастий, 217
Зіркомохові, 215, 217
Золотолистник жовтіючий, 220
Золотисті водорості, 48, 72
Квіткоріг крапчастий, 164, 167
Квіткоріг польовий, 167
Квіткорогові, 167
Кладофоральні, 134
Клебсормідальні, 140
Ковпачка, 209
Ковпачка вільчаста, 210
Ковпачкальні, 209
Ковпачкові, 209
Колеохетальні, 141
Конардія щільна, 219
Конусоголов конічний, 175
Кон'югатофіцеві, 142
Короткокошик білуватий, 221
Короткокошик Ґеґеба, 221
Короткокошичок оксамитовий, 221
Короткокошик струмковий, 221
Короткокошик шорсткий, 221
Короткокошик яскравий, 221
Короткокошикові, 220
Косолистник дрібнозубчастий, 223
Косолистник некероподібний, 224
Косолистникові, 223
Косостеблик загострений, 216, 217
Косостеблик хвилястий, 217
Косцінодіскофіцеві, 91
Красивомохові, 219
Красивомошка загострена, 222
Красунчикові, 177
Красунчиквійчастий, 177
Красунчик найпрекрасніший, 177
Кривостеблик скельний, 212
Криптофіцеві, 104
Криптофітові водорості, 48, 102
Кутлеріальні, 85
Кутокрильник стрункий, 224
Крученозубка безстеблова, 215
Крученозубка мурова, 214, 215
Крученозубка Ранда, 215
Кучерявка Бруха, 218
Кучерявка звичайна, 218
Кучерявка Ремана, 218
Кучерявка стиснута, 218
Лазаренкія Козлова, 215
Ламінаріальні, 85
Лейоспороцеротопсиди, 166
Лекерея складчаста, 219
Лепіколеальні, 175
Лопатинка вапнякова, 178
Лопатинка щільна, 178
Лунуларієві, 210
Льоскесві, 219
Льоскея багатоплода, 219
Маршанцієві, 173
Маршанціди, 172
Маршанціопсиди, 160, 171
Маршанціофітові, 168
Маршанція альпійська, 173
Маршанція звичайна, 154, 173, 174
Метцгеріальні, 175
Метцгерієві, 176,
Метцгерііди, 175, 176
Метцгерія вільчаста, 176
Місхококальні, 80
Місячниця хрещата, 175

Мохоподібні, 14
 Некера периста, 225
 Некерові, 224
 Нігольмієля голоуста, 218
 Ностокальні, 53
 Нототілас округлий, 164
 Нототілатіди, 166
 Оманоозубець вусатий, 225
 Оманоозубцеві, 225
 Осциляторіальні, 52
 Палавічінія Лієля, 176
 Парнозуб зубчастий, 218
 Педінелофіцієві, 97
 Пеліди, 175
 Пелія налисткова, 176
 Перанематальні, 160
 Пілезія багатокоробочкова, 222
 Плавунчик плаваючий, 172
 Платикристати, 99
 Плащівка ланцетоподібна, 178
 Плащівка шилоподібна, 178
 Плосколистка блискуча, 224
 Політріхосиди, 181, 194
 Потіальні, 214
 Потієві, 214
 Празінофіцієві, 120
 Прибережник береговий, 219
 Простошاپка Гукера, 170, 171
 Прохлорофітові водорості, 55
 Прямоволосник карликовий, 217
 Прямоволосник неправильний, 217
 Прямоволосник прекрасний, 218
 Прямоволосник скандинавський, 218
 Прямоволосник споріднений, 217
 Прямоволосникові, 217
 Рафідофіцієві, 71
 Рафідофітові водорості, 48, 69
 Решіткозуб водяний, 215
 Річчієві, 172
 Річчія, 172
 Річчія війконосна, 172
 Річчія війчаста, 172
 Річчія Гюбенера, 172, 173, 175
 Річчія плавуча, 172
 Річчія сиза, 173
 Річчія Фроста, 175
 Родофітові водорості, 48, 107
 Розеточник рожевий, 217
 Розтріщенник зануренокоробочковий, 211
 Рунозірка, 196
 Рунозірка альпійська, 196
 Рунозірка гарна, 196
 Рунозірка довгоніжкова, 196
 Руньянкальні, 194
 Руньянкові, 194
 Руньянка, 195, 197
 Руньянка волосконосна, 197
 Руньянка звичайна, 197
 Руньянка стиснута, 197
 Руньянка ялівцева, 197
 Самосвітній мох перистий, 212
 Самосвітньомохові, 212
 Селігерієві, 211
 Серпник гачкуватозігнутий, 219
 Серпник плавунноподібний, 219
 Сінурофіцієві, 74
 Силікофлагеляти, 95
 Синьозелені водорості, 49
 Сифонофіцієві, 135
 Скорпіоновець скорпіоноподібний, 219
 Скрученіжка вологомірна, 153, 198, 200, 210
 Скрученіжка дрібноуста, 210
 Скрученіжкові, 210
 Сонмох кипарисоподібний, 222
 Сонмохальні, 218
 Сонмохові, 221
 Спинокрил рудуватий, 212
 Спинокрил тисолистний, 212
 Спинокрилові, 212
 Степовичок волосконосний, 214, 215
 Страменопіли, 68
 Стрептофіти (водорості-стрептофіти), 138
 Сфагнопсиди, 180, 183
 Сценедесмальні, 127
 Такакіальні, 181
 Такакієві, 181
 Такакія лускоподібна, 181
 Такакія роголиста, 181
 Такакіопсиди, 180, 181
 Темноріг гладенький, 163, 167
 Темноріг каролінський, 167
 Тетрафідопсиди, 181, 198
 Торфовикальні, 183
 Торфовикові, 183
 Торфовик, 185
 Торфовик балтійський, 186
 Торфовик береговий, 186
 Торфовик болотяний, 184, 185
 Торфовик відстовбурчений, 185, 186
 Торфовик волосolistий, 186
 Торфовик Вульфа, 186
 Торфовик звивистий, 185

Торфовик майжеблискучий, 186
Торфовик м'якенький, 186
Торфовик ніжненький, 186
Торфовик оманливий, 185
Торфовик торочкуватий, 185
Торфовик центральний, 184, 185
Требуксіофіцієві, 130
Трейбіїди, 170
Трентеполіальні, 134
Трібонематальні, 80
Трібонемофітові водорості, 77
Трібонемофіцієві, 78
Тріхоколеєві, 177
Трубкоротка прозора, 178
Тубулокристати, 61
Туйникові, 219
Тупокришник повзучий, 219
Тупокришникові, 219
Ульвальні, 132
Ульвофіцієві, 131
Улотріхальні, 131
Феофітові водорості, 48, 81
Феофіцієві, 83
Фіматочеротові, 167
Флорідеофіцієві, 114
Фосомброніальні, 175
Фосомбронієві, 175
Фосомбронія Вондрачека, 176
Фрагіларіофіцієві, 92
Фруланія розширена, 178
Фруланія Яка, 179
Фукальні, 87
Харальні, 138
Харофіцієві, 138
Хетофоральні, 126
Хлорарахніофітові водорості, 48, 62
Хлорарахніофіцієві, 13
Хлорококальні, 124
Хлорофітові водорості, 48, 116
Хлорофіцієві, 121
Хризофітові водорості, 72
Хризофіцієві, 72
Хромофітові водорості, 69
Хроококальні, 51
Центричні, 91
Ціанофітові водорості, 47, 49
Ціанофіцієві, 51
Циклоспорофіцієві, 86
Чарочник піщаний, 210
Чарочниця відхилена, 211
Червоні водорості, 46, 107
Чотирикінчикальні, 198
Чотирикінчикові, 198
Червоностеблик Шребера, 223
Чотирикінчик, 198
Чотирикінчик колінчастий, 198
Чотирикінчик прозорий, 198, 199
Чотиризубець, 198, 199
Чотиризубець Броуна, 198, 199
Чотиризубець виімчастий, 198
Чотиризубець яйцеподібний, 198, 199
Шкрєбницеві, 179
Шкрєбниця сплющена, 179
Шкрєбницяльні, 179
Шовні, 93
Юнгерманіальні, 175, 177
Юнгерманіїди, 175, 176
Юнгерманіопсиди, 169, 175
Яличка ялицева, 220
Ярусник блискучий, 223
Ярусникові, 222

ПОКАЖЧИК ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ ТАКСОНІВ

- Abietinella*, 219
Abietinella abietina, 220
Acariochloris marina, 108
Acetabularia, 27, 136, 137
Achnanthes, 36, 41
Acroschisma, 188
Acroschisma wilsonii, 188
Aglaosonia, 85
Ahnfeltia 114
 Algae, 15
 Alveolates, 46
 Amblystegiaceae, 219
Amblystegium, 148, 219
Amblystegium serpens, 219
Ambuchanania, 183
Ambuchanania leucobryoides, 187
Ambuchananiaceae, 183
Ambuchananiales, 183
Amphora, 41
Amphydium, 41
Anabaena, 41, 54
Anabaena flos-aquae, 54
Anadiomene, 11, 28
Ancylonema, 35
Ancylonema nordenskieeldii, 35
Andreaea, 188
Andreaea alpestris, 188
Andreaea rupestris, 188, 189
 Andreaeaceae, 188
 Andreaeales, 188
 Andreaeaeopsida, 188
 Andreaeaeobryaceae, 189
 Andreaeaeobryales, 189
 Andreaeaeobryopsida, 189
Andreaeobryum, 189, 191
Andreaeobryum macrosporum, 189, 190
Anfeltia, 144
Ankistrodesmus, 128
Anomobryum, 216
Anomodon, 225
Anomodon viticulosus, 225
 Anomodontaceae, 225
Anthoceros, 166
Anthoceros agrestis, 167
Anthoceros dichotomus, 163
Anthoceros punctatus, 164, 167
 Anthocerotaceae, 166
 Anthocerotales, 166
 Anthocerotidae, 166
 Anthocerotophyta, 162
 Anthocerotopsida, 166
Antitrichia, 224
Apatococcus, 36
Aphanizomenon flos-aquae, 41, 54
Aphanothece, 36
Apotreubia, 170
 Archaea, 49
 Archebacteria, 49
 Archegoniatae, 13
Arthrospira maxima, 53
Arthrospira platensis, 53
Astasia, 60
Astasia klebsii, 60
Asterionella, 93
Asterionella formosa, 93
Athalamia, 171
Atrichum, 194, 195
Atrichum undulatum, 19
Aulacodiscus, 40
Bacillaria paradoxa, 94
 Bacillariophyceae, 93
 Bacillariophyta, 15, 16, 43, 89
Bangia, 113, 114
Bangia atropurpurea, 114
 Bangiophyceae, 113
Barbula unguiculata, 215
Batrachospermum, 110
Batrachospermum ectocarpum, 42, 116
Batrachospermum moniliforme, 42, 114, 116
Blasia, 171
Blasia pusilla, 172
 Blasiaceae, 172
 Blasiidae, 171
Blindia, 211
 Botrydiales, 79
 Botrydiopsis, 80
Botrydium, 37, 80
Botrydium granulatum, 79
Brachydontium, 211
Brachytheciastrum, 220
 Brachytheciaceae, 220
Brachytheciastrum velutinum, 221
Brachythecium, 148, 220
Brachythecium albicans, 221
Brachythecium gehepii, 221
Brachythecium laetum, 221
Brachythecium rivulare, 221
Brachythecium salebrosum, 221
Bracteacoccus, 127, 128
Breidleria, 221

Bryaceae, 12, 216
 Bryales, 12, 215
 Bryaneae, 150
 Bryidae, 150
Bryobartramia, 209
Bryobartramia nova-valesiae, 209
 Bryobartramiaceae, 209
 Bryobionta, 12, 15, 146, 161
Bryobrittonia, 209
Bryobrittonia longipes, 209
 Bryophyta, 12, 161, 162, 180
 Bryopsida, 12, 199, 207
Bryopsis, 136
Bryopsis hypnoides, 136
Bryum, 12, 147, 148, 216
Bryum alpinum, 217
Bryum argenteum, 12, 198, 216
Bryum caespiticium, 198, 216
Bryum funckii, 216
Bulbochaete, 129
Bulbochaete setigera, 129
Bulbochaete subquadrata, 42
Bumilleria sicula, 37
Buxbaumia, 147, 148, 207
Buxbaumia aphylla, 160, 208, 209
Buxbaumia viridis, 208
 Buxbaumiales, 207
Callicladium, 221
 Calliergonaceae, 219
Calliergonella, 221
Calliergonella cuspidate, 222
Callithamnion, 108, 114
Campylophyllum, 221
Campylostelium, 211
Campylostelium saxicola, 212
Carteria, 122
Caulerpa, 136
Caulerpa prolifera, 137
Cephaloziella divaricata, 177, 178
Cephaloziella elachista, 178
Cephaloziella elegans, 178
 Cephaloziellaceae, 177
Ceramium, 115
Ceramium rubrum, 115
Ceratium, 66
Ceratium hirundinella, 66
Ceratodon purpureus, 156, 159, 198, 205, 206, 213
Ceratoneis, 93
Ceratoneis arcus, 93
Chaetophora, 126
Chaetophora elegans, 126
 Chaetophorales, 126
Chalcopyxis, 24
Chara, 139
Chara braunii, 42, 140
Chara canescens, 42, 140
Chara delicatula, 42
Chara vulgaris, 140
 Charales, 138, 142
 Charophyceae, 138, 142
 Charophyta, 43
Chattonella, 71
Chilomonas paramaecium, 103
Chlamydomonas, 34, 36, 122, 124
Chlamydomonas debaryana, 122
Chlamydomonas nivalis, 34, 35
Chlamydomonas reingardii, 122
Chlamydomonas moewusii, 122
Chlorarachnion, 63
Chlorarachnion reptans, 62, 63
 Chlorarachniophyceae, 15, 45, 62
 Chlorarachniophyta, 15, 45, 62
Chlorella, 36, 41, 130
Chlorella vulgaris, 131
Chlorhormidium, 41
Chlorobotrys, 76
Chlorobotrys regularis, 76, 77
Chlorochitrium lemnae, 125
 Chlorococcales, 124
Chlorococcum, 36, 41, 125
Chlorococcum humicola, 37
Chlorococcum hypnosporum, 125
Chlorogonium, 122
 Chloromonadophyta, 43, 69
 Chlorophyceae, 121
 Chlorophyta, 15, 16, 43, 44, 116
Chondrus, 108
 Chromophyta, 43
Chromulina, 34, 73
Chromulina rosanoffii, 73
Chroomonas norstedtii, 103
Chrysamoeba radians, 20
Chrysochromulina, 99, 100
Chrysochromulina chiton, 100
Chrysococcus triporus, 73
 Chrysophyceae, 73
 Chrysophyta, 15, 43, 72
Cinclidium, 217
Cinclidotus aquaticus, 215
Cirriphyllum, 220
Cladophora, 34, 134
Cladophora glomerata, 134
Cladophora vagabunda, 134

Cladophorales, 134
Cladophoropsis, 136
Cladostephus spongiosus, 42
Climacium, 158, 206
Closterium, 144
Closterium lunula, 144
Cocconeis pediculus, 95
Cocconeis placentula, 94
Codium, 27, 135, 136
Codium magnum, 137
Codium tomentosum, 137
Coelastrum, 41
 Coleochaetales, 141, 142
Coleochaete, 141
Coleochaete scutata, 141
Coleochaete pulvinata, 141
Cololejenea calcarea, 179
Conardia compacta, 219
 Conjugatophyceae, 142
Conocephalum, 171
Conocephalum conicum, 175
Corallina, 37, 111, 114, 115
 Cormophyta, 13
 Coscinodiscophyceae, 91
Coscinodiscus, 92
Coscinodiscus gigas, 92
Coscinodon, 211
Cosmarium reniforme, 144
Crustamastix didima, 121
Cryptochlora, 63
 Cryptomonadales, 103
Cryptomonas, 104
Cryptomonas erosa, 104
Cryptomonas ovata, 104
 Cryptophyceae, 103
 Cryptophyta, 15, 43, 44, 102
Ctenidium, 221
Cutleria, 85
Cutleria adpressa, 85
Cutleria multifida, 85
 Cutleriales, 85
Cyanidium caldarium, 113, 114
Cyanophora, 106
Cyanophora paradoxa, 106, 107
 Cyanophyceae, 51
 Cyanophyta, 15, 43, 45, 49
 Cyclosporophyceae, 86
Cyclotella, 92
Cyclotella meneghiniana, 92
Cymatopleura solea, 95
Cymbella cistula, 94
Cymbella tumida, 94
Cystoseira, 87
Cystoseira barbata, 87, 88
Dawsonia, 158, 196
Dawsonia superba, 196
Delesseria, 108, 115
Dendroceros, 167
 Dendrocerotaceae, 167
 Dendrocerotales, 167
 Dendrocerotidae, 164, 167
 Desmidiaceae, 143
Desmidium swartzii, 144, 145
Desmococcus(=*Pleurococcus*, 41, 130)
Desmococcus olivaceus, 36, 130
Diatoma, 93
Diatoma vulgare, 93
 Dicranaceae, 212, 213
 Dicranales, 212
Dicranum, 213
Dicranum bonjeani, 213
Dicranum montanum, 214
Dicranum polysetum, 213
Dicranum scoparium, 213
Dicranum viride, 214
Dictyocha, 96, 97
Dictyocha fibula, 97
 Dictyochophyceae, 97
 Dictyochophyta, 15, 45, 95
 Dictyotales, 84
Dictyota, 82
Dictyota dichotoma, 42, 84
 ?*Didymodon*
Dinobryon, 73
Dinobryon divergens, 74
 Dinophyceae, 66
Dinophysis, 67
 Dinophyta, 15, 43
 Disceliaceae, 210
Discelium, 210
Distephanus, 97
Distephanus speculum, 97
 Ditrichaceae, 212
Draparnaldia, 126, 127
Draparnaldia glomerata, 126
Draparnaldiella, 119
Drepanocladus aduncus, 219
Dunaliella, 36, 122, 123
Dunaliella salina, 40, 122, 123
 Ectocarpales, 83
Ectocarpus, 83
Ectocarpus siliciosus, 84
 Embryobionta, 15
Emiliania, 101, 102

Emiliania huxleyi, 101
Encalypta, 209
Encalypta ciliate, 209, 210
Encalypta vulgaris, 209
Encalyptales, 209
Entheromorpha, 34, 133
Enteromorpha intestinalis, 133
Entosthodon, 210
Entosthodon hungaricus, 210
Eudorina, 123
Eudorina elegans, 123
Euglena, 58
Euglena viridis, 60
Euglenales, 59
Euglenomorpha, 60
Euglenomorphales, 60
Euglenophyceae, 59
Euglenophyta, 15, 43, 44, 57
Eurhynchium, 220
Eustigmatophyceae, 76
Eustigmatophyta, 15, 45, 75
Eustigmatos, 75, 76
Eustigmatos vischer, 76
Fissidens, 212
Fissidens rufulus, 212
Fissidens taxifolius, 212
Fissidentaceae, 212
Florideophyceae, 114
Folioceros, 166
Fontinalaceae, 218
Fontialis, 147, 148
Fontialis antipyretica, 219
Fossombronia wondraczekii, 176
Fossombroniales, 175
Fragilaria, 93
Fragilaria crotonensis, 93
Fragilaria vaucheriae, 93
Fragilariophyceae, 92
Fritschiella, 25
Frullania dilatata, 179
Frullania jackii, 179
Frustulina, 36
Fucales, 87
Fucus, 34, 87
Fucus vesiculosus, 87
Funaria, 210
Funaria hygrometrica, 153, 159, 200, 205, 210
Funaria microstoma, 210
Funariaceae, 210
Funariales, 210
Geocalyceae, 177
Glaucocystis, 106
Glaucocystis nostochinearum, 105, 106
Glaucocystophyceae, 106
Glaucocystophyta, 15, 45, 104
Gloeobacter violaceus, 51
Gloeocapsa turgida, 51
Gloeotrichia natans, 54
Gonium, 123
Gonium pectoral, 123
Gomphonema truncatum, 94
Gonyaulax, 40, 41
Gonyaulax apiculata, 67
Gonyostomum, 70, 71
Gonyostomum semen, 71
Grimmia, 211
Grimmia pulvinata, 211
Grimmiaceae, 211
Grimmiales, 211
Gymnochloa, 63
Gymnodinium, 40, 41, 67
Gymnodinium paradoxum, 66
Haematococcus, 40, 123
Haematococcus pluvialis, 123
Halosphaera, 121
Hantzshia, 36
Haplocladium, 219
Haplomitriidae, 170
Haplomitriopsida, 169, 170
Haplomitrium, 170
Haplomitrium hookeri, 170, 171
Haptophyceae, 100
Haptophyta, 15, 45, 98
Hattorieoceros, 167
Hegneria, 60
Helodium, 219
Helodium blandovii, 220
Hennediella heimii, 215
Herzogiella, 223
Heterocladium, 221
Homalia trichomanoides, 224
Homalothecium, 220
Homnalothecium lutescens, 221
Homomallium, 221
Hydrodictyon, 127
Hydrodictyon reticulatum, 128
Hylocomiaceae, 222
Hylocomiastrum, 222
Hylocomium, 222
Hylocomium splendens, 223
Hymenomonas roseola, 100
Hypnaceae, 221
Hypnales, 207, 218
Hypnum, 147, 148, 221

Hypnum cupressiforme, 222
Isopterygiopsi, 223
Johannesbaptistia pellucida, 52
 Jubulaceae, 179
Jungermannia hyalina, 178
Jungermannia leiantha, 178
Jungermannia subulata, 178
 Jungermanniales, 176, 177
 Jungermanniiidae, 176
 Jungermanniiopsida, 169, 175
Kindbergia, 220
 Klebsormidiales, 140
Klebsormidium, 118, 140
Klebsormidium flaccidum, 141
Laminaria, 33, 82, 83, 86
Laminaria digitata, 86
Laminaria hyperborea, 86
Laminaria sacharina, 86
 Laminariales, 85
Laurentia hybrida, 42, 116
Lazarenkia kozlovii, 215
 Leiosporoceros, 166
 Leiosporocerotaceae, 166
 Leiosporocerotales, 166
 Leiosporocerotopsida, 166
 Lepicoleales, 176
Leptodictyum riparium, 219
Lescurea, 219
Leskea, 219
Leskea polycarpa, 219, 220
 Leskeaceae, 219
Lessonia, 33, 86
 Leucobryaceae, 212
Leucobryum glaucum, 213
Leucodon, 224
Leucodon sciuroides, 224
 Leucodontaceae, 224
Licmophora, 41
Lithothamnion, 114
Loeskeobryum, 222
Lophocolea heterophylla, 177
Lophozia, 176
Lophozia ascendens, 178,
Lophozia excise, 178
Lotharella, 63
Lunularia, 171
Lunularia cruciata, 175
 Lunulariales, 168
Lyngbya aestuarii, 50, 53
Lyngbya majuscula, 41
Macrocystis, 86
Macrocystis pyrifer, 86
Mallomonas, 74
Mallomonas elliptica, 74
Mannia, 171
Mannia fragrans, 174
Mannia triandra, 175
Marchantia, 171, 173
Marchantia alpestris, 173
Marchantia polymorpha, 154, 173, 174
 Marchantiaceae, 173
 Marchantiales, 168
 Marchantiidae, 171
 Marchantiophyta, 162, 168, 169
 Marchantiopsida, 169, 171
Marsupella adusta, 178
Mastigocladus laminosus, 33, 35
Megaceros, 167
Melosira, 41, 92
Melosira varians, 92
Merismopedia punctata, 51, 52
Mesoceros, 167
Mesotaenium, 36
Mesotaenium nivale, 33
Metzgeria furcata, 176
 Metzgeriaceae, 174
 Metzgeriales, 168
 Metzgeriidae, 168
Micrasterias truncata, 144
Microcoleus, 36
Microcystis aeruginosa, 41, 52
 Mischococcales, 80
Mischococcus confervicola, 80
 Mniaceae, 217
Mnium, 147, 148, 217
Mnium stellare, 217
Monostroma bullosum, 133
Mougeotia, 143
Mougeotia genuflexa, 142
Myurella, 223
Navicula, 34, 36, 41
Navicula cuspidata, 94
Navicula tripunctata, 94
Neckera, 147
Neckera crispa, 224
Neckera pennata, 225
Nemalion, 114
Nemalion helminthoides, 42, 116
 Neogodsoniales, 168
Nitella, 140
Nitella mucronata, 140
Nitellopsis, 140
Nitzschia, 41
Nitzschia palea, 95

Noctiluca, 41
Noctiluca miliaris, 68
Nostoc, 51, 53, 162, 166
Nostoc commune, 53
Nothoceros, 167
Notothylas, 167
Notothylas orbicularis, 164
Ochromonas, 73
Oedipodiu 192m,
Oedipodium griffitianum, 189, 192, 193
Oedipodiaceae, 192
Oedipodiales, 192
Oedipodiopsida, 192
Oedogoniales, 128
Oedogonium, 42, 129
Oedogonium plagiostomum, 129
Oedogonium undulatum, 129
Oligotrichum, 194
Olisthodiscus, 71
Oocystis, 106
Orthothecium, 223
Orthothecium rufescens, 224
Orthotrichaceae, 217
Orthotrichales, 217
Orthotrichum, 217
Orthotrichum affine, 217
Orthotrichum anomalum, 217
Orthotrichum gymnostomum, 218
Orthotrichum pumilum, 217
Orthotrichum scanicum, 218
Orthotrichum speciosum, 218
Oscillatoria, 36, 53
Oscillatoria erythraea, 40
Oscillatoria lacustris, 52
Oscillatoria limosa, 52
Oscillatoriales, 52
Oxymitra, 171
Oxyrrhynchium, 220
Oxyrrhynchium hians, 221
Pallavicinia lyellii, 176
Pallaviciniites devonicus, 168
Palamocladium, 220
Palamocladium euchloron, 221
Pandorina, 123
Pandorina charkoviensis, 123
Paraphymatoceros, 167
Paulinella chromatophora, 64
Pedinella, 97
Pedinella hexacostata, 97
Pedinellophyceae, 97
Pediastrum, 127
Pedinomonas, 36
Pelekium, 219
Pellia epiphylla, 176
Pelliidae, 176
Penium margaritaceum, 144
Peranema, 60
Peridinium, 67
Peridinium bipes, 67
Phacus orbicularis, 60
Phaeoceros, 167
Phaeoceros carolinianus, 168
Phaeoceros laevis, 163, 168
Phaeophyceae, 83
Phaeophyta, 15, 43, 81
Phaeomegaceros, 167
Phascum, 147, 148, 159
Phascum cuspidatum, 215
Phascum piliferum, 214, 215
Phormidium laminosum, 35,
Phycobionta, 15
Phyllophora, 34
Phyllophora nervosa, 42, 115
Phyllophora pseudoceratoides, 42, 116
Phymatoceros, 167
Phymatocerotaceae, 167
Phymatocerotales, 167
Physcomitrella, 210
Physcomitrella patens, 158, 211
Physcomitrium, 210
Physcomitrium arenicola, 210
Pinnularia, 90
Pinnularia viridis, 94
Plagiobryum, 216
Plagiomnium, 206, 217
Plagiomnium cuspidatum, 216, 217
Plagiomnium undulatum, 217
Plagiotheciaceae, 223
Plagiothecium, 223
Plagiothecium denticulatum, 223
Plagiothecium neckeroideum, 224
Planothidium lanceolata, 94
Plantae, 15
Platyhypnidium, 220
Platyhypnidium riparioides, 221
Platycladia, 223
Pleurastrum, 36
Pleurocladia, 82
Pleurocladula albescens, 178
Pleurosigma, 41
Pleurozium, 222
Pleurozium schreberi, 223
Pogonatum, 194, 196
Pogonatum japonicum, 196

Pogonatum urnigerum, 196
Pohlia, 217
Pohlia nutans, 159
Polysiphonia, 11, 112
Polytrichastrum, 194, 196
Polytrichastrum alpinum, 196
Polytrichastrum formosum, 196
Polytrichastrum longisetum, 196
Polytrichum, 147, 148, 194, 195, 197
Polytrichum commune, 159, 197
Polytrichum juniperinum, 197
Polytrichum piliferum, 197
Polytrichum strictum, 197
Polytrichaceae, 194
Polytrichales, 194
Polytrichopsida, 194
Porella, 178
Porella baueri, 179
Porella platyphylla, 178
Porellaceae, 178
Porellales, 176
Porphyra, 108, 110, 113, 114
Porphyra nereocystis, 114
Porphyridium, 108
Porphyridium purpureum, 113, 114
Postelsia, 86
Pottiaceae, 214
Pottiales, 214
Prasinophyceae, 118, 120
Prasiola, 36
Preissia, 171
Prochlorococcus, 55
Prochloron, 55
Prochloron didemni, 55
Prochlorophyta, 43, 55
Prochlorothrix, 55
Prochlorothrix hollandica, 55
Prorocentrum, 67
Prorocentrum micans, 68
Protosiphon, 37, 125
Prototheca, 106
Prymnesium, 100
Prymnesium parvum, 40, 41, 101
Pseudobryum, 217
Pseudobryum cinclidioides, 217
Pseudocalliergon lycopodioides, 219
Pseudocharsciopsis minuta, 76
Pseudoleskea, 219
Pseudoleskeella, 219
Pseudoscleropodium, 220
Pseudotaxiphyllum, 223
Pterygoneurum ovatum, 214
Pterygoneurum sessile, 214
Pteryginandrum, 221
Pterogonium, 224
Pterogonium gracile, 224
Ptilidiaceae, 176
Ptilidium ciliare, 177
Ptilidium pulcherrimum, 177
Ptilium, 221
Ptilium crista-castrensis, 222, 223
Ptychodium, 219
Ptychodium plicatum, 219
Pylaisia, 221
Pylaisia polyantha, 222
Pyramidula, 210
Pyramimonas, 40, 120, 121
Pyramimonas tetrarynchu, 120
Racomitrium, 211
Radula complanata, 179
Radulaceae, 179
Radulales, 176
Raphidophyceae, 71
Raphidophyta, 15, 43, 45, 69
Raphidonema, 35
Raphidonema nivale, 35
Reboulia, 171
Rhizoclonium hieroglyphicum, 134
Rhizomnium, 134, 217
Rhodobryum, 216
Rhodobryum roseum, 217
Rhodophyta, 15, 43, 45, 107
Rhoicosphenia abbreviate, 94
Rhynchostegiella, 220
Rhynchostegium, 220
Rhytidiadelphus, 222
Riccia, 159, 171
Riccia ciliata, 172
Riccia ciliifera, 172
Riccia fluitans, 172
Riccia frostii, 175
Riccia glauca, 173
Riccia huebeneriana, 173, 175
Ricciocarpos, 171
Ricciocarpos natans, 172
Sargassum, 33, 82, 88
Sargassum natans, 89
Sauteria, 171
Scapania calcicola, 178
Scapania compacta, 178
Sceletonema, 40
Scenedesmales, 127
Scenedesmus, 41, 127, 128
Scenedesmus quadricauda, 128

Schistidium, 211
Schistidium apocarpum, 212
Schistostega pennata, 212
Schistostegaceae, 212
Schizogonium, 36
?Sciurohypnum,
Scorpidium, 219
?Scouleriales
Scorpidium scorpioides, 220
Seligeria, 211
Seligeriaceae, 211
Siphonocladus pusillus, 42
Siphonophyceae, 135
Sphacelaria saxatilis, 42
Sphaerocarpaceae, 168
Sphaerosporoceros, 166
Sphagnaceae, 183
Sphagnales, 183
Sphagnopsida, 183
Sphagnum, 147, 148, 183
Sphagnum balticum, 186
Sphagnum capillifolium, 186
Sphagnum central, 184, 185
Sphagnum fallax, 185
Sphagnum fimbriatum, 185
Sphagnum flexuosum, 185
Sphagnum molle, 186
Sphagnum palustre, 184, 185
Sphagnum riparium, 186
Sphagnum squarrosum, 185, 186
Sphagnum subnitens, 186
Sphagnum tenellum, 186
Sphagnum wulfianum, 186
Splachnales, 148
Splachnum, 148
Spirogyra, 143
Spirogyra varians, 142, 143
Stephanodiscus hantzschii, 92
Stichococcus, 36, 41
Stigeoclonium, 126, 127
Stigeoclonium fasciculare, 42
Stigeoclonium tenue, 126
Stephanodiscus ocellatum, 42
Stramenopiles, 46
Surirella, 36
Surirella brebissonii, 95
Surirella robusta, 94
Synechococcus elongates, 51
Synedra, 41, 93
Synedra acu, 93
Synedra ulna, 93
Syntrichia, 159, 214
Syntrichia desertorum, 156
Syntrichia ruraliformis, 215
Syntrichia ruralis, 198, 215
Synura, 74
Synura uvella, 75
Synurophyceae, 74
Takakia, 181, 182
Takakia ceratophylla, 181
Takakia lepidozoides
Takakiaceae, 181
Takakiales, 181
Takakiopsida, 181
Taxiphyllum, 221
Tetracystis, 25
Tetraphidaceae, 198
Tetraphidales, 198
Tetraphidopsida, 198
Tetraphis, 198
Tetraphis geniculata, 198
Tetraphis pellucid, 198, 199
Tetrastelmis, 120
Tetrodontium, 198
Tetrodontium brownianum, 198, 199
Tetrodontium ovatum, 198, 199
Tetrodontium repandum, 198
Thalassiosira, 92
Thalassiosira lacustris, 92
Thallophyta, 13
Thorea ramosissima, 42, 114, 116
Thuidiaceae, 219
Thuidium, 148, 219
Tolypella, 140
Tortula, 159, 214
Tortula muralis, 214
Tortula randii, 215
Trachelomonas, 34, 59
Trachelomonas volvocina, 59
Tracheobionta, 15
Trebouxia, 36, 41
Trebouxia arboricola, 130
Trebouxia crenulata, 130
Trebouxiophyceae, 136
Trentepohlia, 33, 41, 135
Trentepohlia aurea, 135
Trentepohlia piceana, 36
Trentepohlia umbrina, 36
Trentepohliales, 134
Treubia, 170
Treubiidae, 170
Tribonema, 80
Tribonema viride, 80
Tribonematales, 80

Tribonemophyceae, 78
 Tribonematophyta, 77
 Trichocoleaceae, 177
Trichocolea tomentella, 177
Udotea, 136
Ulota, 217
Ulota bruchii, 218
Ulota coartrata, 218
Ulota crispa, 218
Ulota crispula, 218
Ulota rehmanii, 218
 Ulothrichales, 131
Ulothrix, 131, 132
Ulothrix zonata, 131
Ulothrix tenerrima, 131
Ulva, 133
Ulva rigida, 132
Ulva lactuca, 39, 132
 Ulvales, 132
 Ulvophyceae, 131
Urceolus cyclostomus, 60
Uroglena americana, 40
Uronema, 126, 127
Uronema confervicolum, 126
Vacuolaria, 71
Vacuolaria virescens, 71
Vacuolaria viridis, 71
Valonia, 136
Vaucheria, 34, 78
Vaucheria sessilis, 79
 Vaucheriales, 78
 Vegetabilia, 15
Vischeria, 76
Vischeria stellata, 76, 77
 Volvocales, 122
Volvox, 123, 124
Volvox globator, 124
 Xanthophyceae, 78
 Xanthophyta, 15, 43, 48
Weissia longifolia, 215
Zygnema, 142
Zygnema pectinatum, 142
 Zygnematales, 142
Zygodon, 217
Zygodon dentatus, 218

ПОКАЖЧИК ТЕРМІНІВ

- Автогамія, 30
Автоспора, 29, 77
Автотрофи, 44
Агамний, 31
Акінета, 28, 50, 129
Аксонема, 19
Аксосома, 99
Аксоподії, 97
Актин, 20
Алофікоціанін, 21, 49
Альвеоляти, 46
Альгінова кислота, 81
Альгінати, 81
Альгологія, 10
Амебоїдний тип морфологічної структури, 24
Амебо-флагеляти, 46
Амфігастрії, 169, 177
Амфієсма, 19, 67
Амфієсмоподібна пелікула, 19, 105
Амфітецій, 165
Анізогамія (гетерогамія), 30
Антеридій, 30, 146, 176
Апланоспора, 29, 83
Апофіза, 204
Ареоли, 89
Архегоній, 146, 176
Асимілятори, 173
Ауксиллярна клітина, 111, 112
Ауксозигота, 91
Багрянковий крохмаль, 108
Базальне тіло (кінетосома), 19, 20, 75, 99, 102
Бентос, 34
Білки-гістони, 56
Бріологія, 10, 146
Бріофіти, 157
Білки-тубуліни, 56
Бокоспорогонні мохи, 180
Бруньки ламкі, 154
Бруньки ризоїдні, 154
Вакуолі скоротливі, 21, 56, 73, 106, 107, 118, 121
Вакуолі травні, 21
Вегетативне розмноження, 28, 29
Велум, 89
Верхоспорогонні мохи, 180
Вивідкова брунька, 28, 29, 178, 207
Вивідкові бульбочки, 28, 166
Вивідкове тільце, 172, 193, 207
Віолаксантин, 81
Вічко, 20, 21
Водоносні клітини, 186
Волютин, 50
Газові вакуолі, 49
Галобіонти, 35
Гаметангії, 30, 119, 135, 176
Гаметичний мейоз (редукція), 31
Гаметофіт, 30, 151
Гаметофор, 147
Гапlobіонт, 30
Гаплодиплофазний цикл, 31, 139
Гаплофазний цикл, 31, 139
Гаптонема, 99
Гаусторія, 180
Гематохром, 20, 123
Гемізооспора, 29, 77
Гемімонадний тип морфологічної структури, 24
Гетеробластія, 83
Гетерогамія, 30, 137
Гетероморфна зміна (чергування) поколінь, 31
Гетероталізм, 30
Гетеротрихальний тип морфологічної структури, 26, 138
Гетеротрофи, 44
Гетероцисти, 50, 52, 53, 54
Гіалодерма, 184, 186, 200
Гідроїди, 194, 196
Гілочки вивідкові, 154
Гілочки ламкі, 154
Гіпноспора, 29, 91, 119, 125
Гіповальва, 66
Гіпокон, 64, 66
Гіпотека, 89
Гіпофіза, 194, 195, 204
Гологамія, 29, 65, 72, 103
Гомойогідричні, 32
Гомоталізм, 30
Гоніомластні нитки, 110, 111
Гормогоній, 50
Гормоцит, 50
Грани, 22
Двodomні мохи, 152
Десмосхізис, 24, 25
Джгутики, 20
Джгутики гетеродинамічні, 99, 106

Джгутики гетероконтні, 70, 74, 96, 99, 106
 Джгутики гетероморфні, 74, 99
 Джгутики ізодинамічні, 99
 Джгутики ізоконтні, 99
 Джгутики ізоморфні, 99
 Джгутикові корені, 20
 Дикаріон, 31
 Динокаріон, 65
 Диплобіонт, 30
 Диплофазний цикл, 31, 83
 Дискоболоцити, 72
 Дискокристати, 57
 Діадиноксантин, 65
 Діноксантин, 65
 Екзоспорій (екзина), 185
 Екзостом, 205
 Елатери, 165, 169
 Ендопласт, 19
 Ендосома, 59
 Ендоспорій (інтина), 185
 Ендостом, 205
 Ендотецій, 165
 Епівальва, 66
 Епігеїди, 36, 155, 219
 Епігон, 152
 Епідерма, 163, 184
 Епікон, 64, 66
 Епіксили, 155
 Епіліти, 34, 36, 155, 219
 Епіпеліти, 34
 Епітека, 89
 Епіфіли, 155
 Епіфіти, 34, 36, 119, 155, 219
 Епіфітофори, 155
 Епіфрагма, 195
 Зеаксантин, 49
 Зиготичний мейоз (редукція), 31, 32, 142
 Зооксантела, 33,
 Зооспора, 29
 Зоохлорела, 33
 Ізогамія, 30, 65, 125
 Ізоморфна зміна (чергування) поколінь, 31, 114
 Інтеркалярний ріст, 165
 Інцертофіли, 156
 Каріогамія, 31
 Капсальний тип морфологічної структури, 24
 Каротини, 21
 Карпогон, 30, 110, 114
 Карпоспорангій, 111
 Карпоспори, 108, 112
 Карпоспорофіт, 107, 112
 Каулідії, 146
 Каулоїд, 135
 Кільце, 191, 204, 205
 Кільцева борозна, 118
 Кінетосома, 19, 70
 Ковпачок, 191, 210
 Кокоїдний тип морфологічної структури, 24
 Коколіти, 38
 Колонка, 165
 Концептакули, 87, 114
 Кон'югація, 30, 142, 153
 Коробочка, 153, 161, 165, 169, 171, 172, 182, 184, 188, 195, 204
 Кристи дисковидні, 45
 Кристи пластинчасті, 45
 Кристи трубчасті, 45, 61
 Ксантофіли, 135
 Ламели, 22, 96, 164
 Ламінарин, 81
 Лептоїди, 196
 Листки вивідкові, 154
 Листки диморфні, 190
 Листки ламкі, 154
 Лютеїн, 49, 57, 70, 72, 103, 108
 Макрогамети, 118
 Маміли, 202
 Мастигонема, 19, 58
 Матрикс, 21, 56
 Мейоз гам етичний, 78
 Мейоз зиготичний, 65, 132, 139
 Мейоз сторичний, 85
 Мейоспора, 29
 Меристодерма, 82
 Мікрогамети, 118
 Мікротрубочки, 19
 Мітоз, 23
 Мітоз відкритий, 23, 29, 72
 Мітоз закритий, 23, 29, 59
 Мітоз напіввідкритий, 23, 29, 142
 Мітоспора, 29
 Монадний тип морфологічної структури, 23, 102
 Моноспора, 29, 110, 114
 Моноспорангій, 109
 Моноспорофіт, 111
 Мохи артродонтні, 205
 Мохи гаплотепідні, 205
 Мохи гетеротепідні, 206

Мохи диплолепідні, 206
 Мукоцисти, 58, 100
 Муреїн, 49, 50
 Нейстон, 34
 Неклітинна будова, 135
 Нематодонтний перистом –
 Нитчастий тип морфологічної
 структури, 25, 140
 Нуклеоїд, 49
 Нуклеоморф, 22, 62, 103
 Однодомні, 30, 152
 Олійні тільця, 174
 Областемні нитки, 111
 Оогамія, 30, 139
 Оогоній, 30
 Оперон, 21
 Оцелоїд, 62
 Папіли, 162, 202
 Парабазальне тіло, 20, 65, 76
 Парамілон, 58
 Парафлагелярне тіло, 58, 78
 Парафізи, 82, 152, 153, 180
 Парафілії, 202
 Паренхіматозний тип
 морфологічної структури, 26, 82
 Пелікула, 19, 58
 Перигоній, 152, 203
 Перигіній, 169, 170
 Перидерм, 53, 54
 Перинуклеарний
 ендоплазматичний ретикулум, 108
 Перипласт, 19, 74
 Перистом, 191, 197
 Перистом подвійний, 218
 Перистом простий, 195, 198, 205
 Перихецій, 152, 203
 Перипластидний простір, 22, 81
 Перифітон, 34, 126
 Періантій, 169, 170
 Пероксисоми, 21
 Підставки антеридіальні, 174
 Підставки архегональні, 174
 Піреноїд, 20, 21, 22, 81, 104, 164
 Піреносома, 164
 Плазмалема, 18
 Плазмогамія, 31
 Планктон, 52
 Планозигота, 132, 133
 Пластиди вторинно симбіотичні,
 22, 104
 Пластиди первинно симбіотичні,
 102, 107
 Платикристати, 98
 Пойкілогідричні організми, 32 157
 Показчики, 194
 Полярні кільця, 108
 Поясок, 66, 89
 Предперистом, 205
 Продих, 163, 173
 Протонема, 146, 153, 212
 Протонема вторинна, 200
 Протонема первинна, 200, 206
 Псевдоелатера, 163, 164
 Псевдоподії (псевдоніжки), 62, 117,
 184, 202
 Псевдоцилії, 24
 Псевдоперіантій, 173, 174
 Псевдопаренхіматозний тип
 морфологічної структури, 26
 Пузула, 21, 67
 Релікти, 150
 Ретронема, 19, 69, 77
 Рецептацили, 87
 Ризоїди, 135, 164, 174
 Ризоїдна повсть, 146
 Ризопласт, 20, 118
 Ризоподії, 20
 Римопортула, 93
 Різнострижаний тип морфологічної
 структури, 25, 26
 Родопласти, 22, 47, 70, 81, 90, 96
 Родопластна ендоплазматична
 сітка, 69
 Родопсин, 118
 Сарциноїдний тип морфологічної
 структури, 24
 Синзооспора, 79
 Ситоподібні трубки, 85
 Сифон, 58, 137
 Сифональний тип морфологічної
 структури, 27, 78, 136
 Сифонокладальний тип
 морфологічної структури, 27, 134
 Скафідії, 87
 Склеродерма, 183, 201
 Соматичний мейоз (редукція), 31
 Соматогамія, 29
 Сперматангій, 112
 Сперматизація, 30
 Спермацій, 109, 111, 112
 Спорангій, 195
 Споричний мейоз (редукція), 31
 Спорогон, 163, 183, 189
 Спорополенін, 127, 130

Спорофіт, 30, 31, 151
Стереом, 201, 203
Стереїди, 194
Стефаноконтні зооспори, 136
Стигма, 20, 75
Стопа, 174, 184, 188, 204
Страменопіли, 75
Стулка, 89, 92, 188
Супровідники, 194, 203
Сфагнол, 184
Схізогенні порожнини, 166
Таксони, 10
Тетраспора, 29, 114
Тетраспорангії, 82, 84, 110
Тетраспорофіт, 110
Тилакоїди, 21, 50, 164
Тканинний тип морфологічної структури, 26
Тонопласт, 23, 56, 118
Трабекули, 205
Трихальний тип морфологічної структури, 25
Травні вакуплі, 21
Трихобласти, 111
Трихогіна, 112
Трихоми, 50, 54
Трихоталічний ріст, 85
Трихоцисти, 69, 70, 102, 117
Тубулокрисати, 61
Ундулоподія, 19
Урночка, 204
Фізоди, 81
Фікобіліни, 21, 103, 104
Фікобілісоми, 50, 105, 108
Фікоеритрин, 21, 49
Фікоколоїди, 108
Фікологія, 10
Фікопласт, 118, 122
Фікоціанін, 21, 49
Філаменти, 20, 182
Філоїд, 135
Філідії, 146, 183
Фітопланктон, 33
Флавін, 58
Форамен, 89
Фоторецептори, 20, 76
Фрагментація, 50, 118, 153, 206
Фрагмопласт, 118
Фукоксантин, 70, 72, 90
Харофітна морфологічна структура, 138
Хети, 141
Хлоренхіма, 163
Хлоронема, 200
Хлоропласти, 20, 22, 47, 116
Хлоропласти вторинно-симбіотичні, 22, 57
Хлоропласти первинно-симбіотичні, 22, 47, 118
Хлоропластна ендоплазматична сітка, 20
Хлорофіли, 116
Хлорофілоносні клітини, 186
Хризоламінарин, 65, 76, 97
Хроматоплазма, 49
Хроматофор, 21
Ценобій, 24, 123
Центріолі, 19, 21, 141
Центроплазма, 49
Цикломорфоз, 31, 70, 100, 106, 114
Цистокарпій, 112
Цитокінез, 27
Цитоскелет, 20
Ціанели, 64, 105
Ціанопласти, 47, 104, 105
Ціанофіцинові гранули, 50
Черевні луски, 171
Шийка, 204
Шов (рафе) 94

ЛІТЕРАТУРНІ ДЖЕРЕЛА ТА САЙТИ ІНТЕРНЕТУ

Основні.

- Бойко М.Ф.* Ботаніка. Систематика несудинних рослин. – Київ: Видавництво Ліра-К, 2013. – 276 с.
- Ботаника.* Учебник для вузов: в 4 т: / П. Зитте и др.; на основе учебника Э.Страсбургера и др. Перевод с нем. Т. 3. Эволюция и систематика / под ред А.К.Тимонина, И.И.Сидоровой. – М.: Академия, 2007. – 576 с.
- Водоросли.* Справочник. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.
- Зеров Д.К.* Очерк филогении бессосудистых растений. – Киев: Наук. думка, 1972. – 315 с.
- Костіков І.Ю., Джаган В.В., Демченко Е.М., Бойко О.А., Бойко В.Р., Романенко П.О.* Ботаніка. Водорості та гриби. Навчальний посібник. – Київ: Арістей, 2006. – 476 с.
- Мандрик В.Ю., Колесник О.Б.* Основи альгології (навчальний посібник). – Київ: Фітосоціоцентр, 2006. – 350 с.
- Масюк Н.П.* Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. – Киев: Наук. думка, 1993. – 232 с.
- Масюк Н.П., Костіков І.Ю.* Водорості в системі органічного світу. – Київ: Академперіодика, 2002. – 178 с.
- Саут Р., Уиттик А.* Основы альгологии. – М.: Мир, 1990. – 595 с.
- Bryophyte biology.* / [edited by] Bernard Goffinet & A.Jonathan Shaw. – 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. – 565 p.
- Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.* Begründet von E. Strasburger, F.Noll, H.Schrenck, A.F.W. Schimper. 35 Auflage neubearbeitet von P. Sitte und and. – Heidelberg-Berlin: Spectrum Akademischen Verlag, 2002.
- Van den Hoek C., Mann D.C., Jahns H.M.* Algae. An introduction to phycology. – Cambridge University Press, 1995. – 627 p.

Додаткові.

- Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М.* Флора мохів Української РСР. Вип. 1. – Київ: Наук. думка, 1987. – 180 с.
- Бойко М.Ф.* Чекліст мохоподібних України. – Херсон: Айлант, 2008. – 232 с.
- Бойко М.Ф.* Червоний список мохоподібних України (Red List of Bryobionta of Ukraine). – Херсон: Айлант, 2010. – 94 с.
- Бойко М.Ф.* Українські назви мохоподібних // Чорноморськ. ботан. журн. – 2015.- 11 (2): 178-216. doi: 10.14255 /2308-9628/15.112/5
- Ботаника.* Лаб. практикум: в 4 ч. Ч. 2. Альгологія files.lib.sfu-kras.ru/ebibl/umkd/u_lab_2.
- Визначник прісноводних водоростей України.* – Т. 1-IX.- Київ: Наук. думка, 1938-1991.
- Водоросли, лишайники и мохообразные СССР / Отв. ред М.В.Горленко.* – М.: Мысль, 1978. – 365 с.
- Грин Н., Стаут У., Тейлор Д.* Биология. В 3-х томах. – М.: Мир, 1990.
- Данилків І., Лобачевська О., Рабик І., Щербаченко О.* Словник біологічних термінів. – Львів, 2008. – 149 с.
- Жизнь растений.* – М.: Просвещение. В 6 томах, Т. 3. Водоросли, 1977. – 487 с.; Т. 4. Мохообразные, 1978. – М.: Просвещение, 1977. – 487 с.
- Калинець-Мамчур З.* Словник-довідник з альгології та мікології. – Львів: Львівський національний університет імені Івана Франка, 2011. – 399 с.
- Кондратьева Н.В.* Прокариотические водоросли. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Вып. 1. Ч.1., Ч. 2.— Киев, 1995. – 236 с., 2001. – 343 с.

- Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М. та ін.* Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). – К.: Фітосоціоцентр, 2001.–229 с.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.В.* Филема органического мира. Ч. 2. – СПб.: Наука, 1997. – 381 с.
- Мельничук В. М.* Определитель листовых мхов средней полосы и юга Европейской части СССР.– Киев: Наук. думка, 1970.– 442 с.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С.* Современная ботаника. – М.: Мир. В 2 –х томах. – Т. 1.– 1990. – 347 с.
- Топачевский А.В., Масюк Н.П.* Пресноводные водорости Украинской ССР.– К.: Вища школа, 1984.– 336 с.
- Флора споровых растений СССР. Т.3. Листостебельные мхи / ред. А.Л.Абрамова, К.И.Ладыженская, Л.И. Савич-Любицкая.* – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – 331 с.
- Шляков Р.Н.* Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация.– Л.: Наука, 1975. – 148 с.
- Червона книга України. Рослинний світ.*– К.:Глобалконсалтинг, 2009.– 900 с.
- Voiko M.F.* The Second Checklist of Bryobionta of Ukraine // *Chornomors'k. bot. z.*, 10 (4): 426-487. doi: 10. 14255/2308-9628/14.104/2.
- Buck W.R. & Goffinet B.* Morphology and classification of mosses // *Shaw A.J. & Goffinet B. (eds.). Bryophyte Biology.*– Cambridge: Cambridge Univ. Press., 2000. – P. 71-123.
- Cavalier-Smith T.* A revised six-kingdom system of life // *Biol. Rev.*– 1998.– 73.– P. 203-266.
- Crandall-Stotler B., Stotler R.E.* Morphology and classification of the Marchantiophyta // *Bryophyte Biology.* – Cambridge: Cambridge University Press, 2000. – P. 21-70.
- Crandall-Stotler B., Stotler R.E. and D.G.Long.* Morphology and classification of the Marchantiophyta // *Bryophyte Biology.* – Cambridge: Cambridge University Press, 2009. – P. 1-54.
- Crosby M.R., Magil R. E., Allen B., He S.* A checklist of the mosses. – St Louis: Missouri Botanical Garden.– 1999. – 319 p.
- Eckel P.M.* Andreaeobryaceae. Moss Flora of North America .– 2007, 27.– P. 108-110.
- Eisen J.A.* Phylogenomics: improving functional predictions for uncharacterized genes by evolutionary analysis // *Genome Research.*– 1998, 8.– P. 163-167.
- Frahm J., Frey W.* Moosflora.– Stuttgart: Ulmer, 2004.– 537 s.
- Frey W., Frahm J.-P, Fischer E., Lobin W.* Die Moos- und Farnpflanzen Europas // *Kleine Kryptogamenflora.*– Band IV.– Stuttgart ·Jena ·New York: Gustav Fischer Verlag, 1995. – 426 s.
- Goffinet B., Buck W.R. and Shaw A.J.* Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta // *Bryophyte bryology.*– Second edition:: Cambridge University Press, 2009.– P. 55-138.
- Graham L.E., Wilcox L.W.* Algae.– Prentice Hall: Upper Saddle River, 2000.– 712 с.
- Hill M.O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M.A.et al.* An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia // *Journal of Bryology.*– 2006.– 28.– P. 198-267.
- Proctor M .C. F.* Physiological ecology // *Bryophyte bryology: Cambridge University Press,* 2009. – P. 237-268.
- Red Data Book of European bryophytes.*– Trondheim: Europ. Comm. for Conserv. of Bryophytes, 1995.– 291 p.
- www.ubcbotanicalgarden.org/ 2005/05 potd/takakia_lepidoz. php.
- <http://en.wikipedia.org/wiki/Bryopsida>[http:// en.wikipedia.org/wiki/Bryopsida](http://en.wikipedia.org/wiki/Bryopsida)
- [http:// en.wikipedia.org/wiki/Andreaeobryum](http://en.wikipedia.org/wiki/Andreaeobryum)”).

Навчальне видання

Бойко Михайло Федосійович

БОТАНІКА
Систематика несудинних рослин

Навчальний посібник

Авторська редакція
Комп'ютерна верстка – С.М.Бойко
Обкладинка – С.М.Бойко

Підписано до друку 15.01.2013.
Тираж 300

Видавництво Ліра-К
Свідоцтво № 3981, серія ДК
М. Київ, вул.. Прилужна 14, оф. 42