

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

T. V. Sedova

KARYOLOGY
OF THE ALGAE

Т. В. Седова

КАРИОЛОГИЯ
ВОДОРΟΣЛЕЙ

*виз. автора
29. 1998г. Т. Седов.*

ST. PETERSBURG
«NAUKA»
1996

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
1996

УДК 582.26:576.312

Седова Т. В. Кариология водорослей. — СПб., 1996. — 386 с.

Одна из наиболее полных в литературе сводок по кариологии водорослей. Является логическим продолжением монографии «Основы цитологии водорослей», опубликованной в 1977 г., и завершает обобщение материала, касающегося клеточной организации водорослей. Наряду с краткой характеристикой водорослей как типичных представителей низших растений описывается их структурная организация, даются классификация и филогения, а также краткая история кариологических исследований. Специальный раздел посвящен особенностям ядра, митоза и кариотипа водорослей. Особое место занимает описание кариологической специфики различных отделов водорослей. Теоретически осмысливается значение цитологического метода в систематике и филогении водорослей. Приложение включает список хромосомных чисел.

Книга предназначена для широкого круга биологов — цитологов, физиологов, ботаников-систематиков, а также преподавателей и студентов университетов и педагогических вузов. Ил. 60. Табл. 3. Библ. 1615 назв.

Ответственный редактор
докт. биол. наук К. Л. ВИНОВА

*Издание осуществлено
при поддержке Российского фонда
фундаментальных исследований
проект № 95-04-135646*

С 1906000000-524 Без объявления
042 (02)-96

ISBN 5-02-026058-4

© Седова Т. В., 1996 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение клетки водорослей имеет более чем столетнюю историю, тем не менее она не стала объектом пристального внимания цитологов прежде всего из-за трудностей методического характера, связанных со спецификой строения и химического состава клеточных покровов (особенно минерализованных, как у диатомовых и кокколитофорида), мелкими размерами клеток и т. п. Очень сложной для цитологических исследований оказалась большая группа водорослей, обитающих в морях и континентальных водоемах с повышенной соленостью.

В систематике водорослей нередко испытываются серьезные затруднения при выяснении систематической принадлежности организмов, их положения в системе, отражением чего является многообразие систем и отсутствие общепринятой. Последние наглядно иллюстрируют харовые водоросли. Здесь объем таксона зависит от избранной системы. В некоторых литературных источниках дается указание объема таксона параллельно по двум системам, что в значительной степени осложняет обсуждение многих вопросов, в том числе и кариологических. Кроме того, существует большая группа водорослей неясного систематического положения. Обычно при решении подобных вопросов важное место отводится кариологическим критериям, но альгологи в своей работе практически их во внимание не принимают. Это в значительной степени обусловлено тем, что кариология водорослей в современном состоянии представляет сумму сведений, а не систему знаний.

Водоросли отличаются необычайно разнообразием организации клеточных структур, что нередко обнаруживается даже на видовом уровне. Ядро в этом отношении не составляет исключения. В настоящее время накопилось большое количество разрозненных и трудно сопоставимых фактов, которые не укладываются в рамки классической схемы строения интерфазных и делящихся ядер. Многие даже небольшие по объему таксоны остаются кариологически не обследованными, нет полного списка хромосомных чисел, а между тем хромосомное число — одна из важнейших характеристик вида. В отличие от протозоологии не разработаны общая концепция типов интерфазного ядра и митоза и принципы их классификации.

Наиболее распространенным способом ядерного деления у водорослей является митоз. Мейоз относится к числу нерегулярных процессов и встречается значительно реже. Амитоз зарегистрирован в единичных случаях и изучен очень слабо. Ввиду высокой значимости в особую главу выделен материал, касающийся характеристики кариотипа водорослей. В монографии предпринимается попытка не только дать общее представление о митозе, мейозе и кариотипе водорослей, но и выявить специфические их особенности для каждого из отделов в отдельности, что нашло отражение в построении глав III—V по таксономическому принципу.

Публикуемый список хромосомных чисел подводит итог почти 100-летнему их изучению по 1995 год включительно. Он содержит 1267 видовых названий, относящихся к 406 родам. Там, где позволяет материал, дается подразделение на классы и порядки, которые располагаются в соответствии с принятой системой. Роды внутри порядков и виды в пределах рода приводятся в алфавитном порядке. В сравнительно немногих случаях имеются сведения о формах, разновидностях и подвидах. Некоторые таксоны изучались на уровне штаммов или клонов, что дает дополнительную информацию о природе того или иного таксона. Из-за небольшого объема сведений в пределах некоторых отделов материал не подразделяется на более мелкие таксоны. В указателе латинских названий водорослей выделен жирным шрифтом номер страницы, на которой указывается число хромосом для конкретного вида, что важно для справочных целей.

В монографии строго выдерживается принцип сохранения названий таксонов, которые приводятся в цитируемых работах, а также фамилии авторов родовых и видовых названий, и последние отсутствуют, если не приводятся. В списке хромосомных чисел фамилии авторов видовых названий подверглись единообразным сокращениям в соответствии с рекомендацией "Указателя к библиографии советской литературы по водорослям 1961—1970 гг." (Л.: Изд-во АН СССР, 1983) и не приводятся, если не указаны в литературном источнике. Синонимика видовых и родовых названий не сводилась, поэтому один род или вид может оказаться в нескольких местах списка. Таксоны с одинаковым названием, но разные по объему различаются по их авторам. Для каждого вида указаны по возможности все установленные для него числа хромосом. Приблизительное число хромосом обозначается знаком ~. Авторы, определившие одинаковое число хромосом, цитируются в хронологическом порядке. Как правило, они указаны по оригиналам и лишь в случае недоступности изданий цитируются по другим источникам, указанным в скобках. Цитирование автора без указания года означает, что его данные не опубликованы и впервые сообщаются другим автором, на которого дается ссылка. Знак ? перед числом хромосом указывает на сомнение, является ли оно гаплоидным или диплоидным.

Материал в книге расположен таким образом, чтобы дать наиболее полное представление о специфике кариологии водорослей, причем наряду с уже утвердившимися, хорошо обоснованными положениями приводятся и дискуссионные, требующие проверки. Одновременно с этим делается попытка показать кариологическое своеобразие всех отделов эукариотических водорослей. При цитировании литературы автор старался включить работы, которые давали бы полное представление об истории вопроса (с момента открытия явления) и основных этапах разработки до современного состояния.

Автор глубоко признателен своим молодым коллегам О. Н. Болдиной и И. А. Константиновой за огромную помощь в подготовке монографии к изданию, а также пользуется случаем высказать слова благодарности Л. А. Стрелковой за сбор и обработку материалов по числам хромосом.

ВВЕДЕНИЕ

Общая характеристика водорослей

Водоросли — низшие растения, наиболее существенным признаком которых является отсутствие, даже при очень сложной расчлененности тела (слоевища, или таллома), настоящих стеблей, листьев или корней, типичных для высших растений. Таллом водорослей может быть амебоидным, монадным, коккоидным, пальмеллоидным, нитчатым (свободноживущим или прикрепленным, простым или ветвящимся), пластинчатым, сифонным, т. е. он представлен разными ступенями морфологической дифференциации.

Среди водорослей наряду с одноклеточными существуют колониальные и многоклеточные формы. Клетка вошла в состав многоклеточных водорослей, по всей видимости, после того, как на протяжении длительного исторического периода проделала путь в качестве одноклеточного организма. Несомненно, такой организм должен быть лишен черт специализации. Между клетками многоклеточного таллома складываются качественно новые отношения. Простые многоклеточные талломы в виде свободноплавающих однорядных нитей состоят из однородных клеток с одинаковой способностью к росту и делению. Такие талломы характеризуются диффузным ростом. При прикрепленном образе жизни возникает дифференциация слоевища. Базальная клетка превращается в орган прикрепления, а верхушечная может заканчиваться волоском, состоящим из нескольких неспособных к делению клеток. Морфологическое расчленение таллома сопровождается дифференциацией составляющих его клеток. Дифференциация и специализация клеток внутри таллома в конечном счете привели к образованию тканей и органов. В частности, рост таллома оказывается приуроченным к строго определенным меристематическим зонам. Такая зона может располагаться в средней части таллома (интеркалярный рост), в апикальной части (апикальный рост) или в базальной (базальный рост). В талломе появляются специализированные клетки, которые формируют споры и гаметы, осуществляющие соответственно бесполое и половое размножение.

Важным этапом эволюции растительного мира стало возникновение эукариотических организмов. Это событие, по всей видимости, произошло в докембрии. Однако не осталось почти никаких палеонтологических свидетельств о предковых формах современных во-

дорослей. Единственным источником сведений, позволяющих реконструировать облик древней клетки, становится сравнительно-цитологическое изучение водорослей, которое даст возможность выявить наиболее архаические признаки.

Классификация и филогенетические связи

Водоросли — многочисленная и крайне неоднородная группа организмов, рассматриваемая как совокупность самостоятельных таксономических отделов. В соответствии с принятой нами системой выделяется 13 отделов водорослей: *Cyanophyta*, *Prochlorophyta*, *Rhodophyta*, *Chrysophyta*, *Bacillariophyta*, *Xanthophyta*, *Dinophyta* (*Pyrrophyta*), *Euglenophyta*, *Phaeophyta*, *Chlorophyta*, *Charophyta*, *Cryptophyta*, *Chloromonadophyta*. При разделении водорослей на отделы учитываются два критерия: морфология (особенности строения таллома) и различия в пигментном составе.

Современная систематика водорослей характеризуется расширением арсенала признаков за счет привлечения микроморфологических, что неизбежно влечет за собой таксономические перестройки.

Представление о родственных связях между различными отделами водорослей дает схема на рис. 1. Она предусматривает выделение двух основных стволов: прокариотических (*Cyanophyta*, *Prochlorophyta*) и эукариотических водорослей, куда входят все остальные отделы. До недавнего времени обосновывалось существование мезокариотических водорослей (отдел *Dinophyta*) (Dodge, 1965), но, как сейчас выясняется (Sigee, 1986), их правильнее рассматривать в качестве дегенерировавших эукариот, вторично утративших типичную эукариотическую организацию хроматина, или эукариот с уникальной организацией (Steidinger, Cox, 1980).

В филогенетической системе ключевое положение как прямые предшественники высших растений занимают зеленые водоросли (*Chlorophyta*).

Все отделы, кроме *Charophyta* и *Phaeophyta*, имеют одноклеточные формы, причем *Euglenophyta*, *Cryptophyta* и *Bacillariophyta* объединяют преимущественно одноклеточные водоросли, у харовых и бурых водорослей в жизненном цикле сохраняются одноклеточные стадии, представленные репродуктивными клетками. Таким образом, появляется уникальная возможность проследить, в каком направлении шло развитие клетки водорослей и каким путем осуществляется переход от одноклеточного состояния к многоклеточному.

Краткий очерк истории кариологических исследований

Несмотря на то что кариологические исследования водорослей были начаты еще в прошлом веке, кариология этой группы организмов до сих пор остается одним из наиболее слабо разработанных разделов цитологии.

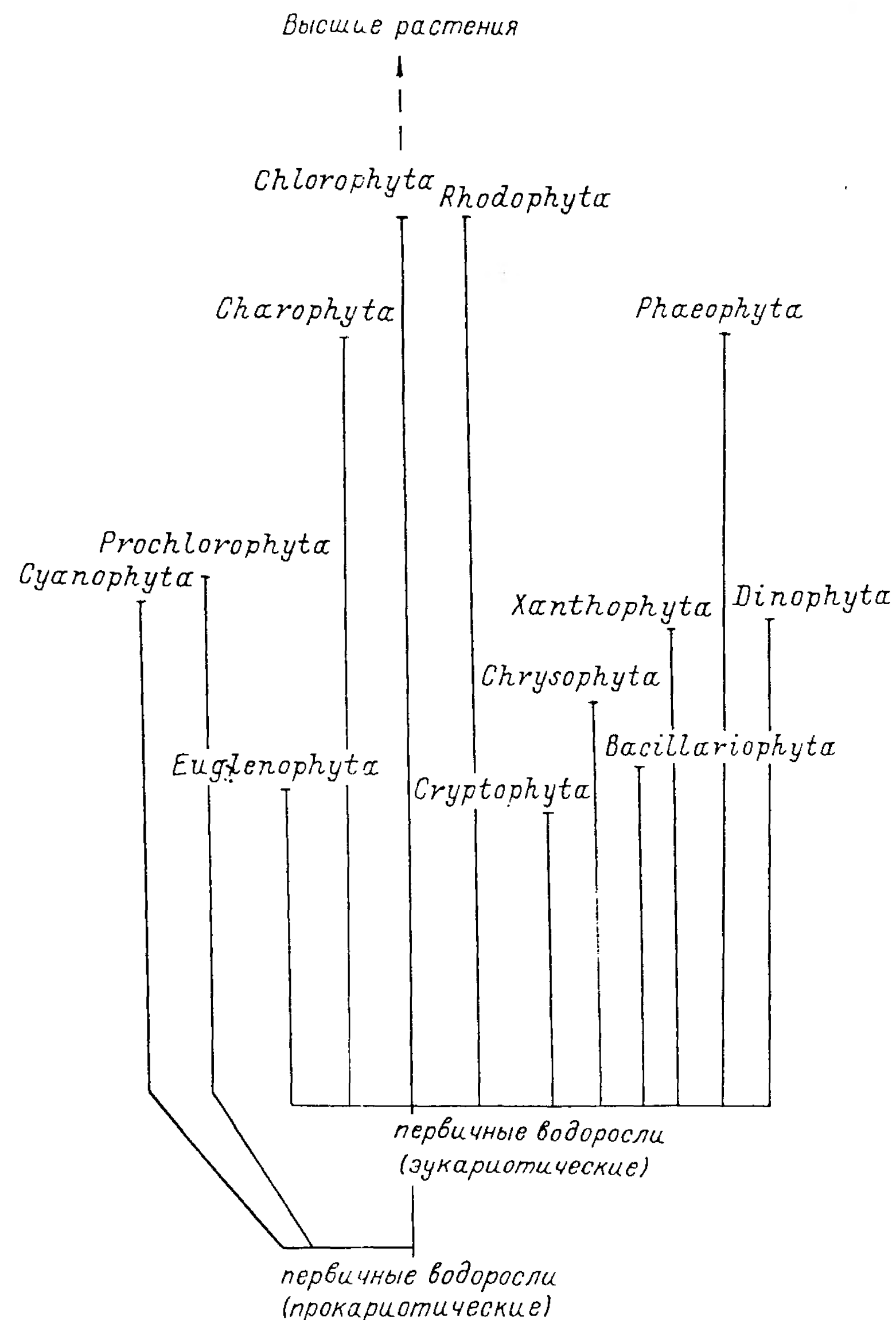


Рис. 1. Схема филогенетических связей между отделами водорослей. (Ориг.).

Впервые ядро было обнаружено в клетках десмидиевых водорослей (Braun, 1850), и к концу столетия эта органелла становится предметом пристального внимания исследователей (Strasburger, 1880; Johow, 1881; Moll, 1893; Fairchild, 1894; Blochmann, 1894; Lauterborn,

1896; Farmer, Williams, 1896; Debski, 1897; Davis, 1898; Wisselingh, 1898). К этому времени у водорослей выявляется большое разнообразие внутренней организации ядра и картин его деления, но еще довольно продолжительное время длится период накопления фактического материала и не предпринимается попыток его обобщения.

Первая сводка публикуется Гартманом (Hartmann, 1911). В ней высказывается мысль о существовании разных типов митоза у протофитов, причем особое внимание уделяется поведению хромосом и форме веретена, но в основе всех рассуждений лежит, как вскоре выяснилось, несостоятельная концепция "кариосомного ядра".

Важное значение для последующего развития цитологии имела сводка Беляра (Bělař, 1926), в которой в первые систематизированы многие неясные и противоречивые описания строения и деления ядер фитомонад. Одновременно предпринята попытка дать кариологическую характеристику некоторых из них, однако целостного представления о водорослях как очень своеобразной группе растительных организмов получить не удалось, хотя и сделан важный вывод о том, что морфологические типы ядер одноклеточных организмов представляют не усложняющийся ряд, а варианты одного и того же типа организации.

Очень полно дан фактический материал о ядерном аппарате водорослей в сводке Шусснига (Schussnig, 1953, 1960). К сожалению, ее появление не стало поворотным моментом в развитии кариологии водорослей, поскольку время появления сводки совпало с началом работ по ультраструктурному изучению клетки. Интерес исследователей оказался переключенным на другие проблемы, и сводка по существу осталась невостребованной.

Значительным событием стал сборник по кариологии водорослей, вышедший под общей редакцией Годвард (Godward, 1966). До сих пор он остается единственным в своем роде авторитетным справочным пособием, хотя не претендует на исчерпывающую полноту и не дает представления о степени разработки кариологии водорослей в целом. Важное значение имеет публикация списков хромосомных чисел, хотя подобные попытки предпринимались неоднократно и до, и после издания этой книги (Tischler, 1922; Delay, 1953; Satô, 1959; Yabu, 1975; Coe, 1967b; Kociolek, Stoermer, 1989).

Новый этап в изучении ядерного аппарата водорослей открыли электронномикроскопические исследования. Появились достаточно документированные доказательства того, что своеобразие митоза обуславливается поведением ядерной оболочки; присутствием центриолей, их положением по отношению к полюсам веретена; поведением ядрышка; формой веретена, его ориентацией в клетке; продолжительностью сохранения межзонального веретена; особенностями организации кинетохора; наличием перинуклеарной оболочки (или системы оболочек); расположением хромосом в экваториальной пластинке, степенью их дифференциации и другими специфическими чертами кариотипа. До сих пор данные подобного рода разрозненны, что затрудняет проведение их сравнительного анализа.

ГЛАВА I

ОСОБЕННОСТИ ЯДЕРНОГО АППАРАТА ВОДОРосЛЕЙ

1. МОРФОЛОГИЯ ЯДРА

Количество ядер. Клетки большинства водорослей одноядерны, хотя встречаются и многоядерные среди как одноклеточных (*Hydrodictyon*), так и многоклеточных (*Griffithsia*) форм. В последнем случае количество ядер обычно не превышает 2—3, но иногда может достигать до нескольких десятков и даже сотен. Оно прямо связано с возрастом и размерами клеток. Так, у *G. giobulifera* (Lewis, 1909) апикальные клетки содержат от 12 до 50—75 ядер, лежащие под ними молодые вегетативные клетки — от 100 до 500 ядер, а в очень старых клетках количество ядер может достигать до 3000 — 4000.

Подобная закономерность четко прослеживается у *Sphaeroplea annulina* (Palik, 1950) и харовых водорослей (Ernst, 1901; Stewart, 1937).

У *Cladophora subriana* (Schussing, 1931) в клетках размером

98—197x18—35 мкм	присутствует	от 6 до 17 ядер;
98—250x24—66 мкм	»	от 14 до 28 ядер;
300—1200x100—130 мкм	»	от 30 до 150 ядер.

Аналогичная картина выявлена у *Chaeton orpha brachygona* (Chan et al., 1978), *Urospora mirabilis* (Jorde, 1933), *Acrosiphonia* (Hudson, Waaland, 1974), *Pediastrum* (Askenasy, 1888), *Colacium vesiculosum* (Johnson, 1934). В последнем случае появление многоядерного плазмодия (рис. 2) вызвано задержкой деления цитоплазмы при регулярном делении ядра. В результате возникает плазмодий с 2, 4 и 8 ядрами. Наряду с этим наблюдаются плазмодии с 3, 5, 6 и 7 ядрами. Их появление объясняется либо не строго синхронным делением 2- или 4-ядерного плазмодия, либо почкованием, в результате чего в отпочковывающиеся участки попадает разное количество ядер.

В цикле развития некоторых водорослей многоядерное состояние, вызываемое задержкой цитокинеза, становится регулярным. В одних случаях оно оказывается непродолжительным и обычно приуроченным к периоду, предшествующему образованию спор (Седова, 1969, 1980; Chowdary, Mathew, 1982), в других — растянуто по времени (Smith, 1916a), в третьих — приводит к появлению многоядерных клеток и одноядерными на короткое время становятся

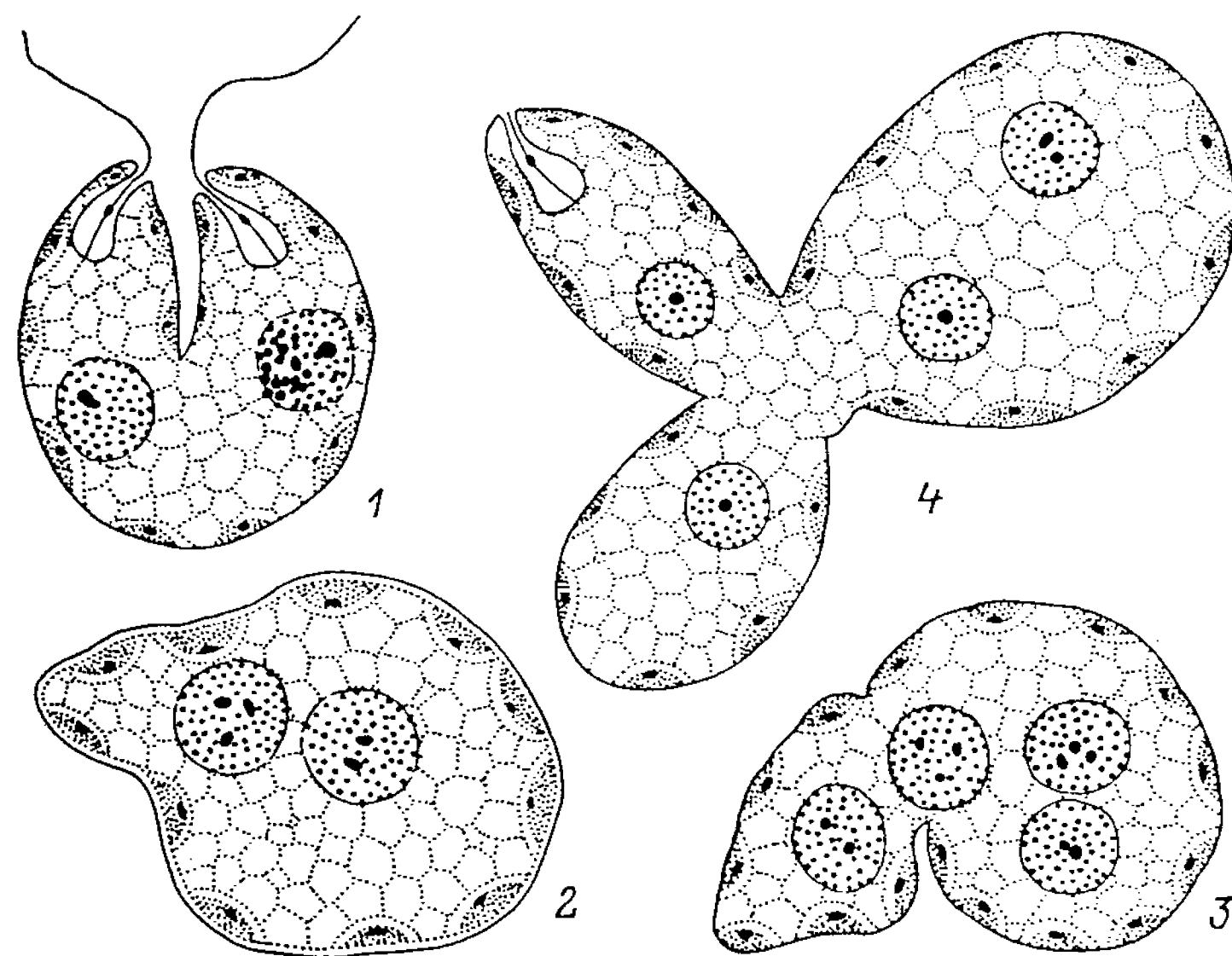


Рис. 2. Формирование многоядерного плазмодия у *Colacium vesiculosum*. (По: Johnson, 1934).

1 — деление подвижной клетки; 2—4 — различные этапы клеточного деления, приводящего к образованию многоядерного плазмодия.

только репродуктивные клетки (Smith, 1916b). Во всех случаях клеточное деление наступает после образования определенного количества ядер. Цитокинез может быть не связанным по времени с митозом, что характерно для сифонокладовых водорослей, или вовсе выпадает, например у представителей пор. *Siphonales*. В цикле развития тех и других время от времени многоядерное состояние сменяется непродолжительной одноядерной стадией. Она приурочена к появлению специализированных клеток полового и бесполого размножения.

Таким образом, многоядерность может быть либо непродолжительным состоянием в цикле развития, либо формой существования организма.

Количество ядер на клетку не является специфическим видовым признаком. У разных видов кладофор (Wik-Sjöstedt, 1970) в апикальных клетках число ядер варьирует от 5 до 35 на клетку. В базальных клетках их число доходит до 200.

Размеры ядер. У водорослей этот показатель колеблется в очень широком диапазоне (табл. 1). Размеры ядра в значительной степени зависят от размеров клетки и ее возраста. Эта закономерность более четко выявляется у одноклеточных, чем у многоклеточных водорослей, но бывают и исключения. У тех и других встречаются мелкие ядра, не превышающие 1.0 мкм в диам. Самое крупное ядро обнаружено в оогонии *Nitella hyalina* (Stewart, 1937): достигает

60 мкм в диам. Связь между размером ядер, возрастом и функциональным состоянием клеток прослеживается четко, например, у *Bryopsis plumosa* (Zinnecker, 1935; Chowdary et al., 1982). Так, ядра молодого таллома имеют диаметр 3.2—4.0, гаметагия — 2.0—2.5, зиготы — 3.0, первичное ядро — 10—30, вторичное ядро — 8.0 мкм. У *Spirogyra crassa* (Schölm, 1968) колебания размеров ядра и ядрышка связаны с температурным режимом и временем суток. Наиболее крупными ядра оказались в полдень, а самыми мелкими в полночь. Повышение температуры вызывает увеличение размеров ядра и ядрышка, а охлаждение — уменьшение. Укорочение световой экспозиции приводит к уменьшению размеров ядер. Возвращение к исходной продолжительности дня восстанавливает первоначальные размеры ядра. Таким образом, существует суточная периодичность в колебании размеров ядра, очевидно обусловленная ритмом обменных процессов.

При переходе к делению увеличение размеров ядер происходит скачкообразно (Tschermak-Woess, Hasitschka-Jenschke, 1958a).

Форма ядер. Чаще всего встречаются круглые, овальные, линзовидные и чечевицевидные, реже веретеновидные, неправильно яйцевидные, грушевидные, бобовидные, спиралевидные ядра. Своеобразный вид придают ядрам многочисленные глубокие складки, лопасти и инвагинации, образованные оболочкой (Chambers, Mercer, 1964; Lee, Fultz, 1970; Moestrup, Hoffman, 1975).

Таблица 1

Характеристика неделящихся ядер у водорослей различной систематической принадлежности

Водоросль	Ядро		Ядрышко		Литературный источник
	число	размер (мкм)	число	размер (мкм)	
Chlorophyta					
<i>Chlamydomonas bullosa</i>	1	2.4	1	1.4	Cann, Pennick, 1982
<i>Platydorina caudata</i>	1	9.0	1	2.8	Harris, Starr, 1969
<i>Pteromonas tenuis</i>	1	1.5	1	0.5—0.75	Belcher, Swale, 1967
<i>Coelastrum cambricum</i>	1	2.0—2.5	1	0.7—0.9	Mathew, Chowdary, 1982a
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	1	3.6	1	1.5	McArthur, Moss, 1978
<i>Microthamnion kützingianum</i>	1	1.6—2.0	1	0.4—0.7	Abbas, 1965
<i>Monostroma latissimum</i>	1	1.5	1	0.3—0.5	Carter, 1926
<i>Oedogonium flavescens</i>	1	7.4—8.5	1-2	1.8	Das, 1971
<i>Stigeoclonium subspinosum</i>			1		
гаплофаза	1	4.0—5.0	1	1.3—2.5	Juller, 1937
диплофаза	1	7.8—8.0	1	2.3—4.0	
<i>S. helveticum</i>	1	2.0—4.0	1	1.0—2.2	Sarma, Shashikala, 1980a
<i>Ulothrix zonata</i>	1	4.6—9.1	1	2.3—4.1	Sarma, 1963a
<i>Ulva lactuca</i>	1	2.0	1	0.8	Carter, 1926
<i>Closterium ehrenbergii</i>	1	31—32	30-50	1.5—1.3	Kopetzky-Rechtperg, 1932
<i>Desmidium aptogonum</i>	1	4.8—7.8	1	3.5—4.0	Abhayavardhani, Sarma, 1982

Таблица 1 (продолжение)

Водоросль	Ядро		Ядрышко		Литературный источник
	число	размер (мкм)	число	размер (мкм)	
<i>Micrasterias crux-melitensis</i>	1	10.8—13.5x 10.8—16.2	1	5.4—6.8	Vedajanani, Sarma, 1978d
<i>M. radiata</i>	1	18	1	9.0	Waris, 1950
<i>Spirogyra crassa</i>	1	40	1	14—16	Godward, 1950a
<i>S. neglecta</i>	1	18—22	1-2	11—14	Godward, Newnham, 1965
<i>S. hyalina</i>	1	5.0—8.0	1	—	Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>Zygnema cruciatum</i>	1	4.0—8.0	1-2	3.0—4.0	Prasad, Godward, 1966
<i>Z. insigne</i>	1	12	1	4.0—5.0	Vedajanani, Sarma, 1978b
<i>Acetabularia major</i>	1	150—170	—	—	Schweiger et al., 1974
<i>A. mediterranea</i>	1	104—125	—	—	Schulze, 1939
<i>Bryopsis hypnoides</i>	Мн.	3.2—4.8	1	1.6—2.4	Chowdary et al., 1982
<i>Cladophora callicoma</i>	*	3.0—5.0	1	2.5	Chaudhary, 1978
<i>Codium dwarkense</i>	*	4.0—5.0	2	1.0	Singh, Chowdary, 1982
<i>Rhizoclonium hieroglyphicum</i>	*	4.5—6.0	1—2	1.5	Peterschilka, 1924
Charophyta					
<i>Chara delicatula</i>	1	11.7—14.9	1	1.8	Bhatnagar, 1989a
<i>Ch. fibrosa</i>	1	6.0—10.5	2	1.5—4.0	Sinha, Noor, 1971
<i>Nitella wattii</i>	1	10.5—14.2	1	3.0	Mukherjee, Noor, 1973
<i>Tolypella jawalai</i>	1	4.4—11	1	2.2	Labh, Verma, 1984
Phaeophyta					
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1	6.0—11	1	2.0—5.0	Roy, 1938—1939
апикальная клетка	—	3.0—4.0	1	0.6—1.5	Там же
эпидерма	—	2.0—5.0	—	—	" "
кора и медулла	—	1.5x2.5	1	0.5	Clayton, Beakes, 1983
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (вегетативная клетка)	1	1.5x2.5	1	0.5	
Rhodophyta					
<i>Griffithsia corallina</i>	—	1.9—2.2	—	—	Grubb, 1925
<i>Porphyra leucosticta</i>	—	3.0—5.0	—	—	Coll, Fulho, 1977
<i>Callithamnion baileyi</i>	—	5.0—7.0	—	—	Whittick, West, 1979
Cryptophyta					
<i>Chroomonas salina</i>	1	3.0	1	—	Oakley, Dodge, 1973, 1976a
Chloromonadophyta					
<i>Vacuolaria virescens</i>	1	20x35	1	—	Spencer, 1971
	1	16—21	5—6	—	Heywood, Godward, 1974

Таблица 1 (продолжение)

Водоросль	Ядро		Ядрышко		Литературный источник
	число	размер (мкм)	число	размер (мкм)	
Xanthophyta					
<i>Vaucheria racemosa</i>	Мн.	2.3—2.6	—	—	Курсанов, 1911a Oliveira, Fitch, 1988
<i>V. longicaulis</i>	*	4.28±0.67	—	—	
Chrysophyta					
<i>Hydrurus foetidus</i>	—	3.0—4.0	—	—	Vesk et al., 1984 Schwarz, 1932
<i>Ochrosphaera neapolitana</i>	—	1.6—2.5	—	—	
Euglenophyta					
<i>Euglena ehrenbergii</i>	1	20x30	1	—	Leadale, 1958a
<i>Phacus pusillus</i>	1	2.0—3.0	1	—	Там же
<i>Trachelomonas punctata</i>	1	3.2—4.0	1	0.7-0.9	Chaudhary, Prasad, 1986b
<i>T. dybowskii</i>	1	10—11	1	4.2	Там же
Dinophyta					
<i>Cochlodinium heterolobatum</i>	1	0.37	—	—	Silva, 1967
<i>Gymnodinium hyalinum</i>	1	12—16	—	—	Dangeard, 1938
<i>Ceratium cornutum</i>	1	40—50	—	—	Skoczylas, 1958
Bacillariophyta					
<i>Stauroneis coustauii</i>	—	2.0—3.0 5.0—6.0 6.0—8.0	—	—	Genevès et al., 1977
<i>Melosira varians</i>	—	5.0—8.0	—	—	Там же

Форма ядер может меняться (Седова, 1990г) на протяжении жизненного цикла организма (рис. 3, 1—6; 4). Так, у *Pediastrum* sp. (Hawkins, Leadale, 1971) молодые изодиаметрические клетки имеют сферические ядра, а по мере роста клетки ядра уплощаются. Дифференциацией ядер сопровождается развитие многоядерных спорангиев *Derbesia marina* (Neumann, 1969b). Одни сохраняют свою форму и вскоре дегенирируют, а другие округляются и остаются жизнеспособными. Очень часто изменение формы ядра происходит при переходе к делению. Например, у *Bangia atropurpurea* (Roth) Ag. (Cole, Sheath, 1980) в материнских клетках мужских сперматангиев ядро слабо дольчатое, а при переходе к делению становится лопастным.

Локализация ядер. У десмидиевых и зигнемовых водорослей (рис. 3, 1; 5) ядро располагается в центре клетки. У монад оно занимает либо переднюю, либо заднюю часть клетки или располагается в ее центре (рис. 6, 1). Эттл (Ettl, 1983) использует этот критерий в качестве таксономического при классификации хламидомонад. В то же время у хлорококковой водоросли *Chlorosarcinopsis* (Melkonian, 1978) из 7 изученных видов только у трех (*Ch. minor*,

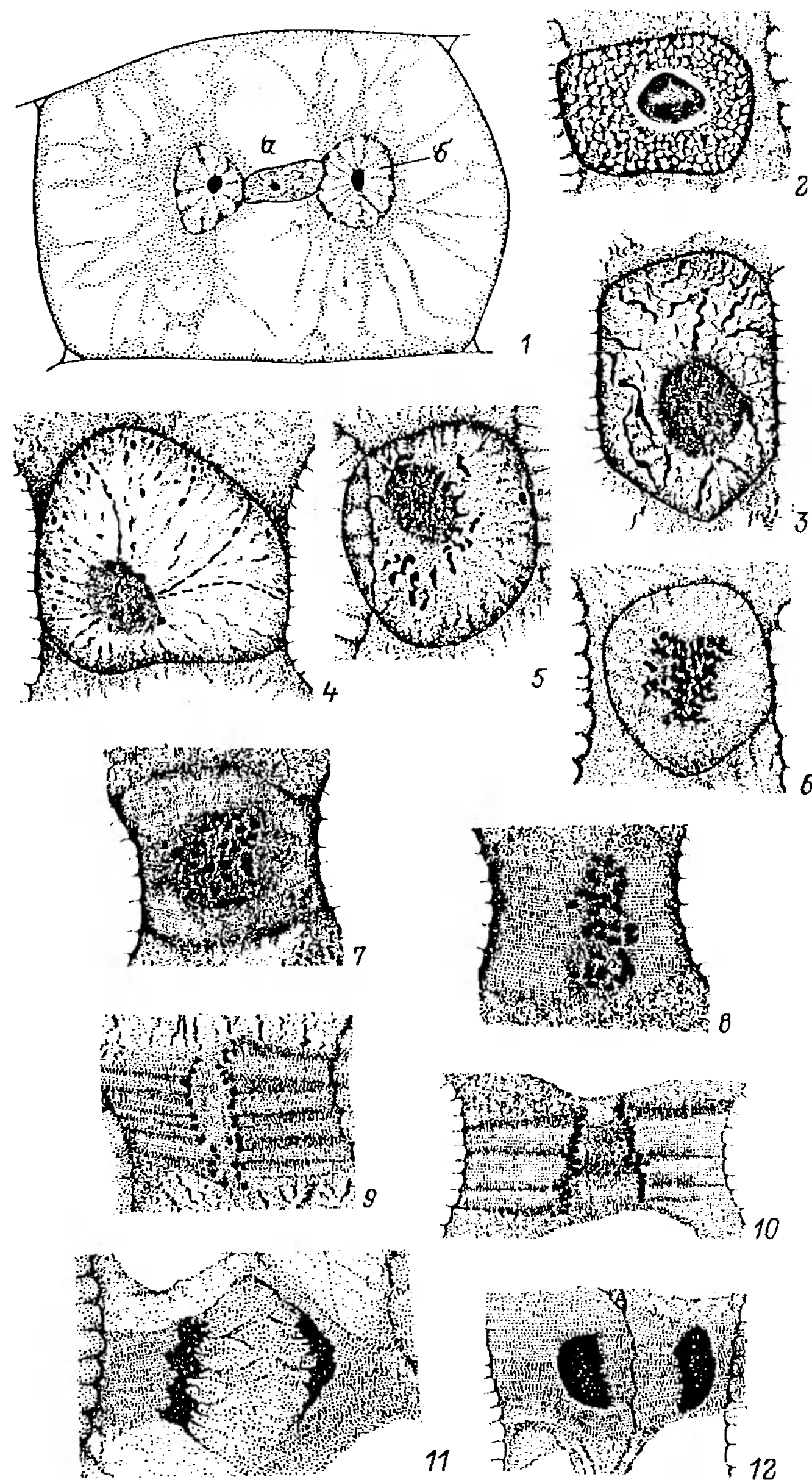


Рис. 3. Митоз *Zygnema* sp. (Ориг.).

1 — клетка общим планом; 2 — интерфазное ядро; 3—5 — профаза; 6 — прометафаза; 7, 8 — метафаза (7 — вид сбоку, 8 — вид с полюса); 9 — ранняя анафаза; 10 — средняя анафаза; 11 — поздняя анафаза; 12 — телофаза. *a* — ядро; *b* — пиреноид.

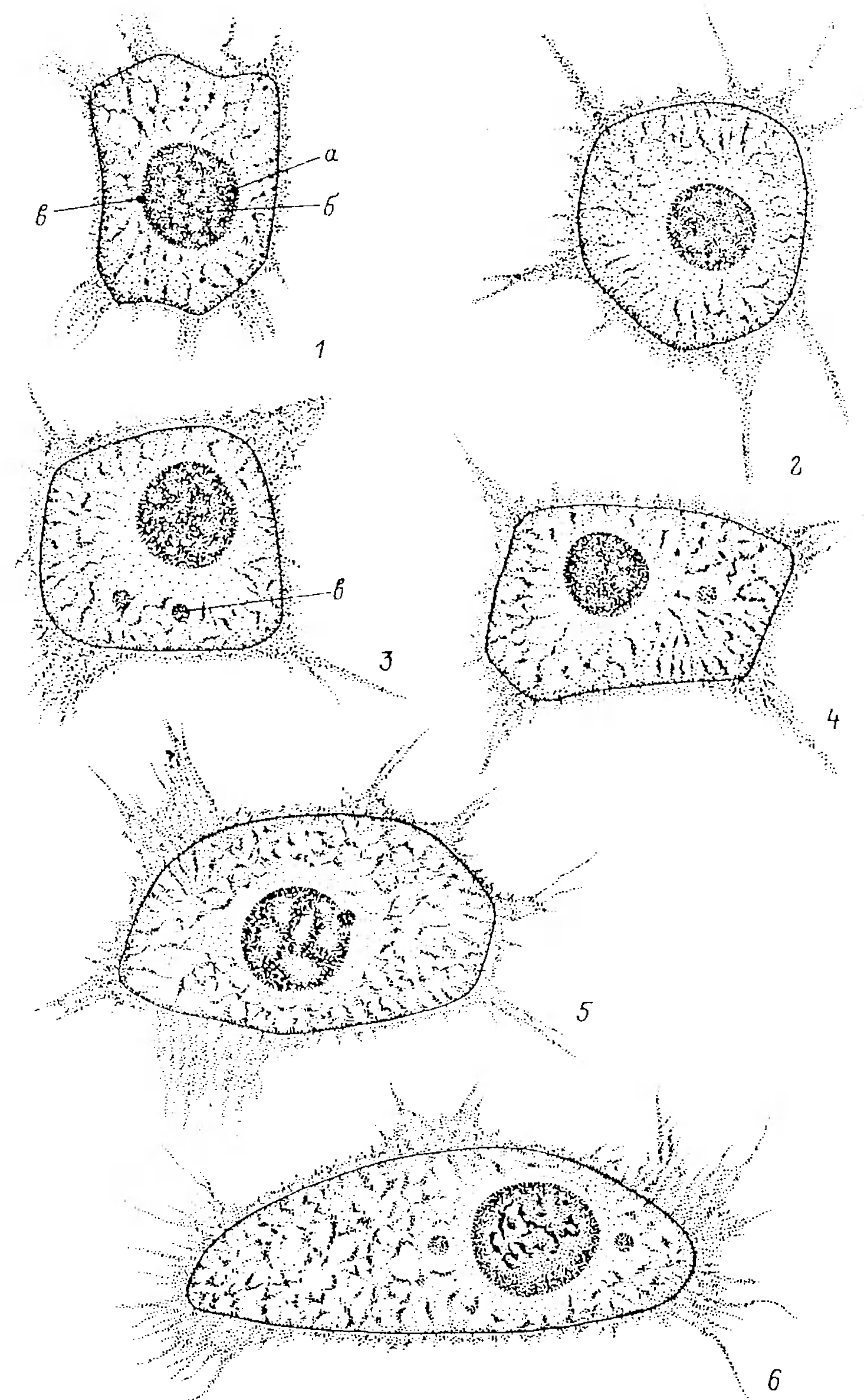


Рис. 4. Корреляция между формой ядра и длиной клеток у *Spirogyra* sp. (Ориг.).

1 — 48 мкм дл.; 2 — 50 мкм дл.; 3 — 52 мкм дл.; 4 — 72 мкм дл.; 5 — 90 мкм дл.; 6 — 115 мкм дл. *a* — ядрышко; *b* — вакуоль; *в* — околядрышко.

Ch. dissociata, *Ch. gelatinosa*) положение ядра строго зафиксировано в передней части клетки около сократительных вакуолей, а у остальных (*Ch. minuta*, *Ch. pseudominor*, *Ch. auxotrophica*, *Chlorosarcinopsis* sp.) не зафиксировано. У многоклеточных водорослей ядро либо располагается в центре клетки, либо несколько смещается к периферии, реже лежит вблизи клеточной оболочки.

Положение ядра в какой-то мере определяется функциональным состоянием клетки. В частности, у харовых водорослей в молодых клетках междоузлий и узлов ядра занимают центральное положение, а с возрастом перемещаются ближе к клеточной оболочке. Перемещение ядра в одних случаях из центра на периферию, в других — наоборот обычно предшествует его делению (Gremling, 1939). Более того, у *Acrosiphonia* (Hudson, Waaland, 1974) те ядра многоядерной клетки, которые переходят к делению, собираются группой и мигрируют к месту образования будущей перегородки, а неделящиеся остаются на месте и лежат одиночно по всей клетке. В сифонных талломах ядра локализируются в паристальном слое цитоплазмы и дальнейшее их перемещение происходит вдоль длинной его оси (Ott, Brown, 1974a). У многих монадных форм ядро перемещается в переднюю часть клетки (рис. 6, 2), иногда вплотную к базальным телам (Leedale, 1958a; Pearson, Norris, 1975).

2. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЯДРА

Ядра всех без исключения эукариотических водорослей окружены оболочкой и содержат нуклеоплазму, ядрышко и хроматин.

а. Ядерная оболочка

В световом микроскопе ядерную оболочку как морфологическую структуру за редким исключением обнаружить не удастся, но о ее существовании можно судить по сохранению контуров ядра и скоплению вдоль нее хроматина.

В электронном микроскопе ядерная оболочка представляет собой двухмембранную систему. Мембраны оболочки разделены пространством. У одних оно узкое и не превышает 10 нм, а у других его ширина достигает 15—20 и даже 20—40 нм (Watson, Arnott, 1973; Roth, Friedman, 1980; Blanco, Chapman, 1987). Это пространство называется перинуклеарным. Оно заполнено фибриллярным веществом, аналогичным содержимому пузырьков эндоплазматической сети (ЭС). Мембраны оболочки располагаются параллельно друг другу (рис. 7, 1, 3), но могут иметь при этом волнистый контур, что характерно, например, для ядер в зооспорах *Microthamnion* (Watson, Arnott, 1973). Волнистость усиливается при переходе к делению (Molnar et al., 1974; Cole, Sheath, 1980; Hori, Inouye, 1981), иногда (*Pediastrum*) с образованием глубоких выростов (рис. 7, 2) в цитоплазму (Marchant, 1974a). У *Ectocarpus parvus* Saunders (Lofthouse, Caron, 1975) такие выросты появляются в месте расположения диктиосом. Аналогичного вида ядра появляются в реге-

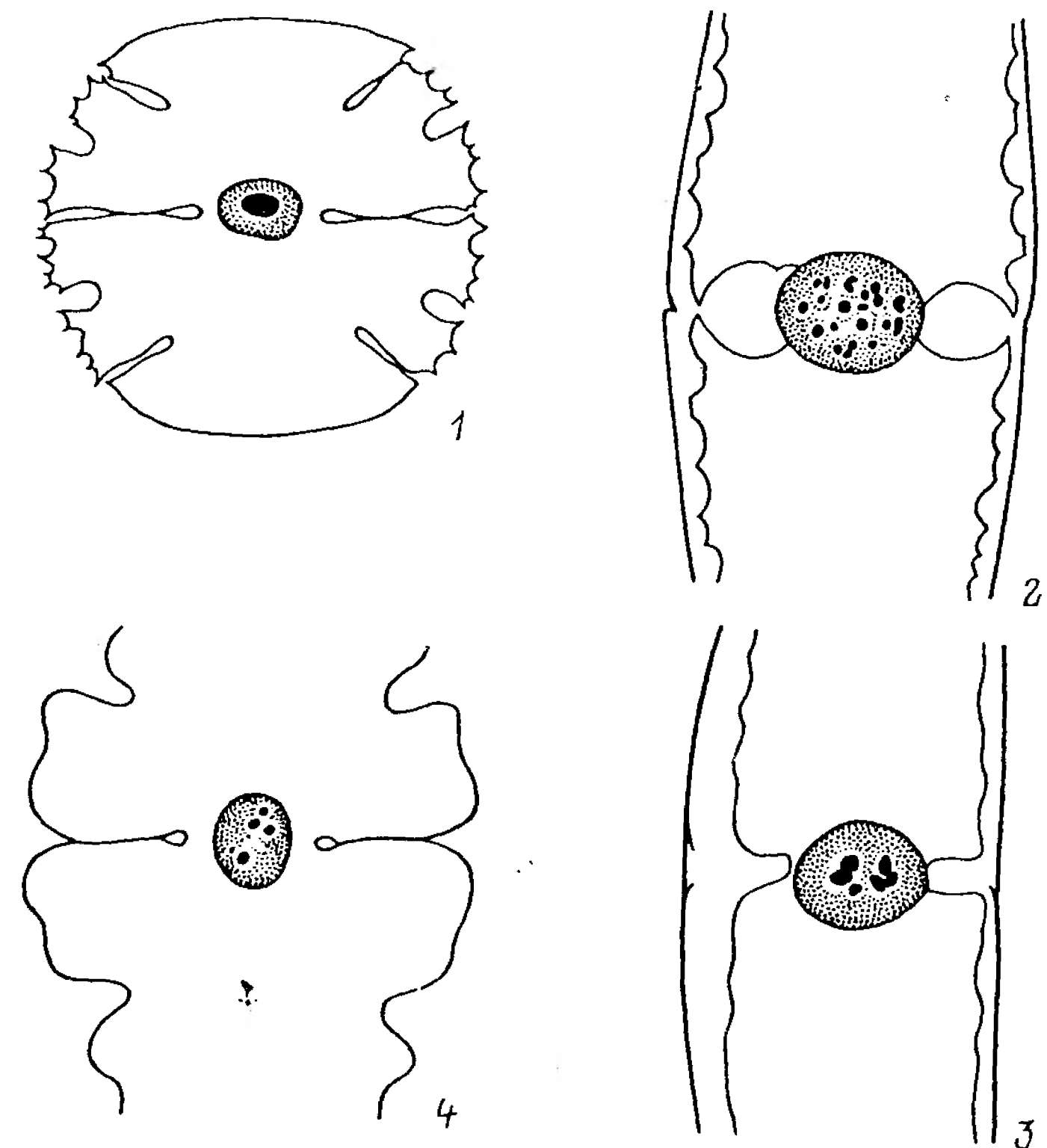


Рис. 5. Локализация ядра в клетках десмидиевых водорослей. (По: Kopetzky-Rechtperg, 1932).

1 — *Micrasterias truncata*; 2 — *Closterium lunula*; 3 — *C. didymotocum*; 4 — *Euastrum oblongum*.

нерирующих талломах *Acetabularia* (Бетина и др., 1976), при дифференциации сперматиев *Bangia atropurpurea* (Cole, Sheath, 1980). В последнем случае одновременно происходит расширение перинуклеарного пространства. Такая картина наблюдалась у *Flintiella sanguinaria* (Scott, 1986) на том участке ядерной оболочки, который проходит рядом с хлоропластом. Иногда (у *Pedinomonas minor*, *Platymonas subcordiformis*, *Pyramimonas parkeae*) мембраны оболочки далеко отходят друг от друга, теряют параллельное расположение и образуют характерные расширения, причем вне связи с делением (Pickett-Heaps, Ott, 1974; Stewart et al., 1974; Norris, Pearson, 1975). Волнистость оболочки увеличивает площадь контакта ядра с цитоплазмой, что обеспечивает интенсивность метаболических процессов.

Толщина оболочки колеблется от 18 до 45 нм. У *Polyphysa cliftonii* (Wertz, 1964) толщина внутренней мембраны, обращенной к нуклеоплазме, составляет 7.0 нм, а внешней — 3.0 нм при ширине перинуклеарного пространства 10 нм. У *Chara australis* (Chambers, Mercer, 1964) мембраны ядерной оболочки имеют приблизительно

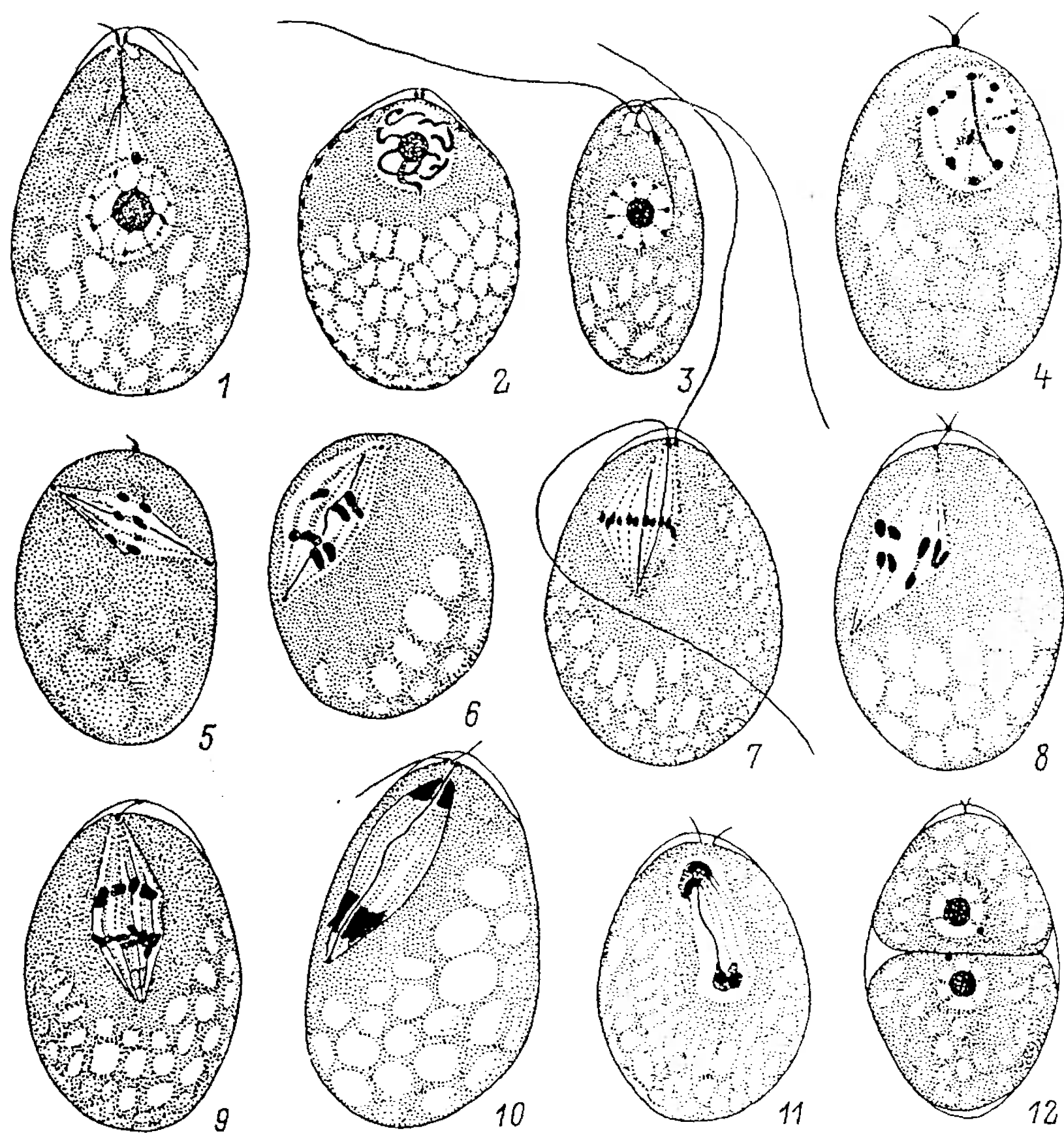


Рис. 6. Митоз *Polytoma uvella*. (По: Entz, 1918).

1 — неделяющаяся клетка; 2—4 — последовательные этапы профазы; 5, 6 — прометафаза; 7 — метафаза; 8 — ранняя анафаза; 9 — поздняя анафаза; 10, 11 — телофаза; 12 — образование сестринских клеток.

одинаковую толщину, равную 7.0—7.5 нм при ширине перинуклеарного пространства 8—12 нм.

Поры ядерной оболочки. Ядерная оболочка снабжена порами (annuli) 40—90 нм в диам., но они присутствуют не на всех стадиях жизненного цикла (Urban, 1969; Burr, West, 1970; Moore et al., 1970; Cole, Sheath, 1980). У *Gymnodinium fuscum* (Dodge, Crawford, 1969) ядерная оболочка на большем протяжении лишена пор, но зато через определенные интервалы образуются вздутия (0.8x0.2 мкм), причем в этих местах на внутренней мембране, обращенной в сторону нуклеоплазмы, появляются перфорации, а наружная мем-

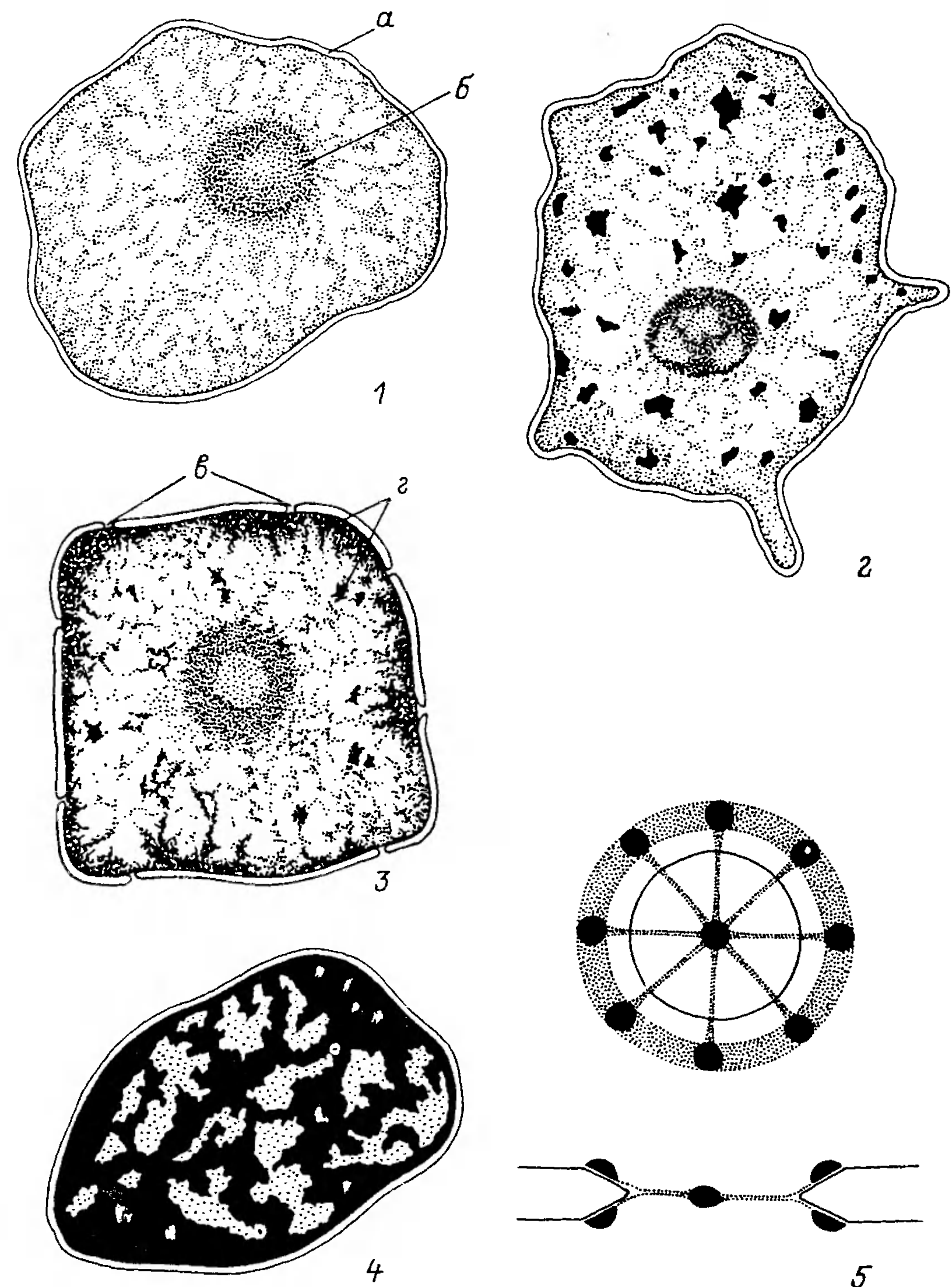


Рис. 7. Структурная организация неделящихся ядер у водорослей. (Ориг.).

1 — ахромоцентрическое ядро; 2 — простое хромоцентрическое ядро; 3 — сложное хромоцентрическое ядро; 4 — плотное хроматиновое (спермальное) ядро; 5 — схема организации ядерной поры на поперечном (вверху) и продольном (внизу) срезах. а — ядерная оболочка; б — ядрышко; в — поры в ядерной оболочке; з — скопление конденсированного хроматина.

брана переходит в канал ЭС. Вдутья заполнены гранулярным веществом, подобным веществу ядерного матрикса, и никогда не отпочковываются.

Поры в одних случаях (*Acetabularia*, *Polyphysa*, *Euglena*, *Membranoptera*, *Bangia*) (Werz, 1964; Leedale et al., 1965; McDonald, 1972; Бетина и др., 1976; Cole, Sheath, 1980) располагаются равномерно через правильные интервалы порядка 100—140 нм, в других (у *Glenodinium*, *Tetraselmis*, или *Platymonas*) (Wecke, Giesbrecht, 1971; Robenek, Melkonian, 1979) — неравномерно. В ядрах зооспор *Microthamnion* (Watson, Arnott, 1973) свободной от пор оказывается часть оболочки, прилегающей к хлоропласту. Скопление пор на участке оболочки напротив центриол отмечено у *Cladophora flexuosa* (Scott, Bullock, 1976), *Bryopsis hypnoides* (Burr, West, 1970), *Valonia ventricosa* (Hori, Enomoto, 1978a), *Dictyosphaeria cavernosa* (Hori, Enomoto, 1978b) или в зоне расположения полярных образований у таких красных водорослей, как *Pleonosporium vancouverianum* (Sheath et al., 1987), *Dasya baillouviana* (Phillips, Scott, 1981), *Rhodomela confervioidea* (Peyrière, 1974).

Иногда поры располагаются очень упорядоченно в виде плотно упакованных шестиугольных групп, что характерно для *Prorocentrum* (Wecke, Giesbrecht, 1971), или правильных рядов (в местах локализации центриол поры отсутствуют), как например у бурых водорослей (*Dictyota*, *Padina*, *Zonaria*, *Dictyopteris*, *Fucus*) (Neushul, Dahl, 1972b), желтозеленой водоросли *Bumilleria* (Massalski, Leedale, 1969), пиррофитовой *Prorocentrum micans* (Dodge, 1971b), золотистой *Ochromonas danica* (Cole, Wynne, 1973), красной *Polysiphonia harveyi* (Scott et al., 1981), диатомовой *Melosira varians* (Tippit et al., 1975).

Плотность пор на единицу площади у различных водорослей неодинакова. Крайне редко встречаются поры в оболочке *Flintella sanguinaria* (Scott, 1986). Единичные поры наблюдаются у *Exuviaella*, *Amphidinium*, *Oxyrrhis* (Grell, Schwalbach, 1965). В женских гаметах *Chlamydomonas reinhardtii* (Schötz et al., 1972) на 1 мкм² поверхности ядерной оболочки приходится в среднем 6 пор. У *Tetraselmis cordiformis* (Robenek, Melkonian, 1979) их частота выше и составляет 11,5 поры. Высокая плотность пор (150 пор на 1 мкм²) выявлена у красной водоросли *Halitilon cuvieri* (Vesk, Borowitzka, 1984). Сходная картина присуща бурым водорослям *Sphacelaria tribuloides* (Katsaros et al., 1983) и *Himantalia lorea* (Berkaloff, 1963).

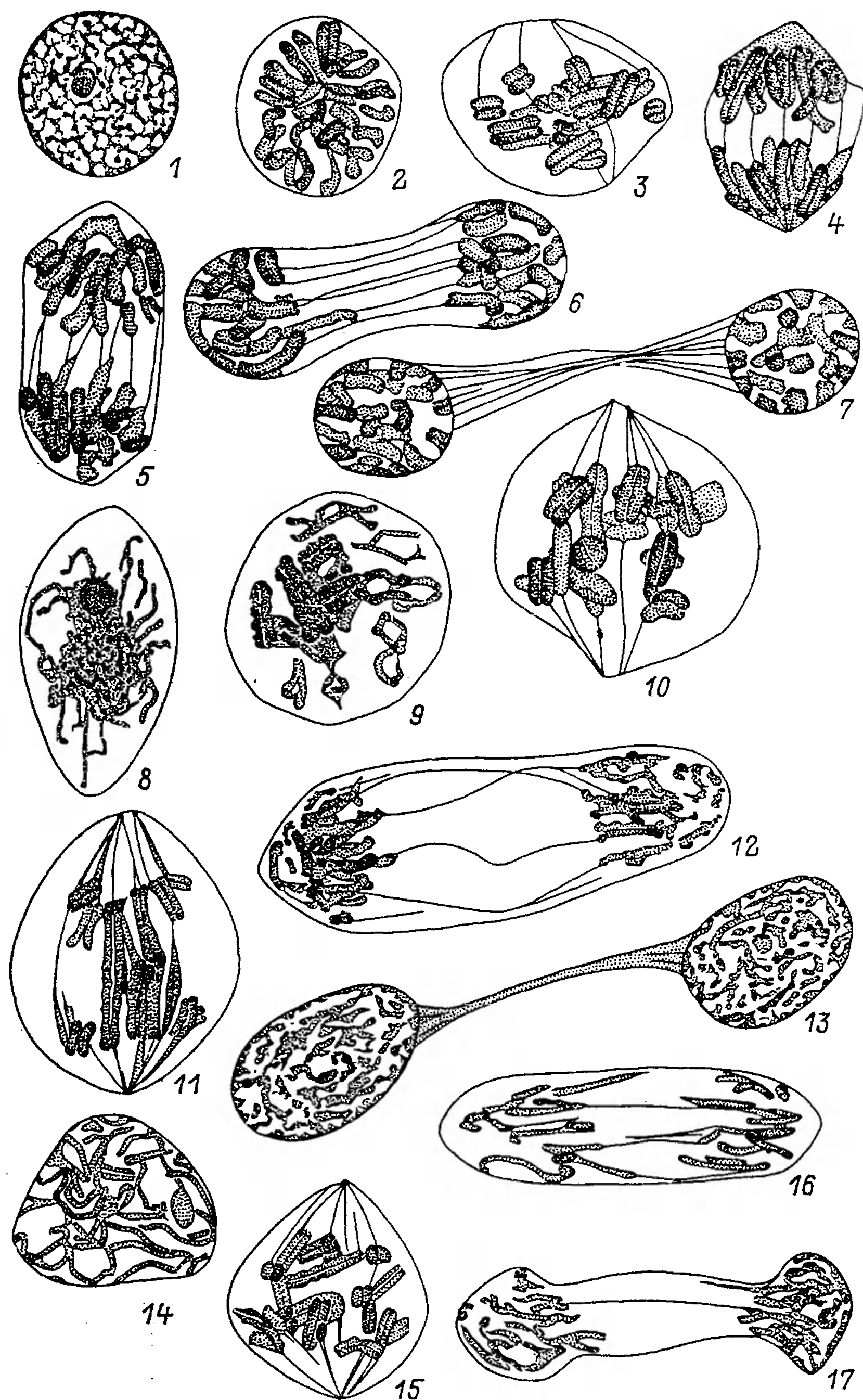
Этот показатель не относится к числу константных. Он меняется на протяжении жизненного цикла организма (Hoffman, 1971). В частности, у *Acetabularia* (Zerban, Werz, 1975) минимальная плотность отмечена в ядрах гамет (6—10 пор на 1 мкм²), или 90—280 пор на ядро, что составляет 2—3% поверхности ядра, а максимальная — в зрелых первичных ядрах (60—90 пор на 1 мкм²), или 4×10^6 — 7.5×10^6 пор на ядро, т. е. с ростом ядра число пор увеличивается и они занимают 31—32% поверхности ядра. Аналогичные результаты получены у *Batophora oerstedii* (Liddle et al., 1976). Во время митоза количество пор на единицу площади сохраняющейся

ядерной оболочки увеличивается (Neushul, Dahl, 1972b). У большинства красных водорослей ядерные поры в период профазы концентрируются около полярных образований, но непосредственно под ними отсутствуют. Высказывается предположение (Comings, Okada, 1970), что поры и хромосомы строго взаимоориентированы по отношению друг к другу. У *Porphyridium purpureum* (Schornstein, Scott, 1982) одна пора непременно находится в углублении ядерной оболочки под полярным образованием, и во время митоза каких-либо изменений в распределении и количестве пор не происходит.

Пора представляет собой сложный комплекс и на тангенциальных срезах имеет вид кольца с сильно осмиофильными контурами, образованного плотными гранулами (рис. 7, 5), число которых колеблется от 7 до 12 диаметром 10—13 нм каждая. Нередко такого же размера или несколько более крупная (12—15 нм) гранула располагается в центре и связывается с периферическими тонкими тяжами (Drawert, Mix, 1961b; Kiermayer, 1970, 1971; Valkenburg, 1971; Burr, West, 1971; Ueda, 1972; Crawford, 1973; Heywood, 1976; Liddle et al., 1976; Edgar, 1980). Пора может заполняться плотным веществом (Crawley, 1965; Tomas et al., 1973; Turner, Friedmann, 1974). В зависимости от этого различают открытые и закрытые поры. Возможно, появление последних связано с функциональным состоянием ядра, на что указывает уменьшение плотности вещества, заполняющего пору, при переходе к делению (Berkaloff, 1963; Peyrière, 1971; Neushul, Dahl, 1972b), иногда это сопровождается утратой четкости контуров. Поры водорослей по размерам и организации напоминают таковые у высших растений (Roberts, Northcote, 1970). На наружной мембране ядерной оболочки более или менее равномерно располагаются рибосомы. В области расположения центриол они отсутствуют, но скапливаются около пор, возможно участвуя в формировании последних.

Поведение оболочки во время митоза. При переходе к делению контуры ядра в световом микроскопе становятся почти неразличимыми. На этом основании делается вывод о растворении ядерной оболочки. Исключение из этого правила составляют эвгленовые водоросли, часть сифоновых, красных и динофлагеллат, некоторые вольвоксовые и улотриксковые. Здесь ядерная оболочка сохраняется на протяжении всего митоза и деление ядра осуществляется путем его гантелевидной перетяжки (рис. 8).

Электронномикроскопическое изучение митоза внесло коррективы в эти, ставшие традиционными, представления. Действительно, у части водорослей самого различного систематического положения ядерная оболочка остается интактной. Иногда она хотя и сохраняется, но при этом в той или иной степени фрагментируется и в таком состоянии остается до конца митоза (Pickett-Heaps, Fowke, 1969, 1970a, 1970b; Leedale, 1970; Markey, Wilce, 1975; Mattox, Stewart, 1977; Berkaloff, Rousseau, 1979; Forbes, Hallam, 1979; La Claire, 1982; Motomura, Sakai, 1984). Изредка фрагментация ограничивается только полярными областями и длится непродолжительное время (Bech-Hansen, Fowke, 1972; Pickett-Heaps et



al., 1975). В частности, у *Stigeoclonium helveticum* восстановление целостности ядерной оболочки происходит в метафазе, а у *Ulothrix fimbriata* — несколько позднее, в анафазе, поэтому конечный этап образования сестринских ядер здесь происходит, как при интактной ядерной оболочке, перетяжкой (Floyd et al., 1972a).

У значительной части водорослей был установлен совершенно новый факт растворения ядерной оболочки на полюсах и образования полярных отверстий (fenestre) диаметром 300—500 нм (Johnson, Porter, 1968). Обычно это событие приурочено к профазе—ранней метафазе. Время существования этих отверстий у разных водорослей колеблется в весьма значительных пределах. Когда они появляются на очень непродолжительное время, как например у *Chlamydomonas moewusii* и *Asteromonas gracilis* (Triemer, Brown, 1974; Floyd, 1978), то реальна опасность просмотреть их возникновение. Полярное отверстие окружается специализированной зоной цитоплазмы с низкой электронной плотностью, свободной от рибосом и крупных структур. Нередко появлению полярных отверстий предшествует характерная дифференциация ядерной оболочки в виде либо разной величины углублений (Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Markey, Wilce, 1975; La Claire, 1982; Motomura, Sakai, 1985), либо выступов (Pickett-Heaps, Fowke, 1970a; Coss, Pickett-Heaps, 1974; Pickett-Heaps, 1974a). При формировании полярных отверстий они в одних случаях сохраняются, в других исчезают. Подобная дифференциация наблюдается и в интактной ядерной оболочке (Scott et al., 1980; Schornstein, Scott, 1982; Scott, 1983; Sheath et al., 1987). Она сопровождается отложением слоя электронноплотного вещества с отходящими микротрубочками (МТ) и скоплением пузырьков и большого количества рибосом. На постоянных цитологических препаратах частичное или полное сохранение ядерной оболочки устанавливается по появлению светлой зоны вокруг метафазной пластинки. Контуры этой зоны позволяют достаточно четко установить границы ядра (рис. 9, 11—14; 10, 4—6).

Вместе с тем у многих водорослей ядерная оболочка разрушается перед метафазой и восстанавливается в телофазе. Примечательно, что в этом случае светлая зона вокруг метафазной пластинки в световом микроскопе не различается (рис. 11, 7, 8). Разрушение оболочки начинается на полюсах. Она фрагментируется сначала на крупные участки, а затем на все более мелкие. Постепенно этот процесс распространяется до экватора. У одних водорослей фрагменты ядерной оболочки перемещаются в метафазную пластинку и располагаются вокруг хромосом (Pickett-Heaps, 1967b, 1972c; Pickett-Heaps, Fowke, 1970b), у других полностью диспергируются (Floyd et al., 1972b; Pickett-Heaps, 1975a, 1976).

Рис. 8. Ядерное деление *Valonia utricularis*. (По: Schussnig, 1938b).

1—7 — стадии митоза: 1 — интерфаза, 2 — метафаза, 3—6 — последовательные этапы анафазы, 7 — телофаза; 8—17 — стадии мейоза: 8 — лептонема, 9 — диакинез, 10 — метафаза I, 11 — анафаза I, 12, 13 — телофаза I, 14 — профаза II, 15 — метафаза II, 16 — поздняя анафаза II, 17 — телофаза II.

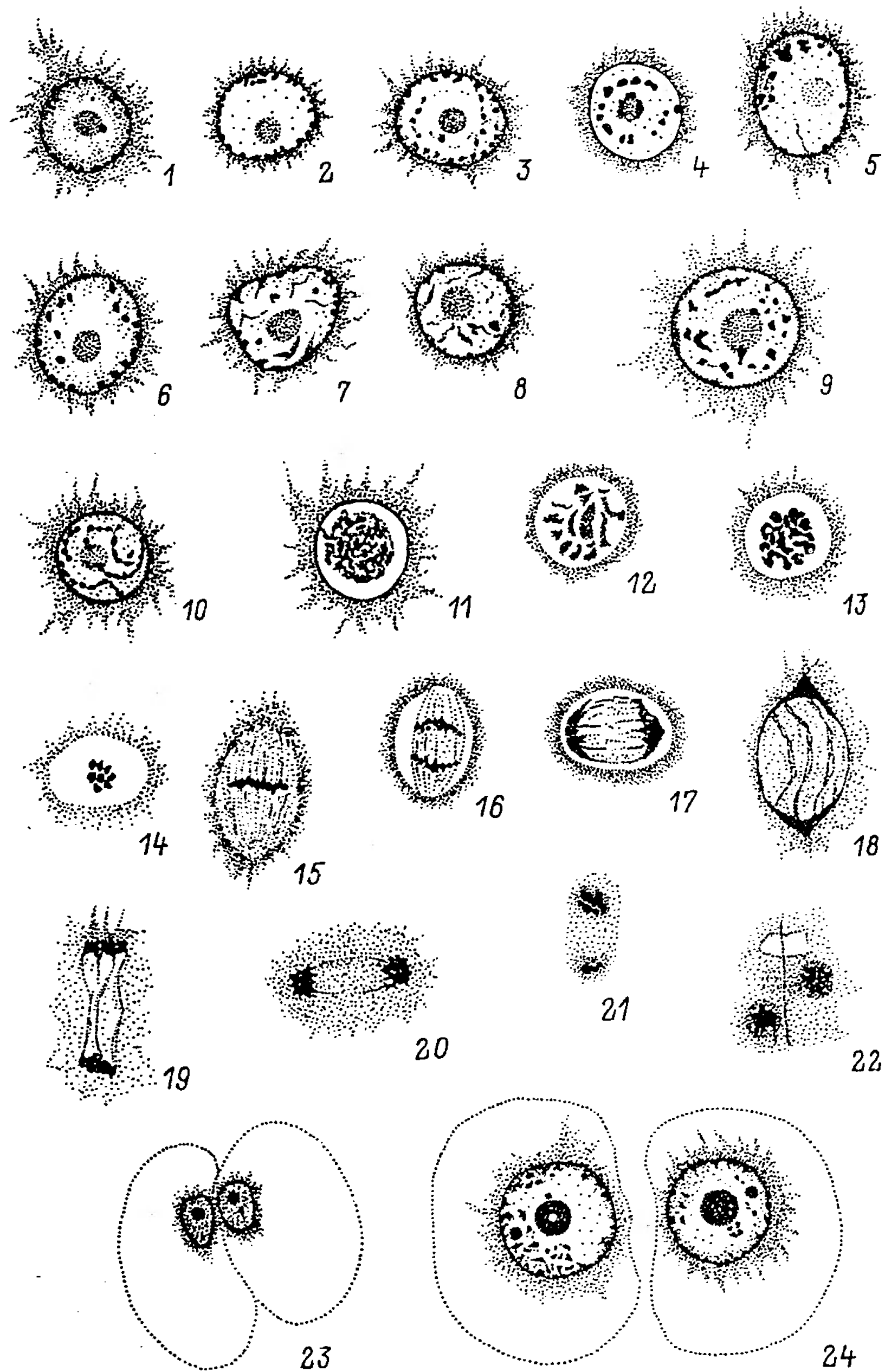


Рис. 9. Митоз *Chlamydomonas noctigama*. (Ориг.)

1—10 — профаза; 11—13 — прометафаза; 14, 15 — метафаза (14 — вид с полюса, 15 — вид сбоку); 16 — ранняя анафаза; 17—19 — поздняя анафаза; 20 — ранняя телофаза; 21, 22 — поздняя телофаза; 23, 24 — цитокinesis.

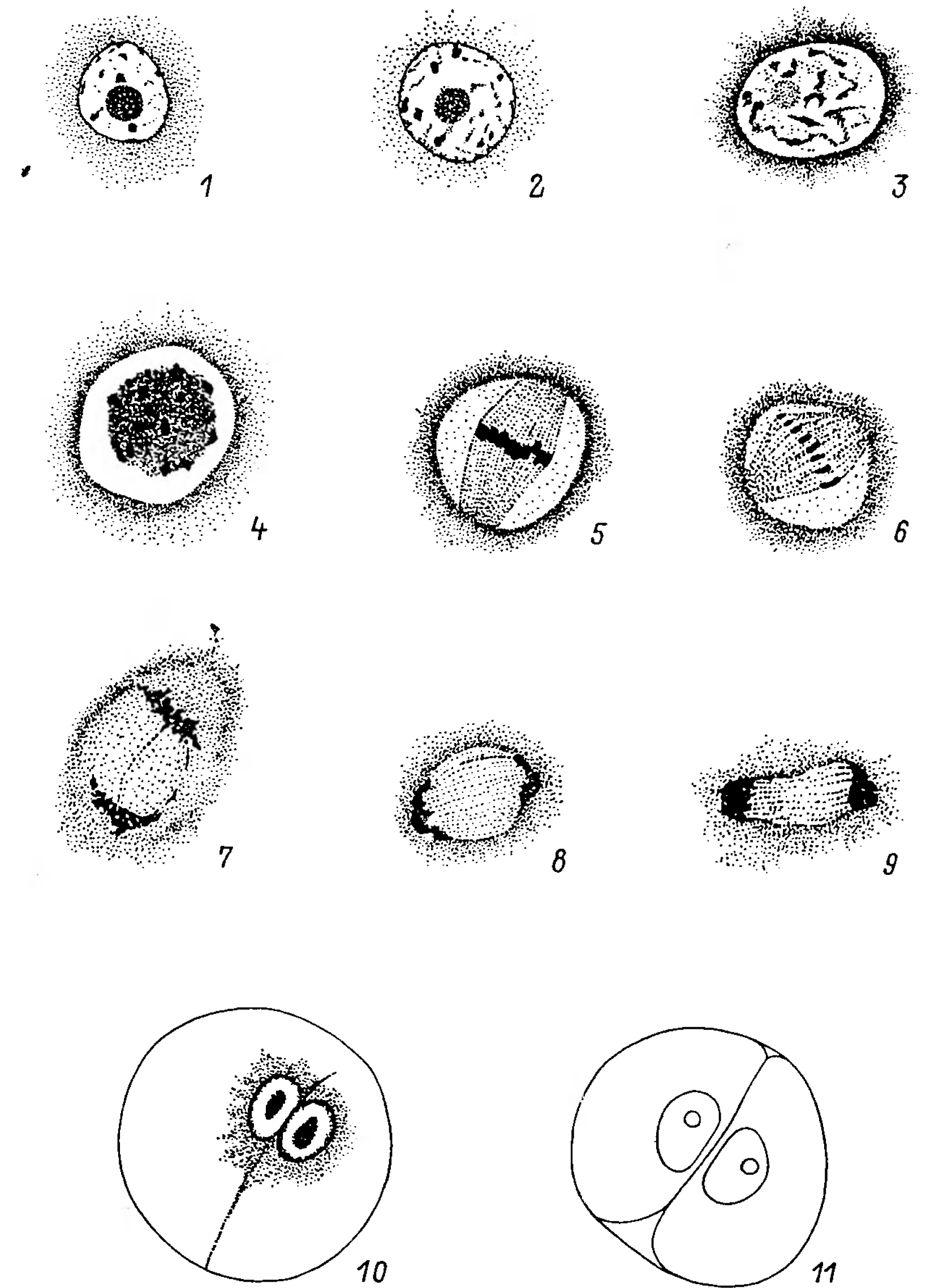


Рис. 10. Митоз *Chlorococcum hypnosporum*. (Ориг.)

1—3 — профаза; 4—6 — метафаза (4 — вид с полюса, 5, 6 — вид сбоку); 7, 8 — анафаза; 9 — телофаза; 10, 11 — цитокinesis.

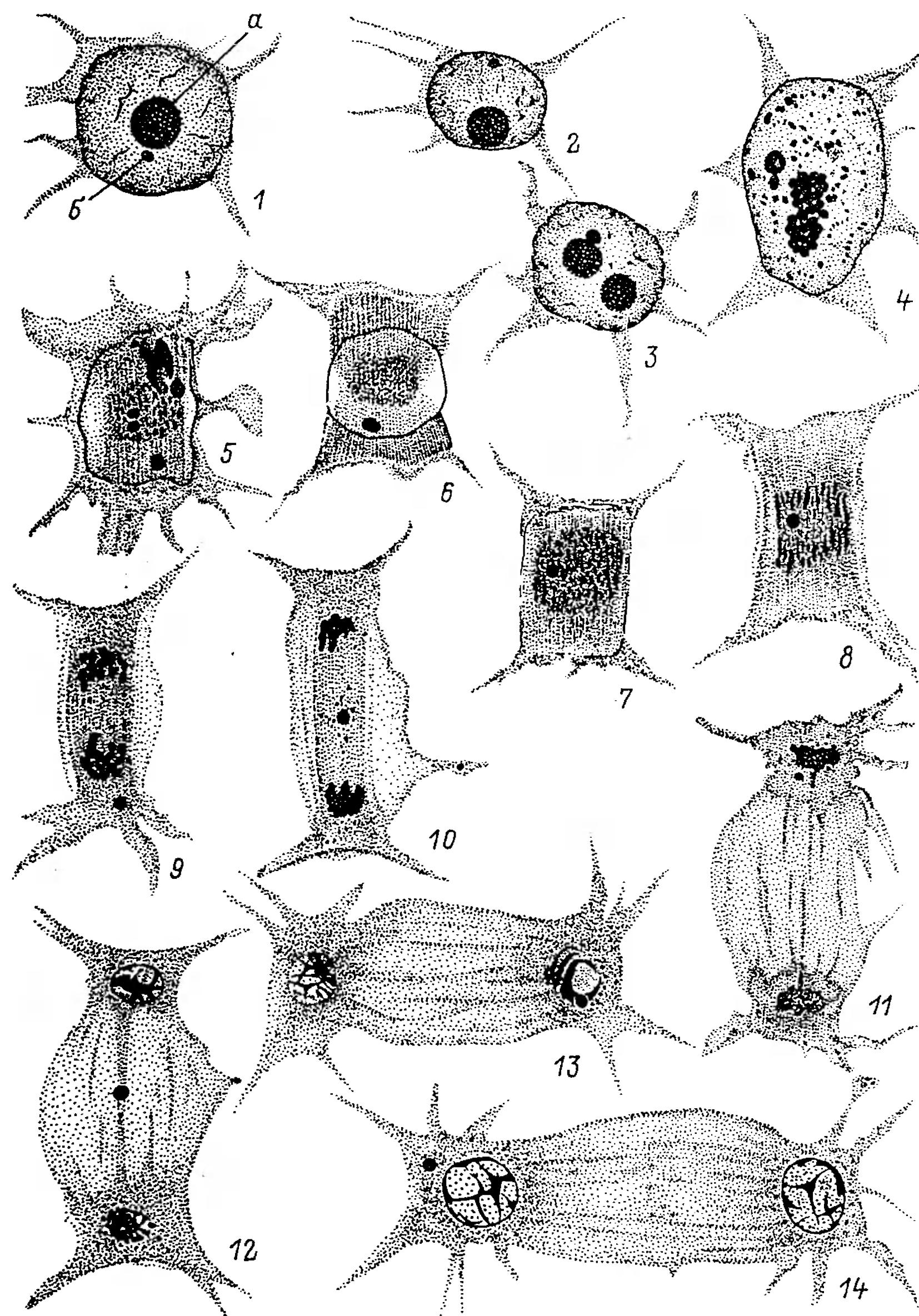


Рис. 11. Митоз *Spirogyra setiformis*. (По: Czurga, 1922).

1—3 — интерфазное ядро; 4—6 — процесс распада ядрышка на разных стадиях профазы; 7 — метафаза; 8—10 — разные стадии анафазы; 11—14 — последовательные этапы телофазы. а — ядрышко; б — околядрышко.

Пока трудно дать оценку фактам разного поведения ядерной оболочки во время митоза. Не до конца ясны и функции самой ядерной оболочки. Без сомнения, она выполняет роль барьера между ядром и цитоплазмой. В то же время поры ядерной оболочки обеспечивают взаимосвязь между ними, но не объясняют обмен такими высокомолекулярными соединениями, как ДНК, РНК, белки и т. д. К этому следует добавить, что у некоторых водорослей поведение ядерной оболочки оказывается различным в ядрах из разных частей таллома, из разных генераций и на разных стадиях развития (Pickett-Heaps, 1967a, 1968; Markey, Wilce, 1975; Brawley et al., 1977; La Claire, West, 1979; Katsaros et al., 1983). В связи с этим становится очевидным существование ядерного контроля за судьбой ядерной оболочки. До сих пор не нашли объяснения случаи одинакового поведения ядерной оболочки у водорослей, далеких по систематическому положению. Понятно лишь сохранение ядерной оболочки в многоядерных клетках и сифонных талломах, особенно в условиях синхронного деления ядер. Подобный барьер обеспечивает надежную изоляцию находящихся в непосредственной близости друг от друга хромосомных наборов, позволяет избежать ошибки в распределении хромосом и препятствует спонтанному возникновению ядер разной пloidности.

6. Нуклеоплазма

В световом микроскопе нуклеоплазма выглядит бесструктурной массой. Электронный микроскоп позволил выявить тонкофибрилярное строение нуклеоплазмы (толщина фибрилл не превышает 5—7 нм). Кроме того, нуклеоплазма содержит разнообразные по размеру, форме, числу, положению и происхождению структуры, которые в какой-то мере придают ядру черты своеобразия.

Гранулярные включения ядрышкового происхождения. Гранулы ядрышкового происхождения, или рибосомные гранулы, диаметром 7—20 нм рассеяны по всей нуклеоплазме или иногда концентрируются вдоль ядерной оболочки (Chambers, Mercer, 1964). В нуклеоплазме ядер слоевища *Batophora oerstedii* (Liddle et al., 1976) на стадии образования волосовидной мутовки гранулы, по размерам аналогичные таковым центральной части ядрышка, собираются в правильные сферические скопления. Этих скоплений особенно много около ядрышка. На стадии развитых мутовок скопления располагаются преимущественно вдоль ядерной оболочки, а иногда обнаруживаются и в цитоплазме вокруг ядра. Неправильной формы плотные скопления, похожие на ядрышки и получившие название хроматиновых элементов (chromatin elements) (Nebel et al., 1960), выявлены в нуклеоплазме изолированных ядер *Acetabularia crenulata* (Crawley, 1965). Гранулярные скопления (Granula-Aggregationen) присутствуют в нуклеоплазме *Polyphysa cliftonii* (Werz, 1964). Обычно от них к порам ядерной оболочки отходят нити (Stränge), состоящие из гранул диаметром 10—13 нм и напоминающие

гранулярный компонент ядрышка. Точно такие же нити отходят от ядрышка, если оно располагается вблизи ядерной оболочки.

Крупные плотные ядрышкоподобные образования диаметром 0.25—2.0 мкм в числе 2—25 на срез обнаружены в лишенных хроматина ядрах *Acetabularia wettsteinii* (Godward et al., 1979) на стадии “бледного пятна” (white spot nucleus) и исчезают на других стадиях, когда появляется хроматин. Аналогичного вида ядрышкоподобные образования выявлены (Woodcock, Miller, 1973b) во вторичных ядрах перед формированием цист и у *A. mediterranea* (в первичном ядре они имеют более мелкие размеры). Эти образования, по-видимому, идентичны структурам, описанным как “плотно окрашенные агрегаты” (heavily stained aggregates), которые сначала входят в состав ядрышка, а затем обособливаются (Franke et al., 1974).

Околоядрышки, или ядерные тела. В ядрах некоторых конъюгат присутствует очень специфическая структура (иногда две и более), окрашивающаяся ядерными красителями так же интенсивно, как ядрышко, либо слабее (рис. 4). Она может быть мелкой и плотной или крупной и рыхлой и встречается не во всех ядрах таллома (Седова, 1990г). О существовании подобной структуры было известно давно, но описывалась она под разными названиями (Kauffmann, 1914; Wisselingh, 1914; Zimmermann, 1921; Geitler, 1930a; Metzner, 1945b). Наиболее широкое распространение получил термин “околоядрышко”, или “боковое тело” (Nebenkörper), предложенный Чурдой (Czurda, 1922). Околоядрышки имеют разные размеры (от 0.25 до 1.0 мкм) и разное расположение по отношению к ядрышку, с которым очень сходны по ультраструктурной организации, и состоят из гранул диаметром 16—25 нм. Сведения о судьбе околоядрышка во время деления весьма противоречивы. Чаще всего сообщается о его сохранении в неизменном виде (рис. 11) на протяжении всего митоза (Godward, 1950a; Naylor, 1958b; Fowke, Pickett-Heaps, 1969; Pickett-Heaps, Fowke, 1970b; Hoffman, 1971; Roth, Friedmann, 1980).

Вероятно, к этой же категории следует отнести тесно связанную с ядрышком структуру, которая была обнаружена у бурых водорослей. Впервые она была описана Ямануши (Yamanouchi, 1909a) в ядре оогония *Fucus vesiculosus* в период мейоза и названа хроматофильной сферой (chromophilous spherule). Время ее существования, как правило, ограничено профазой I мейотического деления (рис. 45, 6). Затем она исчезает и при последующих делениях больше не появляется. По внешнему виду и положению сфера очень напоминает околоядрышко конъюгат. Относительно происхождения обеих этих структур ясности пока нет. Впоследствии подобного рода структура была выявлена не только в ядрах оогониев и антеридиев (Okabe, 1929; Tahara, 1929; Dawson, 1940; Inoh, Hiroe, 1954b; Yabu, 1958a; Naylor, 1958b; Kumagai et al., 1960), но изредка в ядрах апикальных и субапикальных клеток талломов других бурых водорослей (Georgevitch, 1918a; Carter, 1927; Higgins, 1931a).

Сходная по размерам (0.7—1.2 мкм) плотная гомогенная структура присутствует около ядрышка у *Enteromorpha intestinalis* (Evans, Christie, 1970; McArthur, Moss, 1978). В ядрах женских гамет *Codium* (Schussnig, 1950) около ядрышка располагается крупное хромофильное зерно, очень напоминающее околоядрышко. Функции его не установлены. В ядрах мужских гамет подобной структуры не обнаружено.

В последнее время установлено достаточно широкое распространение подобного рода структур в ядрах самых различных организмов как растительного, так и животного происхождения (Williams et al., 1983). Они получили общее название ядерных тел (nuclear bodies). Эти тела независимо от степени плотности содержат рибонуклеопротейн. Их сопоставление с околоядрышками, сферами и другими подобными образованиями водорослей, известными под разными названиями, приводит к выводу, что речь идет об идентичных структурах. Относительно происхождения ядерных тел полной ясности нет. Высказывается предположение, что они имеют ядрышковую природу, причем рыхлые тела являются производными ядрышка, а плотные — того ядрышкового компонента, который в начале митоза переходит на хромосомы и к его концу сбрасывается с них.

Гранулярные включения неядрышкового происхождения. Наряду с рибосомными гранулами ядрышкового происхождения и их скоплениями в нуклеоплазме обнаружены РНК-содержащие гранулы неядрышковой природы, так называемые перихроматиновые гранулы. В ядрах *Acetabularia* (*Chlorophyta*) (Бетина и др., 1976) подобные гранулы имеют диаметр около 40 нм. Перихроматиновые гранулы, так же как и рибосомные, могут образовывать скопления. Вероятно, такова природа одиночных или собранных группами сферических или эллипсоидных структур диаметром 35—46 нм в ядрах *Gonyostomum semen* (*Chloromonadophyta*). Их химический состав и функции неизвестны, но по размерам они соответствуют перихроматиновым гранулам (Heywood, 1976).

Включения неизвестного происхождения. Кроме уже упомянутых, в нуклеоплазме присутствуют включения, природу которых установить не удастся. К ним относится крупное плотное образование, занимающее значительную часть ядра у сифонной водоросли *Dichotomosiphon tuberosus* (Moestrup, Hoffman, 1975). Не исключено, что оно состоит из вещества ядрышкового происхождения, находящегося в состоянии последовательной конденсации, или представляет собой неоднородное по плотности скопление хроматина. Ядро прорастающей зиготы у другой сифонной водоросли *Batophora oerstedii* (Liddle et al., 1976) содержит интенсивно окрашивающееся гранулярное образование с несколькими плотно прилегающими фибриллярными сферическими структурами и скоплениями глобул. В ядрах слоевища на стадии развитых мутовок обнаружены сферические фибриллярные структуры, скопления глобул, гранулы и их скопления. Иногда гранулы и глобулы связываются друг с другом фибриллами, которые нередко концентрируются около поровых комплексов ядерной оболочки.

Несколько мелких сферических образований неизвестной природы и происхождения почти всегда присутствуют в ядрах меристематических вегетативных клеток у *Chara* (Pickett-Heaps, 1967a, 1967b).

Электронноплотная зона толщиной около 0.3 мкм, состоящая из 4—6 слоев фибрилл толщиной приблизительно в 20 нм, которые располагаются параллельно ядерной оболочке, характерна для периферической части нуклеоплазмы ядер 20—30-дневного проростка *Bryopsis hypnoides* (Burr, West, 1971). Подобный компонент нуклеоплазмы не обнаружен ни на одной другой стадии жизненного цикла этой сифонной водоросли. Его происхождение и функции неясны. По этому поводу высказываются различные предположения. Он может выполнять роль скелетной структуры и поддерживать стабильной форму гигантского ядра. Однако в гигантских ядрах других сифонных такая структура отсутствует. Посредством этого компонента нуклеоплазмы и при участии ядерных пор специфическим образом может осуществляться взаимосвязь ядра с цитоплазмой.

Необычные по размерам (толщиной около 100 нм) и непонятные по природе фибриллы и гранулы присутствуют в ядрах *Acetabularia* (Gansen, Boloukhere-Presburg, 1965; Бетина и др., 1976).

Микротрубочковые элементы. В ядрах меристематических клеток *Chara australis* (Chambers, Mercer, 1964) обнаружены микротрубочковые элементы, диаметр которых равен приблизительно 28 нм. Они обычно плотно упакованы в пучки по 3—15 в каждом. На продольных срезах видно, что пучки достигают значительной длины и иногда оказываются связанными непосредственно с ядрышком. Подобные структуры нередко располагаются около ядерной оболочки, которая в этом месте образует небольшой вырост. Закономерности в ориентации пучков не обнаружено. По всей видимости, они выполняют скелетную функцию и обеспечивают сохранение формы ядра в период его интенсивного роста. Связь микротрубочковых элементов с ядрышком пока не находит объяснений, но не исключено их участие в распадении ядрышка на глыбки, наблюдаемое в крупных клетках, потерявших способность делиться. На такую возможность указывает отсутствие МТ в ядрах делящихся клеток. Их ядрышки соответственно не подвергаются фрагментации. Подобного рода МТ в данном случае есть не что иное, как продукт клеточной дифференциации.

Наличие массы собранных в пучки МТ, более мелких, чем цитоплазматические, — своеобразная черта ядер *Tetraëdron bitridens* (Pickett-Heaps, 1972b). Они присутствуют в интерфазном ядре и сохраняются в делящемся. Их функция неясна, но нет оснований связывать их с более крупными МТ веретена и цитоплазмы.

Микрофиламенты. Образования несколько иного типа выявлены в ядрах *Glaucocystis* (Robinson, Hammerl, 1978). Они представляют собой пучки шириной 0.1—0.25 мкм, длиной 0.15—0.5—1.75 мкм, состоящие приблизительно из 60 микрофиламентов толщиной 7—8 нм. Такого рода структуры обнаружены почти в 50% просмотренных интерфазных ядер и никогда не встречались в цитоплазме.

Пучки из микрофиламентов толщиной около 4 нм обнаружены в ядрах *Rhodella reticulata* и *Porphyridium* (Deason et al., 1983). Бронхарт и Демулин (Bronchart, Demoulin, 1977) сообщают о присутствии в ядрах *P. purpureum* более толстых микрофиламентов — порядка 10 нм.

в. Ядрышко

Количество ядрышек. В ядре присутствует одно или более ядрышек (рис. 5, 9). Например, у *Sirogonium* (Wells, Hoshaw, 1971) около 1% ядер содержит более одного ядрышка. У других водорослей этот процент может быть более высоким (Wisselingh, 1900b). У *Mougeotia* часто встречаются ядра с 2—3 ядрышками и их число может достигать до 8, а у некоторых десмидиевых до 30—100 (Kopetzky-Rechtperg, 1932). Количество ядрышек в ядре зависит от размера клеток (Wisselingh, 1921; Krieger, 1933/1937), стадии жизненного цикла (Krishnamurthy, 1959, 1972; Liddle et al., 1976), положения ядра в талломе, особенно при высокой степени дифференциации последнего (Singh, Chowdary, 1982), уровня плоидности организма (Sinha, 1965; Wik-Sjöstedt, 1970), условий выращивания (Kauffmann, 1914; Carter, 1919), способности сливаться (Geitler, 1930b; Waris, 1950; Godward, 1950a; Sinha, 1963b; Conway, Cole, 1973). У некоторых водорослей, в частности десмидиевых, количество ядрышек является видоспецифичным (King, 1959). Иногда крупные хроматиновые скопления ошибочно интерпретируются как ядрышки, и тогда их число оказывается завышенным.

Размер ядрышек. Как правило, размер ядрышек находится в коррелятивной связи с размером ядер и клеток и может варьировать в зависимости от стадии жизненного цикла. Самые мелкие ядрышки у водорослей имеют диаметр менее 1 мкм (такие ядрышки встречаются как у одноклеточных, так и у многоклеточных водорослей), а самые крупные достигают 14—16 мкм (табл.1). Обычно объем ядрышка составляет не более 1/20—1/50 объема ядра. Размеры ядрышка значительно увеличиваются при переходе к делению (рис. 3, 12), например у *Oedogonium terrestris* в 2 раза, а у *Bryopsis* в 8 раз. При наличии в ядре нескольких ядрышек их размеры могут различаться. У некоторых водорослей на определенных стадиях жизненного цикла происходит уменьшение размеров ядрышка, например у *B. plumosa* (Rietema, 1975) во время формирования гамет и во вторичных ядрах. Иногда этот процесс завершается полным их исчезновением. Последнее часто приурочено к образованию мужских половых клеток (Pickett-Heaps, 1968; Scott, Dixon, 1973b; Cole, Sheath, 1980; Cáceres, Robinson, 1981; Hoffman, 1984). У *Acetabularia* (Schulze, 1939) ядрышко отсутствует во вторичных ядрах и в ядре зиготы и появляется через 3—5 дней после ее прорастания у *A. mediterranea* и только спустя месяц у *A. wittsteinii*. Исчезновение ядрышка связано с особенностями его функционирования в ходе циклических преобразований.

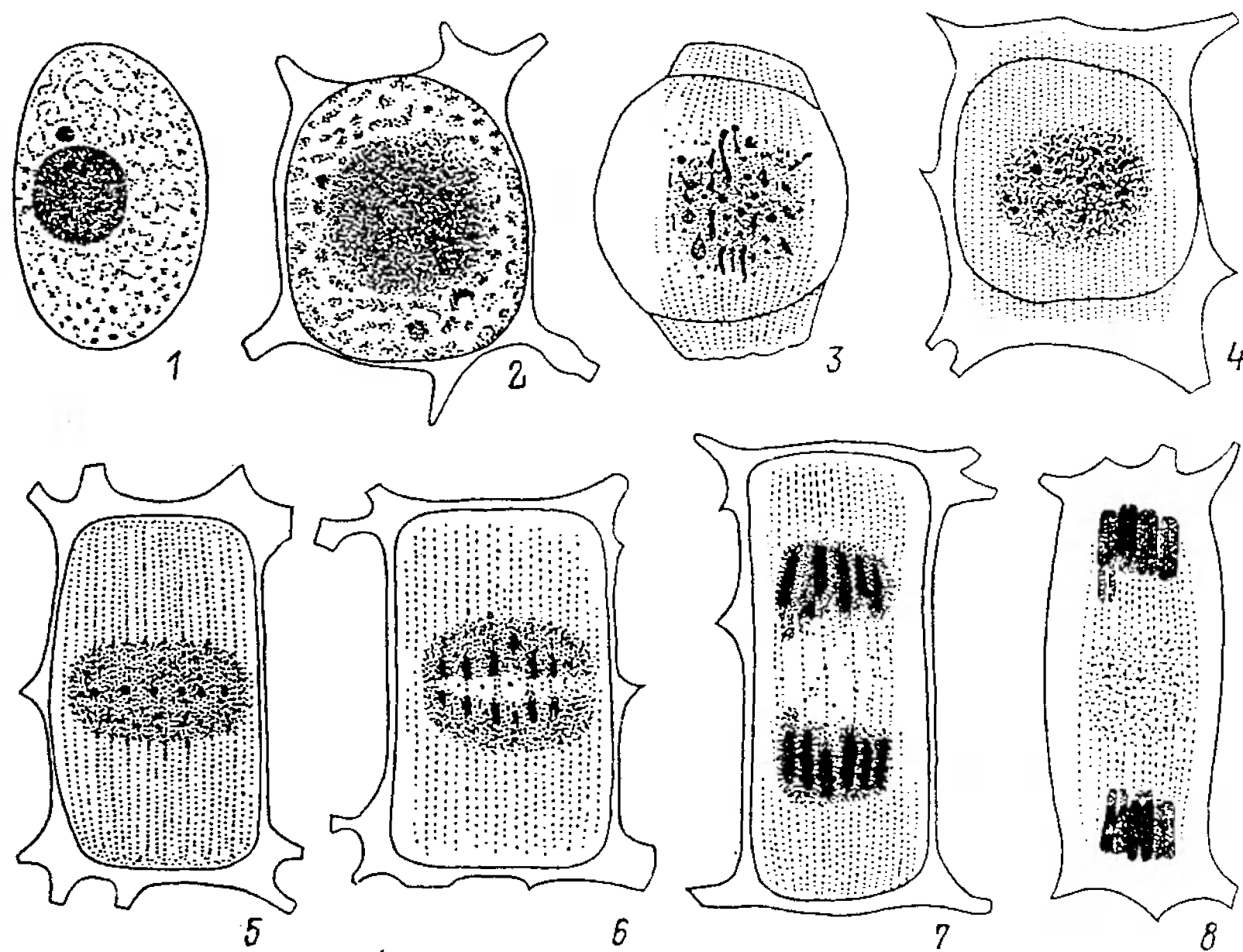


Рис. 12. Митоз *Spirogyra*. (По: Geitler, 1930a, 1935a).

1 — интерфаза; 2, 3 — профаза; 4 — прометафаза; 5 — метафаза; 6—8 — последовательные этапы анафазы.

Положение ядрышек в ядре. Чаще всего ядрышко располагается в центре ядра или смещается к периферии (рис. 4), иногда к самой ядерной оболочке. В ходе онтогенеза положение ядрышка может меняться (Acton, 1916; Carter, 1920; Pickett-Heaps, Fowke, 1970b; Pickett-Heaps, 1972a) или остается константным (Geitler, 1936b; Czurda, 1937; Hudson, Waaland, 1974).

Форма ядрышек. Для ядрышек наиболее характерна круглая форма, но встречаются также бобовидные, подковообразные, лентовидные, спиралевидные, синусоидные и прочие ядрышки. Компактные, состоящие из двух четковидных нитей ядрышки первичного ядра протонемы *Bryopsis plumosa* (Rietema, 1975). В гигантском первичном ядре взрослого таллома *Acetabularia* (Schulze, 1939) ядрышко имеет сложную конфигурацию. Возможно, это происходит за счет того, что первоначально колбасовидное ядрышко многократно перекручивается и образует плотный клубок с сильно рассеченной поверхностью (рис. 13). У различных видов ацетабулярии такого типа ядрышки имеют отличительные особенности (Maschlanka, 1943). Сходное по форме ядрышко обнаружено у *Closterium moniliferum* (King, 1959). Часто форма и размеры ядрышка коррелируют с таковыми ядра. На протяжении жизненного цикла водоросли форма ядрышка может меняться. Так, у *Bryopsis hypnoides*

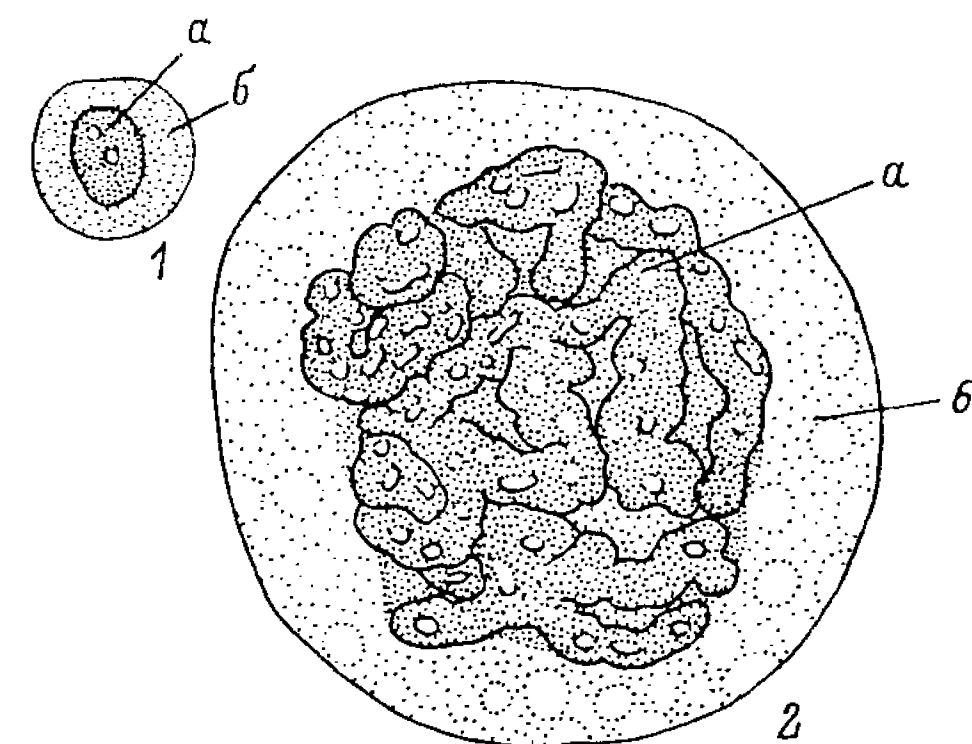


Рис. 13. Первичные ядра *Acetabularia mediterranea*. (По: Godward, 1966).

1 — в молодом проростке; 2 — во взрослом талломе. а — ядрышко; б — нуклеоплазма.

(Neumann, 1969a) ядро зиготы имеет синусоидное ядрышко. В ходе роста оно округляется и приобретает волнистые очертания. В протонеме ядрышки снова становятся синусоидными.

Фрагментация ядрышек. Ядрышки некоторых водорослей обладают способностью распадаться на отдельные фрагменты и снова сливаться. Этот процесс носит спонтанный характер и не имеет отношения к ядерному делению. Такие фрагментированные ядрышки в отличие от простых, нефраgmentированных предлагается называть сложными. У *Eremosphaera viridis* (Mainx, 1927) сложное ядрышко распадается на несколько неравных частей, у *Colacium vesiculosum* (Johnson, 1934) образуется 2—3, редко более фрагментов (рис. 2), при этом нефраgmentированное состояние очень непродолжительно по времени. Способность ядрышек фрагментироваться обнаружена у некоторых красных водорослей (Kylin, 1923), в частности наблюдается в осевых клетках *Laurencia hybrida* (DC) Lenorm., *Chondria dasyphylla* (Woodw.) Ag., *Ch. tenuissima* (Westbrook, 1928, 1935). Сложные ядрышки в виде рыхлых гроздевидных образований обнаружены у десмидиевых водорослей рода *Micrasterias* (Kasprik, 1972). Они состоят из большого количества не связанных между собой фрагментов (от 30 у одних видов до 100 у других). Фрагменты не обособлены друг от друга мембраной и имеют вид гранулярных гомогенных образований. В целом ядрышки десмидиевых включают все многообразие переходных состояний (рис. 5) в диапазоне от простых до сложных (Braun, 1850; Lutman, 1910; Wisselingh, 1912; Rosenberg, 1940; King, 1959; Kasprik, 1972).

Специально проведенные опыты показывают (Kasprik, 1972) прямую зависимость между физиологическим состоянием клетки и способностью ядрышек преобразовываться из простых в сложные и наоборот.

Внутренняя организация ядрышек. Сведений по этому вопросу очень мало. На постоянных цитологических препаратах ядрышки

имеют вид плотных гомогенных или неравномерно окрашивающихся образований (Geitler, 1935a; Sinha, 1963a). Иногда удается различить светлые области, называемые вакуолями (рис. 4, 1—5; 13), в числе одной-нескольких (Zimmermann, 1921; Roy, 1938—1939; Metzner, 1945b; Cave, Pocock, 1951; Subrahmanyam, 1957a, 1957b; Puisieux-Dao, 1966; Neumann, 1969a, 1970; Valet, 1969). При переходе к делению их число увеличивается. Затем мелкие "вакуоли" сливаются в одну или несколько более крупных. Появление и локализация вакуолей зависят от стадии жизненного цикла. Так, у *Acetabularia wettsteinii* (Hammerling, 1931; Schulze, 1939; Stich, 1951) в молодых растениях вакуоли распределяются равномерно по всему ядрышку, а в старых сосредотачиваются в его центральной части. У *Nemalion multifidum* (Cleland, 1919) ядро карпогона имеет плотное гомогенное ядрышко, а в зиготе в нем появляются вакуоли. У *Ptilota densa* (Scott, Dixon, 1973b) вакуоли наблюдаются только в ядрышках материнских клеток тетраспорангия.

Электронномикроскопические исследования подтвердили наличие в ядрышках вакуолей (Liddle, Neushul, 1969; Burr, West, 1971; Neushul, Dahl, 1972b; Scott, Dixon, 1973b; Markey, Wilce, 1975; Liddle et al., 1976). В ядрышках из ядер ризондов *Acetabularia mediterranea* и *A. crenulata* (Crawley, 1963, 1965) выявлены вакуоли двух типов: плотные (тип а) и рыхлые (тип b), или соответственно NV-1 и NV-2 по другой терминологии (Werz, 1964). Состав их содержимого пока установить не удалось. Между вакуолями разных типов существует связь. Характер вакуолей зависит от интенсивности метаболических процессов, на что указывают опыты с ампутацией и последующей регенерацией апикальной части таллома у *A. mediterranea* (Бетина и др., 1976). В частности, через 2—12 ч после начала регенерации вместо круглых появляются вакуоли с неправильными очертаниями и плотным содержимым, а через 32 ч они уже не отличаются от исходных.

Давно было известно о присутствии в ядрышках структур в виде интенсивно окрашивающейся или светлой спирали (Moll, 1893), которые позднее были названы ядрышковыми нитями (Nukleolusschlauchen, Nukleolusfäden, Nukleolusfadchen) (Wisselingh, 1898, 1900a, 1921), или телами неправильной формы (unregelmässig geförmte Körper) (Geitler, 1935a), которые, по-видимому, соответствуют треку организатора (organizer track) ядрышка (Godward, 1950a).

Вокруг ядрышка нередко появляется светлая зона (дворик) чаще всего в виде узкого кольца. Некоторые цитологи ее появление рассматривают как артефакт (Wisselingh, 1914; Kater, 1929). Однако не исключена возможность существования между нуклеоплазмой и ядрышком особой переходной зоны, о чем свидетельствует скопление ДНК вокруг ядрышка (Puisieux-Dao, Levain, 1963).

Ядрышко водорослей на микрофотографиях (рис. 7, 1—3) представляет собой гетерогенную систему, состоящую из гранулярного и фибриллярного компонентов, погруженных в аморфный матрикс с низким показателем плотности (Hay, 1968; Jordan, Godward, 1969;

Pickett-Heaps, Fowke, 1970b; Deason, Darden, 1971; McDonald, 1972; Scott, Dixon, 1973a; Markey, Wilce, 1975; Galatis et al., 1977; Phillips, Scott, 1981; Scott, 1983; Motomura, Sakai, 1985). Диаметр гранул равен 10—17 нм (Sager, Palade, 1957; Fowke, Pickett-Heaps, 1969), у динофлагеллат они крупнее: около 25 нм (Haller et al., 1964). Гранулы часто выстраиваются в цепочки шириной до 0.07 мкм. Места их концентрации соответствуют более плотным участкам ядрышка. Менее плотные области образованы фибриллами сечением 6—15 нм (Schulte, 1964; Godward, Jordan, 1965), которые иногда перекручиваются друг с другом, образуя сложные нуклеолонемы с поперечником в 20—65 нм.

Часто гранулярная и фибриллярная области имеют строго определенное положение в ядрышке: обычно в центре располагается фибриллярная зона, а периферию занимает гранулярная (Puisieux-Dao, Levain, 1963; Mughal, Godward, 1973; Davies et al., 1973; Dawson, 1973; Scott, Bullock, 1976; Mesquita, Santos, 1976). При обработке рибонуклеазой они исчезают (Kubai, Ris, 1969; Dodge, Crawford, 1971; Tomas et al., 1973), т. е. фибриллы и гранулы имеют рибонуклеопротеидную природу и, по-видимому, представляют последовательные стадии формирования рибосом. Действительно, в ядрышке обнаружены 2 типа рибосомальных частиц с коэффициентом седиментации 16 и 25S, а также белок (Dodge, 1964b; Chunosoff, Hirshfield, 1968; Rae, 1970). Как свидетельствуют биохимические и цитологические исследования, гранулярный компонент ядрышка соответствует предшественнику рибосомальной РНК.

Последовательность в расположении фибриллярного и гранулярного компонентов ядрышка может быть иной, или они не имеют упорядоченного расположения (Gansen, Boloukhere-Presburg, 1965; Godward, Jordan, 1965; Hoops, Floyd, 1982; Broadwater, Scott, 1983; Gaillard et al., 1986). Дифференциация ядрышка на зоны, или макросегрегация (Roth, Friedmann, 1980, 1981), обычно сопутствует подавлению синтеза *r*-РНК. Если он не подавлен, то ядрышко становится плотным, однородным. Естественно, изменение функциональной деятельности ядрышка в ходе жизненного цикла организма или под воздействием внешних факторов приводит к его структурной реорганизации (Godward, Jordan, 1965; Pickett-Heaps, 1967b; Liddle et al., 1976; Kwiatkowska, Maszewski, 1980), что позволяет объяснить случаи слабой зональной дифференциации ядрышка (Drawert, Mix, 1963; Ueda, 1972), ее постепенное исчезновение, например при переходе к митозу (Jordan, Godward, 1969; Fowke, Pickett-Heaps, 1969), или отсутствие (Sager, Palade, 1957; Kiermayer, 1964; Schulte, 1964; Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Burr, West, 1971; Hori, 1981). Поскольку у некоторых водорослей (*Acetabularia*, *Batophora*, *Avrainvillea*, *Cladocephalus*) вся или большая часть *r*-РНК синтезируется на ранних стадиях жизненного цикла (Kloppstech, Schweiger, 1973, 1975; Franke et al., 1974; Berger et al., 1975; Liddle et al., 1976; Roth, Friedmann, 1980), то макросегрегация ядрышка почти на всем его протяжении сохраняется

неизменной (у *Avrainvillea* она исчезает только в ядрышках зооспор и в этот период обнаруживается только фибриллярный компонент).

Помимо фибрилл и гранул рибонуклеопротеидной природы ядрышко содержит фибриллы ДНК, которые принадлежат проникающим сюда участкам хромосом, функционирующим как ядрышковые организаторы (Leadbeater, Dodge, 1967; Kubai, Ris, 1969; Dodge, Crawford, 1970; Zingmark, 1970). Присутствие в ядрышке *Euglena* (O'Donnell, 1965) спиралевидных структур, которые разрушаются при обработке дезоксирибонуклеазой, несколько неожиданно, поскольку в ее кариотипах отсутствуют ядрышкообразующие (N.O.) хромосомы. Это утверждение сомнительно и потому, что одна из хромосом упирается в ядрышко и в этом месте разрыхляется, обнаруживая составляющие ее микрофибриллы ДНК. Они, по всей видимости, проникают в ядрышко.

Не касаясь функциональной роли ядрышка, которая у всех эукариот одинакова, все же следует подчеркнуть, что эта структура весьма лабильна и очень быстро реагирует на метаболические изменения, происходящие в клетке, в первую очередь связанные с синтезом РНК.

Поведение ядрышек во время митоза. У подавляющего большинства организмов, среди которых водоросли не составляют исключения, ядрышко претерпевает существенные изменения во время митоза. Изменения затрагивают размеры, форму, внутреннюю организацию ядрышек и носят циклический характер, что в общих чертах достаточно четко прослеживается даже в световом микроскопе. В настоящее время выделяется (Pickett-Heaps, 1970a) 4 типа поведения ядрышка в процессе митоза: 1) дисперсный (dispersive) — наиболее широко распространен; 2) устойчивый (persistent) — очень характерен для конъюгат; 3) полуустойчивый (semi-persistent) — присущ эдогониевым; 4) автономный (autonomous) — встречается у эвгленовых, динофлагеллат, некоторых кладофоровых и сифоновых. На самом деле поведение ядрышка более разнообразно, чем предусмотрено в данной классификации.

Дисперсный тип. При переходе к делению ядрышко увеличивается в размерах, утрачивает компактность, четкость контура, первоначальную форму, иногда менее интенсивно окрашивается (рис. 10, 2—4) и к концу профазы полностью исчезает (Elliott, 1934). Обычно этому предшествует прекращение синтеза РНК. В редких случаях перед началом подобного рода преобразований интенсивность окраски ядрышка увеличивается и оно фрагментируется (Singh, 1945). Иногда растворение ядрышка может происходить несколько медленнее обычного и полностью завершаться только в метафазе (Hartmann, 1918; Pickett-Heaps, 1973b) и даже позже (Pickett-Heaps, 1975a). У бурых водорослей, в частности у *Cutleria cylindrica* (La Claire, West, 1979), ядрышко исчезает в профазе, но в вегетативных клетках таллома позднее, чем в репродуктивных.

Как показывают ультраструктурные исследования (Johnson, Porter, 1968; Pickett-Heaps, 1970b; Marchant, Pickett-Heaps, 1970),

исчезновение ядрышка связано с распадом его содержимого, которое на ранних этапах профазы маскирует хромосомы, а затем сильно диспергируется. Последнее сопровождается появлением в нуклеоплазме рибосомоподобных гранул. В этот период фибриллярный компонент утрачивается при сохранении очень рыхлого гранулярного. Так заканчивается профазный цикл преобразований ядрышка.

Следующий этап ядрышковых преобразований приурочен к телофазе. Поведение ядрышка в телофазе изучено слабее, чем в профазе, что объясняется более короткой продолжительностью этой стадии митоза. В телофазе начинается и завершается реконструкция ядрышка, появляются сначала неясные, а затем все более четкие контуры, восстанавливается его красящая способность. Синтез РНК возобновляется до завершения реконструкции ядрышка. Одновременно появляется фибриллярный компонент, который почти полностью маскируется увеличивающим плотность гранулярным компонентом.

Циклические преобразования подобного рода могут происходить в ядрышках не только во время митоза, но также при длительном выращивании организма в темноте и последующем перенесении на свет.

Биологическое значение происходящих с ядрышком преобразований находится в значительной степени в области догадок и предположений, но бесспорно то, что появление и исчезновение ядрышка и хромосом весьма точно скоординированы во времени.

Устойчивый тип. Ядрышко во время профазы разрыхляется, но не исчезает, а преобразуется в сохраняющее способность окрашиваться ядрышковое вещество (рис. 12, 2—5), которое в метафазе располагается вместе с хромосомами и в той или иной степени их маскирует. В анафазе оно вместе с хромосомами перемещается на полюса. В дальнейшем большая часть ядрышкового вещества входит в состав реорганизующегося ядрышка, а некоторая его часть попадает в цитоплазму. Подобный тип поведения ядрышка первоначально был обнаружен у *Spirogyra*. Затем появились указания об образовании ядрышкового вещества и у некоторых других водорослей из числа зеленых (Седова, 1969; Schaechter, DeLamater, 1955; Prasad, Srivastava, 1964; Pickett-Heaps, 1973c), харовых (Pickett-Heaps, 1967b), красных (Svedelius, 1937; Bold, 1951; McDonald, 1972).

Понятие ядрышкового вещества (Nukleolussubstanz) введено Гейтлером (Geitler, 1930a, 1935a), но и до него (Wisselingh, 1900a; Berghs, 1906; Karsten, 1908; Merriman, 1916; McAllister, 1931; Conard, 1933) констатировалось появление на месте ядрышка плотного вещества (denser substance) без объяснения его природы.

Дальнейшие исследования показали, что ядрышковое вещество очень разнообразно по виду: от сильно диспергированного, светлого, едва различимого до плотного, сильно окрашивающегося, со всевозможными переходами между этими крайними состояниями (Godward, 1953; King, 1959, 1960; Patel, Ashok, 1971; Wells, Hoshaw, 1971; Pickett-Heaps, 1972a; Vedajanani, Sarma, 1978b, 1978c, 1978d;

Narada, 1981; Abhayavarhani, Sarma, 1982). Диспергированию сложных ядрышек десмидиевых предшествуют очень характерные морфологические преобразования (Wagis, 1950; King, 1959), которые представлены своеобразной стадией "облака" (cloud-stage) и гроздеобразной стадией (grap-stage). Ядрышки становятся компактными, а затем сливаются в общую массу. Обычно это происходит вдоль ядрышкового организатора N.O. хромосомы. По мере диспергирования ядрышка эта область становится все более четкой. Пока не завершится слияние сложного ядрышка в одно общее образование, не может начаться деление ядра (King, 1959; Krishnamurthy, 1959). Также было установлено (Godward, Jordan, 1965; Fowke, Pickett-Heaps, 1969; Jordan, Godward, 1969), что появление ядрышкового вещества связано с преобразованиями фибриллярной фракции и ее исчезновением. Во всяком случае, в метафазе ядрышковое вещество не отличается от гранулярной фракции ядрышка.

Наметившаяся тенденция рассматривать ядрышковое вещество и ядрышко как идентичные понятия неправомерна, поскольку в них изначально вкладывался различный смысл.

Степень взаимодействия ядрышкового вещества и хромосом у различных организмов неодинакова: в одних случаях ядрышковое вещество откладывается на хромосомах и в анафазе вместе с последними перемещается на полюса веретена, а затем, достигнув полюсов, сбрасывается, часто полностью маскируя хромосомы; в других — откладывается на хромосомах, но только часть пути перемещается вместе с ними, а затем сбрасывается, и дальше ядрышковое вещество и хромосомы движутся независимо друг от друга; в третьих — ядрышковое вещество только окружает хромосомы и в таком виде достигает полюсов; в четвертых — ядрышковое вещество не связано с хромосомами и самостоятельно перемещается к полюсам, значительно опережая хромосомы (Godward, 1950a, 1953).

У некоторых десмидиевых (King, 1959) только часть ядрышкового вещества переходит на хромосомы, из-за чего они становятся в метафазе более толстыми и часто слипаются, а часть переходит в нуклеоплазму. Количество ядрышкового вещества в нуклеоплазме варьирует у разных видов. Постепенно оно переходит в цитоплазму, перемещается в периферическую часть клетки и со временем исчезает. Позднее (Kasprik, 1972) описано появление в прометафазе-анафазе на полюсах веретена скоплений ядрышкового происхождения. Они получили название остаточных ядрышек. Их число и размеры достаточно сильно варьируют даже в пределах одного вида. Остаточные ядрышки сохраняются в течение анафазы, но в сестринские ядра не включаются и переходят в цитоплазму. Подобное поведение ядрышкового вещества подтверждается электронномикроскопическими исследованиями (Brandham, Godward, 1965a; Pickett-Heaps, 1967b).

Судьба остающегося в ядре ядрышкового вещества в телофазе независимо от поведения в профазе оказывается одинаковой. Обычно при выходе из анафазы ядрышковое вещество распадается на две группы, каждая из которых локализуется вокруг ядрышкообразу-

ющей области соответствующей хромосомы. Зона контакта хромосомы с ядрышковым веществом может иметь вид, напоминающий ламповые щетки, иногда, наоборот, выглядит диффузной, иногда оказывается светлой, похожей на полый цилиндр. Само ядрышковое вещество начинает дезорганизовываться и сначала распадается на глыбки разного размера, которые постепенно теряют красящую способность, а затем исчезают (Godward, 1966). Согласно другой версии (Wells, Hoshaw, 1971; Narada, 1981), реорганизация ядрышка сопровождается появлением большого количества мелких темно-окрашенных микроядрышек, которые сливаются и формируют типичное ядрышко. Эти процессы идут при активном участии ядрышкообразующей хромосомы, около которой снова появляется фибриллярный компонент ядрышка. Таким образом, появление ядрышкового вещества связано с реорганизацией ядрышка, исчезновением его фибриллярной фракции и разрыхлением гранулярной, а реконструкция сопровождается появлением фибриллярной фракции и уплотнением гранулярной.

Полуустойчивый тип. В профазе ядрышко в той или иной степени разрыхляется, но полностью не исчезает. Его остатки в виде рыхло разбросанных структур локализуются в зоне веретена. В анафазе и ранней телофазе они образуют в центре веретена центральное тело (midbody) в виде плотного клубка гранулярной природы. Он ведет себя пассивно, т. е. не связан с хромосомами и не перемещается на полюса, при образовании сестринских ядер не входит в их состав, а остается лежать между ними. В дальнейшем это тело теряет красящую способность и в конце концов исчезает. Одновременно с его исчезновением вновь образовавшиеся ядра заканчивают движение навстречу друг другу. Впервые особое тело в зоне веретена было обнаружено у *Oedogonium* (Tuttle, 1910), но объяснение его природы стало возможным значительно позднее (Ohashi, 1930; Sinha, 1963a; Chowdary, 1964b; Pickett-Heaps, Fowke, 1969, 1970a; Das, 1971; Pickett-Heaps, 1973a). Такое же тело появляется у красной водоросли *Chondria tenuissima* (Westbrook, 1935).

Автономный тип. Ядрышко на протяжении всего митоза остается компактным, интенсивно окрашивающимся, делящимся путем перетяжки на две более или менее равные части (рис. 14). Такой тип поведения ядрышек давно был известен у эвгленовых водорослей. Ядрышки такого типа нередко обозначались как эндосомы, кариосомы, нуклеоцентросомы (Kenten, 1895; Dangeard, 1901b). При переходе к делению эти ядрышки начинают вытягиваться в направлении, перпендикулярном плану деления и в метафазе-анафазе приобретают характерную гантелеобразную форму. Вытягивание ядрышка продолжается до тех пор, пока его концы не достигнут ядерной оболочки. Центральная часть становится все более узкой и в конце анафазы или в телофазе разрывается. В результате образуются два компактных, конической формы ядрышка, которые позднее округляются. Эти ядрышки имеют фелльген-отрицательную реакцию, обладают способностью сливаться и фрагментироваться, содержат во время митоза РНК, лишены связи с

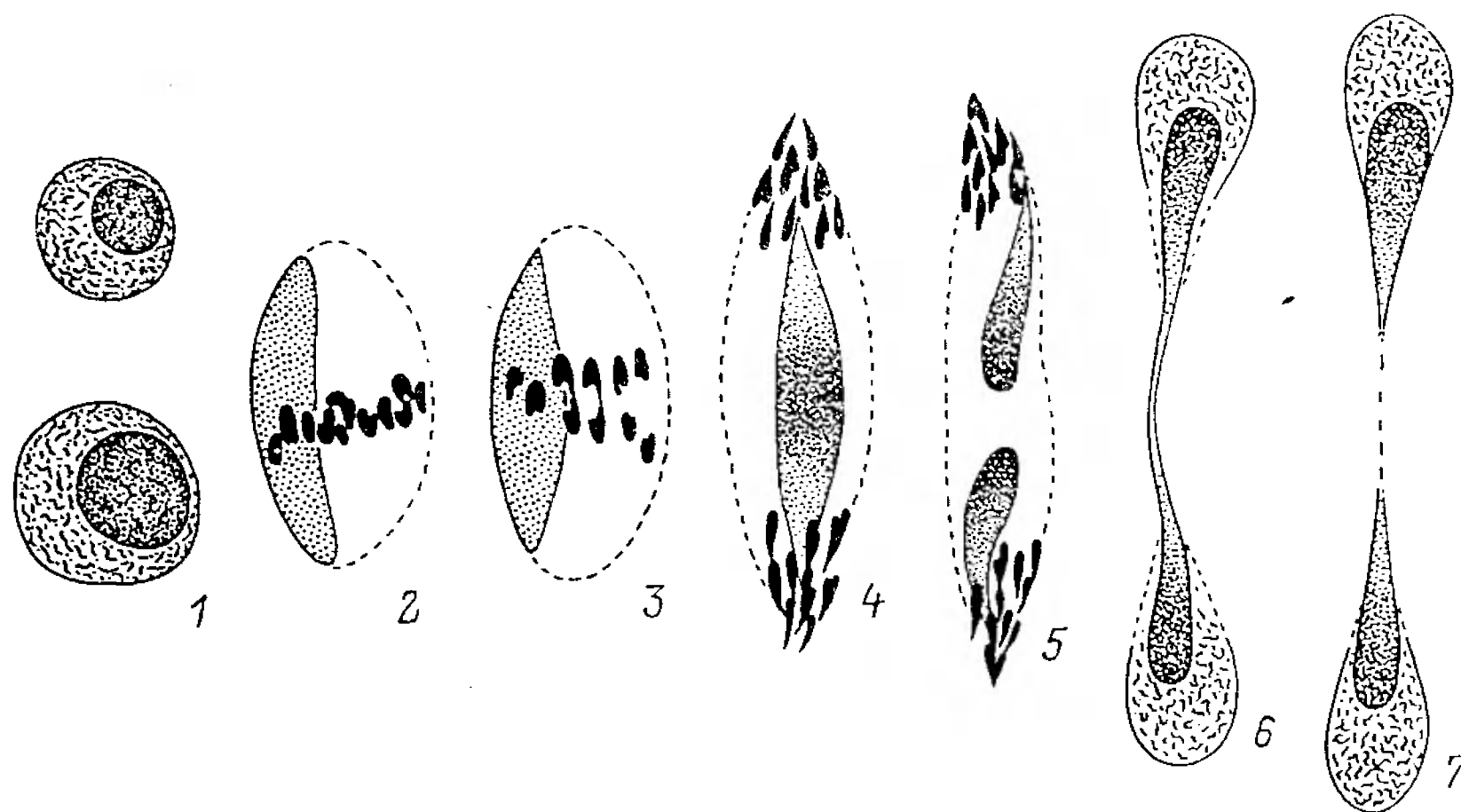


Рис. 14. Митоз *Bryopsis hypnoides*. (По: Neumann, 1969a).

1 — интерфазное ядро после (верхнее) и перед (нижнее) делением; 2 — метафаза; 3, 4 — анафаза; 5 — анафаза, иногда заканчивающаяся перетяжкой ядрышка; 6, 7 — телофаза.

хромосомой, поскольку N.O. хромосомы в кариотипе отсутствуют, в электронном микроскопе обнаруживаются как гранулярный, так и фибриллярный компоненты (Dodge, 1973). Во время митоза с поверхностью делящегося ядрышка связаны пучки МТ, которые соединяют полюса ядра и проходят между хроматидами, но к ним не прикрепляются (Leedale, 1968).

Ядрышки с подобным поведением во время митоза обнаружены у части динофлагеллат, например у *Gyrodinium cohnii* (Jollos, 1910; Dangeard, 1938; Kubai, Ris, 1969), *Gonyaulax tamarensis* (Dodge, 1964b), *Woloszynskia micra* (Leadbeater, Dodge, 1967), *Amphidinium carterae* (Oakley, Dodge, 1976b), а также у некоторых представителей пор. *Siphonales*. В частности, у *Bryopsis hypnoides* (Neumann, 1969a; Burr, West, 1970), *B. plumosa* (Zinnecker, 1935; Rietema, 1975), *Codium fragile* (Borden, Stein, 1969b) они вытягиваются в направлении длинной оси веретена и обгоняют перемещение хромосом к полюсам. В то же время у *C. tomentosum* (Williams, 1925), *C. decorticans* (Schussnig, 1950), *Derbesia tenuissima*, *Bryopsisidella neglecta* (Rietema, 1975), *Caulerpa prolifera* (Schussnig, 1939a) ядрышки ведут себя иначе, по дисперсному типу.

Автономный тип поведения ядрышек обнаружен и у некоторых представителей пор. *Siphonocladales* (Cholnoky, 1929a; Patel, 1971a). Более детальное исследование *Cladophora* (Geitler, 1936b; Schussnig, 1938a) выявило видовую специфику в поведении ядрышка во время митоза, связанную с изменением его внешнего вида перед вытягиванием. Так, у *C. alpina* не происходит заметных изменений в его размерах и способности окрашиваться, у *C. flexicaulis* значительно сокращаются его размеры, у *C. fracta* от ядрышка

остается едва заметно, слабо окрашивающееся тело палочковидной формы, которое располагается вдоль длинной оси веретена, вытягивается, перешнуровывается в поздней анафазе или ранней телофазе и восстанавливает способность интенсивно окрашиваться, а затем и исходные размеры. В дальнейшем было установлено (Mughal, Godward, 1973), что ядрышко у этого вида действительно сохраняется на протяжении всего митоза, но в отличие от эвгленовых уменьшается в размерах, оказывается связанным с N.O. хромосомой и в период метафазы-анафазы теряет гранулярный компонент при полном сохранении фибриллярного.

Различное поведение ядрышка зарегистрировано внутри одного вида и даже одного растения. Так, у *Cladophora glomerata* (Geitler, 1936b) ядрышки могут делиться, не претерпевая перед этим никаких изменений, полностью или частично диспергировать (причем в культивируемом материале растворение ядрышек происходит чаще, чем в природном). Ультраструктурное исследование (McDonald, Pickett-Heaps, 1976) показало, что диспергирование сопровождается утратой гранулярного компонента ядрышка и появлением его в метафазе ядрышкового вещества. Возможен и смешанный тип поведения ядрышка. В частности, у *C. flexuosa* (Scott, Bullock, 1976) ядрышко частично диспергируется и эта часть его содержимого перемещается на хромосомы, в сохраняющейся же части, которая располагается вдоль длинной оси веретена, различаются как фибриллярный, так и глобулярный компоненты. В дальнейшем сохраняющаяся часть делится перетяжкой, вновь возникающие ядрышки реконструируются как бы частично. Судьба другой части ядрышка из описания не ясна.

Разнообразный характер поведения ядрышка во время митоза говорит о нем как о неустоявшейся структуре. В эволюционном аспекте, по всей видимости, автономный тип поведения — наиболее примитивный, а дисперсный — самый прогрессивный, остальные занимают промежуточное положение в этом ряду. Пока трудно объяснить столь разнообразное поведение ядрышка, но оно несомненно связано с синтезом транзитных рибосом. Если образование предшественника рибосомной РНК останавливается, а транспорт рибосомных предшественников в цитоплазму продолжается, то закономерно большая часть ядрышка должна исчезнуть, как это происходит при дисперсном типе поведения. Устойчивый тип поведения, по-видимому, представляет какую-то разновидность дисперсного и обусловлен частичной остановкой синтеза или транспорта в цитоплазму предшественника рибосомной РНК.

Автономный тип поведения, по всей видимости, обусловлен непрерывным синтезом и транспортом предшественника рибосомной РНК в цитоплазму.

Полуустойчивый тип поведения может быть обусловлен сложной структурной организацией ядрышка, делающей его неспособным полностью диспергироваться, а остаточное ядрышко — делиться перетяжкой, хотя первопричиной могут быть какие-то нарушения синтетических процессов в ядрышке.

г. Хроматин

Состояние хроматина. В неделящемся ядре хроматин представлен двумя формами: деконденсированный (эухроматиновый) и конденсированный (гетерохроматиновый) (рис. 7, 15).

Деконденсированный хроматин придает ядру гранулярный или гранулярно-сетчатый вид (рис. 7, 1; 15, 3, 4). Конденсированный хроматин образует различного размера и формы плотные скопления (рис. 7, 2, 3; 15, 1, 2, 5). К числу последних относятся хромоцентры, ранее иногда называвшиеся эндосомами (Föyn, 1934a). В свое время предлагалось (Geitler, 1930a) называть ядра, лишенные конденсированного хроматина, ахроматическими, а с конденсированным хроматином — грубыми, или плотными (Solidenkern) (Manton, 1935), но последний термин не получил широкого распространения. Состояние хроматина в ядре определяется степенью спирализации-деспирализации хромосом. В прямой зависимости от этого находится соотношение конденсированного и деконденсированного хроматина. Преобразования хроматина носят циклический характер. Очень характерный вид имеют ядра *Dinophyta*, у которых хромосомы не деспирализуются и постоянно находятся в спирализованном состоянии (рис. 15, 7). Сильная, но неполная спирализация хромосом у эвгленовых (рис. 15, 6), некоторых видов кладофор и других водорослей приводит к появлению прохромосом и определяет своеобразие их ядер. Все эти и подобные им ядра были названы хромосомными.

У эукариотических водорослей в остальных отделах хромосомы интерфазного ядра в той или иной степени деспирализуются. В зависимости от этого в ядрах одних водорослей содержится только равномерно диспергированный деконденсированный хроматин (рис. 7, 1), что характерно для ядер *Mougeotia* sp. (Puisieux-Dao, Levain, 1963), *Stigeoclonium subspinosum* (Juller, 1937), ядер вегетативных клеток меристематических областей *Chara* (Pickett-Heaps, 1967a), первичных ядер *Acetabularia* (Gansen, Boloukhere-Presburg, 1965; Zerban et al., 1973; Бетина и др., 1976). Иногда, например в ядрах *Cosmarium botrytis* (Karsten, 1918), *Schizomeris leibleinii* (Chowdary, 1967a), *Sphaeroplea annulina* (Голенкин, 1899), *Tetraspora lubrica* (McAllister, 1913), он упорядочивается в тонкую рыхлую сеточку. В ядрах других водорослей помимо деконденсированного хроматина присутствуют скопления конденсированного (рис. 7, 2, 3). Такие ядра обнаружены у различных представителей зеленых водорослей, в том числе у *Carteria crucifera* (Akins, 1941), *Haematococcus pluvialis* (Elliott, 1934), *Chlamydomonas nasuta* (Kater, 1929), *Volvox carteri* (Metzner, 1945b) из вольвоксовых, у *Protosiphon botryoides* (Bold, 1933), *Chlorochytrium grande* (Bristol, 1917), *Eremosphaera viridis* (Mainx, 1927; Reichardt, 1927) среди хлорококковых, у ряда видов *Oedogonium* (Kretschmer, 1930; Tschermak, 1943a) (отсутствует у *Oe. grande* (Ohashi, 1930), *Oe. flavescens* (Das, 1971)).

Подобные ядра обнаружены у *Cladophora glomerata* (List, 1930), *C. refracta* (Sinha, 1965) и некоторых других представителей пор.

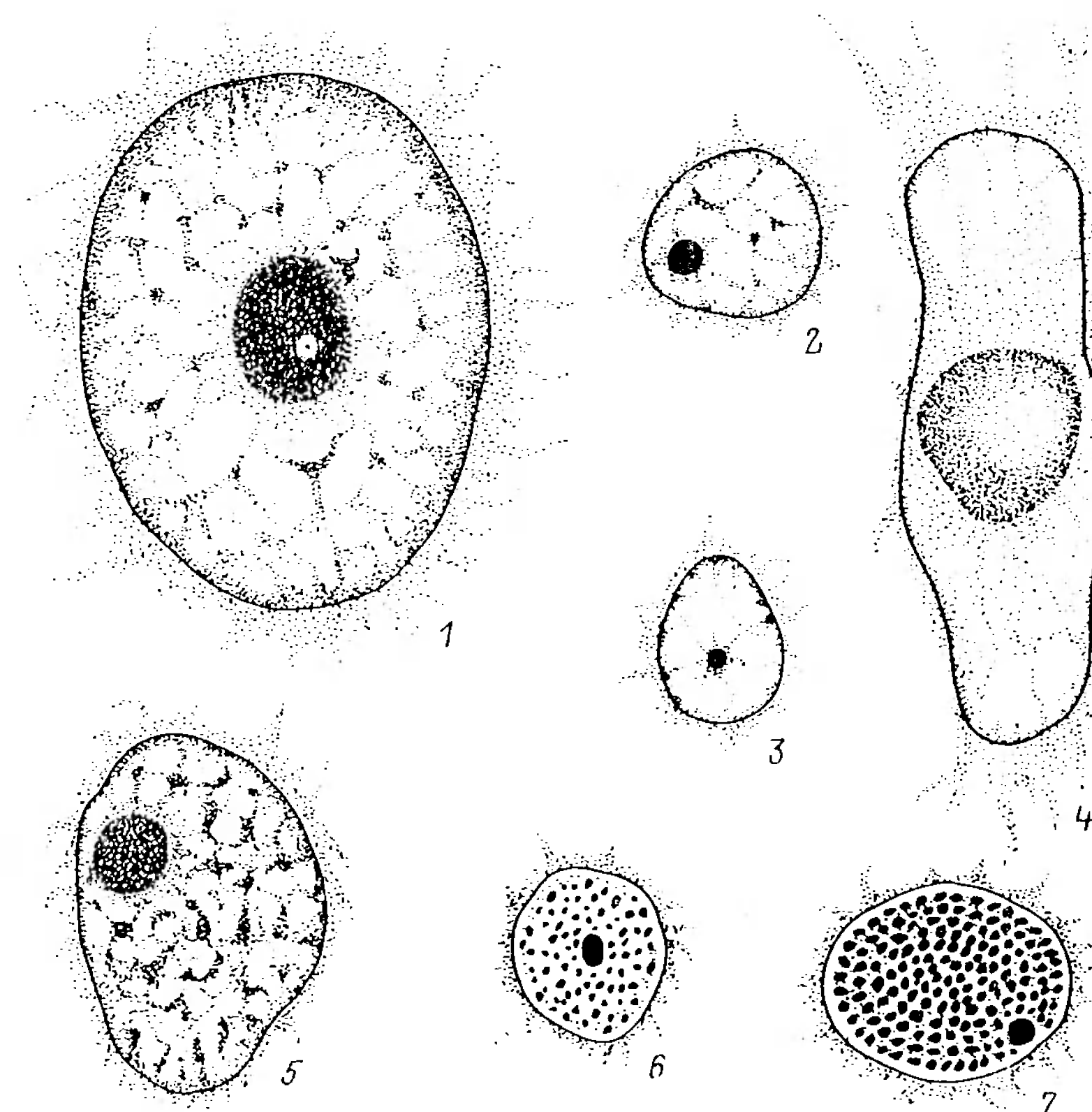


Рис. 15. Интерфазные ядра клеток у разных водорослей. (Ориг.).

1 — *Microspora*; 2 — *Chlamydomonas*; 3 — *Hydrodictyon*; 4 — *Spirogyra*; 5 — *Cladophora*; 6 — *Colacium*; 7 — *Glenodinium*.

Siphonocladales, в пор. *Siphonales* у *Codium tomentosum* и *C. elongatum* (Puisieux-Dao, 1966), у таких конъюгат, как например *Zygnema cruciatum* (Wisselingh, 1914), *Closterium moniliferum* и *C. ehrenbergii* (Lutman, 1910), и вместе с тем отсутствует у *C. lanceolatum* и *C. cyclicum* (Vedajapani, Sarma, 1978d), подавляющего большинства видов рода *Micrasterias* (Kasprik, 1972).

Конденсированный хроматин у некоторых водорослей образуется в большом количестве, что характерно для ядер зеленых водорослей: *Rhizoclonium* (Geitler, 1936b), *Chaetomorpha brachygona* (Chan et al., 1978), *Bryopsis hypnoides* (Neumann, 1969a), *Valonia ventricosa* (Hori, Enomoto, 1978a), *Caulerpa prolifera* (Schussnig, 1939a), некоторых видов *Sirogonium* (Wells, Hoshaw, 1971), а также бурых водорослей (Roy, 1938—1939; Roberts, 1964). Почти целиком заполняются конденсированным хроматином ядра мужских гамет *Atractomorpha echinata* (Hoffman, 1984), крупные плотные скопления

хроматина образуются в ядрах мужских и женских гамет *Halimeda luna* (Gori, 1979). При дифференциации антеридиальных клеток *Chara fibrosa* (Pickett-Heaps, 1968) сначала появляются скопления хроматина на периферии ядра, постепенно их количество и размеры увеличиваются и в конце концов они заполняют все ядро (рис. 7, 4). У многих организмов созревание мужских гамет сопряжено с увеличением концентрации конденсированного хроматина (Peugère, 1974; Brawley et al., 1976; Cole, Sheath, 1980; Cáceres, Robinson, 1981; Katsaros, Galatis, 1986), поэтому такие ядра нередко называют спермальными.

Конденсированный хроматин в виде глыбок, как правило, располагается по всему ядру, но иногда отмечается преимущественная их концентрация вдоль ядерной оболочки, часто приводящая к образованию сплошного или почти сплошного хроматинового ободка (рис. 7, 3). Такое расположение, в частности, выявлено у *Hydrodictyon reticulatum* (Marchant, Pickett-Heaps, 1970), во вторичных ядрах *Batophora oerstedii* (Liddle et al., 1976), причем в одних случаях около пор он отходит от оболочки (Nilshammar, Walles, 1974), в других — окружает поры, но в них не заходит (Watson, Arnott, 1973), в третьих — заходит в поры к внутренней мембране ядерной оболочки (Hori, Enomoto, 1978b), и в дальнейшем эту тенденцию сохраняют хромосомы. У *Tetraselmis cordiformis* (Robenek, Melkonian, 1979) хроматин, располагающийся вдоль ядерной оболочки, концентрируется преимущественно в местах, которые примыкают к ризопласту. У *Carteria crucifera* (Akins, 1941), *Volvox* (Cave, Pocock, 1951), *Sirogonium* (Wells, Hoshaw, 1971), *Oedogonium autumnale* и *Oe. magnusii* (Das, 1971), в цистах *Acetabularia* (Schulze, 1939) глыбки хроматина скапливаются вокруг ядрышка. Рассеянные по всему ядру глыбки хроматина 35—53 мкм в диам. у *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Heywood, 1976) имеют тенденцию преимущественной концентрации вокруг ядрышка и вдоль ядерной оболочки в виде ободка.

Изучение ядер у 22 видов *Chlorococcum* (Седова, 1989) позволило выявить закономерности в преобразовании хроматина на протяжении жизненного цикла этих водорослей. Обычно ядра во вновь образовавшихся сестринских клетках, находящихся внутри материнской клетки, содержат большое количество крупных, сравнительно рыхлых скоплений конденсированного хроматина. У формирующихся зооспор эта тенденция проявляется более четко, чем у апланоспор, где хроматин становится более компактным. Состояние хроматина в молодых вегетативных клетках и апланоспорах очень сходно. В вегетативных клетках с возрастом хроматин становится все более компактным, а размеры и количество хроматиновых скоплений постепенно уменьшаются, и в конце концов они совсем исчезают, что приводит к появлению ядер с диспергированным хроматином. Ядра, заполненные рыхлым, или диспергированным, хроматином, у всех видов поразительно сходны. Ядра с конденсированным хроматином, находящимся в компактном состоянии, обнаруживают видоспецифические особенности. Они обусловлены количеством и

характером компактного хроматина, его распределением, размерами и формой его скоплений (рис. 7, 2, 3).

У одних видов конденсированный хроматин представлен рассеянными по всему ядру глыбками, различающимися по количеству, размерам и форме, у других помимо глыбок хроматина образуется вдоль ядерной оболочки хроматиновый ободок. Ободок может быть сплошным или почти сплошным, разорванным, иногда настолько сильно, что едва угадывается, сравнительно широким или, наоборот, очень узким. Характер ободка сильно колеблется у различных индивидов одного вида и, по-видимому, находится в прямой зависимости от функционального состояния организма.

Согласно наблюдениям Гейтлера (Geitler, 1936b), различные виды *Cladophora* характеризуются строго определенным числом глыбок конденсированного хроматина. Конденсированный хроматин во многом определяет своеобразие ядер спирогиры, мужоции, сирогониума (Седова, 1990г), эдогониума, микроспоры, улотрикса (Седова, 1990в, 1990д), зигнемы (Седова, 1990б). Обращает на себя внимание разноречивость сведений, которые приводятся для одних и тех же водорослей (Geitler, 1936b; Proskauer, 1952; Sarma, 1962a; Patel, 1971a). Как теперь выясняется, количество и характер конденсированного хроматина в ядрах зависят от возраста, фазы жизненного цикла организма, а у многоклеточных водорослей и от положения клеток в талломе (Davis, 1898; Kylin, 1914, 1916с; Stewart, 1937; Naylor, 1958b; Evans, 1962a; Nizamuddin, 1962, 1964; Roberts, 1964; 1966; Neumann, 1969b; Hoffman, 1971; Neushul, Dahl, 1972a; Scott, Dixon, 1973b; Goff, Cole, 1973; Gori, 1979; Katsaros, Galatis, 1986; Gaillard et al., 1986). В частности, в цикле развития *Acetabularia* выявлено 4 цитологические фазы (Schulze, 1939): первичное ядро, вторичное ядро на стадии образования цист, которая получила особое название стадии светлого пятна (der weisse Fleck), ядро на стадии созревания цист. Самой специфической является стадия "бледного пятна" (в английском варианте the white spot). В этот период хроматин представлен хромонемой в виде клубка, ядрышко отсутствует, снаружи ядерной оболочки располагается мощный гомогенный слой с крупными гранулами, прилегающими к ядру.

У оогамных бурых водорослей хроматин в ядре оогония и яйцеклетки находится в деконденсированном состоянии, а ядра антеридиев и спермиев типично спермальные (Brawley et al., 1976; Motomura, Sakai, 1984). В интерфазных ядрах метаболически активных клеток *Volvox* (Cave, Pocock, 1951) хроматин нередко имеет разную интенсивность окраски, иногда вовсе не окрашивается, что приписывается его разному физиологическому состоянию на момент фиксации. Как правило, при переходе к делению в ядре появляется сильно конденсированный хроматин и его количество увеличивается (Conway, Cole, 1973). Наоборот, в старых, неделящихся клетках (Godward, 1950a; Sarma, 1962a) глыбки хроматина уменьшаются в числе, становятся более крупными и более интенсивно окрашенными, чем в активно делящихся.

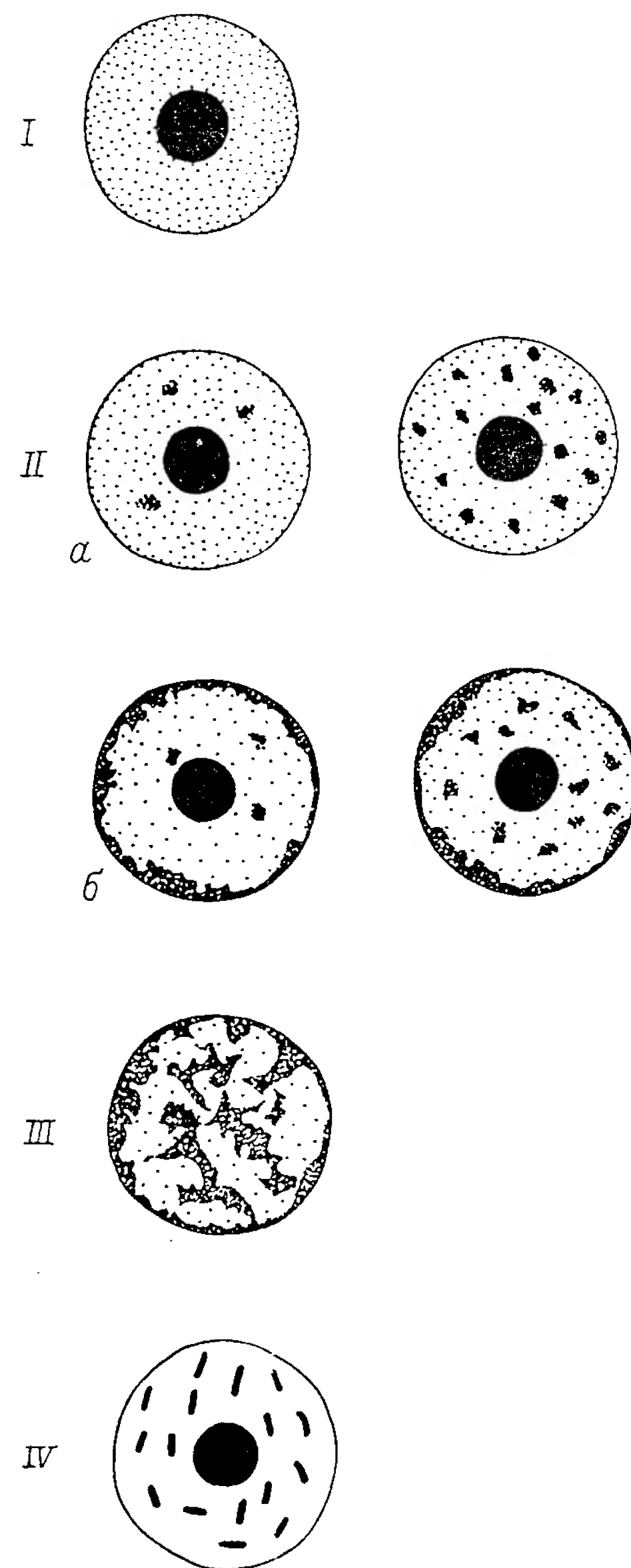


Рис. 16. Основные структурные типы организации ядер у водорослей. (Ориг.).

I — ахромоцентрический; II — хромоцентрический (а — простой, б — сложный); III — плотный хроматиновый (спермальный); IV — «хромосомный».

При культивировании водорослей большое влияние на хроматин оказывают состав питательной среды (Kasprik, 1972) и световой фактор, нередко блокирующий деление (Kwiatkowska, Maszewsky, 1980). У *Chlorella vulgaris* в земных условиях (Попова и др., 1989) конденсированный хроматин обычно распределен по всему объему ядра, а в космических его количество значительно возрастает в периферической зоне.

Таким образом, состояние хроматина является одним из характерных признаков ядра и должно включаться в его описание.

По мере накопления фактического материала возникает необходимость в его систематизации и унифицированном описании ядерного содержимого. Последнее очень важно при проведении сравнительного анализа и установлении типа ядерной организации.

3. ТИПЫ НЕДЕЛЯЩИХСЯ ЯДЕР

Необходимость классификации интерфазных ядер высказывалась многими исследователями. Однако классификации, разработанные для отдельных групп водорослей, как правило, носят частный характер и оказываются неприменимыми для водорослей в целом. Так, пестрая картина интерфазных ядер сифоновых водорослей (Roth, Friedmann, 1980) сводится к наличию или отсутствию связи ядра с микротелами, своеобразию ультраструктурной организации ядрышка и состоянию хроматина. На основании этих признаков ядра сифоновых водорослей подразделяются на *Codium*-, *Penicillus*- и *Avrainvillea*-типы, и в соответствии с этим сифоновые водоросли распадаются на три группы. По нашему мнению, основополагающим признаком классификации неделящихся ядер должно служить состояние хроматина. В зависимости от состояния, количества и локализации конденсированного хроматина предлагается различать 4 типа ядер (рис. 16).

Ахромоцентрический тип. Ядра этого типа характеризуются полной деспирализацией хромосом и равномерным распределением диспергированного хроматина по всему ядру. В зависимости от концентрации хроматина обычно гомогенные ядра прозрачные или плотные, интенсивно окрашивающиеся (иногда такие ядра называют бесструктурными, диффузными, большими пузырьковидными).

Хромоцентрический тип. В ядрах этого типа происходит частичная деспирализация хромосом и появляется конденсированный хроматин. В свою очередь они подразделяются на: а) простые хромоцентрические ядра, содержащие рассеянные по всему ядру глыбки конденсированного хроматина (хромоцентры); б) сложные хромоцентрические ядра, имеющие помимо глыбок периферические скопления в виде ободка.

Плотный хроматиновый тип. К этой категории отнесены ядра с большим количеством конденсированного хроматина, который заполняет почти все их пространство. В таких ядрах часто отсутствует ядрышко. Подобного рода ядра иногда называют спер-

мальными, так как они встречаются преимущественно в спермальных клетках.

«Хромосомный» тип. Эти ядра содержат полностью или частично спирализованные хромосомы.

Имеющиеся в литературе описания ядер неполны и в своем большинстве оказываются непригодными для установления типа ядерной организации исследованных к настоящему времени водорослей.

ГЛАВА II

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ КЛЕТКИ, СВЯЗАННЫЕ С ЯДРОМ

Ядро связано с различными клеточными структурами. Эта связь носит прямой или опосредованный характер.

1. ЦЕНТРИОЛЬ

Центриоли относятся к тем структурам, которые сравнительно часто встречаются у водорослей, но отсутствуют в клетках высших растений и являются неперменной клеточной структурой животных организмов.

Особенности распространения centrioles в различных группах водорослей. В пространственной связи с ядром находятся centrioles. Они встречаются практически у всех монадных форм и многих одноклеточных и многоклеточных водорослей, в жизненном цикле которых сохранилась подвижная стадия. В настоящее время centrioles выявлены также у водорослей, лишенных подвижных стадий в жизненном цикле (*Chlorella*, *Scenedesmus*, *Kirchneriella*, *Ankistrodesmus*, *Coelastrum*, *Tetraëdron*). У одних водорослей (*Hydrodictyon*, *Acrosiphonia*, *Klebsormidium*, *Ulothrix*, *Schizomeris*, *Microspora*) centrioles сохраняются на протяжении всего жизненного цикла (Northcote, 1968; Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Pickett-Heaps, 1972c, 1973c; Floyd et al., 1972a, 1972b; Hudson, Waaland, 1974; Mattox et al., 1974; Sluiman et al., 1983), у других (*Bryopsis*, *Oedogonium*, *Chara*) — только на определенных стадиях, как правило приуроченных к образованию репродуктивных клеток (Zinnecker, 1935; Mathias, 1935b; Schussnig, 1938b; Pickett-Heaps, 1967b, 1968; Pickett-Heaps, Fowke, 1969; Burr, West, 1970; Moestrup, 1970a; Coss, Pickett-Heaps, 1974). В вегетативных клетках *Zonaria*, *Pylayella*, *Cystoseira*, *Dictyota*, *Zanardinia* и других бурых водорослей centrioles появляются на очень короткий период митоза (Neushul, Dahl, 1972b; Galatis et al., 1973; Markey, Wilce, 1975; La Claire, 1982; Gaillard et al., 1986) или только на некоторых его стадиях (Hori, Enomoto, 1978b; Veski, Jeffrey, 1987). У многих зеленых и диатомовых их появление приурочено к митозу, предшествующему образованию подвижных клеток (Davis, 1908; Reich, 1926; Schussnig, 1938a; Mughal, Godward, 1973; McDonald, Pickett-Heaps, 1976; Liddle et al., 1976; Scott, Bullock, 1976; Hori, Enomoto, 1978a; Hori, 1981; Moestrup, 1982).

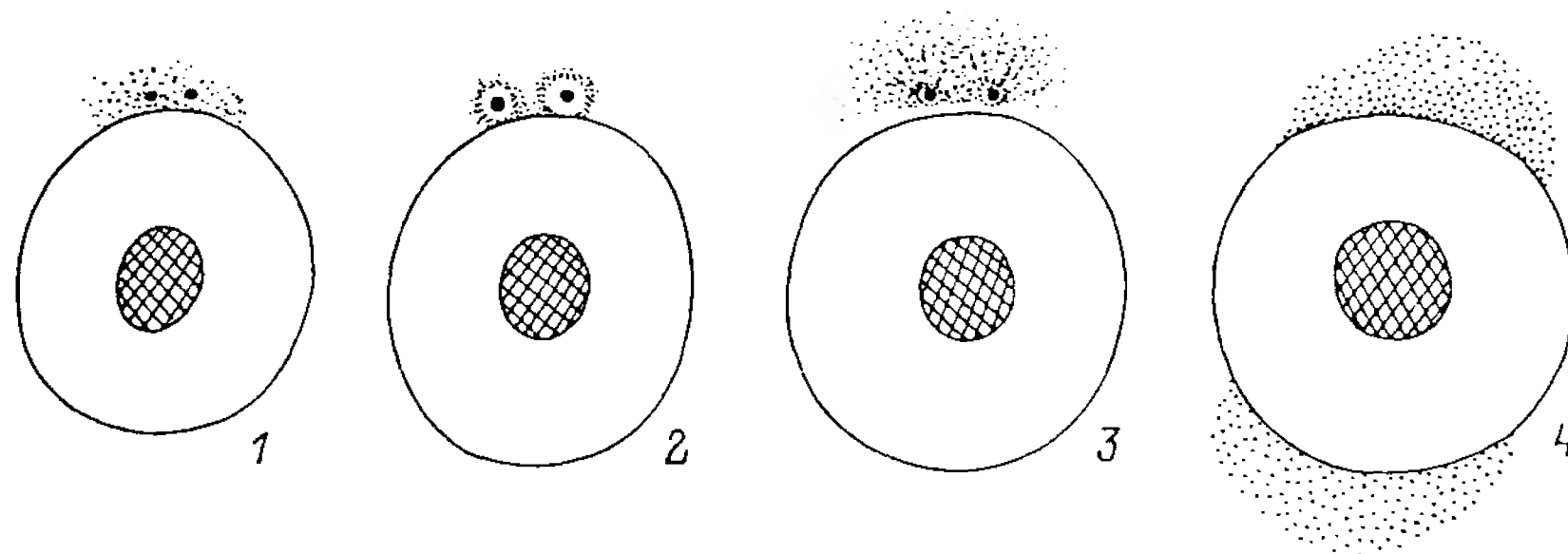


Рис. 17. Морфологические типы центриолей у водорослей. (Ориг.).

1 — центриоли *Protosiphon*; 2 — центриоли *Eremosphaera*; 3 — центриоли *Fucus*; 4 — полярные шапочки *Tetraspora*.

Таким образом, митозы могут проходить как в присутствии центриолей, так и без них.

Организация центриолей. Первое сообщение о центриолях у водорослей появилось в конце прошлого века (Fairchild, 1894; Strasburger, 1897; Dangeard, 1898; Farmer, Williams, 1898). В световом микроскопе они имеют вид интенсивно окрашенных гранул, вокруг которых иногда образуется светлая зона. В очень редких случаях (преимущественно у бурых водорослей) от них радиально расходятся лучи (рис. 17; 45, 8—12).

На микрограммах центриоли представляют собой (рис. 18) парные цилиндрические тела у зеленых водорослей до 175 нм дл. и около 200 нм в диам. (Atkinson et al., 1971), у бурых 130—200 x 300—500 нм (Rawlence, 1973; Markey, Wilce, 1975; Clynton, Beakes, 1983), расположенные под углом друг к другу (во время митоза угол наклона центриолей может меняться) и содержащие систему из 9 триплетных периферических МТ. Такую же организацию имеют и базальные тела жгутиков. Более того, центриолям приписывается способность мигрировать к клеточной поверхности (Pickett-Heaps, 1968; Pickett-Heaps, Fowke, 1969; Moestrup, 1970a, 1970b; Coss, Pickett-Heaps, 1974; Toth, 1974; Hori, Enomoto, 1978b), иногда вместе с ядром



Рис. 18. Ультраструктурная организация центриолей. (Ориг.).

1 — поперечный срез; 2 — продольный срез.

(Pickett-Heaps, 1971; Ott, Brown, 1974b), и функционировать как базальные тела, и наоборот, базальные тела могут терять жгутики, погружаться в клетку, сближаться с ядром и функционировать как центриоли (Pickett-Heaps, 1973b; Triemer, Brown, 1974; Deason, O'Kelly, 1979). У некоторых водорослей, как например у *Pedinomonas minor* (Pickett-Heaps, Ott, 1974), базальные тела перемещаются в клетку вместе со жгутиками, но такая картина нетипична.

В настоящее время центриоли рассматриваются как структуры, гомологичные базальным телам, причем термин “базальное тело” предлагается употреблять (Pickett-Heaps, 1975a) применительно к основанию жгутика, лежащему вблизи поверхности клетки, а центриолью обозначать структуру, которая теряет связь со жгутиком и погружается в клетку.

Существование выявленных на противоположных концах ядра *Tetraspora lubrica* своеобразных скоплений цитоплазмы, получивших название киноплазматических колпачков, или полярных тел (McAllister, 1913), при более тщательном изучении (Pickett-Heaps, 1973b) не нашло подтверждения. Здесь не обнаружено каких-то особых структур, кроме типичных центриолей, которые лежат на одном конце веретена.

Ошибочным оказалось и заключение об образовании особых полярных шапочек у *Vacuolaria virescens* (*Chloromonadophyta*), которым первоначально приписывалась роль парабазального аппарата и которые позднее стали интерпретироваться как составная часть осморегуляторной системы клетки (Коршиков, 1917; Poisson, Hollande, 1943; Novasse, 1945; Tschermak-Woess, 1954; Schnepf, Koch, 1966). Тщательное ультраструктурное исследование этой водоросли показало (Schnepf, Koch, 1966; Spencer, 1971), что на полюсах ядра происходит уплотнение цитоплазмы, которое обусловлено присутствием сократительных вакуолей и скоплением диктиосом и не имеет к центриолям никакого отношения.

До недавнего времени считалось, что центриоли — консервативные образования с достаточно константной внутренней организацией. Сейчас выявлены случаи редукции числа МТ в триплетях до двух и даже одной (Pickett-Heaps, 1970b, 1972b, 1975a; Atkinson et al., 1971; Wilson et al., 1973; Nilshammar, Walles, 1974; Pickett-Heaps, Staehelin, 1975; Scott, Bullock, 1976; Marchant, 1977). Эта тенденция прослеживается у водорослей с непродолжительной подвижной стадией в жизненном цикле или лишенных последней. В частности, у *Chara* (Pickett-Heaps, 1968) центриоли присутствуют только в клетках очень молодых сперматогенных нитей. Они имеют вид коротких, прижатых к ядру цилиндрических тел со слабо выраженной, хотя и типичной внутренней организацией. В неподвижных вегетативных клетках таких водорослей, как *Oedogonium* (Pickett-Heaps, Fowke, 1969; Coss, Pickett-Heaps, 1974) или *Ulva* (Yabu, Tokida, 1960; Løvlie, Bråten, 1970), на полюсах веретена обнаруживаются дискретные, слабо дифференцированные центры, по строению не имеющие ничего общего с центриолями,

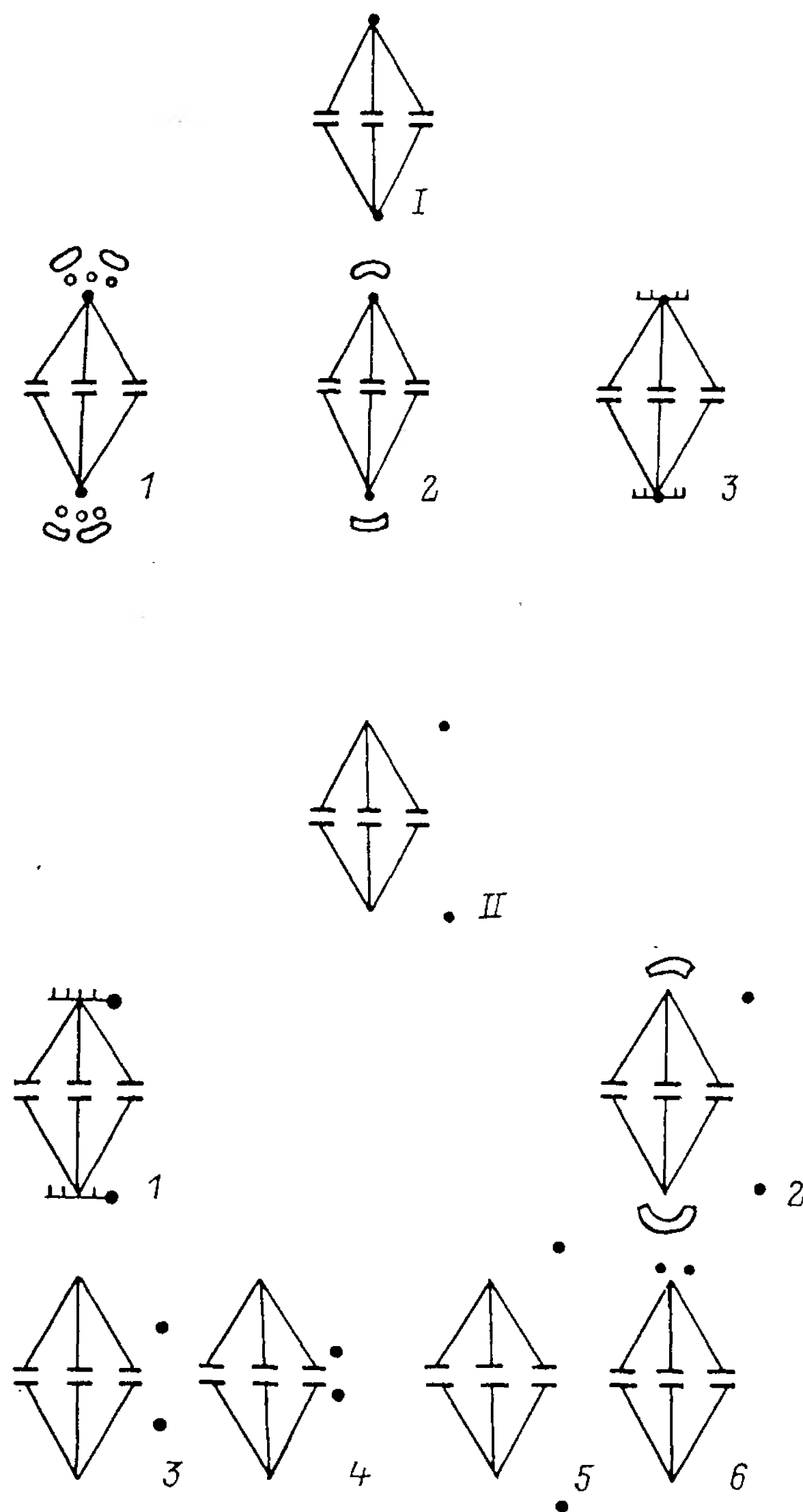


Рис. 19. Локализация центриолей во время митоза. (Ориг.).

I — локализация на полюсах веретена: 1 — при одновременном скоплении диктиосом и пролиферации мембранных элементов (*Stigeoclonium helveticum*), 2 — в присутствии фрагментов перинуклеарной оболочки (*Sphaeroplea annulina*), 3 — при наличии ризопласта (*Pyramimonas parkeae*, *P. amyliifera*); II — локализация центриолей, латеральная по отношению к полюсам веретена: 1 — в присутствии ризопласта (*Heteromastix angulata*), 2 — при скоплении диктиосом на полюсах веретена (*Chlorococcum echinozygotum*), 3, 4 — смещение центриолей к экваториальной пластинке (*Dunaliella bioculata*, *Pleurastrum* sp.), 5 — удаление от полюсов веретена в противоположные стороны (*Cladophora flexuosa*), 6 — локализация центриолей на одном из полюсов веретена (*Tetraspora* sp.).

а при формировании подвижных репродуктивных клеток появляются центриоли с типичной триплетной организацией.

Характер локализации центриолей. В неделящихся клетках центриоли располагаются по одну сторону ядра на некотором от него расстоянии или вплотную прилегая к ядерной оболочке. При переходе к делению центриоли удваиваются и расходятся в противоположные стороны. При этом в одних случаях они остаются лежать вне ядра (Burr, West, 1970; Pickett-Heaps, Ott, 1974; Hudson, Waaland, 1974; Mattox et al., 1974), в других становятся внутриядерными, что наблюдается даже при закрытых митозах, проходящих с фрагментацией ядерной оболочки (Floyd et al., 1972a), в третьих располагаются на границе цитоплазмы с нуклеоплазмой (Nilshammar, Walles, 1974; Cáceres, Robinson, 1980; Lokhorst et al., 1984).

В дальнейшем центриоли становятся тесно связанными с формирующимся веретеном и обнаруживают различия в локализации по отношению к его полюсам (рис. 19). Обычно они лежат на его полюсах (Pickett-Heaps, Fowke, 1969; Pickett-Heaps, 1972b; Coss, Pickett-Heaps, 1974) или занимают по отношению к ним латеральное положение, но на одном уровне с полюсами, иногда разделяясь при этом ядерной оболочкой (Pickett-Heaps, Staehelin, 1975; McDonald, Pickett-Heaps, 1976; Deason, O'Kelly, 1979). Установлены также случаи смещения центриолей к зоне заложения клеточной перегородки в одну плоскость с хромосомами или, наоборот, в противоположные стороны (Stewart et al., 1974; Molnar et al., 1974; Deason et al., 1979).

Репликация центриолей. К важным свойствам центриолей следует отнести их способность к самовоспроизведению путем репликации (Marchant, Pickett-Heaps, 1970) или новообразования (Vesk, Jeffrey, 1987) в поздней телофазе, интерфазе, а иногда в профазе следующего деления. По этой причине у одной части водорослей около ядра присутствует только одна центриоль, у других — две.

В отличие от репликации процесс новообразования центриолей прослежен достаточно детально (Pickett-Heaps, 1971). Заложение центриолей начинается, например у *Oedogonium*, на очень ранних стадиях зооспорогенеза и сопровождается появлением в ядре глубокого полярного углубления с небольшим количеством гомогенного, слабо дифференцированного процентриольного вещества. Его природа и состав не установлены. Накопление этого вещества постепенно приводит к формированию центриолей, которые сначала имеют вид коротких цилиндров со слабо выраженной внутренней организацией. Вскоре после появления центриоли реплицируются и заметно удлиняются. Формирование типичной триплетной организации начинается с базального конца, обращенного к ядру, с появлением сначала одной, потом второй и, наконец, третьей МТ. К моменту расхождения на полюса веретена, которое приурочено к профазе митоза, центриоли оказываются полностью сформированными.

Центриоли как составная часть микротрубочкообразующего центра (МТОЦ). Центриоли даже при значительном удалении от

ядра нередко служат местом конвергенции МТ веретена. Иногда МТ внутриядерного веретена выходят через поры ядерной оболочки наружу и направляются к центриолям, лежащим в цитоплазме (Burr, West, 1970; Hori, Enomoto, 1978a), реже остаются лежать в ядре и конвергируют на ядерной оболочке в том месте, где с противоположной стороны к ней прилегают центриоли (McDonald, Pickett-Heaps, 1976). На этом основании центриолям стали приписывать важную роль в формировании, ориентации и функционировании веретена. Между тем центриоли не всегда располагаются на полюсах веретена (Pickett-Heaps, 1975a; Mattox, Stewart, 1977; Barlow, Cattolico, 1981; Hoops, Floyd, 1982; Motomura, Sakai, 1985); иногда только часть микротрубочек веретена сходится к центриолям (Floyd et al., 1972a; Hori, Enomoto, 1978b). Функции веретена и его ориентация могут осуществляться без центриолей так же успешно, как и с ними (Pickett-Heaps, 1967b, 1968). Формирование веретена нередко заканчивается до появления на его полюсах центриолей (Pickett-Heaps, 1970b), или, наоборот, разборка центриолей завершается до начала формирования веретена (Liddle et al., 1976; Hori, 1981); веретено и центриоли оказываются разделенными ядерной оболочкой (Løvlie, Bråten, 1970; Mattox, Stewart, 1973, 1974; Mattox et al., 1974); локализация центриолей вообще не связана с веретеном (Deason, Darden, 1971; Stewart et al., 1974; Molnar et al., 1974; Deason et al., 1979; Deason, Floyd, 1987). Кроме того, существует большая группа водорослей, у которых центриоли отсутствуют. Эти и подобные им факты свидетельствуют о том, что центриоли как таковые, по-видимому, не имеют отношения ни к образованию и развитию веретена, ни к механизму митоза.

Нормальное формирование и функционирование веретена в отсутствие центриолей позволяет заключить, что последние представляют собой вторичные образования, производные какого-то активного клеточного центра, который локализуется где-то поблизости. Он контролирует пролиферацию МТ и их упаковку в строго упорядоченную систему. Об этом свидетельствует преимущественная концентрация МТ около центриолей (Floyd et al., 1972b; Marchant, Pickett-Heaps, 1973; Pickett-Heaps, 1973c; Hori, Enomoto, 1978b). Около центриолей, вокруг них, располагается особая, слабо дифференцированная зона цитоплазмы, состоящая из аморфного вещества и свободная от рибосом, которой и приписывается участие в формировании МТ и осуществление контроля за их деятельностью (Pickett-Heaps, 1968, 1969, 1975a). Она первоначально была обнаружена при тщательном изучении зеленых водорослей и получила название микротрубочкообразующего центра (microtubule-organizing center). Центриоли оказываются своеобразными маркерами, указывающими место локализации МТОЦ. Центриоли вместе с аморфным веществом МТОЦ иногда называют (Pickett-Heaps, 1970b) центриольным комплексом (centriole-complex), при этом центриоли рассматриваются как инертные спутники, возникающие в результате дифференциации МТОЦ и находящиеся целиком под его контролем (Pickett-Heaps, 1971, 1972b, 1972c, 1975a, 1975b; Neushul, Dahl,

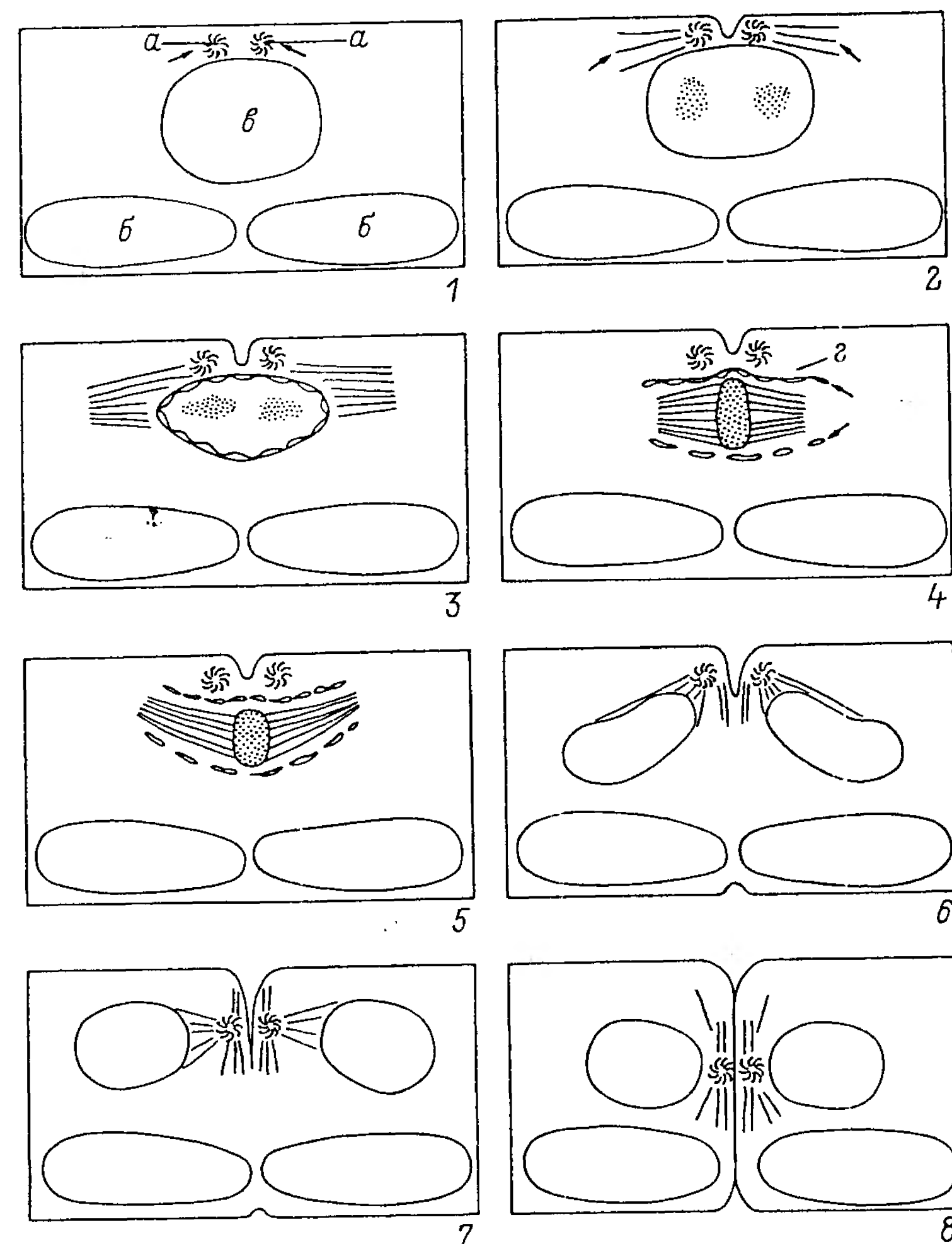


Рис. 20. Схема клеточного деления *Pleurastrum*. (По: Molnar et al., 1974).

1 — ранняя профаза; 2 — средняя профаза; 3 — поздняя профаза; 4 — прометафаза; 5 — поздняя метафаза; 6 — телофаза; 7 — цитокinesis; 8 — ранняя интерфаза. а — центриоли; б — хлоропласт; в — ядро; г — фрагменты ядерной оболочки.

1972b; Coss, Pickett-Heaps, 1974; Hudson, Waaland, 1974; Markey, Wilce, 1975; Hori, Enomoto, 1978a; Hoops, Floyd, 1982; La Claire, 1982; Katsaros et al., 1983; Motomura, Sakai, 1985). Локализация центриолей и МТОЦ не всегда совпадает. Нередко МТОЦ остается на полюсах веретена, а центриоли занимают по отношению к ним латеральное положение.

Аналогичная зона, соответствующая МТОЦ, обнаружена у красных водорослей. Она локализуется вокруг полярных отверстий, и к ней прилегают короткие МТ. У *Polysiphonia harveyi* (Broadwater, Scott, 1983) эта зона со временем становится довольно обширной, содержащей характерное хлопьевидное вещество. Иногда, например у *Flintella sanguinaria* (Scott, 1986), она окружается своеобразным барьером из митохондрий, ограничивающим ее от цитоплазмы; границей особой зоны у *Porphyridium purpureum* (Bronchart, Demoulin, 1977; Schornstein, Scott, 1982) служат фрагменты ЭС и микротела разного размера, количество которых может достигать до 6—15.

Как оказалось (Pickett-Heaps, 1971; Coss, Pickett-Heaps, 1974), в области МТОЦ закладывается и сложная система зачатков микротрубочковой корешковой системы жгутиков (rootlet templates). Таким образом, МТОЦ приписывается формирование различных по сложности микротрубочковых систем клетки (центриолей, веретена, жгутиковых корешков, аппарата клеточного деления). Эти системы различаются не только по характеру организации, но и по цитохимическому составу, и прежде всего по содержанию аминокислот.

Возможно, первоначально и центриоли принимали активное участие в образовании этих микротрубочковых систем. В таком случае их расположение на полюсах веретена вполне закономерно, как и последующая миграция в зону заложения клеточной перегородки (Mattox, Stewart, 1974; Marchant, 1974b; Pickett-Heaps, McDonald, 1975), что характерно для многоклеточных, фиколастообразующих водорослей (рис. 20), но нетипично для водорослей с плазмодесмами в перегородках (Stewart et al., 1973). Однако в процессе эволюции центриоли превращаются в пассивные структуры, обособляющиеся функционально и пространственно, постепенно редуцируются и исчезают, что предопределило дальнейшую судьбу МТОЦ. Его деятельность стала направляться исключительно на регуляцию микротрубочковых систем клетки, как это имеет место у *Closterium* (Pickett-Heaps, Fowke, 1970b) и *Cosmarium* (Pickett-Heaps, 1972a), в клетках которых центриоли отсутствуют, а на полюсах веретена располагаются четко дифференцированные зоны аморфного вещества, которые интерпретируются как МТОЦ.

2. ПОЛЯРНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ

У некоторых водорослей на полюсах веретена располагаются не центриоли, а структуры, имеющие иную организацию. К числу последних относятся сферы или исчерченные пластинки динофла-

геллат, полярные комплексы диатомовых и красных водорослей. О существовании многих из них было известно давно, но только ультраструктурные исследования позволили установить их организацию и особенности поведения. Происхождение и родственные связи подобного рода структур как между собой, так и с центриолями остаются пока неясными.

а. Полярные образования динофлагеллат

У динофлагеллат во время митоза на полюсах наружного веретена или около них появляются полярные образования различного вида. Типичные центриоли выявлены у *Syndinium* (Ris, Kubai, 1974); плотная область цитоплазмы со скоплением большого количества диктиосом и элементов ЭС образуется на полюсах у *Crypthecodinium cohnii* (Kubai, Ris, 1969), *Woloszynskia micra* (Leadbeater, Dodge, 1967), *Peridinium balticum* (Tippit, Pickett-Heaps, 1976); плотная эллипсоидная или дисковидная область цитоплазмы, лишенная оргanelл и окруженная диктиосомами, которая получила название киноплазматической сферы (archoplasmic sphere), обнаружена на полюсах *Oodinium* sp. (Cachon, Cachon, 1977), *Noctiluca* sp. (Soyer, 1972), *Blastodinium* sp. (Soyer, 1971), *Prorocentrum* sp. (Dodge, Bibby, 1973; Soyer, 1977; Fritz, Triemer, 1983); своеобразные многодольчатые полярные образования, окруженные одиночной мембраной с прикрепленными к наружной поверхности рибосомами, содержащие аморфное полупрозрачное вещество неизвестной природы и окруженные шероховатой ЭС характерны для *Amphidinium carterae* (Oakley, Dodge, 1976b; Barlow, Triemer, 1988), *Peridinium cinctum* (Spector, Triemer, 1981). Размеры полярных образований варьируют у разных водорослей. В течение митоза их организация остается неизменной. Между ядром и хлоропластом с одной стороны и полярными образованиями — с другой мембранной связи не обнаружено, но связь с ЭС сомнений не вызывает. Обе эти структуры (полярные образования и ЭС), по всей видимости, включаются в регуляцию ионного и кальциевого баланса, что очень важно для нормального функционирования митотического аппарата. Высказывается даже предположение (Hepler, Wolzniak, 1984) о полярных образованиях динофлагеллат как составной части митотического аппарата.

Некоторые полярные образования динофлагеллат морфологически напоминают микротела водорослей, грибов и высших растений, но в отличие от последних не содержат каталазы (Dodge, Bibby, 1973; Klut et al., 1984) и, следовательно, выполняют разные функции.

б. Полярные образования красных водорослей

В клетках некоторых красных водорослей присутствуют образования, которые рассматриваются как аналоги центриолей. У одних водорослей они описываются в виде мелких плотных гранул (Wolfe,

1904; Yamanouchi, 1906a, 1906b, 1921; Cleland, 1919; Westbrook, 1928, 1935; Svedelius, 1935; Mullahy, 1952), у других — очень характерных уплотнений цитоплазмы, получивших особое название киноплазмы. По внешнему виду эти уплотнения очень похожи на центросферы, но без специфического радиального свечения (Davis, 1898; Lewis, 1909; Kylin, 1916c).

По своей тонкой организации полярные образования красных водорослей уникальны (Heath, 1980; Schornstein, Scott, 1982), не имеют ничего общего с центриолями и даже обнаруживают различия между собой, поэтому в литературе известны под разными названиями. Их обозначают по-разному: как МТОЦ, полярные кольца (polar rings, сокращенно PR), органеллы, связанные с ядром (nucleus associated organelles, сокращенно NAO), центры организации веретена (spindle organizing centers), полярные тела веретена (spindle pole bodies, сокращенно SPB), тела, связанные с ядром (nucleus associated bodies, сокращенно NAB) (Pickett-Heaps, 1969; McBride, Cole, 1972; McDonald, 1972; Girbardt, Hadrich, 1975; Roos, 1975). В настоящее время структуры, которые имеют триплетную организацию, принято обозначать как центриоли, а полярные структуры иной организации — NAO. В ходе дальнейшего изложения применительно к последним будет употребляться более лаконичный и нейтральный в русском варианте термин „полярные образования“.

Своеобразные уплотнения, которые в профазе-метафазе появляются на полюсах веретена у таких красных водорослей, как *Griffithsia flocculosa* (Peyrière, 1971), *Membranoptera platyphylla* (McDonald, 1972), *Polysiphonia harveyi* и *P. denudata* (Scott et al., 1980), *Flintiella sanguinaria* (Scott, 1986) и т. п., представляют собой парные полые цилиндры разного размера от сравнительно мелких, 40 нм дл. и 80—90 нм в диам. у *Flintiella* до довольно крупных, 70 x 160—190 нм, у *Membranoptera*. На поперечных срезах они имеют вид колец. Нередко подобные цилиндрические образования называют полярными кольцами, что не совсем точно отражает их сущность. В коротких широких цилиндрах (35—40 x 120—140 нм) *Dasya baillouviana* (Phillips, Scott, 1981) обнаружено присутствие тонких филаментов или гранул.

Несколько неожиданными оказались результаты изучения полярных образований у *Batrachospermum ectocarpum* (Scott, 1983). В неделящихся вегетативных клетках полярные образования лежат на расстоянии 50—60 нм от ядра, лишены связок-тяжей и представляют собой короткие цилиндры (50 x 120 нм), но расположенные не одно над другим, как у всех до сих пор исследованных водорослей, а одно в другом (рис. 21). На продольных срезах внутреннее кольцо имеет вид двух слегка согнутых стержней около 30 нм дл. и расстоянием между ними порядка 70 нм, к которым снаружи прилегают 2 более сильно согнутых дугой стержня. Внутренний цилиндр заполняется электронноплотным веществом таким образом, что его центральная часть остается прозрачной (рис. 21).

Уникальна организация полярных образований у одноклеточной красной водоросли *Porphyridium purpureum* (Schornstein, Scott, 1982).

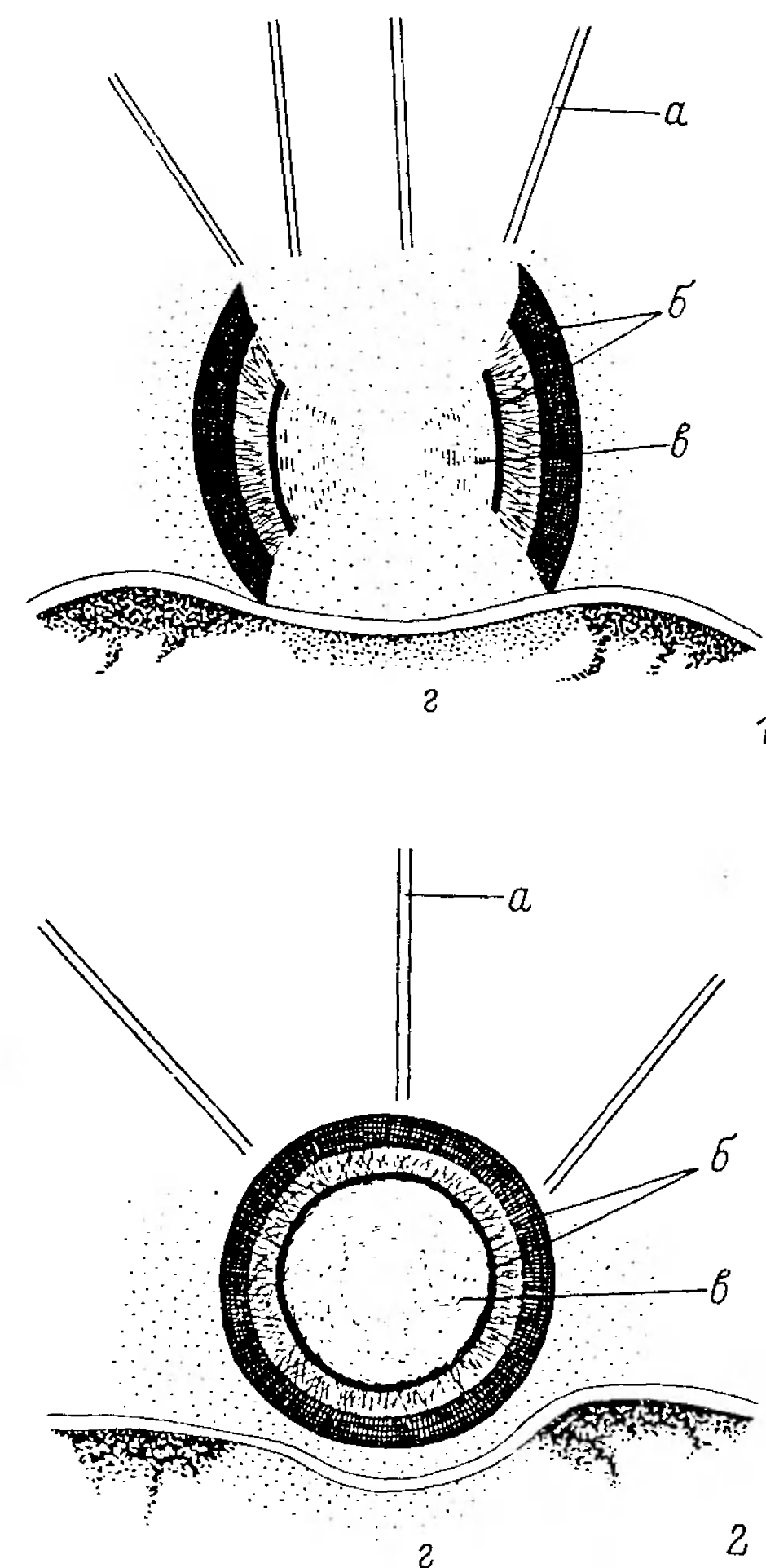


Рис. 21. Полярное образование красной водоросли *Batrachospermum ectocarpum* (Ориг.).

1 — продольный срез; 2 — поперечный срез. а — МТ; б — внешний и внутренний цилиндры; а — центральная зона; з — ядро.

В их состав входят дистальный мелкий (45—50 x 65—70 нм) редуцированный цилиндр и проксимальная, относительно крупная (55 x 140 нм) дугообразная плотная структура, соединяющая мостом края углубления в ядерной оболочке. В ходе митоза этот тип полярных образований претерпевает морфологические преобразования (рис. 22). В профазе проксимальная структура становится неправильной, более диффузной, едва различимой, а затем полностью исчезает и до конца митоза отсутствует, наоборот, дистальная

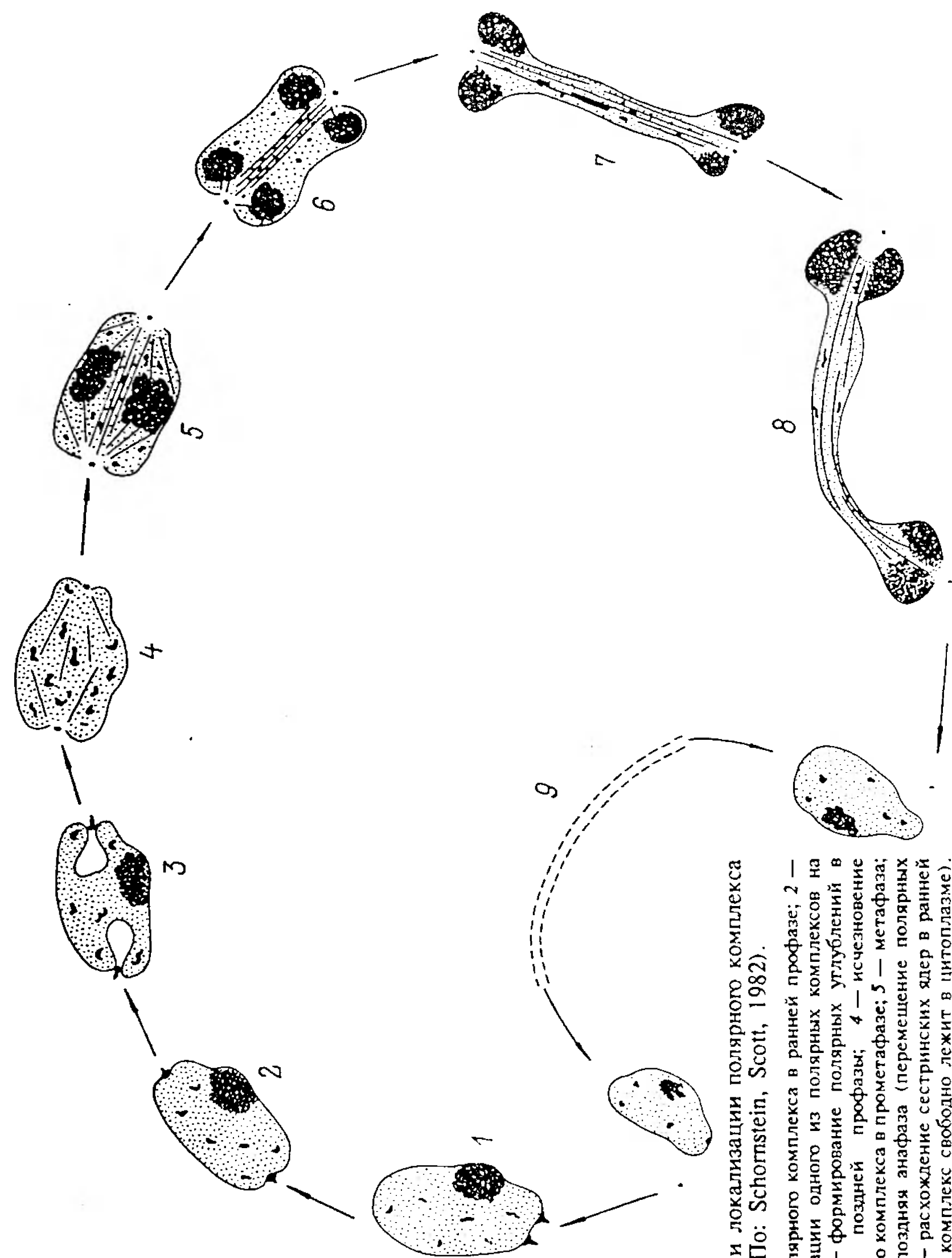


Рис. 22. Схема поведения и локализации полярного комплекса *Porphyridium purpureum*. (По: Schornstein, Scott, 1982).

1 — расположение парного полярного комплекса в ранней профазе; 2 — поздняя профаза после миграции одного из полярных комплексов на противоположный полюс; 3 — формирование полярных углублений в ядерной оболочке к концу поздней профазы; 4 — исчезновение проксимальной части полярного комплекса в прометафазе; 5 — метафаза; 6, 7 — средняя анафаза; 8 — поздняя анафаза (перемещение полярных комплексов в цитоплазму); 9 — расхождение сестринских ядер в ранней интерфазе (каждый полярный комплекс свободно лежит в цитоплазме).

выражена более четко, но оказывается сильно редуцированной. У *Smithora* (McBride, Cole, 1972) обнаружен только цилиндр, подобный таковому у *Porphyridium*. Возможно, проксимальная часть полярного образования этой водоросли осталась незамеченной или не сохранилась в просмотренных клетках.

Ранее существовавшее представление о полярных образованиях как о структурах, которые возникают только во время митоза, следует признать ошибочным. Как сейчас выясняется, они могут присутствовать в интактных вегетативных клетках и оставаться незамеченными. Обычно эти структуры плотно прилегают к ядру или располагаются в непосредственной от него близости в особой, слабо дифференцированной зоне цитоплазмы, свободной от рибосом. Их продольная ось всегда перпендикулярна ядерной оболочке. К ней от цилиндров отходят связки в виде тяжей.

При переходе к делению полярные образования перемещаются на полюса веретена, удваиваются (репликация полярных образований осуществляется в плоскости, перпендикулярной длинной оси цилиндра) и располагаются сначала одно над другим, а затем дистальная по отношению к ядру структура смещается несколько в сторону, а проксимальная остается на прежнем месте, причем у *Polysiphonia* они отстоят значительно дальше друг от друга, чем у *Dasya*. Такое взаиморасположение сохраняется до конца деления. На способность полярных образований удваиваться во время митоза обратил внимание еще Ямануши (Yamanouchi, 1906a, 1906b).

Морфологические различия полярных образований у *Porphyridium* и флоридовых представляют несомненный интерес, поскольку *Porphyridium* — один из самых примитивных представителей красных водорослей. Сопоставление их клеточной организации позволяет подойти к пониманию исходного типа клеточной организации в этой группе водорослей.

Таким образом, полярные образования у красных водорослей различаются по своей организации. Как они связаны между собой филогенетически, пока неясно.

Изучение химического состава полярных образований красных водорослей показывает (Peterson, Berns, 1980), что в их состав входят РНК и тубулины. Во время деления подвергаются изменениям не только они сами, но и окружающая их особая зона цитоплазмы. В интерфазе — ранней профазе она едва различима, а к середине профазы становится более обширной и четко выраженной. В ней появляется большое количество МТ, часть из которых в дальнейшем, вероятно, участвует в формировании веретена. В прометафазе начинается постепенное сокращение особой цитоплазматической зоны, в метафазе — ранней анафаза она становится очень тонкослойной и полностью исчезает в поздней телофаза. У организмов с мелким митотическим аппаратом, как например у *Porphyridium*, особая зона, окружающая полярные образования, очень слабо увеличивается в объеме.

Высказываются разные предположения относительно происхождения и функций полярных образований красных водорослей (McDonald, 1972; Scott et al., 1980; Heath, 1980). По всей видимости,

как и центриоли, полярные образования вторичны по происхождению и являются производными активного клеточного центра, который закладывается очень рано в процессе клеточной дифференциации, по организации соответствует МТОЦ, определяет местонахождение полярных образований, их ориентацию и последующие перемещения. На это указывает и слабая конвергенция МТ на полюсах веретена. Они заканчиваются в широких областях полярных отверстий, где располагается особая зона цитоплазмы, свободная от рибосом, а не около мелких полярных образований. Есть все основания рассматривать полярные образования красных водорослей как морфологическую разновидность центриолей, которые в отличие от последних появляются у организмов, полностью лишенных подвижного состояния. Сообщение (Simon-Bichard-Breud, 1972) об образовании в клетках *Bonnemaisonia hamifera* скрытых жгутиков — крипт впоследствии (Young, 1977) было опровергнуто и показано, что произошла ошибочная интерпретация выявленных картин.

Красные водоросли считаются очень древней группой, поэтому можно достаточно уверенно утверждать, что МТОЦ, МТ веретена и цитоплазмы в процессе становления клетки появились первыми, а МТ центриолей, жгутиков, системы фикопласта и фрагмопласта — более поздние образования.

в. Полярные образования диатомовых водорослей

У диатомовых водорослей около интерфазного ядра располагается структура, тесно связанная с цитоплазматическими МТ и веретеном. Она известна под разными названиями (центросома, парацентросома, центриоль, микротрубочковый центр, полярное тело, постоянный полярный комплекс). У одних водорослей (*Surirella*, *Melosira*) эта структура четко выражена в интерфазе, у других (*Amphipleura*, *Diatoma*) едва различима и иногда обнаруживается лишь по характерному скоплению МТ. Впервые образование у этих водорослей, названное центриолью, было обнаружено Бютчли (Bütschli, 1891) у *Surirella calcarata*. Лаутерборн (Lauterborn, 1896) описал ее в виде гранулы, расположенной в выемке ядра. Во время деления она дегенерирует, а на полюсах веретена образуется вновь. Этому образованию стала приписываться роль кинетического центра, тесно связанного с ядром. Теперь, когда появилась возможность более детального изучения клетки, приходится удивляться полноте и точности первоначального описания.

Как было установлено в дальнейшем (Drum, Pankratz, 1963; Tippet, Pickett-Heaps, 1977), в углублении Н-образного ядра *Surirella ovalis* действительно располагается плотная, лишенная мембранного барьера сферическая гранулярная структура диаметром 500 нм с отходящими в разные стороны МТ (филаментами) диаметром около 15 нм, большая часть которых располагается тангенциально по отношению к ядру. Этой структуре приписывается роль МТОЦ (рис. 23, 1).

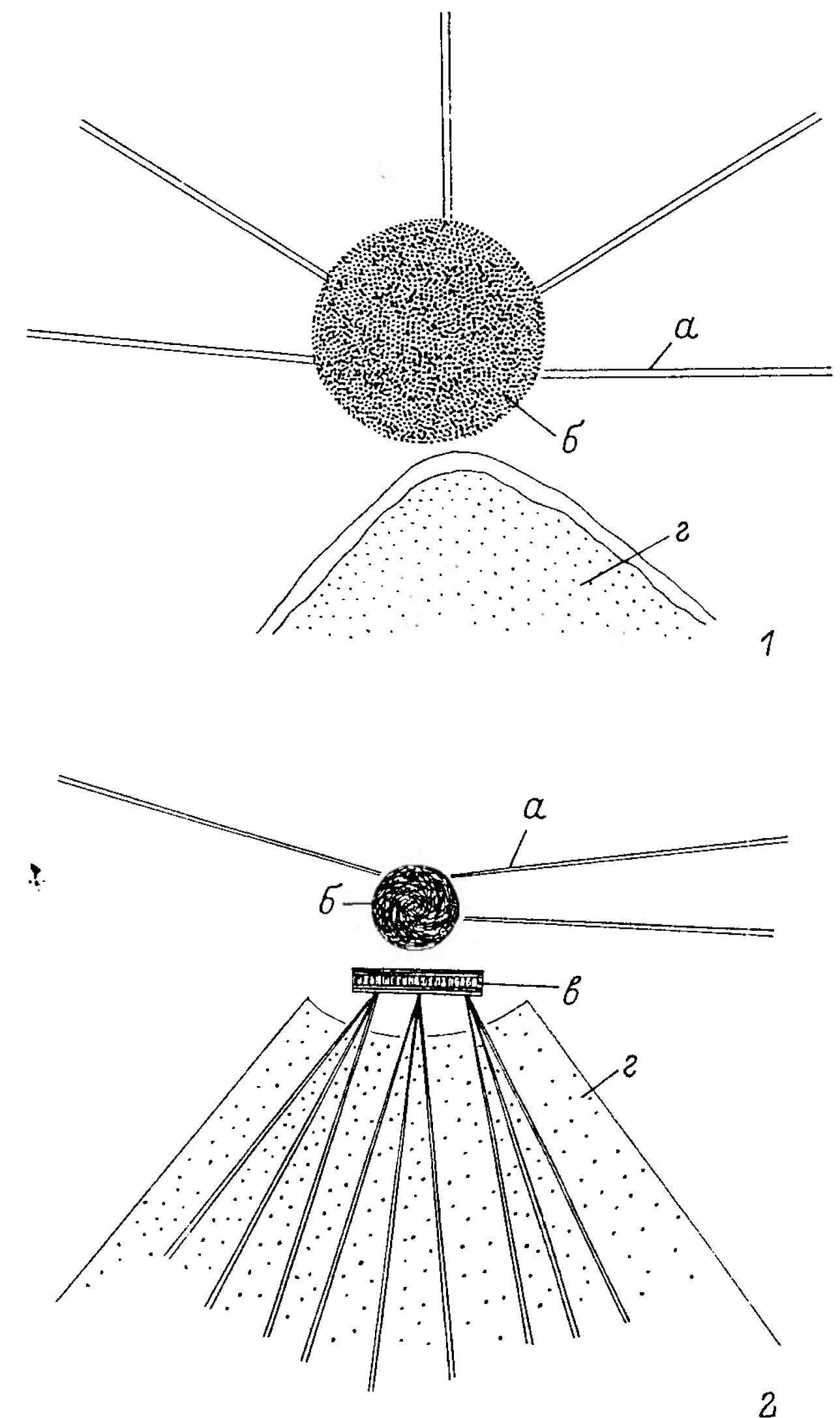


Рис. 23. Полярные образования диатомовой водоросли *Surirella ovalis*. (Ориг.). 1 — в неделящемся ядре; 2 — в делящемся ядре. а — МТ; б — сферическая гранулярная структура; в — палочковидная трехслойная структура; г — ядро.

В начале профазы рядом с ней появляются дополнительные структурные компоненты, в совокупности образующие особый полярный комплекс (рис. 23, 2). Он представляет собой систему, состоящую из плотной центральной части (core), по обе стороны которой симметрично располагаются чередующиеся между собой

широкие светлые и более узкие темные участки. Весь комплекс окружён слоем аморфного вещества и вакуолями по бокам. Позднее центральная часть комплекса распадается, а лежащие по обе его стороны парные компоненты расходятся в противоположные стороны. Между ними закладывается центральное веретено. Его МТ погружаются в аморфное вещество, появляющееся на внутренней стороне каждого компонента.

Теперь полярный комплекс представлен сначала прямыми, а затем согнутыми пластинами, сохраняющими ламеллярную организацию. Один их конец связан с ядерной оболочкой, а другой, несколько уплотнённый и расширенный, лежит около МТОЦ, который в поздней профазе распадается и исчезает. В прометафазе веретено вместе с полярными комплексами перемещается в ядро. В метафазе утолщения на их концах исчезают. В ранней анафазе полярные комплексы отделяются от центрального веретена и около каждого из них начинается формирование нового МТОЦ. Затем вместе с сестринским ядром они мигрируют на периферию клетки. При этом МТОЦ приобретает характерную для интерфазного состояния структурную организацию, отделяется от полярного комплекса и становится местом концентрации МТ. Полярный комплекс медленно дезинтегрируется и полностью исчезает. Один из самых крупных и структурированных среди известных до сих пор у водорослей МТОЦ *Surirella ovalis*. Здесь налицо взаимосвязанная трансформация МТОЦ и полярного комплекса, значение которой и тонкий структурный механизм, лежащий в её основе, пока остаются предметом споров.

У *Melosira varians*, по одним наблюдениям (Crawford, 1973), на вершине конусовидного ядра в углублении, образуемом ядерной оболочкой, находится плотная зона, состоящая из двух компонентов: крупного сферического гранулярного и прилегающего к ядерной оболочке мелкого палочковидного, трехслойного. Отсюда к ядру отходят многочисленные МТ. По расположению, строению и поведению крупный гранулярный компонент соответствует структуре, которой у *Surirella ovalis* приписывается роль МТОЦ. Согласно другим, более точным наблюдениям (Tirpitt et al., 1975), первоначально присутствует только сравнительно мелкое гранулярное образование, которое постепенно увеличивается в размерах, а затем в профазе митоза трансформируется или даёт начало палочковидному комплексу, состоящему из двух парных пластинчатых структур, которые расходятся в противоположные стороны. Между ними появляется центральное веретено. Этот комплекс в процессе митоза подвергается морфологическим изменениям. В частности, сначала пластинчатые структуры лежат параллельно друг другу и каждая пластинка, входящая в их состав, имеет плотный однородный вид, но в конце профазы около наружных пластинок появляются характерные дополнительные образования. В прометафазе они исчезают, и пластинки снова становятся однородными, но располагаются не параллельно, а под углом друг к другу. В метафазе полярный комплекс вместе с веретеном погружается в ядро. При этом парные

пластинки трансформируются в плотную палочкообразную структуру за счёт слияния пластинок или вследствие редукции, по всей видимости, наружного элемента. Такой же вид полярный комплекс сохраняет и в анафазе. В телофазе он отделяется от веретена и удаляется на значительное расстояние. При образовании сестринских ядер полярный комплекс оказывается за их пределами и приобретает вид, характерный для интерфазы.

Полярные образования в виде плотных фиброзных пластинок обнаружены и у *Ditylum brightwellii* (Pickett-Heaps et al., 1988). В ходе митоза они становятся более рыхлыми (диффузными). На концах пластинок располагается несколько полярных вакуолей. Они имеют тенденцию направляться в сторону плазмалеммы. В анафазе—телофазе становится очевидной связь полярных комплексов с плазмалеммой. На этих стадиях на клеточной мембране около каждого полюса появляется два кремнийсодержащих пузырька. Их происхождение остаётся неясным, а локализация вблизи полярных комплексов, около МТОЦ, наводит на мысль об участии последнего, не только в процессах формирования МТ, но и в морфогенезе вальвы (Pickett-Heaps, Kowalski, 1981; Pickett-Heaps, 1983).

Таким образом, у *Melosira*, *Ditylum* и *Surirella* полярные комплексы имеют общие принципы организации, хотя и различаются в деталях. Речь здесь идёт о постоянной структуре, которая присутствует на протяжении всего жизненного цикла, но в двух разных формах. Для её обозначения предлагается ввести термин „постоянный полярный комплекс“. Различия в основном обнаруживает пластинчатый компонент полярного комплекса. У *Surirella* он слоистый, у *Melosira* — плотный, однородный. Смысл и значение этого различия пока объяснить трудно.

В клетках *Diatoma vulgare* (Pickett-Heaps et al., 1975) структура, связанная с МТ, слабо дифференцирована и удалена от ядра (рис. 24, 1). При переходе к митозу она сближается с ядром, вместе с ним перемещается в центр клетки и становится более четкой. Около этой структуры начинает формироваться полярный комплекс. Он представляет собой многокомпонентную систему, в которой различается центральная уплотнённая часть (core) с симметрично расположенными по обе стороны, чередующимися по плотности слоистыми компонентами (рис. 24, 2). Со временем слоистые компоненты удваиваются (рис. 24, 3). Такой принцип организации несколько напоминает пластинки полярного комплекса *Surirella ovalis*. В профазе центральная часть также разрушается. Образовавшиеся половинки комплекса расходятся в противоположные стороны, а между ними появляются МТ центрального веретена. Их концы погружаются в плотное аморфное вещество, которое образуется на внутренней стороне пластинки, обращенной к центру (рис. 24, 4). Оно представляет собой дополнительную структуру, дифференцируемую полярным комплексом, и носит название вставки веретена (spindle insertion). К концу профазы пластинки полярного комплекса становятся слегка дугообразными (рис. 24, 5). В метафазе полярный комплекс приобретает вид плотных палочек и вместе с

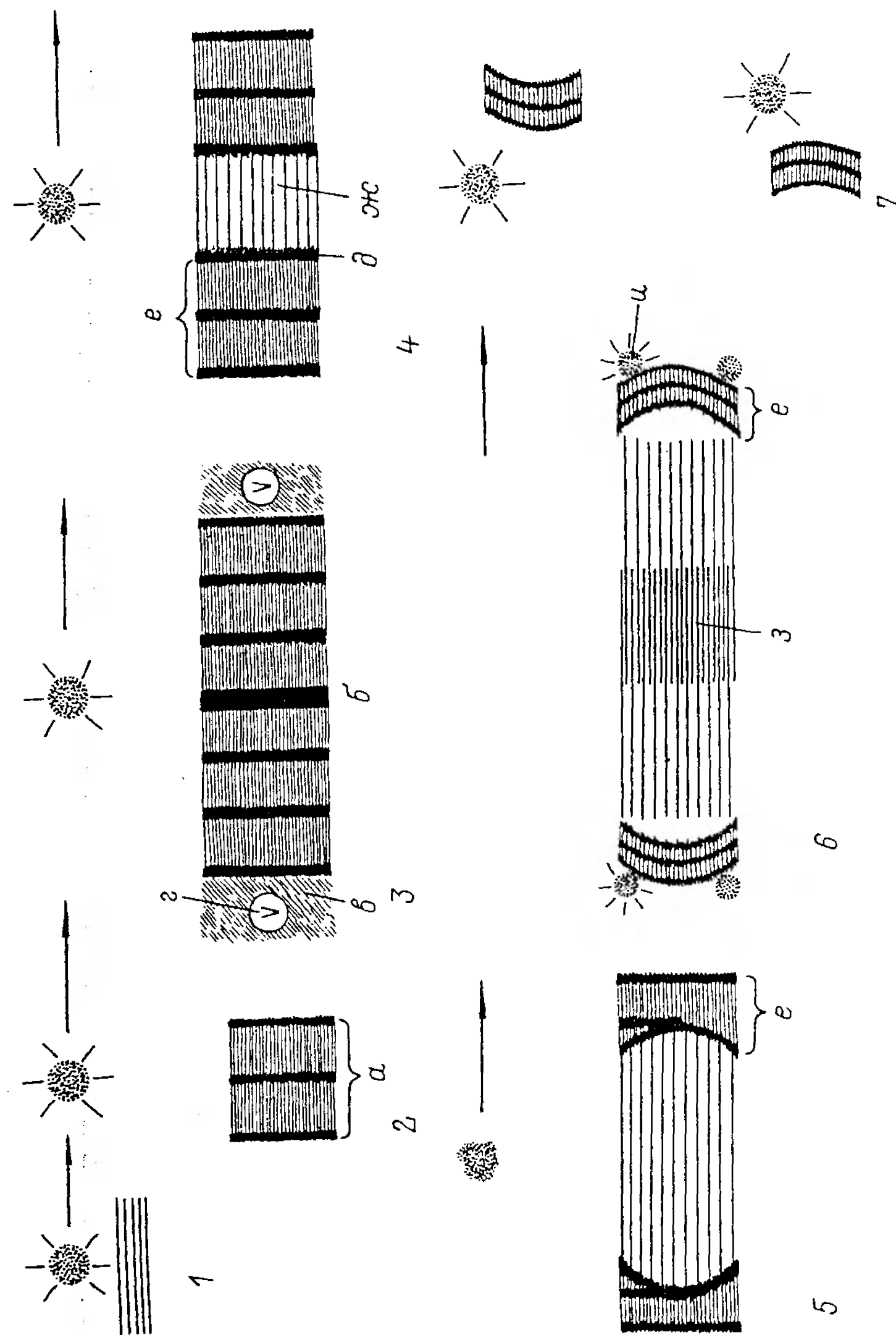


Рис. 24. Формирование центрального веретена у *Diatoma vulgare*. (Ориг.).

1 — МТОЦ с системой МТ (предшественник веретена) в интерфазе; 2 — ранняя профазе; 3 — средняя профазе; 4 — переход в позднюю профазу; 5 — поздняя профазе; 6 — телофаза—анафаза; 7 — телофаза в период удаления полярных комплексов от МТОЦ. а — слонистая структура; б — сердцевина; в — аморфное вещество; ж — вакуоль; з — зона «overlapp»; и — формирование новых МТОЦ.

веретеном погружается в ядро. Такой же вид он сохраняет и в анафазе. В телофазе полярный комплекс отделяется от вставки веретена и связанного с ней центрального веретена (рис. 24, б), удаляется на значительное расстояние и становится очень мелким (рис. 24, 7). Вставка веретена со временем исчезает. При образовании сестринских ядер полярные комплексы оказываются снаружи ядерной оболочки и приобретают вид, характерный для интерфазного ядра.

Полярное образование *Lithodesmium* (Manton et al., 1969a, 1969b, 1970a, 1970b) по своей организации напоминает таковое у *Diatoma*, *Melosira*, *Surirella* и обнаруживает связь с цитоплазматическими МТ. Во время митоза в нем дифференцируется структура, получившая название „предшественник веретена“ (spindle precursor), которая затем разделяется, ее половинки раздвигаются, и между ними начинают различаться МТ центрального веретена.

Полярные комплексы диатомовых, несмотря на глубокие морфологические преобразования в течение жизненного цикла и значительные различия в строении, особенно пластинчатого компонента, во всех случаях остаются фокусом многочисленных МТ клетки. К этому следует добавить, что во время мейоза при сперматогенезе с последующим образованием подвижных клеток вместо полярных комплексов появляются базальные тела. С одной стороны, есть все основания рассматривать полярные комплексы диатомовых как гомологичные центриолям структуры и как реликтовые образования, организация и последующая судьба которых всецело обусловлены утратой клетками подвижности. Не исключено, что полярные комплексы диатомовых возникли совершенно самостоятельно и независимо от центриолей как их аналоги. С другой стороны, не менее убедительны доводы, согласно которым полярный комплекс есть не что иное, как хорошо дифференцированный в структурном отношении, высоко специализированный МТОЦ в понимании Пиккет-Хипса (Pickett-Heaps, 1969; Pickett-Heaps et al., 1975), представленный у диатомовых несколькими формами. В частности, он, как и типичные МТОЦ, в анафазе—телофазе отделяется от веретена. Тогда дополнительную структуру, так называемую вставку веретена, тесно связанную с полярным комплексом, которая появляется в профазе у *Diatoma*, можно рассматривать подобно центриолям, как высоко дифференцированную составную часть МТОЦ.

Таким образом, полярные образования у водорослей очень различны морфологически и не всегда тождественны друг другу.

В настоящее время нет единого мнения относительно путей происхождения полярных образований. По мнению Фултона (Fulton, 1971), различные по организации и отличные от типичных центриолей структуры, которые во время митоза появляются на полюсах веретена у некоторых водорослей, возникли в процессе эволюции независимо друг от друга. Напротив Пиккет-Хипс (Pickett-Heaps, 1974b) считает, что единообразие МТ, которые связаны с этими структурами, служит веским аргументом в пользу существования между ними родственных связей.

3. ЖГУТИКОВЫЙ АППАРАТ

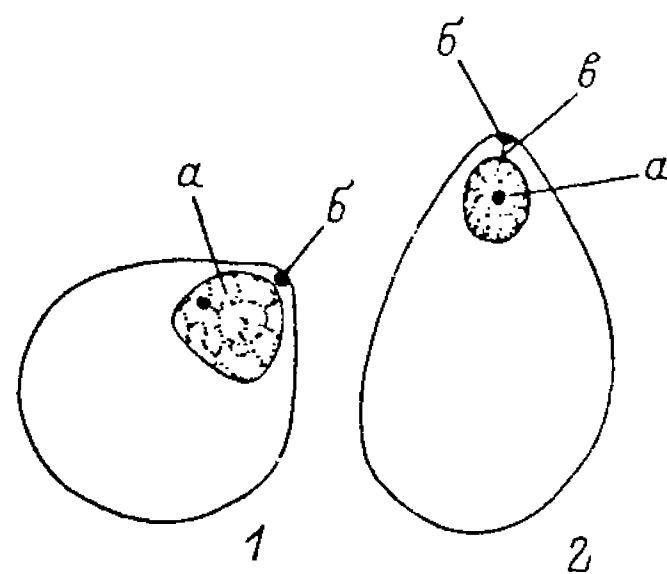


Рис. 25. Мужская (1) и женская (2) гаметы *Codium decorticatum*. (По: Schussnig, 1950).

a — ядро; *b* — базальное тело; *в* — ризопласт.

Своеобразный характер взаимоотношений складывается между ядром и жгутиковым аппаратом клетки в связи с их пространственной близостью (рис. 25, 1). Это достигается благодаря расположению ядра в передней части клетки, его характерному вытягиванию или приобретению грушевидной формы, причем суженный конец обязательно оказывается обращенным к базальным телам. Иногда ядро оказывается плотно прилегающим к базальным телам. Впервые на эту особенность обратил внимание Страсбургер (Strasburger, 1900) при изучении *Vaucheria*.

Ризопласт, его организация и локализация

Ядро может быть связано со жгутиковым аппаратом структурно при участии ризопласта. Мысль о существовании такой связывающей структуры высказывалась давно (Schmitz, 1878; Strausburger, 1880). В дальнейшем она действительно была обнаружена сначала у монадных форм водорослей (рис. 5), главным образом зеленых и золотистых (Dangeard, 1900b, 1901a; Entz, 1918; Kater, 1925, 1929; Elliott, 1934; Akins, 1941; Manton, 1955; Leadbeater, 1969; Belcher, Swale, 1971, 1972; Kristiansen, Walne, 1977; Oakley, Bisalputra, 1977; Noro, Nozawa, 1981), а затем и в подвижных клетках (рис. 25, 2) многоклеточных водорослей (Reich, 1926; Schussnig, 1939a, 1950; Manton, Friedmann, 1959; Manton, 1964a; Evans, Christie, 1970; Bråten, 1971; Micalef, Gayral, 1972).

Ризопласт закладывается около базальных тел и заканчивается в свободной от рибосом гранулярной зоне цитоплазмы. Эта зона располагается либо около ядра, либо на периферии клетки. Ризопласт представляет собой лентовидную структуру, состоящую из множества плотно упакованных тонких микрофибрилл (4—9 нм в диам.), названных филаментами. На продольных срезах ризопласта обнаруживается регулярная исчерченность (рис. 26, 1), которая возникает за счет правильного чередования разных по ширине темных и светлых полос (Nyams, Chasey, 1974; Lembi, 1975). Интервалы между ними составляют от 40 (Kristiansen, 1974) до 160—600 нм (Robenek, Melkonian, 1979). Подвижные клетки *Ulva lactuca* (Melkonian, 1979) имеют 2 типа тяжей, состоящих из микрофиламентов одинакового диаметра (около 8 нм), но различающихся по количеству и характеру поперечной исчерченности. У тяжей I типа интервал между полосами составляет 150—160 нм,

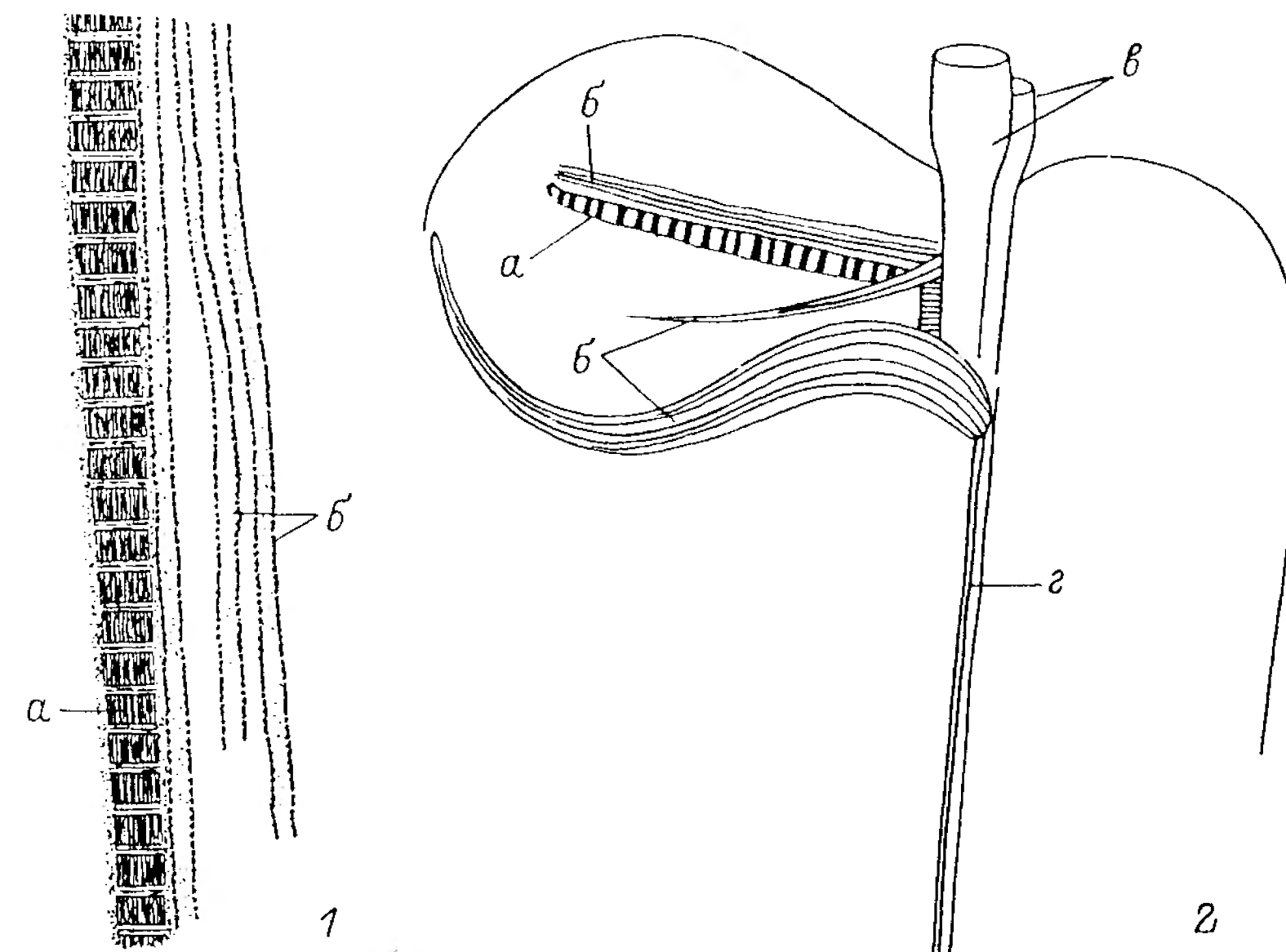


Рис. 26. Жгутиковая корешковая система. (Ориг.).

1 — корешковая система в зооспоре *Oedogonium*; 2 — корешковая система *Chilomonas paramecium* (упрощенная схема из: Moestrup, 1982). *a* — ризопласт; *b* — периферический микротрубочковый корешок; *в* — базальные тела; *г* — микротрубочковый корешок (ризостиль).

количество микрофиламентов равно 15—80; у тяжей II типа интервал равен 32 нм, количество микрофиламентов — обычно меньше.

Иногда, как например у *Pyrobotrys* (Hoops, Floyd, 1982), тонкий тяж лишен четкой поперечной исчерченности, но, по всей видимости, представляет структуру, гомологичную ризопласту. У *Hydrurus foetidus* (Vesek et al., 1984) ризопласт имеет конусовидную форму и тянется от длинного жгутика к грушевидному выросту ядра, но на некотором расстоянии от него распадается на многочисленные тонкие нити 2.0—2.5 мкм дл. и 75—120 нм в диам. с периодичностью поперечной исчерченности 625 нм. В таком виде ризопласт достигает ядра. В местах его контакта с ядерной оболочкой образуются скопления электронноплотного вещества. Аналогичную организацию имеет ризопласт *Microthamnion* (Watson, Arnott, 1973), *Chrysonebula* (Hibberd, 1977) и *Poterioochromonas* (Schnepf et al., 1977). Он во всех случаях или подходит вплотную к ядру, или проходит в непосредственной близости от него (Manton, Clarke, 1956; Manton, Parke, 1960; Bouck, Brown, 1970, 1973; Hibberd, 1970; Slankis, Gibbs, 1972; Pickett-Heaps, Ott, 1974; Stewart et al., 1974; Mattox, Stewart, 1977; Deason, Floyd, 1987).

При сравнении ризопластов водорослей разных отделов обнаруживается много общего в их организации и расположении. Ризопласт может существовать в виде простой или разветвленной нити. О функциональном значении этой структуры пока судить трудно, тем более что сведения о ее поведении во время митоза весьма скудны и неоднозначны. В одних случаях ризопласты перемещаются на полюса веретена вместе с базальными телами, в других этого не происходит. У части водорослей (Pickett-Heaps, Ott, 1974; Stewart et al., 1974) ризопласты, оказавшись на полюсах веретена, во время профазы начинают дезинтегрироваться и превращаться в гранулярную массу. В ней появляются МТ, по всей видимости участвующие в формировании веретена. Наряду с этим обнаружены водоросли (Manton, 1955; Schnepf, Deichgräber, 1969; Slankis, Gibbs, 1972; Pearson, Norris, 1975; Mattox, Stewart, 1977; Veski et al., 1984), у которых ризопласты сохраняются, вместе с базальными телами реплицируются и расходятся в противоположные стороны, чтобы образовать полюса веретена. В это время МТ располагаются параллельно ризопласту. Позднее они реорганизуются в элементы веретена с широкими плоскими полюсами. В метафазе ризопласт становится малозаметным из-за появления около него тонкого слоя плотного материала, который связан с полярными концами МТ веретена. На этом основании ризопласту приписывается участие в формировании веретена. Не менее важен сам факт вступления ризопласта в контакт с ядром и концентрации хроматина напротив его более темных полос при локализации рибосом напротив светлых (Robenek, Melkonian, 1979).

При обсуждении роли ризопласта не следует упускать из вида, что он часто входит в состав жгутиковых корешков (root или rootlet), образованных МТ (рис. 26, 2). От каждого базального тела, как правило, отходит два корешка, реже только один. Корешки в клетке состоят из одинакового количества МТ или, чаще, разного. Обычно один корешок содержит 2 МТ, а другой — большее количество, что обычно выражается формулой $2+X$, где $X = 3, 4, 5$ и т. д. Ризопласт входит в состав последнего типа корешков, располагается с внутренней его стороны и оказывается более коротким.

Роль ризопласта в составе корешковой системы остается неясной. Поскольку она присуща подвижным клеткам, то так или иначе ризопласты оказываются связанными с двигательными функциями клетки. Возможно, с их помощью осуществляются закрепление жгутиков и аккумуляция энергии, необходимой для их работы. Передача и трансформация импульсов от жгутиков клетке — другая возможная функция корешковой системы и входящего в ее состав ризопласта. Не исключено участие ризопласта в транспорте веществ. Вместе с тем не вызывает сомнения, что эти функции могут осуществляться в клетке и в отсутствие ризопласта. В некоторых случаях посредством ризопласта жгутики оказываются связанными с центриолями, расположенными на или около полюсов веретена, или непосредственно с ним самим, как у *Ochromonas danica* или *Synura* (Slankis, Gibbs, 1972; Schnepf, Deichgräber, 1969). Если к

этому добавить способность этой структуры сокращаться (Salisbury, Floyd, 1978), то появляются веские основания в пользу ее участия в анафазном перемещении хромосом. При обсуждении возможных функций ризопласта нельзя не учитывать того факта, что существует много водорослей, подвижные клетки которых его лишены.

Внешнее сходство в организации и поведении ризопласта и вставки веретена диатомовых водорослей позволяет высказать предположение о гомологичной природе этих двух структур. Поскольку ризопласты входят составной частью в жгутиковый аппарат флагеллат, то появление у диатомовых водорослей полярных образований, составной частью которых является вставка веретена, свидетельствует о существовании предпосылки для возникновения у них подвижных клеток. Частично она была реализована, но развития не получила. Подвижная стадия в жизненном цикле появляется на очень короткий срок, ограниченный у морских центрических диатомовых водорослей периодом жизни гамет.

Характер распространения ризопласта в различных таксонах водорослей приводит к выводу (Stewart et al., 1974), что он присущ высокоспециализированным представителям независимо от положения в филогенетической системе и находится на разных стадиях деградации. Последнее обстоятельство становится причиной появления не только многочисленных модификаций ризопласта, как это свойственно и центриолям, но и его очень непродолжительного существования в течение жизненного цикла, как например у *Valonia ventricosa* (Hori, Enomoto, 1978a). Если признать ризопласт примитивной клеточной структурой, то последующая его редукция и утрата, очевидно, должны сопровождаться совершенствованием механизма, выполняющего такие же функции. В частности, это может достигаться за счет разных способов пространственного сближения ядра со жгутиковым аппаратом. Вопрос о происхождении ризопласта, структуре или структурах, ответственных за его формирование, пока остается открытым.

У *Chlamydomonas reinhardtii* у основания жгутиков обнаружена структура, которая представляет собой систему микрофибрилл, проникающих в перинуклеарную область (Wright et al., 1989). Она подвергается делению, но непосредственного участия в этом процессе не принимает. Имеет ли эта структура какое-либо отношение к ризопласту, сказать трудно, хотя подобно последнему связь базальных тел с ядром несомненно осуществляет.

4. АППАРАТ ГОЛЬДЖИ (АГ)

Не подлежит сомнению существование взаимодействия между ядром и АГ (рис. 27). В литературе имеются многочисленные указания (Johnson, Porter, 1968; Cole, Lin, 1968; Cole, 1969; Pickett-Heaps, 1970b, 1972b, 1976; Deason, Darden, 1971; Floyd et al., 1972a; Neuschul, Dahl, 1972b; Cole, Wynne, 1973; Mattox, Stewart, 1974; Hibberd, 1976; Marano, 1976; Deason, O'Kelly, 1979; La Claire, 1982; Deason et al., 1983; Veski, Jeffrey, 1987) на скопление диктиосом

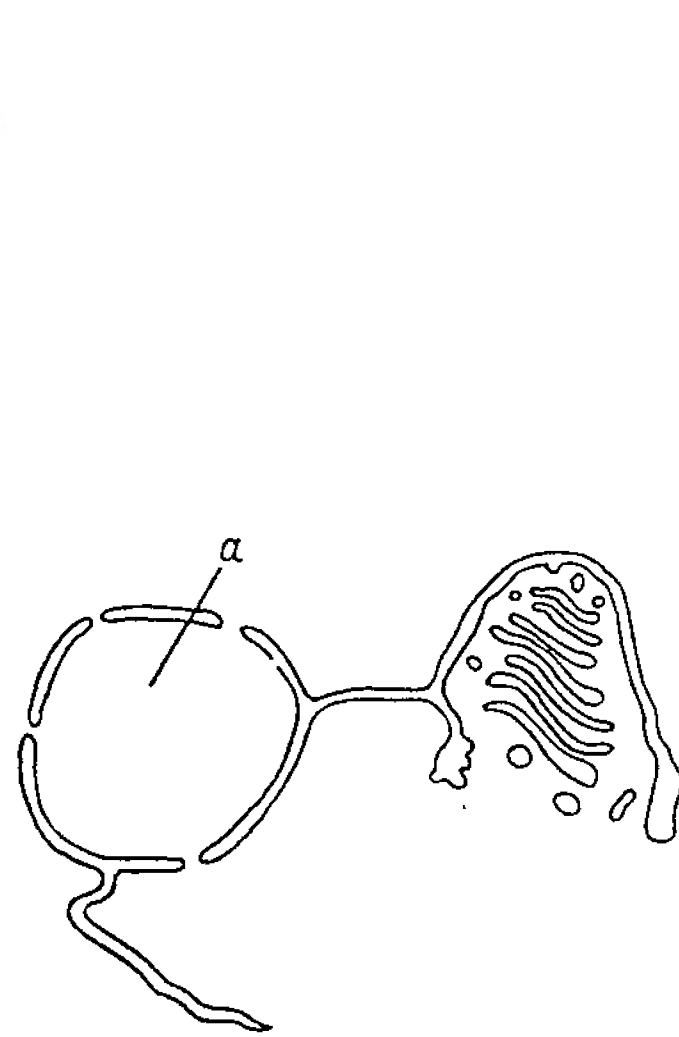


Рис. 27. Схема взаимосвязи ядра и АГ у *Tetracystis*. (Ориг.).
а — ядро.

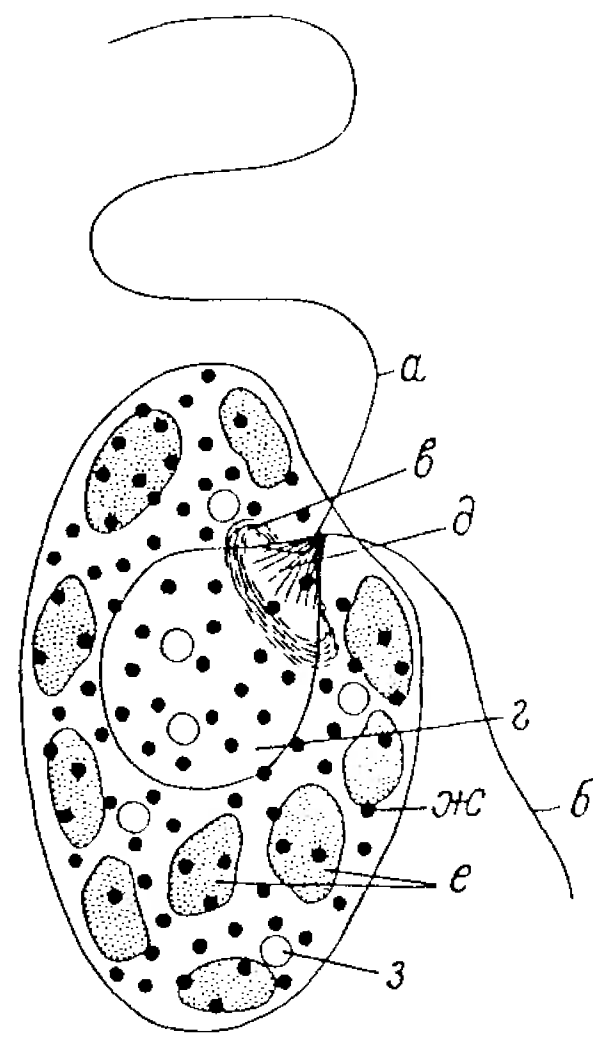


Рис. 28. Расположение оргanelл в клетке *Olisthodiscus luteus*. (По: Leadbeater, 1969).
а — передний жгутик; б — задний жгутик; в — АГ; г — ядро; д — жгутиковые корешки; е — хлоропласт; ж — включение; з — вакуоль.

вокруг ядра (рис. 28), количество которых увеличивается во время митоза и они концентрируются преимущественно на полюсах веретена, иногда плотно прилегая к поверхности ядра или даже становясь полюсами веретена. Именно в этот период значительно увеличивается количество цистерн, входящих в состав диктиосом. Цистерны значительно расширяются, и одновременно от них отпочковываются многочисленные пузырьки, что свидетельствует о функциональной активности АГ. Четкая локализация пор ядерной оболочки в местах локализации диктиосом — дополнительное свидетельство существования взаимодействия между ядром и АГ.

5. ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ

Ядра некоторых водорослей, в частности динофлагеллат, помимо собственной оболочки окружаются еще каналом или системой каналов ЭС (Mornin, Francis, 1967; Dodge, Crawford, 1970). Эта система (рис. 46, 4) обнаружена у таких красных водорослей, как *Griffithsia* (Peyrière, 1969), *Janczewskia* (Kugrens, West, 1972a), *Levringiella* (Kugrens, West, 1972b), *Ptilota* (Scott, Dixon, 1973a, 1973b), *Palmaria* (Pueschel, 1979), *Halitilon* (Vesk, Borowitzka, 1984). Различия, как правило, касаются количества каналов, называемых перинуклеарными оболочками, и стадий жизненного цикла, к которым приурочено их появление. Например, у *Palmaria* наибольшего развития система перинуклеарных оболочек достигает

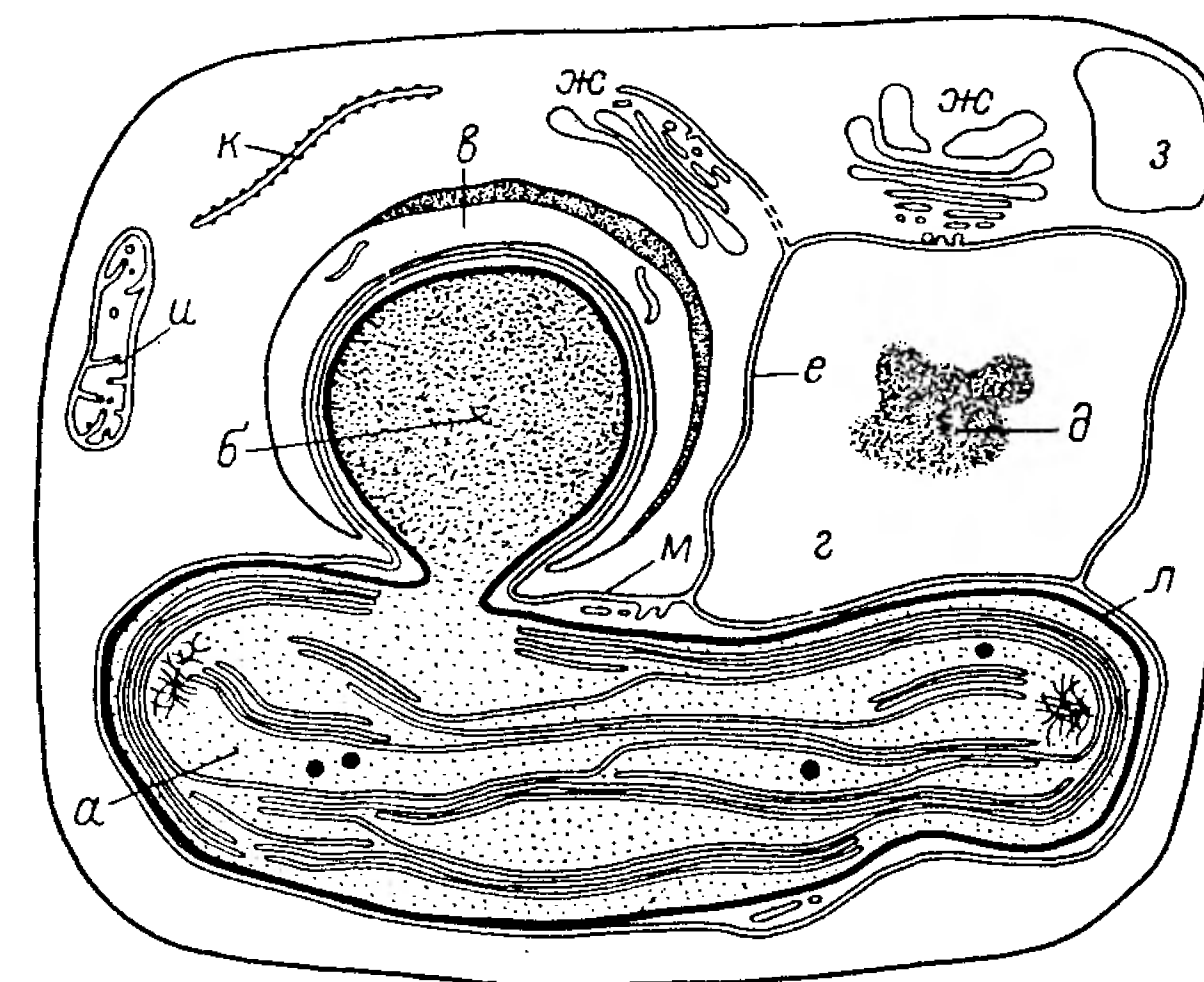


Рис. 29. Схема строения клетки бурой водоросли. (По: Bouck, 1965).

а — хлоропласт; б — пиреноид; в — обкладка пиреноида; г — ядро; д — ядрышко; е — ядерная оболочка; ж — диктиосомы; з — вакуоль; и — митохондрия; к — фрагмент ЭС; л — оболочка хлоропласта; м — ЭС, окружающая хлоропласт и связанная с наружной мембраной ядерной оболочки.

в средней и поздней профазе I, у *Halitilon* — после завершения мейоза, но до начала цитокинеза. У последней водоросли премейотическое ядро тетраспорофита окружается единственным каналом ЭС, причем между ним и ядерной оболочкой существует связь, а участок цитоплазмы между ними оказывается значительно плотнее, чем в других частях клетки. После завершения мейоза вновь образовавшиеся ядра окружаются системой более узких (около 16 нм в диам.), чем в остальной цитоплазме (около 65 нм в диам.), каналов, которые располагаются не параллельно, а перпендикулярно ядерной оболочке и оказываются связанными не только между собой, но и с нею. Вокруг ядра появляется зона цитоплазмы толщиной около 2 мкм, содержащая белки и большое количество рибосом, плотность которых достигает 800 рибосом на 1 мкм², тогда как в отдалении от ядра не превышает 250. У *Pleonosporium vancouverianum* (Sheath et al., 1987) перинуклеарная оболочка появляется только в метафазе II. Вокруг ядра *Rhodella maculata*, *Rh. reticulata* ЭС образует слоистый, сложно переплетенный комплекс (Evans, 1970; Deason et al., 1983).

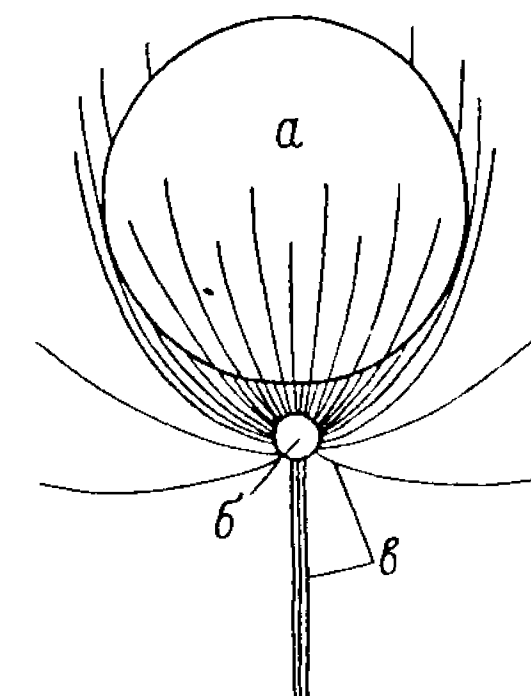


Рис. 30. Цитоскелетная микротрубочковая система в клетках десмидиевой водоросли *Micrasterias denticulata*. (По: Meindl, 1983).

а — ядро; б — микротрубочковый центр; в — МТ.

В перинуклеарной области у желтозеленых водорослей, в частности у *Bumilleria sicula* (Massalski, Leedale, 1969), каналы ЭС сечением около 15 нм в совокупности образуют нежную сетчатую структуру. Во время митоза она распадается, а составляющие ее каналы располагаются параллельно поверхности ядра с перерывом напротив полярных отверстий в ядерной оболочке.

Канал ЭС или их система появляются вокруг ядра у некоторых зеленых водорослей при переходе к делению. Кроме ядра обычно изолируются также центриоли и часть прилегающей цитоплазмы, но без АГ (Johnson, Porter, 1968; Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Deason, Darden, 1971; Bech-Hansen, Fowke, 1972; Pickett-Heaps, 1972b; Wilson et al., 1973; Marchant, 1974a, 1974b, 1977; Norris, Pearson, 1975; Pickett-Heaps, Stachelin, 1975; Liddle et al., 1976; Marano, 1976; Deason, O'Kelly, 1979; Woods, Triemer, 1981; Gaffal et al., 1983; Sluiman, 1985).

У *Acetabularia* (Schweiger et al., 1974; Godward et al., 1979) ядра на стадии "бледного пятна" (см. с. 47) окружены перинуклеарной зоной толщиной 70—100 нм — сложной системой мембран, анастомозирующих с 2—25 перинуклеарными плотными телами 0.25—2.0 мкм в диам., которые отчетливо различаются и в световом микроскопе (Schulze, 1939; Woodcock, Miller, 1973b). При переходе к делению около ядра обычно присутствуют структуры, которые имеют вид мембранных тел, состоящих из плотно упакованных элементов, напоминающих фрагменты ЭС. От этих тел отходят каналы ЭС, которые окружают ядро. В метафазе—анафазе ядро окружается 2—3 такими каналами. Таким образом, мембранные тела участвуют в генерации перинуклеарных каналов ЭС. Перинуклеарная зона содержит рибосомоподобные гранулы, что отмечается и у красных водорослей.

У водорослей, кроме имеющих зеленую окраску хлоропласта, ядерная оболочка образует вырост, переходящий в канал ЭС, который окружает хлоропласт (рис. 29). Таким образом, создается своеобразная система, включающая ядро и хлоропласт. Иногда, например у *Bangia atropurpurea* (Cole, Sheath, 1980), *Flintella sanguinaria* (Scott, 1986), *Smithora naiadum* (McBride, Cole, 1969), ядро плотно прилегает к хлоропласту или находится в непосредственной близости от него и такое взаимоположение сохраняется на протяжении всего клеточного цикла. Эти факты свидетельствуют о прямом или опосредованном взаимодействии между ядром и хлоропластом. Интересно, что при наступлении митоза, как это было обнаружено у золотистых водорослей, связь между ядром и хлоропластом нарушается, если ядерная оболочка распадается, и сохраняется на протяжении всего митоза, если она остается интактной или разрушается только частично.

6. МИКРОТРУБОЧКИ

Обычно у водорослей около ядра располагаются многочисленные МТ, хотя у некоторых водорослей они появляются в клетке только

во время митоза. На основании этого высказывается предположение о них как о древних структурах, чья изначальная функция была связана с делением ядра. В настоящее время есть многочисленные указания на участие МТ во внутриклеточных перемещениях различных органелл, в том числе и ядра. Если разрушить микротрубочковую систему, то эти перемещения прекращаются. Детальное изучение микротрубочковой системы у десмидиевых водорослей, в частности у *Micrasterias* (Kiermayer, 1968; Meindl, 1983), показало (рис. 30), что постмитотическая ядерная миграция и закрепление в центральной части клетки, по всей видимости, обеспечиваются двумя различными их системами: 1) посттелофазной системой, которая остается после распада центрального веретена и подходит к ядру только с одной стороны в виде пучков МТ; 2) закрепляющей системой перешейка, представленной одиночными МТ, которые окружают ядро. Ядерная миграция, очевидно, начинается в результате взаимодействия этих двух систем. Разрушение одной из них нарушает ход миграции. К интерфазе, когда миграция заканчивается, в клетке сохраняется только закрепляющая система.

7. МИКРОТЕЛА

Микротела обнаружены во многих группах водорослей. Сильверберг (Silverberg, 1975) представил список из 46 видов, включающий 38 родов зеленых водорослей, у которых присутствует эта структура. Она содержит каталазу и некоторые другие ферменты пероксидазного комплекса и, следовательно, может быть причислена к разряду пероксисом. Сейчас этот список значительно расширен и включает наряду с зелеными водорослями эвгленовые (Graves et al., 1971), бурые (Bouck, 1965; Galatis et al., 1977), красные (Vigel, 1973; Bronchart, Demoulin, 1977), хлоромонады (Heywood, 1974a), динофитовые (Bibby, Dodge, 1973).

У некоторых водорослей, преимущественно из числа зеленых (Stewart et al., 1972; Marchant, Pickett-Heaps, 1973; Moestrup, Thomsen, 1974; Silverberg, 1975; Norris, Pearson, 1975; Roth, Friedman, 1980), единственное крупное микротело прилегает вплотную к ядру. Функциональная роль подобного рода структур остается пока неясной.

В веретивных клетках *Bangia atropurpurea* (Roth) Ag. (Rhodophyta) около ядра обычно локализуется микротело неизвестной природы (Cole, Sheath, 1980). У *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross (Bronchart, Demoulin, 1977; Schornstein, Scott, 1982) микротело появляется во время ранней профазы, а в поздней профазе многократно делится, затем одна часть остается на месте, а другая перемещается на противоположную сторону. Микротела в количестве 6—15 располагаются в зоне формирования полюсов веретена (рис. 34). Подобно тому как пероксисомы зеленых водорослей во время митоза обнаруживают более четкую связь с базальными телами, чем с ядром, так и микротела красных водорослей на протяжении всего митоза сохраняют связь с полярными обра-

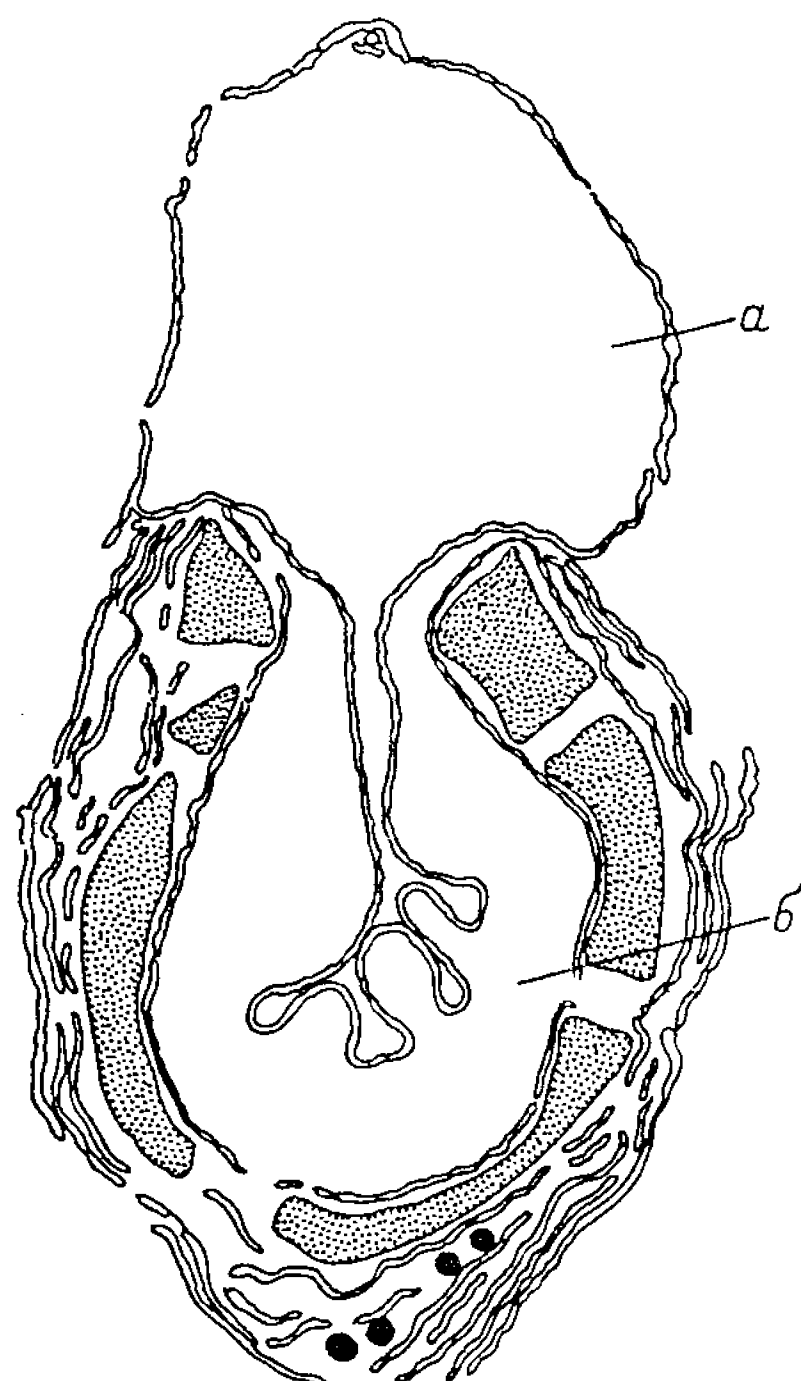


Рис. 31. Схема взаимосвязи между ядром и пиреноидом у *Prasinocladus marinus*. (Ориг.).

а — ядро; б — пиреноид.

зованиями. Пока не будет установлена химическая природа микротел красных водорослей, идентифицировать их с пероксисомами не следует.

8. МИТОХОНДРИИ

Часто отмечается расположение митохондрий в цитоплазме, окружающей ядро, а у некоторых хризифитовых (Manton, 1964b; Veski et al., 1984; Hori, Green, 1985a) и красных водорослей (Scott, 1986) во время митоза они появляются на полюсах веретена.

9. ПИРЕНОИД

В клетках водорослей присутствует очень специфическая структура — пиреноид (Седова, 1977) с не вполне пока ясными функциями. Место пиреноида в клетке строго не зафиксировано. Он может располагаться как вблизи ядра, так и на значительном от него расстоянии, хотя у некоторых водорослей между ядром и пиреноидом

существует строгая взаимоориентация. Наиболее наглядным примером подобного рода может служить *Zygnema* (рис. 3, 1). Эттл (Ettl, 1983) даже использует взаиморасположение ядра и пиреноида в клетках *Chlamydomonas* в качестве таксономического критерия. Постепенно накапливаются факты в пользу взаимодействия с ядром посредством выростов оболочки последнего (рис. 31), проникающих далеко внутрь пиреноида (Parke, Manton, 1965; Hori, Chichara, 1974a, 1974b; Hori et al., 1982, 1983), а у *Asteromonas gracilis* Artari он разделяется ядром на две половины (Peterfi, Manton, 1968). Наконец, сравнительно недавно (Suda et al., 1990) у *Pseudocarteria mucosa* обнаружена необычная связь между этими двумя клеточными структурами — ядро погружено в пиреноид.

МИТОЗ

1. ПЕРИОДИЧНОСТЬ МИТОТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

В наступлении митозов существует определенная периодичность. Впервые суточная динамика клеточных делений детально была прослежена у десмидиевых водорослей (Karsten, 1918). В дальнейшем объектами исследования становились водоросли самого различного систематического положения, как одноклеточные, так и многоклеточные, пресноводные и морские. Обычно пик митозов приходится на темновой период суток, хотя время его наступления варьирует в очень широких пределах: сразу после захода солнца, в первые часы темнового периода, в полночь, в конце темнового периода (Reichardt, 1927; Schwarz, 1932; Hanatschek, 1932; Gross, 1937; Leedale, 1959a; Yabu, Kawamura, 1959; Brandham, Godward, 1965b; Godward, 1966; Harada, 1981; La Claire, 1982). У некоторых водорослей митотическая активность достигает пика в световой период суток (Abbas, 1963; Rayns, Godward, 1965; Carroll, Deason, 1969; Lokhorst et al., 1984; Karpau, Boone, 1987). Между видами могут существовать различия во времени наступления пика митозов (Henningsen, 1963). Частично это зависит от их физиологических особенностей, но немаловажное значение имеет влияние внешних условий (температура, освещенность, продолжительность фотопериода, особенности приливных факторов, сезонность и т. п.) (Austin, Pringle, 1968). В частности, у *Cladophora* на побережье Швеции (Wik-Sjöstedt, 1970) и Северной Каролины (Karpau, Gargiulo, 1987a) пик ядерных делений приходится на утренние часы, причем на литорали в зоне отлива он наступает на несколько часов раньше, чем на границе с сублиторалью. У красной водоросли *Furcellaria fastigiata* (L.) Lamour. наибольшая частота ядерных делений обычно приходится на поздние вечерние часы в промежутке между 21 и 24 ч, при высокой воде — ночью, а при низкой воде у некоторых видов — в полдень (Austin, 1955, 1957, 1960b).

2. СТЕПЕНЬ СИНХРОННОСТИ МИТОЗОВ

В культурах одноклеточных водорослей деление проходит асинхронно. Получить синхронную культуру чрезвычайно трудно. Поддерживать ее в таком состоянии удастся очень непродолжительное время.

В слабо дифференцированных талломах многоклеточных водорослей практически все клетки в равной мере обладают способностью делиться (диффузный рост). В более дифференцированных талломах часть клеток утрачивает эту способность и рост осуществляется за счет деления клеток, расположенных в строго определенных частях таллома, получивших название зон роста, или меристематических зон.

У нитчатых водорослей с диффузным ростом делящиеся и неделящиеся клетки располагаются блоками, которые чередуются, причем в каждом из них, как правило, встречаются единичные или во всяком случае в меньшем количестве клетки противоположного состояния (Tschermak-Woess, Hasitschka-Jenschke, 1958b).

В пластинчатом талломе деления проходят по его краям, а в срединных частях практически отсутствуют, при этом на ранних этапах развития интенсивность клеточных делений значительно выше, чем на более поздних (Yamanouchi, 1911).

Ядерные деления могут быть полностью синхронными, когда одновременно приступают к делению и находятся на одной стадии деления, относительно синхронными, когда ядра одновременно приступают к делению, но в дальнейшем находятся на последовательно сменяющих друг друга стадиях, иногда строгая последовательность стадий может нарушаться (Overton, 1889; Williams, 1925; Karling, 1928; Jorde, 1933; Jónsson, 1962; Evans, 1962b; Kornmann, 1965; Седова, 1969; Pickett-Heaps, 1972b; Chowdary, Mathew, 1982), волнообразными (Bold, 1933) или асинхронными (Mainx, 1927; Пешков, Родионова, 1964; Седова, 1972).

Степень синхронности может меняться в зависимости от фазы жизненного цикла. Возможен переход от синхронных митозов к асинхронным и наоборот. Например, у *Chlorochytrium lemnae* (Курсанов, Шемаханова, 1927) синхронность нарушается после второго деления дочерних ядер. В многоядерных клетках возрастает возможность нарушения синхронности митозов с увеличением общего количества ядер. Так, у *Hydrodictyon reticulatum* (Timberlake, 1901, 1902); Proskauer, 1952; Sarma, 1962a) строгая синхронность ядерных делений наблюдается только в молодых сегментах, а в более старых и крупных они идут волнообразно.

3. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ МИТОТИЧЕСКОГО ЦИКЛА

Продолжительность митотического цикла у водорослей колеблется в весьма широких пределах (от нескольких минут до нескольких суток) и в значительной степени зависит от таких факторов, как температура, продолжительность светового периода, интенсивность света, состав питательной среды и т. д. (Buffaloe, 1958; Rayns, Godward, 1965; Jacobson, Lee, 1967; Jordan, Godward, 1969; Wanka, Geraedts, 1972). Например, клеткам *Chlamydomonas moewusii* (Bersnstein, 1966) для одного митотического цикла необходима как минимум 4-часовая световая экспозиция в сутки. Если продолжительность освещения увеличить, то возрастает число делений

и уменьшается время их подготовки. Именно различиями в условиях культивирования можно объяснить, что у *Eudorina elegans* время одной клеточной генерации по одним источникам составляет 2—3 суток (Kemp, Wentworth, 1971), по другим — 4 суток (Sarma, Shyam, 1973; Shyam, 1974) и даже 5 суток (Rayns, Godward, 1965). Клетки с замедленным ходом ядерного деления отличаются более крупными размерами. Вероятно, стечение каких-то внешних и внутренних обстоятельств стимулирует деления ядра у одной части прорастающих тетраспор *Gelidium vagum* и блокирует у другой (Kaneko, 1966).

Переход ядра к делению сопровождается изменениями как внутри, так и вне его самого. В частности, подвижные клетки, как правило, останавливаются, а базальные тела отодвигаются от клеточной поверхности в глубь клетки. У некоторых водорослей началу митоза предшествует появление центриолей или, как например у бурых водорослей, — второй центриоли и последующее ее перемещение на противоположную сторону ядра. Само ядро начинает мигрировать на периферию, а у подвижных форм — в переднюю часть клетки навстречу базальным телам. Вокруг ядра заметно увеличивается количество диктиосом и МТ. У динофлагеллат сигналом к делению служит формирование цитоплазматических туннелей в ядре. Оно начинается с появления глубоких инвагинаций ядерной оболочки, в которые заходят митохондрии, вакуоли, рибосомы. В дальнейшем инвагинации становятся все более глубокими и в конце концов преобразуются в два типа туннелей: 1) пересекающих ядро цилиндрических, расположенных параллельно друг другу, количество которых в разных ядрах колеблется от 4 до 15; 2) сложных, неправильной формы, перпендикулярных к длинной оси цилиндрических каналов. Последние туннели первыми появляются в ядре, одним концом слепо заканчиваются в нуклеоплазме и сначала не имеют МТ. Пучки из 8—15 МТ диаметром около 18 нм заходят туда позднее из цитоплазмы через свободный конец, который лежит на поверхности ядра, как правило, напротив АГ. Единичные МТ каждого пучка направляются в цилиндрические туннели, через них выходят наружу в цитоплазму и заканчиваются в области, лишенной рибосом, но в контакт с базальными телами не вступают. В процессе митоза сохраняются только цилиндрические туннели (Leadbeater, Dodge, 1967; Kubai, Ris, 1969; Oakley, Dodge, 1976b).

4. СТАДИИ МИТОЗА

а. Интерфаза

Подготовка к делению — сравнительно растянутый во времени процесс. В том случае, когда клетка находится в активном состоянии, как например при непрерывном делении в период спорообразования, интерфаза очень короткая. Ее называют автосинтетической. Ин-

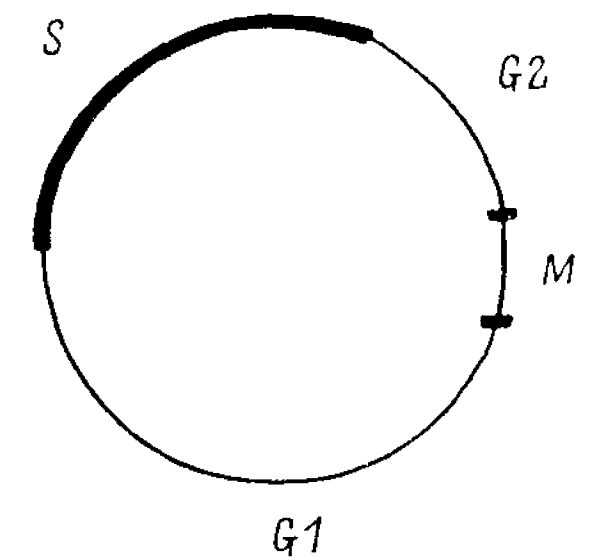


Рис. 32. Схема митотического цикла. (Ориг).

М — митоз; G1 — пресинтетический период интерфазы; S — синтетический период; G2 — постсинтетический период.

тервалы между делениями настолько коротки, что типичное неде-ляющееся ядро встречается крайне редко.

При переходе к дифференциации и дальнейшему росту клетка перестает размножаться, прекращаются митозы, но не теряются ее жизнеспособность и потенция к возобновлению деления, что сопровождается продолжительной гетеросинтетической интерфазой, которая может длиться несколько часов, суток, недель и даже месяцев.

Механизм, регулирующий смену автосинтетической интерфазы гетеросинтетической, пока неясен. Различий в организации ядер, находящихся в той или иной интерфазе, не обнаружено (Hudson, Waaland, 1974).

Во время интерфазы ядро находится в метаболически активном состоянии. Здесь проходят синтетические процессы, подготавливающие деление (синтез ДНК, белков и т. д.). У водорослей, как и у других организмов, они протекают в три периода (рис. 32): 1) пресинтетический, или постмитотический (G1); 2) синтетический (S); 3) постсинтетический, или премитотический (G2) (Iwamiga, 1955; Lorenzen, Ruppel, 1960; Wanka, 1962). Период G1 обычно доминирует в митотическом цикле (Hopkins, McBride, 1976). Например, у *Chlorella* (Wanka, 1962) при 16-часовом освещении период G1 длится 11 ч, а период S — 7 ч. В целом такая закономерность присуща и динофлагеллатам, за исключением *Gyrodinium uncatenum* (Cetta, Anderson, 1990), у которой наиболее продолжителен период G2, а G1 практически отсутствует.

При быстро следующих друг за другом ядерных делениях продолжительность митотического цикла постепенно сокращается, как правило, за счет периода G2 (Godlewski, Olszewska, 1973).

Морфометрический анализ ультраструктурной организации ядра в клеточном цикле антеридиальных нитей *Chara vulgaris* указывает, что на середину периодов S и G2 приходится пик хроматиновой деконденсации (Kwiatkowska, Maszewski, 1979). Именно в это время отмечаются изменения в интенсивности синтеза РНК и ДНК. Репликационная активность ДНК начинается в ранней телофазе и достигает максимума в самых мелких посттелофазных клетках, ядра которых характеризуются высоким содержанием конденсированного хроматина. По мере увеличения деконденсированного хроматина происходит уменьшение синтеза ДНК, и в конце

периода S он практически заканчивается. Период интенсивного синтеза РНК совпадает с увеличением хроматиновой деконденсации в периоды S и G2.

Синтез ДНК происходит в световой период суток (Wanka, Geraedts, 1972). Изменение продолжительности светового периода, температурного режима, интенсивности освещения, состава питательной среды влияет на число репликационных циклов и в конечном счете на количество дочерних клеток. Синтез ДНК может идти непрерывно на протяжении всего митотического цикла (что свойственно динофлагеллатам), при этом хромосомы реплицируются в конденсированном состоянии. У большинства организмов данный процесс приурочен к интерфазе, предшествующей делению, а у некоторых одноклеточных зеленых водорослей (Iwamiga, 1955; Мэзия, 1963; Tamiya, 1963; Jacobson, Lee, 1967) целиком завершается во время гетеросинтетической интерфазы. Содержание ДНК в ядре к концу этого периода предопределяет число последующих делений, а следовательно, и образующихся в итоге сестринских клеток. В частности, у *Chlorella* при благоприятных условиях обычно обеспечивается 4 последовательных деления и, как правило, образуется 16 дочерних клеток. Автосинтетические интерфазы при этом идут без синтеза ДНК, не поддаются воздействию блокирующих факторов, которые тем самым не приостанавливают митозы. Обычно, если прошло одно деление, то за ним следуют и все остальные. Факторы, блокирующие митоз, ограничивают свое действие периодом гетеросинтетической интерфазы. Более точно момент наступления блокады пока установить не удалось. По всей видимости, он обусловлен приостановкой синтеза белков. Максимальной устойчивостью к действию, по крайней мере ультрафиолета и ионизирующего излучения, как выяснилось при изучении чувствительности репродуктивных клеток *Oedogonium cardiacum* (Parker, Horsley, 1972), отличается период S, а минимальной — период G2. При темновом воздействии, блокирующем митозы в антеридиальных нитях *Chara vulgaris* L. (Kwiatkowska, Maszewski, 1980), торможение клеточного цикла приходится на начальный этап периода G2.

Иногда при быстро следующих друг за другом делениях интерфаза может выпадать и ядро из телофазы сразу переходит в профазу следующего деления (Okabe, 1930; Akins, 1941; Cave, Pocock, 1956; Subrahmanyam, 1957a; Пешков, Родионова, 1964; Nordby, 1974), которая в некоторых случаях (Doubt, 1935) оказывается довольно продолжительной и может длиться 30 мин и более.

У некоторых водорослей, в частности у *Fucus spiralis* (Hallet et al., 1983), клетки отличаются низкой интенсивностью деления. Независимо от возраста митотический индекс составляет 0.43—1.77% для меристематических апикальных зон и 0.1—1.15% для периапикальных зон, причем в митотическом цикле апикальных клеток преобладает период G2, а периапикальных — G1.

Остальные стадии митоза протекают значительно быстрее интерфазы (Bold, 1951; La Claire, 1982). Так, у *Chaetoceros didymum*

(Stosch et al., 1973) продолжительность митотического цикла колеблется от 8 ч 50 мин до 9 ч 05 мин, а непосредственно митоз занимает 2 ч 28 мин. У *Donkinia recta* (Cox, 1981) митотический цикл длится 6.5 ч, из которых лишь 20—30 мин приходится на митоз. Очень быстро, в течение 10—15 мин, проходит митоз у криптоноад (Oakley, 1978).

6. Профаза

В профазе начинается формирование митотического аппарата. Начало профазы не всегда удается уловить. Ее окончание совпадает с перемещением хромосом к тому месту, которое им предстоит занять в метафазе. После интерфазы она оказывается наиболее продолжительной (табл. 2) стадией митоза. Скорость ее течения определяется двумя процессами: 1) уплотнением (спирализацией) хромосом (чем интенсивнее идет этот процесс, тем меньше времени на него затрачивается); 2) раскручиванием и разъединением хроматид в связи с удвоением хромосом (чем длиннее хромосома, тем больше времени требуется на раскручивание составляющих ее хроматид). Очень характерное уплотнение хромосом в профазе — достаточно надежный критерий начала митоза. Если хромосомы постоянно находятся в спирализованном состоянии, например у динофлагеллат, то момент вступления в митоз по традиционным признакам не улавливается, а профазы не имеют четких границ и типичного вида.

В профазе ядро, как правило, увеличивается в размерах в 1.5—3(4) раза (Yamanouchi, 1909a, 1912; Sarma, 1963b; Chowdary, 1964b; Sinha, 1965; Patel, Ashok, 1971; Singh, Ghoshdary, 1974a; Srivastava, Sarma, 1981) и его форма изменяется от сферической

Таблица 2

Продолжительность стадий митоза (в мин)

Водоросль	Профаза	Метафаза	Анафаза	Телофаза	Литературный источник
<i>Eudorina elegans</i>	5—7	2—3	0.9	1.1	Rayns, Godward, 1965
<i>Hydrodictyon reticulatum</i>	20	5	—	—	Marchant, Pickett-Heaps, 1970
<i>Spirogyra bellis</i>	15	5	15	45	Merriman, 1916
<i>Closterium</i> sp.	2—3	10	2—3	20	Pickett-Heaps, 1975a
<i>C. siliqua</i>	36	8	6	48—98	Brandham, Godward, 1965b
<i>C. moniliferum</i>	30—45	10	—	60	Dubois-Tylski, 1972
<i>Micrasterias thomasi</i>	30—240	12—20	4—9	15—25	Waris, 1950
<i>M. rotata</i>	60	21—24	6—12	30—45	Там же
<i>M. radiata</i>	—	12—20	7	20—47	" "
<i>M. angulosa</i>	90—120	20	10	20	" "
<i>Euglena gracilis</i>	17	12	86	4	Leedale, 1959b
<i>Chaetoceros didymum</i>	120	7	16	5	Stosch et al., 1973

до грушевидной, иногда трапецевидной или V-образной (Skoczylas, 1958; Dodge, 1966; Leadbeater, Dodge, 1967).

Одновременно происходят преобразования и в самом ядре. Они связаны с начинающейся спирализацией хромосом, приводящей к конденсации хроматина. Его количество увеличивается. Как правило, мелкие гранулы становятся крупнее, но при этом уменьшаются в числе. Часто этот процесс сопровождается перемещением хроматина на периферию ядра к ядерной оболочке. В некоторых случаях отмечается упорядоченное расположение гранул в виде рядов, радиально расходящихся от ядрышка (рис. 3, 4; 6, 3).

В средней профазе в ядре появляются длинные хроматиновые нити (хромонемы). Иногда такие нити изначально присутствуют в ядре. Они переплетаются между собой и образуют характерную сеточку с утолщениями в узлах. К середине профазы она становится грубее и постепенно распадается на хромонемы, которые затем утолщаются и укорачиваются, в конце концов приобретая вид коротких палочек. У некоторых водорослей (Kretschmer, 1930; Cholnoky, 1932b; Roy, 1938—1939; Naylor, 1956; Chowdary, 1964b) хромонемы приобретают характерную четковидную организацию. Иногда процесс конденсации хроматина идет настолько стремительно, что уже в поздней профазе появляются типичные хромосомы (Kater, 1929; Chowdary, 1967b; Singh et al., 1981). К этому периоду может быть приурочено образование хроматид (Chowdary, 1964a; Singh et al., 1981), хотя чаще оно наступает позднее, в поздней метафазе. Вместе с тем у эвгленовых (Krichenbauer, 1937; Hollande, 1942; Leedale, 1958a) хромосомы входят в интерфазу уже удвоенными.

Таким образом, различия профазного ядра в значительной степени обусловлены состоянием хроматинового компонента, которое прямо связано со скоростью его конденсации.

В профазе начинаются процессы, связанные с преобразованиями ядрышка. В этот период особенно четко обнаруживается его связь с N.O. хромосомами. Постепенно ядрышко увеличивается в размерах, теряет способность окрашиваться и к концу профазы в одних случаях полностью или частично растворяется, а в других не претерпевает изменений и в дальнейшем делится перетяжкой (подробнее см. с. 41).

Обычным, но не универсальным признаком конца профазы считается разрушение ядерной оболочки (рис. 9, 12). Этот процесс начинается с ее полярной дифференциации, которая приводит к ее уплотнению, преимущественной локализации пор в полярных областях, образованию различного рода углублений или выступов с последующим появлением на их месте полярных отверстий. Иногда ядерная оболочка лишь частично или полностью фрагментируется, иногда полностью исчезает. У части водорослей она остается интактной.

К профазе приурочено начало формирования митотического веретена, связанное с появлением МТ, формирующих первичное, или центральное, веретено (термин "Centralspindel" введен Лаутерборном в 1896 г.).

в. Метафаза

После профазы метафаза — одна из наиболее продолжительных фаз митоза. Например, при делении материнских клеток сперматангиев *Harveyella mirabilis* (Goff, Cole, 1973) метафазы встречаются в 2 раза чаще телофаз и почти в 7 раз чаще анафаз. Продолжительность метафазы прямо связана с количеством хромосом (Pickett-Heaps, 1974b). Каждой хромосоме необходимо время для корректировки своих кинетохоров по отношению как к друг к другу, так и к нитям веретена. Чем больше хромосом в наборе, тем продолжительнее процесс такой координации.

К метафазе заканчивается спирализация хромосом. Они достигают максимального укорочения и морфологической дифференциации. В метафазе хромосомы собираются вместе и образуют хромосомную пластинку, что делает эту фазу митоза удобной для изучения кариотипа, подсчета числа хромосом и изучения их морфологии. В этот период появляются кинетохоры и продолжается формирование веретена.

Хромосомная пластинка. В метафазе хромосомы перемещаются в экваториальную область веретена, но не всегда оказываются лежащими в одной плоскости (Schussnig, 1931; Hori, Enomoto, 1978a, 1978b; Седова, 1990б). Расположение хромосом в пластинке иногда очень характерно. Часто они лежат по ее окружности. Такое кольцеобразное расположение обнаружено, в частности, у *Chlamydomonas* (Kater, 1929), *Polytoma* (Entz, 1918), *Chlorella* (Пешков, Родионова, 1964), *Zygnema* (Cholnoky, 1932c; Седова, 1990б), *Himantalia* (Naylor, 1957), *Lemanea* (Mullahy, 1952), *Bangia* (Cole et al., 1983), очень типично для диатомовых водорослей, на что впервые обратил внимание Лаутерборн (Lauterborn, 1896) и что было подтверждено всеми последующими исследованиями. Кольцевидное расположение хромосом очень характерно для животных организмов. Иногда центральную часть пластинки занимают преимущественно мелкие хромосомы, а более крупные — периферию (рис. 55, 45). В расположении хромосом могут существовать различия на видовом уровне (Chan, 1974).

Очень характерная метафазная пластинка образуется у динофлагеллат (рис. 60, 3, 4). Ей придают своеобразие особая нитевидная форма хромосом и их петлеобразная изогнутость.

Типичная экваториальная пластинка отсутствует у эвгленовых водорослей (хромосомы здесь обычно располагаются параллельно длинной оси сильно вытянутого ядрышка), поэтому точно установить время наступления метафазы не представляется возможным (рис. 39, 5—7).

Не всегда хромосомы в метафазе оказываются максимально спирализованными, и тогда пластинка приобретает своеобразный вид. Так, у *Eremosphaera viridis* (Mainx, 1927; Reichardt, 1927) хромосомы в этот период имеют вид длинных, многократно перекрученных нитей, точный подсчет которых провести очень трудно. Наоборот, у криптонад (Oakley, Dodge, 1973, 1976a), золотистых

(Tippit et al., 1980), некоторых бурых водорослей (Markey, Wilce, 1975; La Claire, West, 1979) образуется плотная пластинка, в которой индивидуальные хромосомы не различаются. Тем не менее эта сплошная хромосомная масса представляет собой упорядоченную интегральную систему, обеспечивающую координированное перемещение хромосом в анафазе. Очевидно, такое состояние хромосом в метафазной пластинке занимает промежуточное положение между спирализованным и деспирализованым их состоянием. У некоторых водорослей, в частности из числа улотриковых (Sarma, 1962b; Pickett-Heaps, 1976), десмидиевых (Kasprik, 1972), процесс спирализации заканчивается появлением морфологически дифференцированных хромосом, но они располагаются в пластинке настолько компактно, что не представляется возможным установить их точное число. Иногда аналогичное явление наблюдается при образовании полиплоидных форм. Например, у *Chlamydomonas reinhardtii* (Buffaloe, 1958) хромосомы ($n = 8$) обычно лежат в экваториальной пластинке кольцеобразно и легко поддаются подсчету, а в полиплоидных клетках ($n = 16, 32$ и более) образуется очень компактная пластинка.

Внешний вид метафазной пластинки в значительной степени зависит от поведения ядрышка в этот период: хромосомы либо лежат в светлой зоне, оказываются очень контрастными и удобными для исследования (при диспергировании ядрышка и его полном исчезновении), либо в той или иной степени маскируются ядрышковым веществом (при частичном растворении ядрышка), либо при частичном или полном сохранении ядрышка почти не отличаются от него или его остатков, что нередко служит причиной ошибки в подсчете числа хромосом.

Кинетохор. К метафазе приурочена продольная дифференциация хромосом. У водорослей она нередко слабо выражена или вовсе отсутствует. Поэтому не всегда удается выявить характерную для хромосом строго локализованную перетяжку (центромеру) с расположенной в ней особой структурой — кинетохором, который становится местом прикрепления МТ веретена.

У многих исследованных водорослей, как и у большинства других растительных организмов (Manton, 1964b; Harris, Bajer, 1965; Pickett-Heaps, Northcote, 1966; Pickett-Heaps, 1967b; Wilson, 1968; Heywood, Godward, 1972; Kubai, 1975; Godward et al., 1979; Cáceres, Robinson, 1980; Hori, 1981), кинетохор представляет собой сравнительно плотное бесструктурное образование. У *Klebsormidium mucosum* (Lokhorst, Star, 1985) он имеет вид светлой области, окруженной снаружи слоем более плотного вещества. У *Ochromonas danica* (Chrysophyta) кинетохорами предлагается считать более светлые участки хромосом (Tippit et al., 1980). В хромосомах *Caulerpa* (Hori, 1981) не удалось обнаружить четко дифференцированных кинетохоров. Вместо них МТ веретена входят в менее плотное, чем хромосома, вещество, расположенное в ее гранулярной субстанции. Только однажды были обнаружены кинетохоры у бурых водорослей (Katsaros et al., 1983). Они представляют собой более плотную

область хромосомы. В хромосомах *Ulothrix zonata* и *U. tenuissima* (Sluiman et al., 1983) кинетохоры обнаружить не удалось.

Существует большая группа водорослей, кинетохоры которых имеют достаточно сложную слоистую организацию. Чаше других встречаются кинетохоры, состоящие из трех слоев: наружного плотного, темноокрашенного, к которому подходят МТ веретена, среднего светлого и внутреннего плотного, который непосредственно примыкает к хромосоме (Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Triemer, Brown, 1974; Floyd, 1978; Bircham, Kochert, 1979a, 1979b; Hoops, Floyd, 1982). У *Cladophora flexuosa* (Scott, Bullock, 1976), *C. fracta* (Mughal, Godward, 1973) и *C. glomerata* (McDonald, Pickett-Heaps, 1976) слоистость кинетохоров выражена слабо, в основном видны менее плотный наружный и более плотный внутренний слои, каждый из которых достаточно толст. Лишь в анафазе, когда кинетохоры четко ориентированы по отношению к полюсам веретена, они становятся трехслойными и от внутреннего слоя через средний к наружному в одну линию с прикрепленными к кинетохорам МТ проходят тонкие фибриллярные структуры. Трехслойные кинетохоры *Spirogyra majuscula* (Mughal, Godward, 1973) имеют толщину порядка 27 нм при ширине 205 нм. Кроме того, под ними обнаружена своеобразная рыхлая область шириной около 200 нм. Именно она прилегает к плотной поверхности конденсированного хроматина.

У красных водорослей обнаружены разные по организации кинетохоры: некоторые (*Membranoptera*, *Polysiphonia*, *Dasya*) имеют кинетохоры с трехслойной организацией (McDonald, 1972; Scott et al., 1980; Broadwater et al., 1987a), другие (*Porphyridium*, *Pleonosporium*) — плотные бесструктурные (рис. 34) (Schornstein, Scott, 1982; Sheath et al., 1987).

Сравнительно недавно (Leedale, 1980) удалось выявить, по-видимому, трехслойные кинетохоры в хромосомах эвгленовых водорослей. Таким образом, вопрос о связи МТ веретена с хромосомами и здесь получил свое разрешение.

Несколько неожиданной оказалась многослойная организация кинетохоров у *Oedogonium* (Pickett-Heaps, Fowke, 1969, 1970b). Они становятся различными в профазе как слабо дифференцированные парные структуры, к которым прикрепляются пучки МТ веретена. В метафазе кинетохоры обнаруживают четкую внутреннюю достаточно сложную организацию. В кинетохорах различается 6—7 чередующихся между собой темных плотных и светлых рыхлых слоев. Каждый слой имеет вид ленты. В метафазе кинетохоры ориентируются параллельно плоскости хромосомной пластинки и выстраиваются в ряд, а в анафазе мигрируют к полюсам вместе с хромосомой, располагающейся сзади. Сходную организацию имеют кинетохоры и у другого представителя эдогониевых — *Bulbochaete* (Pickett-Heaps, 1973a). Примечательно, что такое же строение имеют кинетохоры у животных организмов.

Остается открытым вопрос относительно существования кинетохоров у диатомовых водорослей. Согласно широко распространенному представлению, местом возможной локализации кинетохора

могут быть места сгиба V-образных хромосом, которые лежат около центрального веретена и, вероятно, связаны с ним. По всей видимости, расхождение таких хромосом начинается с раздвижения их плеч в сторону полюсов. Тщательное исследование метафазы—анафазы *Surirella ovalis* (Tippit, Pickett-Heaps, 1977) не внесло ясности в этот вопрос.

Давно было обращено внимание на отсутствие кинетохоров в хромосомах у динофлагеллат и на связь хромосом с ядерной оболочкой, которой стали приписывать (Kubai, Ris, 1969) участие в их перемещении. В ходе дальнейших исследований (Oakley, Dodge, 1974, 1976b; Gavril, 1977; Durr, 1979; Cachon et al., 1979; Barlow, Triemer, 1988) удалось наблюдать последовательные этапы дифференциации ядерной оболочки в зоне полностью сформированных туннелей. На наружной мембране ядерной оболочки, где с противоположной стороны прикрепляются хромосомы, появляются выступы и затем формируются структуры в виде уплощенных бугорков, которые представляют собой электронноплотные диски длиной 200 нм, высотой 100—200 нм и толщиной 20—30 нм. Они функционируют как места прикрепления МТ веретена, т. е. как кинетохоры. Со временем их форма изменяется до конусовидной, а размеры уменьшаются (длина основания равна 75 нм, а высота — 50 нм). К каждому такому кинетохорному образованию подходит только одна МТ. Оно отделяется от хромосомы ядерной оболочкой. Таким образом, у динофлагеллат в отличие от других водорослей кинетохоры оказываются внеядерными и прикрепляются не к хромосомам, а к ядерной оболочке.

Впервые прикрепление хромосом к мембранной системе было установлено в прокариотической бактериальной клетке. Долгое время придавалось большое значение внешнему сходству прикрепления хромосом к клеточной мембране у прокариот и кинетохоров к ядерной оболочке у эукариот. Этим самым такие кинетохоры признавались примитивными. Однако тот факт, что случаи прикрепления кинетохоров к ядерной оболочке встречаются у организмов с явными признаками специализации и стоящих на довольно высокой ступени развития, свидетельствует скорее о вторичности происхождения такого рода структур.

У внутриядерных, не прикрепляющихся к оболочке кинетохоров существует корреляция между количеством подходящих к ним МТ и размером перемещаемых хромосом. Как правило, единичные МТ прикрепляются к кинетохорам, связанным со слабо дифференцированными, мелкими хромосомами, а большое количество присуще кинетохорам четких, крупных хромосом. Из этого правила имеются исключения, что особенно наглядно видно при сравнении митоза и мейоза. Кроме того, у организмов, находящихся в близком родстве, имеются значительные различия в организации кинетохоров. Тем не менее небольшое число МТ на кинетохор считается более примитивным признаком. Также установлено, что при более сложной организации кинетохоров на каждый из них приходится, как правило, больше МТ по сравнению с просто организованными.

При этом приходится учитывать возможность изменения их организации в ходе митоза (Scott, Bullock, 1976).

Если исходить из предположения (Pickett-Heaps, 1974b), что геномы в ядрах примитивных эукариот прикреплялись к ядерной оболочке в строго определенном месте, сохраняющем свойства, присущие МТОЦ, то при последующем их разъединении в ходе эволюции каждая хромосома должна получить часть такого МТОЦ с некоторыми его свойствами. Подобную роль могут выполнять кинетохоры, на что указывает их связь с микротрубочковой системой веретена (Pickett-Heaps, 1975c), тем более что обе структуры обладают одинаковой способностью реплицироваться и расходиться в противоположные стороны. В отличие от центриолей, ставших инертными образованиями, кинетохоры остаются функционально активными производными МТОЦ.

Веретено. В оптическом микроскопе во время метафазы в одних случаях выявляется крупное, занимающее почти все пространство ядра четкое веретено, например при делении первичного ядра *Derbesia marina* (Neumann, 1969b), при последующих делениях его размеры постепенно уменьшаются. В других случаях, в частности у различных видов *Cladophora* (Geitler, 1936b), веретено едва различимо. У *Schizomeris leibleinii* (Chowdary, 1967a; Sarma, Chaudhary, 1975b), *Draparnaldia plumosa* (Sarma, 1964b), *Ulva lactuca* (Carter, 1926) его вовсе не удается обнаружить. Различия в степени выраженности веретена существуют даже на видовом уровне (Sarma, 1963b; Chowdary, 1964a; Chaudhary, 1979a).

Волокна веретена обладают двойным лучепреломлением, что указывает на их высокоупорядоченную молекулярную организацию. Электронномикроскопические наблюдения выявили микротрубочковую природу веретена. МТ, входящие в его состав, имеют диаметр порядка 15—20 нм. Иногда на поперечных срезах они обнаруживают (Tippit et al., 1980) очень характерную центральную плотную зону неизвестной природы.

Основным компонентом МТ веретена являются особые белковые соединения — тубулины. У разных организмов они могут несколько различаться по составу. Сопоставление тубулинов в МТ из различных частей клетки указывает на их неоднородность, существование особенностей в их сборке и функционировании. МТ в различных типах веретена обнаруживают количественные различия в содержании входящих в их состав белков. По всей видимости, белок МТ веретена является одним из самых важных структурных белков, поскольку он в конечном счете обеспечивает клеточное деление. Его синтез, вероятнее всего, осуществляется в цитоплазме перед началом деления. При открытых и полузакрытых митозах там же начинается и сборка МТ веретена. При закрытых митозах тубулины доставляются в нуклеоплазму, и тогда формирование МТ веретена происходит в ядре.

Морфология веретена. Обычно веретено является биполярным, хотя иногда, как например у *Spirogyra* при митозе в эитоте (Karsien, 1968), образуются многополюсные веретена. Такого

типа веретена обнаружены у *Hydrodictyon* (Timberlake, 1901 (1902)) и *Cosmarium* (Pickett-Heaps, 1972a).

Внешний вид веретена в значительной степени зависит от соотношения его длины и ширины. Этот показатель варьирует не только у разных водорослей, но даже в различных типах клеток одной водоросли. Например, у *Polysiphonia harveyi* (Broadwater, Scott, 1983) в мелких вегетативных клетках образуется короткое веретено с широкой экваториальной областью. Крупные клетки имеют удлиненное веретено с узкой центральной зоной.

Наиболее часто встречаются конусовидные веретена, реже с тупыми округлыми полюсами или бочонковидные с усеченными уплощенными концами. У некоторых водорослей могут одновременно образовываться веретена разной формы (Stewart et al., 1974; Molnar et al., 1974): от узких конусовидных до широких усеченных.

Помимо широко распространенных прямых веретен выявлены серповидные со сближенными полюсами. Прямые веретена в ходе митоза могут удлиняться и становиться серповидными (Bold, 1933; Pickett-Heaps, 1973c; Molnar et al., 1974; Deason, O'Kelly, 1979), или, наоборот, сначала формируется согнутое веретено, а затем оно постепенно разгибается и становится прямым (Mottier, 1900).

Немаловажное значение имеет ориентация веретена в клетке, так как оно служит вектором формирующейся перегородки. Чаще всего длинная ось веретена располагается перпендикулярно к плоскости деления, иногда под углом или даже параллельно ей.

На полюсах веретена (рис. 45) или около него располагаются центриоли. Такие веретена называют центрическими в отличие от ацентрических, лишенных центриолей (рис. 3). Если центриоли располагаются на одном полюсе (Pickett-Heaps, 1973b), то такие веретена называют моноцентрическими. Центриоли могут располагаться не на полюсах веретена, а в зоне заложения клеточной перегородки (Molnar et al., 1974; Stewart et al., 1974; Deason et al., 1979). Такие веретена предлагается называть метацентрическими в противоположность ацентрическим (рис. 20).

У некоторых водорослей, преимущественно из числа зеленых, золотистых и криптоноад, вместо центриолей на полюсах веретена располагаются ризопласты (Schnepf, Deichgräber, 1969; Slankis, Gibbs, 1972; Stewart et al., 1974; Oakley, Bisalputra, 1977; Tippit et al., 1980; Vesik et al., 1984). Эта структура в интерфазе связана с базальными телами, в профазе она реплицируется и функционирует как полярное тело, в метафазе она имеет вид пластинчатого образования, от которого отходят МТ веретена (рис. 43).

На полюсах веретена нередко отмечается скопление диктиосом, каналов ЭС, митохондрий, вакуолей, рибосом (Pickett-Heaps, Fowke, 1970b; Pickett-Heaps, 1972a; Marchant, Pickett-Heaps, 1973; Mughal, Godward, 1973; Stewart et al., 1974; Mattox, Stewart, 1977; La Claire, 1982; Hori, Green, 1985a; Green et al., 1989). У хлоромонад (Heywood, Godward, 1974; Heywood, 1978) полюса веретена оказываются местом расположения и сократительных вакуолей. При такой локализации цитоплазматических структур гарантируется

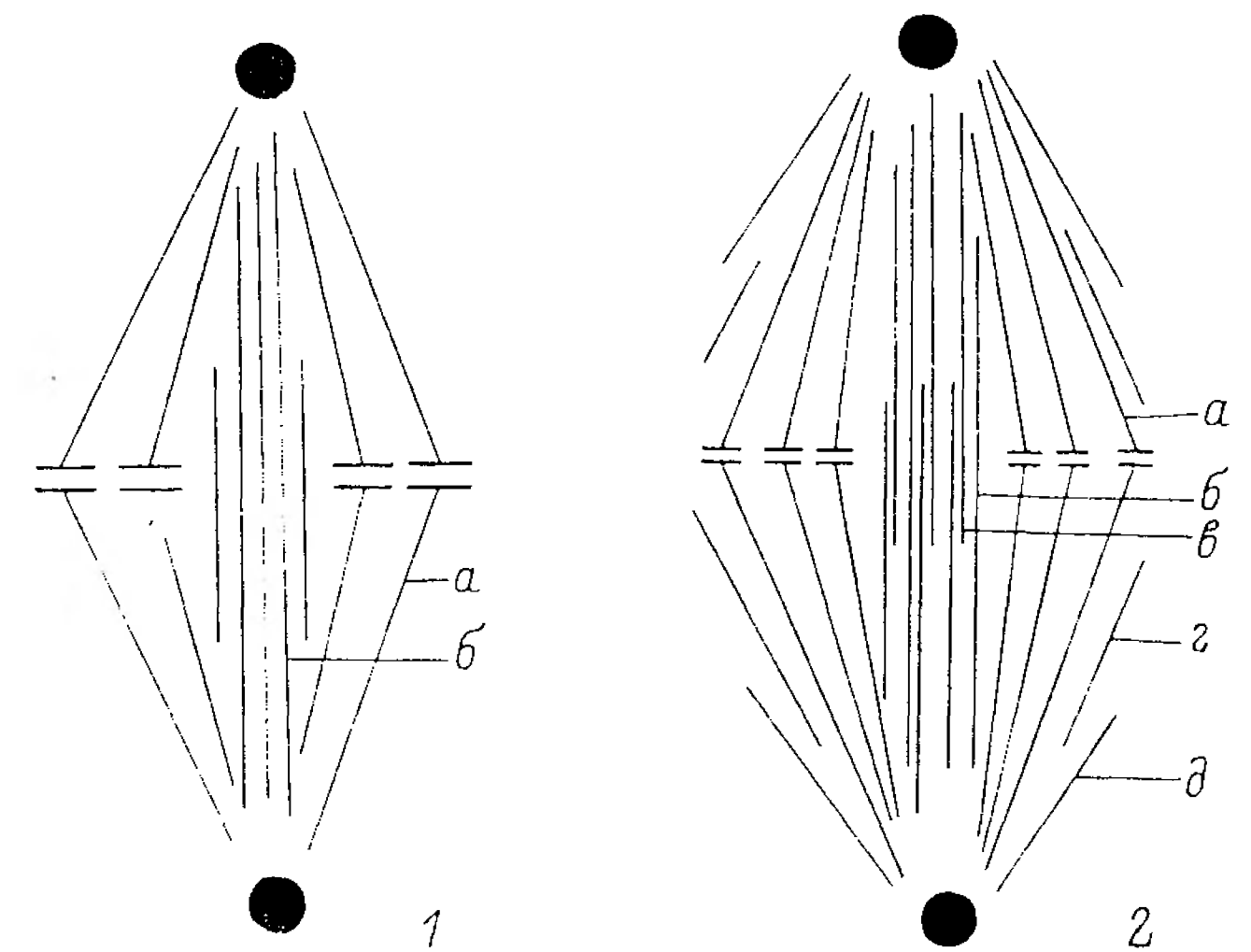


Рис. 33. Схема организации ядерного веретена. (Ориг).

1 — веретено *Chlamydomonas*; 2 — веретено *Ochromonas*. а — хромосомные МТ; б — непрерывные МТ; в — вставочные МТ; г — свободные МТ; д — полярные МТ.

четкое их распределение между делящимися клетками в процессе митоза.

Особенности организации веретена. На протяжении митоза веретено претерпевает морфологические и структурные изменения. Как сообщалось выше, в профазе закладывается только центральное веретено. При слабом развитии оно не всегда четко различается среди массы беспорядочно расположенных МТ.

В метафазе количество МТ веретена достигает максимума. Например, у *Ochromonas danica* (Tippit et al., 1980) выявлено 953 МТ, а между анафазой и телофазой — от 881 до 251. Длина их увеличивается с 1.66 до 4.98 мкм. Общая длина всех МТ веретена, если расположить их конец в конец, равна 1.42 ± 0.04 мм.

Наступающая в метафазе дифференциация веретена приводит к появлению нескольких микротрубочковых систем. Среди них первоначально различали: 1) длинные непрерывные МТ, которые располагаются между полюсами, проходят мимо хромосом и образуют центральное веретено; 2) короткие хромосомные МТ, которые соединяют хромосомы с полюсами веретена (рис. 33, 1).

Долгое время считалось, что у эвгленовых водорослей образуются только непрерывные МТ, однако более совершенная фиксация и тщательные наблюдения позволили обнаружить и хромосомные МТ (Leedale, 1970; Cox, 1980). Непрерывные МТ группируются в пучки вокруг сильно удлиняющегося стержневидного ядрышка и плотно к нему прилегают. Они проходят мимо хромосом, но к ним не прикрепляются. Свободные концы МТ непрерывного веретена заканчиваются около ядерной оболочки, иногда упираются в нее и

даже могут несколько ее отодвинуть, что приводит к образованию полярных выступов.

Непрерывные МТ формируются в профазе, когда наступает частичное или полное разрушение ядерной оболочки, а при наличии центриолей — в период их расхождения к полюсам (Pickett-Heaps, 1970b; Tippit et al., 1975; Scott, Bullock, 1976; Motomura, Sakai, 1985).

Хромосомные МТ появляются в конце профазы или в метафазе (Pickett-Heaps, 1967b). Они лежат поодиночке или группируются в пучки и одним концом прикрепляются к хромосомам с помощью кинетохора. У динофлагеллат (Leadbeater, Dodge, 1967; Kubai, Ris, 1969) в каждый пучок входит 20—40 МТ, у *Cladophora flexuosa* и *C. fracta* (Mughal, Godward, 1973; Scott, Bullock, 1976) — более 30, у *Valonia ventricosa* (Hori, Enomoto, 1978a) — свыше 10. Каждый из кинетохоров *Flintella sanguinaria* (Scott, 1986) связан с 1 или несколькими МТ, *Axilosphaera vegetata* (Deason, O'Kelly, 1979) — с 1—2, *Porphyridium purpureum* (Schornstein, Scott, 1982), динофлагеллат (Oakley, Dodge, 1976b) — только с 1 МТ. В полицентрических хромосомах с нелокализованными центромерами, например у конъюгат, хромосомные МТ не группируются в пучки и прикрепляются к хромосомам по всей их длине (Brandham, Godward, 1965a). Однако в обоих случаях другим концом хромосомные МТ сходятся к полюсам веретена.

Веретено хризомонад. Детальное изучение веретена *Ochromonas danica* (Tippit et al., 1980) показывает, что в профазе и прометафазе оно не поддается реконструкции из-за беспорядочного расположения МТ. В метафазе они упорядочиваются между ризопластами, которые становятся полюсами веретена.

Помимо непрерывных и хромосомных (кинетохорных) МТ (рис. 33, 2), на долю которых приходится соответственно 0.2% и 39.8% от общего числа, выявлены следующие группы МТ: свободные, или не прикрепленные к полюсам (6.5%), а также полярные, связанные только с одним из полюсов (29%), вставочные, связанные как с одним из полюсов, так и с соответствующими МТ, направляющимися навстречу с другого полюса (24.5%).

Самую многочисленную группу составляют хромосомные МТ. Очень сомнительной представляется группа свободных МТ, она и по количеству слишком малочисленна, чтобы принимать ее во внимание. Весьма неожиданным оказалось, с одной стороны, ничтожно малое количество непрерывных МТ, с другой — присутствие довольно многочисленной группы регулярно расположенных вставочных МТ, которые в центре веретена заходят друг за друга своими концами и образуют очень своеобразную вставочную область (overlap). Столь же многочисленной оказалась группа вставочных МТ у *Cryptomonas* sp. (Oakley, Bisalputra, 1977). В течение последующих стадий митоза проявляется тенденция к увеличению вставочных МТ и уменьшению МТ остальных групп.

Веретено диатомовых. Предметом особого внимания исследователей остается веретено диатомовых водорослей в связи с особенностями его формирования и организации. У этих водорослей

получает сильное развитие центральное веретено, которое закладывается внеядерно (Lauterborn, 1896; Ikari, 1923; Hofker, 1928; Geitler, 1931; Iyengar, Subrahmanyam, 1944) в виде предшественника (рис. 24), который располагается между параллельными пластинками полярного комплекса (Manton et al., 1969a, 1969b, 1970a; Tippit et al., 1975; Pickett-Heaps et al., 1975, 1988; Tippit, Pickett-Heaps, 1977; Boyle et al., 1984). Входящие в состав этого предшественника непрерывные МТ лежат параллельно друг другу, быстро увеличиваются в числе, удлиняются и в конце концов образуют высокоупорядоченную систему в виде широкой уплощенной ленты, которая преобразуется в полый цилиндр и начинает функционировать как центральное веретено. В профазе через отверстия в оболочке оно перемещается в ядро и окружается хромосомами. Места их сгиба всегда обращены в сторону центрального веретена. После погружения в ядро центральная область веретена начинает окрашиваться интенсивнее, чем около полюсов, приобретать более плотную упаковку МТ за счет увеличения их количества. Это подтверждают и результаты подсчетов: если в центре веретена располагается около 200 МТ, то на полюсах — не более 100.

Одновременно центральное веретено увеличивается в длину и видоизменяется таким образом, что теперь оно состоит как бы из двух половин, причем МТ одной половины заходят за МТ другой и образуют широкую центральную область (overlap). Это преобразование возможно благодаря появлению вставочных МТ. На долю непрерывных МТ теперь приходится не более 5—10% от общего числа МТ, входящих в состав веретена. Веретено продолжает вытягиваться, а длина вставочной зоны остается неизменной или увеличивается в очень незначительной степени. У *Surirella ovalis* (Tippit, Pickett-Heaps, 1977) центральное веретено вблизи полюсов окружается электронноплотным веществом, которое начинает различаться иногда в профазе и не входит в контакт с хроматином. Оно располагается кольцом в виде воротничка (collar). МТ центрального веретена в этой области лежат менее упорядоченно, чем в области overlap: они концентрируются преимущественно на периферии, а в центре веретена отсутствуют, что приводит к появлению своеобразных “окон”. Не исключено, что упорядоченность МТ центрального веретена регулируется прилегающими к нему хромосомами. В зоне воротничка механизм такого воздействия, вероятно, нарушается. Особенно отчетливо это видно в анафазе, когда каждая из расходящихся к полюсам хромосомных групп входит в соприкосновение с веществом воротничка и непосредственно к центральному веретену не прилегает.

В метафазном веретене появляются хромосомные МТ. Они собраны пучками, и к каждой хромосоме подходит один такой пучок. Количество хромосомных МТ находится в прямой зависимости от числа хромосом в кариотипе. В этом случае находит объяснение тот факт, что в мейотических веретенах общее количество хромосомных МТ значительно меньше, чем в митотических, причем в метафазе II их количество уменьшается почти наполовину по срав-

нению с метафазой I, т. е. между этими двумя фазами образование МТ веретена не происходит. Хотя количество пучков и остается прежним, но количество МТ в них уменьшается.

От полюсов веретена помимо непрерывных, вставочных и хромосомных отходят многочисленные полярные МТ. Одна их часть, преимущественно периферических, проходит мимо хромосом и заходит за аналогичные МТ, направляющиеся с противоположного полюса, а другая либо подходит к поверхности, либо погружается, либо проходит сквозь те хромосомы, которые лежат в удалении от центрального веретена и не связаны с ним. Таким образом, хромосомы диатомовых изнутри и снаружи оказываются окруженными системой МТ. Вероятно, при отсутствии кинетохоров такое взаиморасположение МТ веретена с хромосомами обеспечивает перемещение последних на полюса веретена. Связь хромосом с МТ центрального веретена сомнений не вызывает. Открытым остается вопрос о той части хромосом, которые удалены от центрального веретена, но не лишены способности перемещаться. Участие полярных МТ в этом процессе обосновывается способностью части из них глубоко проникать в плотные скопления хромосом во время метафазы. Благодаря этим микротрубочковым системам обеспечивается скользящее движение лишенных кинетохоров хромосом вдоль остова веретена.

Веретено динофлагеллат. В отличие от диатомовых веретено динофлагеллат не только формируется внеядерно, но и остается таковым на всем протяжении митоза. МТ веретена переходят в ядро, но оказываются изолированными от нуклеоплазмы особыми, образованными ядерной оболочкой туннелями, которые сохраняют связь с цитоплазмой (Kubai, Ris, 1969; Spector, Triemer, 1981).

Веретено состоит из 2—4 или большего количества заключенных в туннели пучков МТ, которые конвергируют к полюсам. Его центральная часть имеет более высокую плотность, чем полярные области, что указывает на формирование зоны overlap. По мере вытягивания веретена эта область укорачивается, а затем полностью исчезает и веретено больше не обнаруживает различий в интенсивности свечения (Triemer, Fritz, 1984; Barlow, Triemer, 1988). Не все МТ, заключенные в туннели, оказываются связанными с кинетохором. Около 50% из них являются межзональными (Oakley, Dodge, 1976b).

Своеобразие веретена динофлагеллат заключается не только в его локализации, но и в организации. К тому же его МТ связаны с хромосомами посредством особой кинетохор-мембранной системы. Поскольку динофлагеллаты — очень специализированная группа водорослей, то, вероятно, черты этой специализации нашли отражение в организации хромосом, кинетохоров, веретена и митоза в целом.

Веретено красных водорослей. У значительной части этих водорослей веретено слабо дифференцировано, чем, вероятно, объясняется скудность сведений о нем. Кратко упоминается при

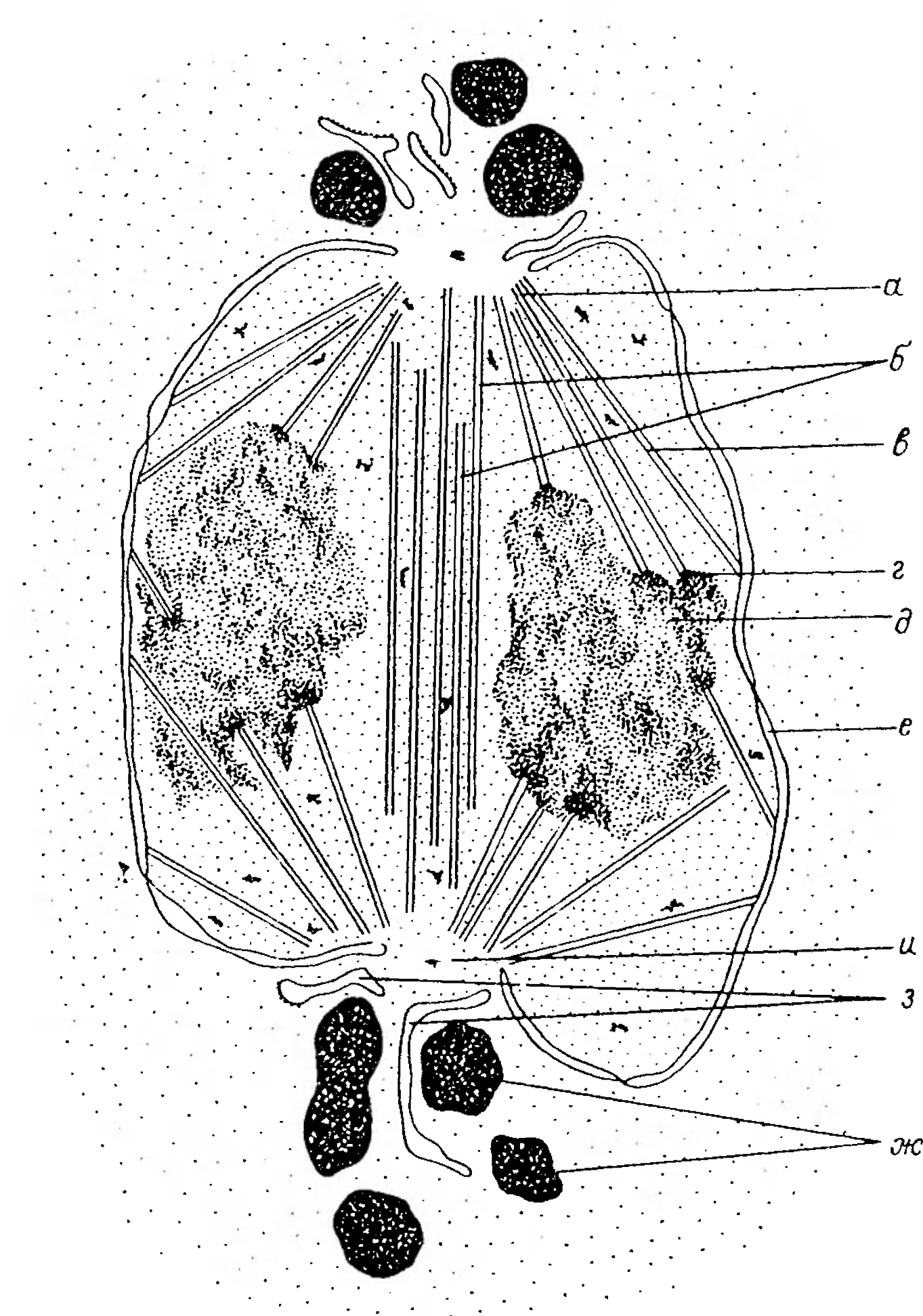


Рис. 34. Схема организации метафазного ядра красной водоросли *Porphyridium purpureum*. (По: Schornstein, Scott, 1982).

a — хромосомные МТ; б — МТ центрального веретена; в — полярные МТ; z — кинетохор; d — хроматин; e — ядерная оболочка; ж — микротела; з — элементы ЭС; и — полярное отверстие.

мhosомные и нехромосомные МТ при описании метафазного веретена *Membranoptera platyphylla* (McDonald, 1972), *Dasya baillouviana* (Phillips, Scott, 1981), *Polysiphonia harveyi* (Broadwater, Scott, 1983). Более тщательное изучение веретена *Porphyridium purpureum* (Schornstein, Scott, 1982) показало, что оно состоит по крайней мере из трех типов МТ (рис. 34): 1) многочисленных хромосомных;

2) МТ центрального веретена, образующих характерную вставочную зону; 3) отходящих от полярных областей к ядерной оболочке полярных МТ.

В ядре *Batrachospermum ectocarpum* (Scott, 1983) на начальных этапах митоза происходит образование своеобразных туннелей с МТ внутри. В отличие от динофлагеллат эти туннели в поздней метафазе разрушаются, МТ переходят в нуклеоплазму и становятся внутриядерными, как и веретено, которое они формируют. Ни у одной другой из исследованных красных водорослей пока не обнаружено в ядре таких туннелей.

Происхождение веретена. Особенности веретена определяются характером расположения МТ (компактным или рыхлым), соотношением различных их типов (в одних случаях преобладают непрерывные, в других — хромосомные, в третьих — вставочные) и местом заложения (внеядерным или внутриядерным). При этом веретено может закладываться внеядерно и оставаться таковым на протяжении всего митоза (динофлагеллаты), или внеядерно закладывается только центральное веретено, а затем оно становится внутриядерным (диатомовые), у большинства водорослей внеядерное происхождение имеют только МТ, а веретено с самого начала формируется внутриядерно. Наконец, у эвгленовых и МТ, и веретено формируются внутриядерно.

Вопрос о происхождении МТ веретена пока остается открытым. Увеличение при подготовке к делению количества МТ в цитоплазме вокруг ядра, особенно на полюсах, а затем в зоне полярных отверстий и последующее исчезновение цитоплазматических МТ при появлении большого количества внутриядерных (Pickett-Heaps, Fowke, 1969, 1970b; Pickett-Heaps, 1970b, 1973c; Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Molnar et al., 1974; Markey, Wilce, 1975; Marchant, 1977; Hoops, Floyd, 1982; La Claire, 1982; Motomura, Sakai, 1985) свидетельствуют о несомненном участии внеядерных МТ в формировании веретена. В том случае, если ризопласт располагается на полюсах веретена, то ему или занимаемой им зоне цитоплазмы иногда приписывается роль центра формирования МТ веретена (Stewart et al., 1974; Mattox, Stewart, 1977). В этой связи особый интерес представляет сообщение о связи формирующегося веретена диатомовых водорослей с полярным комплексом, а точнее с его особым плотным слоем — вставкой веретена (Pickett-Heaps et al., 1975; Tippit, Pickett-Heaps, 1977). Есть все основания идентифицировать этот плотный слой с зоной тонко диспергированного вещества, которое у монадных водорослей образуют при своей дезинтеграции ризопласты, локализованные на полюсах веретена. В организации полярных комплексов диатомовых и ризопластов монад угадываются отдаленные черты сходства, прежде всего в характерной поперечной исчерченности обеих структур.

Несомненно, веретено в процессе развития претерпело серьезные эволюционные преобразования. Косвенно об этом позволяет судить организация веретена динофлагеллат. Важное значение в его становлении имели способы заложения (внеядерное, внутриядерное),

связь с полярными структурами и хромосомами, ориентация составляющих МТ. Высокоупорядоченная группировка МТ непрерывного веретена, очевидно, жизненно важна для делящейся клетки. Удлинение непрерывного веретена во время митоза, по всей видимости, имеет функциональное значение. Примечательно и то, что интенсивное развитие центрального веретена у диатомовых и эвгленовых водорослей прямо связано с отсутствием кинетохоров.

Ориентация хромосомных МТ жестко не зафиксирована и зависит от положения хромосом по отношению к полюсам веретена. Во время митоза они всегда укорачиваются. Когда хромосомы оказываются связанными с ядерной оболочкой, как это иногда происходит у красных водорослей (Scott et al., 1980, 1981), хромосомные МТ становятся неразличимыми.

В связи с выявлением новых типов МТ остаются неясными, во-первых, происхождение вставочных МТ, их взаимоотношение с непрерывными МТ, во-вторых, присущи ли вставочные МТ только веретену некоторых водорослей или они образуются в той или иной степени в любом веретене. Для решения этих вопросов необходимы дополнительные исследования.

Об исходном типе веретена имеются лишь самые общие представления. У водорослей, занимающих низшие ступени развития, формируется закрытое центрическое, конусовидное веретено, связанное с хромосомами посредством кинетохоров. У высокоорганизованных водорослей веретено становится открытым ацентрическим. Специфическая организация веретена в специализированных группах диатомовых, динофлагеллат и эвгленовых свидетельствует о вторичной природе их происхождения. Они могут быть производными разных типов веретена и не находиться в генетическом родстве друг с другом.

г. Анафаза

Анафаза, как правило, относится к наиболее кратковременным фазам митоза. Исключение составляют эвгленовые, у которых она оказывается наиболее продолжительной. Возможно, это связано с отсутствием у них кинетохоров. Во время анафазы сестринские хромосомы расходятся в противоположные стороны, к полюсам веретена. Это движение прямолинейное. Если хромосомы моноцентрические, то они направлены кинетохорами вперед, если полицентрические, то ориентированы параллельно плоскости хромосомной пластинки и в таком виде перемещаются к полюсам. Перемещение хромосом происходит синхронно или почти синхронно, с одинаковой скоростью независимо от их размеров, плотной группой или сомкнутым строем. Из этого правила имеются исключения (Leedale, 1958a; Hori, Enomoto, 1978b). К их числу относятся случаи движения хромосом гуськом или появления “отстающих” хромосом, когда одни достигают полюсов, а другие еще находятся на экваторе.

Одновременно с расхождением хромосом на полюса происходит преобразование веретена. Во-первых, укорачиваются, а затем де-

полимеризуются и в конце концов исчезают хромосомные МТ (Pickett-Heaps, Ott, 1974; Pickett-Heaps, 1975a; Scott, Bullock, 1976), перестают различаться свободные и полярные МТ (Tippit et al., 1980). Во-вторых, заметно удлиняются непрерывные МТ и соответственно раздвигаются полюса веретена. Например, у *Carpomitra cabrerai* (Phaeophyta) расстояние между полюсами в метафазе равно приблизительно 5 мкм, а в анафазе достигает 7 мкм (Motomura, Sakai, 1985). Почти в 2 раза по сравнению с метафазой (0.5—1.0 мкм) увеличивается веретено в анафазе у золотистой водоросли *Pelagococcus subviridis* (Vesk, Jeffrey, 1987) и достигает длины 2 мкм. Такая же картина наблюдается у *Ochromonas danica* (Slankis, Gibbs, 1972), динофлагеллат (Barlow, Triemer, 1988). Вытягивание веретена отмечается у бурых водорослей (Katsaros et al., 1983). У диатомовых (Masuda, Cande, 1987) этому процессу предшествует накопление тубулина в области overlap. В-третьих, появляются МТ межзонального веретена, которые располагаются между расходящимися к полюсам хромосомами перпендикулярно к плоскости деления. Вытягивание веретена сопровождается их пролиферацией, которая начинается в конце метафазы и достигает максимума только в телофазе (Pickett-Heaps, 1967b, 1972c; Triemer, Brown, 1974). Очевидно, именно по этой причине у некоторых водорослей, в частности у *Ulva mutabilis* (Løvlie, Bråten, 1970), нити веретена в световом микроскопе начинают различаться только в анафазе.

Очень длинное и узкое межзональное веретено образуется у *Vaucheria*, *Caulerpa* и других сифонных водорослей (рис. 8, 7). Оно обеспечивает удаление сестринских геномов на значительное расстояние друг от друга, а следовательно, и более надежную их изоляцию при отсутствии цитокинеза (Burr, West, 1970; Ott, Brown, 1972; Scott, Bullock, 1976; Hori, Enomoto, 1978a, 1978b; Hori, 1981).

В формировании межзонального веретена *Ochromonas*, диатомовых водорослей (Tippit, Pickett-Heaps, 1977; Tippit et al., 1980) принимают участие вставочные МТ. Они расходятся скольжением в зоне overlap, которая становится все более узкой, а затем и совсем исчезает.

Интенсивно развивается межзональное веретено у примнезиевых. Оно содержит большое количество МТ, имеет четкую дифференциацию и сильно вытягивается. Его длина у *Chrisochromulina chiton* достигает 3.3 мкм (Green et al., 1989). Между тем у бурых водорослей (Markey, Wilce, 1975; La Claire, 1982; Motomura, Sakai, 1985) межзональное веретено к концу анафазы становится слабо различимым (рис. 45, 12). У многих зеленых водорослей межзональная область веретена очень рано, в анафазе утрачивает свою четкость и плотность, деформируется под воздействием проникающих сюда из цитоплазмы структур (Mattox, Stewart, 1974; Stewart et al., 1974; Pickett-Heaps, 1976).

Соотношение процессов укорочения одних МТ и удлинения других очень различно у водорослей, и этим определяется своеобразие их анафазы. Иногда превалирующим оказывается удлинение

веретена, а расстояние от полюса до хромосом остается почти неизменным. Например, у *Chroomonas salina* (Oakley, Dodge, 1973, 1976a) в метафазе расстояние между полюсами веретена равно 3.2 мкм, а в анафазе достигает 4.0—4.5 мкм при расстоянии от полюса до хромосом 0.9 мкм.

Сильно вытягивается веретено у *Pavlova lutheri* (Green, Hori, 1988), в анафазе его длина доходит до 3.7 мкм (в метафазе она не превышает 2.3 мкм), причем создается впечатление, что происходит это в основном за счет межзонального веретена. Более того, у *Porphyridium purpureum* (Schornstein, Scott, 1982) расстояние между полюсами остается неизменным, пока сюда не переместятся хромосомы и не начнется вытягивание межзонального веретена. При слабом развитии или отсутствии межзонального веретена отмечается едва заметное передвижение хроматиновых масс на полюса веретена. Вскоре между ними появляется либо крупная центральная вакуоль, как например у красных водорослей (Aghajanian, Hommersand, 1980; Scott, 1983), либо многочисленные мелкие вакуоли (Hori, Green, 1985a), которые у некоторых водорослей могут сливаться затем в одну крупную (Floyd et al., 1972b). У *Polysiphonia harveyi* (Scott et al., 1980, 1981), *Dasya baillowiana* (Phillips, Scott, 1981), *Trichosarcina* и *Pseudodendroclonium* (Mattox, Stewart, 1974) и других после распада межзонального веретена ядра остаются лежать на значительном удалении друг от друга, поскольку между ними сразу же появляется система вакуолей. С их ростом возобновляется перемещение хромосом на полюса веретена. Таким образом, участие вакуолей, как и межзонального веретена, в этом процессе сомнений не вызывает.

Очень часто расхождение хромосом представляется как результат раздвигания полюсов (Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Pickett-Heaps, 1970b, 1973b; Løvlie, Bråten, 1970; Mattox, Stewart, 1977; Hori, Enomoto, 1978a; Lokhorst, Star, 1985). Как сейчас выяснилось, в основе этого процесса могут лежать разные причины.

Иногда веретено вытягивается очень слабо, но зато четко выражено укорочение хромосомных МТ (Floyd et al., 1972a, 1972b; Pickett-Heaps, 1972c; Mattox et al., 1974; Pearson, Norris, 1975; Cáceres, Robinson, 1980). Создается впечатление, что именно этим обусловлено перемещение хромосом на полюса веретена. Вместе с тем перемещение хромосом на полюса может осуществляться при одновременном укорочении хромосомных МТ, вытягивании веретена и удлинении межзональных МТ. Такая картина, в частности, описана у *Tribonema* (Lokhorst, Star, 1988).

Анализ поведения анафазного веретена у различных эукариот (Pickett-Heaps et al., 1982) указывает на существование по крайней мере двух кинетических механизмов: один участвует в перемещении хромосом на полюса веретена (анафаза А), второй обеспечивает вытягивание веретена (анафаза В). У части водорослей, в том числе и динофлагеллат, хромосомы не перемещаются на полюса веретена (анафаза А) и их положение на протяжении митоза остается неизменным. Зато происходят сильное вытягивание веретена (анафа-

за В) и эффективное разделение хроматид без участия хромосомных МТ.

д. Телофаза

Как правило, эта фаза митоза непродолжительна (Yamanouchi, 1906a; Kylin, 1914, 1916a, 1916b; Svedelius, 1914a; Cleland, 1919; Austin, Pringle, 1968), хотя имеются и исключения (Okabe, 1930).

В телофазе хромосомы достигают полюсов веретена, деспирализуются, полностью теряют свою индивидуальность и образуют плотную хроматиновую массу. Одновременно в той или иной степени завершается реконструкция ядерной оболочки и ядрышка. К концу телофазы появляются сестринские ядра. Кратковременность этой фазы митоза, мелкие размеры и плотное содержимое не позволяют выявить детали организации таких ядер. Постепенно они увеличиваются в размерах и становятся похожими на исходное ядро перед началом деления.

Во время телофазы начинается деструкция межзонального веретена. Продолжительность его существования у разных водорослей неодинакова. Иногда оно распадается очень рано, и тогда сестринские ядра совершают очень характерное перемещение навстречу друг другу в центр клетки, в область формирования клеточной перегородки (Floyd et al., 1972a; Mattox, Stewart, 1974; Stewart et al., 1974; Pickett-Heaps, McDonald, 1975). Их миграция проходит чрезвычайно быстро. Сначала ядра лежат рядом, а затем разделяются клеточной перегородкой. У большой группы водорослей из числа зеленых, бурых, золотистых, криптоноад (Yamanouchi, 1912; Pickett-Heaps, 1972a, 1973c; Bouck, Brown, 1973; Nilshammar, Wallis, 1974; Mattox, Stewart, 1977; Oakley, Bisalputra, 1977; La Claire, West, 1979; La Claire, 1982; Vesik et al., 1984) отмечается сохранение межзонального веретена и после завершения телофазы. Часто одновременно с реорганизацией ядра продолжается вытягивание веретена (до 7—9 мкм в дл.), сопровождающееся пролиферацией МТ (Pickett-Heaps, Fowke, 1969; Pickett-Heaps, McDonald, 1975; Scott, Bullock, 1976; Hori, Green, 1985a). В результате этого сестринские ядра удаляются друг от друга на значительное расстояние и в таком положении остаются вплоть до цитокинеза. Веретено, разделяющее ядра, отсекается их оболочками и разрушается в зоне заложения клеточной перегородки, которая сжимает его (Deason, O'Kelly, 1979). Половинки веретена, например у *Chrysochromulina chiton* (Green et al., 1989), еще различаются даже в сестринских клетках. Их ядра и после завершения цитокинеза обычно сохраняют свое положение и через некоторое время приступают к следующему делению (Elliott, 1934; Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Floyd et al., 1972b; Pickett-Heaps, 1972c, 1976; Stewart et al., 1973).

Дальнейшая судьба межзонального веретена не совсем ясна. По мнению Пиккет-Хипса (Pickett-Heaps, 1969), его распад происходит в результате деполимеризации или реориентации МТ, а может быть, и обоих этих процессов одновременно. Во всяком

случае, изучение веретена диатомовых (Sorgano, Pickett-Heaps, 1982) и динофлагеллат (Barlow, Triemer, 1988) позволяет утверждать, что в конце митоза в центре веретена начинается деполимеризация МТ, которая затем распространяется по направлению к полюсам. Это не исключает того, что часть МТ может сохраняться, переходить в цитоплазму, концентрироваться вокруг вновь образовавшихся ядер и сохранять способность к пролиферации (Kiermayer, Hepler, 1970; Pickett-Heaps, Fowke, 1970b; Pickett-Heaps, 1972a, 1972c; Marchant, Pickett-Heaps, 1973). В этой связи обращает на себя внимание, с одной стороны, факт развития цитокинетической системы фикопласта в области разрушенного межзонального веретена, а с другой — интенсивное развитие межзонального веретена и включение его МТ в кинетическую систему фрагмопласта. Вместе с тем у водорослей широко распространен цитокинез перетяжкой, которому предшествует распад межзонального веретена, но который осуществляется без участия микротрубочковой системы клетки.

5. КЛАССИФИКАЦИЯ, ТИПЫ МИТОЗОВ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ В РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛАХ ВОДОРосЛЕЙ

Разнообразное поведение ядерной оболочки со всеми переходами от интактной, в разной степени фрагментированной до полностью распадающейся (рис. 35); неоднозначное состояние ядрышка от сохраняющегося до частично или полностью исчезающего; разная степень спирализации (или полное отсутствие таковой у динофлагеллат) и морфологической дифференциации хромосом; особенности расположения хромосом в метафазной пластинке; наличие кинетохоров и различия в их организации; различия в морфологии, характере заложения и организации веретена, продолжительность сохранения его межзональной зоны; появление наряду с центриолями особых полярных образований различной организации и места своей локализации; разная степень развития перинуклеарной оболочки и т. п. создают пеструю картину митозов у водорослей (рис. 36). Проводить сравнительный анализ таких митозов по описаниям, которые приводятся в литературе, без предварительной унификации, практически невозможно. В настоящее время существует неотложная необходимость в упорядочении и систематизации накопленного фактического материала, выделении основных типов митоза, их классификации.

Разработанные применительно к другим группам растений и животных организмов несколько вариантов классификации митозов оказались неприемлемыми для водорослей, поскольку не учитывают специфики их митозов. Четкая тенденция развития водорослей в направлении от закрытых к открытым и от центрических к ацентрическим приводит к выводу, что из множества признаков, характеризующих митоз, следует признать ключевыми поведение ядерной оболочки и присутствие центриолей. В соответствии с этим предлагается (Седова, 1990а) выделить 6 типов митоза: закрытые,

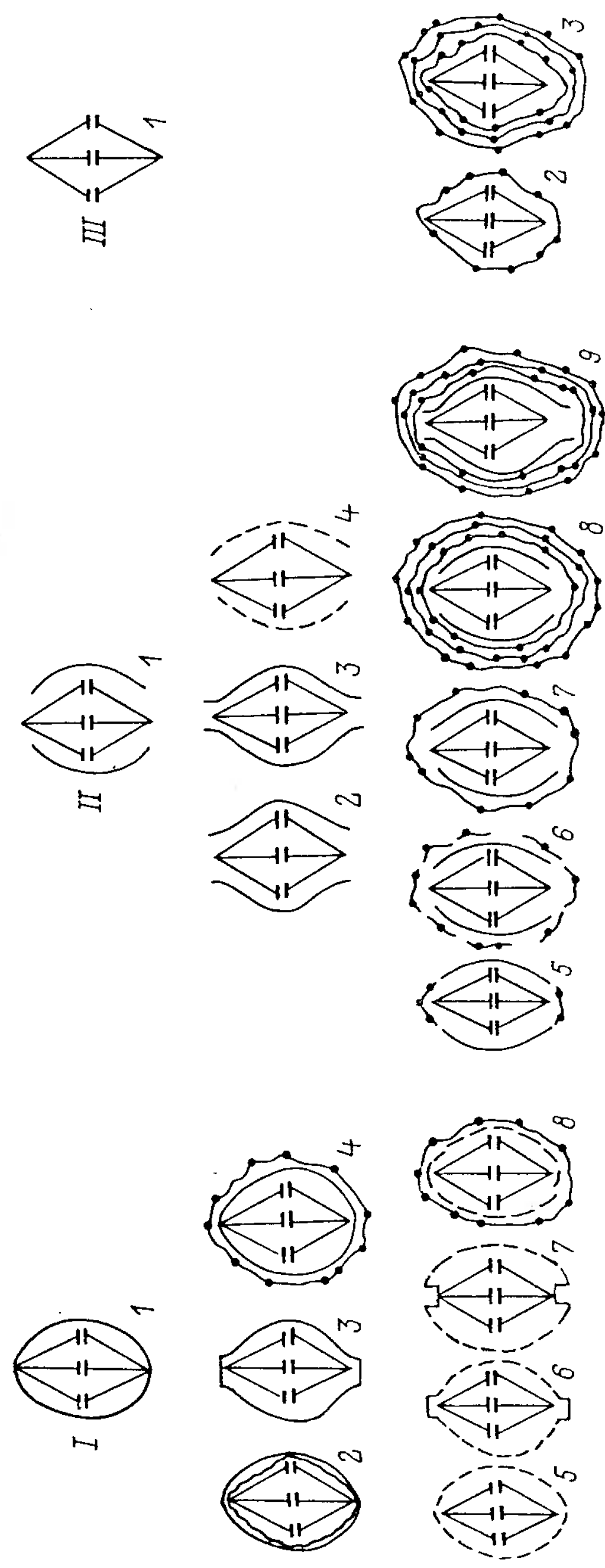


Рис. 35. Особенности поведения ядерной оболочки при митозе. (Ориг.).

I — сохранение оболочки во время митоза: 1 — типичный закрытый митоз (*Haematococcus lacustris*), 2 — закрытый митоз с расширением пространства между внутренней и наружной мембранами ядерной оболочки (*Pedinomonas nitens*), 3 — закрытый митоз с полярной дифференциацией ядерной оболочки (*Bulbochaete hibernica*), 4 — закрытый митоз с образованием перинуклеарной оболочки (*Chlorella pyrenoidosa*), 5—8 — разновидности закрытого митоза, сопровождающегося фрагментацией ядерной оболочки (5 — *Ulothrix fimbriata*, 6, 7 — *Oedogonium cardiacum*, 8 — *Mougeotia* sp.); II — растворение оболочки на полюсах веретена: 1 — типичный полуоткрытый митоз (*Ulva nitabilis*), 2, 3 — полуоткрытый митоз с полярной дифференциацией ядерной оболочки (*Trichosarcina rotundiorpha*, *Tetradron bitidens*), 4 — полуоткрытый митоз, сопровождающийся фрагментацией ядерной оболочки (*Nauticosoccus tammilatus*), 5 — полуоткрытый митоз с перинуклеарной оболочкой на полюсах (*Sphaeroglossa apiculata*), 6—9 — полуоткрытый митоз с образованием перинуклеарной оболочки (*Dinallia bioculata*) или системы оболочек (*Nauticus* sp.); III — исчезновение оболочки во время митоза: 1 — типичный открытый митоз (*Stichosoccus chloranthus*), 2, 3 — открытый митоз с перинуклеарной оболочкой или системы оболочек (*Pyramimonas parkeae*).

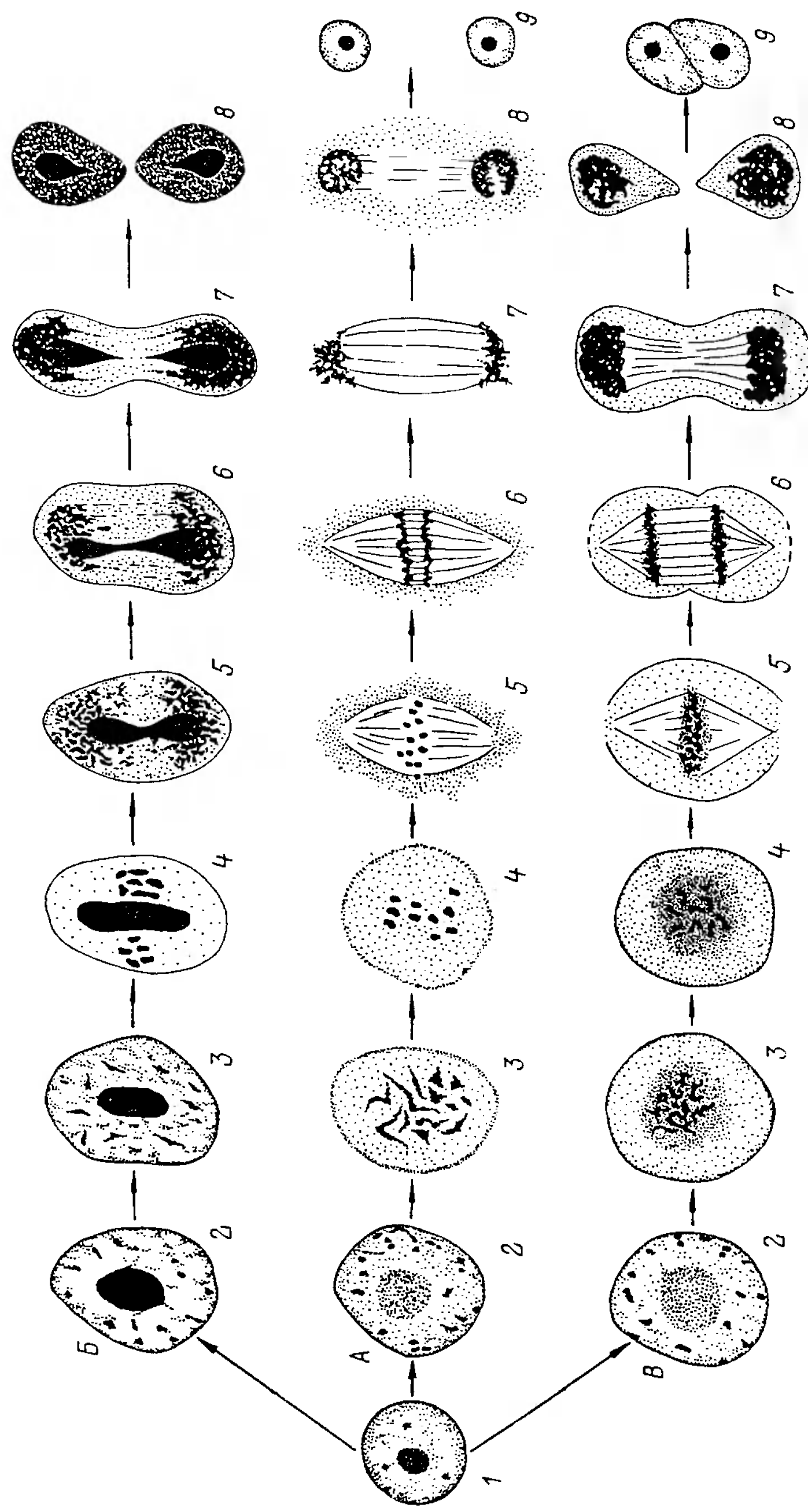


Рис. 36. Разнообразие картин митоза у водорослей. (Ориг.).

A — открытый митоз с дисперсным типом поведения ядрышка; B — закрытый митоз с автономным типом поведения ядрышка; B — полуоткрытый митоз с автономным типом поведения ядрышка; 1 — неделящееся ядро; 2 — профазы; 3 — ранняя метафаза; 4 — метафаза; 5 — ранняя анафаза; 6 — анафаза; 7 — ранняя телефаза; 8 — поздняя телефаза; 9 — сестринские ядра.

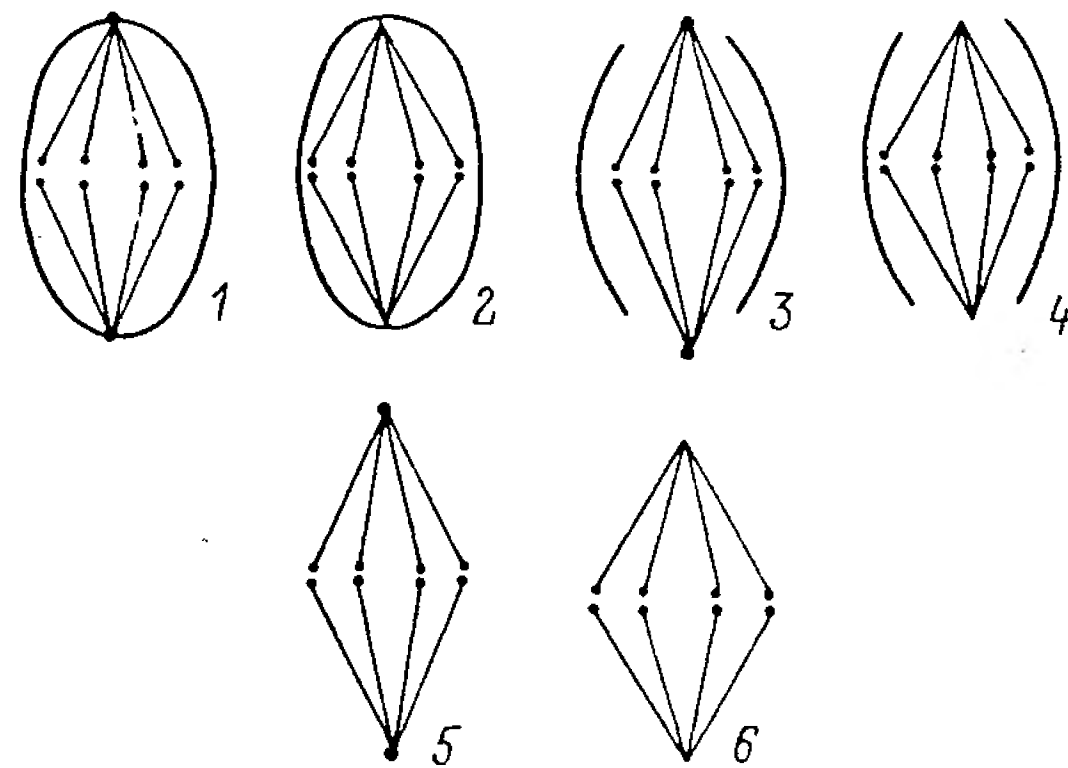


Рис. 37. Основные типы митоза у водорослей. (Ориг.).

Закрытый: 1 — центрический, 2 — ацентрический; полузакрытый: 3 — центрический, 4 — ацентрический; открытый: 5 — центрический, 6 — ацентрический.

полузакрытые и открытые, которые могут быть либо центрическими, либо ацентрическими (рис. 37).

6. ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ОТДЕЛ CHLOROPHYTA)

Зеленые водоросли — очень обширная группа, включающая как морские, так и пресноводные организмы с очень большим морфологическим разнообразием талломов. Здесь наряду с микроскопическими одноклеточными, колониальными и ценобиальными подвижными и неподвижными формами встречаются макроскопические многоклеточные (нитчатые, пластинчатые) и сифонные, ветвящиеся и неветвящиеся, свободноживущие и прикрепленные.

Несомненно сходство зеленых водорослей с высшими растениями по пигментному составу, присутствию крахмала в качестве запасного продукта, наличию целлюлозных оболочек, хотя по химическому составу, особенно сахаров, и структурной организации имеются различия. Однако у водорослей помимо оболочек существуют и другие типы покровов, в том числе образованные чешуйками. У некоторых водорослей из числа *Chlorophyta* клетки лишены покрова и окружаются только плазмалеммой, т. е. являются голыми.

Очень разнообразную организацию имеют хлоропласт и жгутиковый аппарат. Цитокинез осуществляется при участии кольцевой борозды, фикопласта (системы МТ, ориентированных параллельно плоскости деления) или фрагмопласта (системы МТ, ориентированных перпендикулярно плоскости деления).

Здесь встречаются все основные типы бесполого и полового размножения, все основные типы смены форм развития и смены ядерных фаз.

Вегетативные клетки большинства зеленых водорослей одноклеточные, но известны и 2—3-ядерные и многоядерные. Особую группу составляют ценоцитные водоросли. Они могут быть представлены непродолжительным состоянием в цикле развития или формой существования организма. Как среди одноклеточных, так и среди многоклеточных *Chlorophyta* выявлены водоросли с очень мелкими ядрами, не превышающими 1 мкм в диам. Одно из наиболее крупных — первичное ядро *Batophora oerstedii*. Оно достигает 200 мкм в диам. (Liddle et al., 1976). Ядра имеют очень разнообразную форму, чаще всего занимают центральное положение, реже смещаются к периферии. У монадных форм они лежат преимущественно в передней части клетки. Вообще положение ядра строго не фиксируется и при определенных обстоятельствах, например при переходе к делению, может меняться. У зеленых водорослей выявлены практически все известные типы ядер и лишь хромосомный тип выражен слабо и встречается редко.

Первые описания митоза зеленых водорослей относятся к концу прошлого столетия. Объектами исследования стали водоросли с крупными ядрами (Strasburger, 1880; Moll, 1893; Fairchild, 1894; Wisselingh, 1898). Постепенно начинают накапливаться факты, свидетельствующие о большом разнообразии деталей митоза. Здесь обнаружены все типы митоза, за исключением полузакрытого ацентрического, который, по-видимому, относится к числу редких и должен быть непременно выявлен по мере расширения круга исследованных объектов.

Однако следует подчеркнуть, что своеобразие делящихся ядер определяется не только особенностями поведения ядерной оболочки и присутствием центриолей — признаками, которые легли в основу предложенной классификации, но и неоднозначным поведением ядрышка, продолжительностью сохранения межзонального веретена, формой веретена в метафазе, его ориентацией в клетке, степенью дифференциации и особенностями организации кинетохора и т. д. (Седова, 1990а).

а. Класс Volvocophyceae

Среди зеленых водорослей вольвоксовые занимают одну из низших ступеней развития и представляют важный этап на пути перехода от одноклеточного к многоклеточному состоянию. Вольвоксовые объединяют монадные одноклеточные и колониальные формы.

На монадном уровне организации зеленых водорослей оказались сформированными все типы центрического митоза. Поскольку связь центриолей со жгутиковым аппаратом клетки сомнений не вызывает, то отсутствие ацентрического митоза у зеленых монад вполне закономерно. Не менее важно и то обстоятельство, что по мере усложнения водорослей этого уровня организации прослеживается явная тенденция перехода от закрытых митозов к открытым с многочисленными промежуточными состояниями, которые в своей

совокупности составляют практически непрерывный морфологический ряд.

В настоящее время выделено 3 основных типа организации монад (Pickett-Heaps, Ott, 1974).

Pedinomonas-тип. Этот тип принято считать исходным, и он стал ассоциироваться с таким строением клеток, как у *Pedinomonas minor* (пор. *Pedinomonadales*), для которого характерны закрытый центрический митоз и продолжительное сохранение межзонального веретена (Triemer, Braun, 1974; Mesquita, Santos, 1984). Специфика митоза у *Pedinomonas* (Pickett-Heaps, 1972d) обусловлена поведением внутренней мембраны ядерной оболочки, которая на всем своем протяжении, кроме области полюсов, далеко отходит от наружной мембраны и образует очень характерные расширения (рис. 35, I, 2). У *Heteromastix angulata* из близкородственного порядка *Heteromastigales* (Mattox, Stewart, 1977) митоз хотя и остается закрытым центрическим, но при этом ядерная оболочка фрагментируется (рис. 35, I, 5), а центриоли располагаются латерально по отношению к полюсам веретена, роль которых выполняют ризопласты (рис. 19, II, I). Около них внеядерно закладываются МТ веретена, а затем появляется тонкий слой плотного вещества, в который погружаются их полярные концы. Сохранение ядерной оболочки во фрагментированном состоянии обнаружено еще у одного представителя вольвоксовых, а именно у *Platymonas subcordiformis* (Stewart et al., 1974), при этом роль центриолей выполняют базальные тела, которые оказываются лежащими на полюсах серповидного веретена.

Chlamydomonas-тип. Этому типу организации присущи полузакрытый центрический митоз, сравнительно раннее распадение межзонального веретена (Barlow, Cattolico, 1981; Hoops, Floyd, 1982a). У *Dunaliella bioculata* (Marano, 1976), *Chlamydomonas reinhardtii* (Johnson, Porter, 1968; Coss, 1974), *Polytoma papillatum* (Gaffal et al., 1983), *Volvox aureus* (Deason, Darden, 1971) митоз сопровождается появлением дополнительной перинуклеарной оболочки (рис. 35, II, 7). В то же время у *V. carteri* (Birchem, Kochert, 1979a) оставшаяся после образования полярных отверстий часть ядерной оболочки фрагментируется (рис. 35, II, 4). На очень короткое время образуются полярные отверстия у *Asteromonas gracilis* (Floyd, 1978). Центриоли чаще располагаются латерально по отношению к полюсам веретена, причем нередко их функции выполняют базальные тела. У водорослей этой группы, как правило, присутствуют четко дифференцированные кинетохоры, иногда обнаруживающие многослойную организацию. Тенденции, наметившиеся в этой линии развития вольвоксовых, находят более четкое выражение у хлорококковых водорослей.

Pyramimonas-тип. Этот тип характеризуется открытым центрическим митозом и устойчивым межзональным веретеном. Особенности открытого митоза у *Pyramimonas parkeae* и *P. amyliifera* (Norris, Pearson, 1975; Woods, Triemer, 1981) связана с появлением вокруг делящегося ядра перинуклеарной оболочки (рис. 35, III, 2).

Таким образом, для вольвоксовых характерны закрытые или полузакрытые, изредка открытые центрические митозы.

6. Класс Chlorococcophyceae

Хлорококковые — пестрая в морфологическом отношении группа зеленых водорослей с явными признаками специализации. Сюда входят коккоидные одноклеточные и колониальные формы, которые в течение большей части жизненного цикла находятся в неподвижном состоянии (зооспоровая группа). Подвижные клетки (зооспоры, гаметы) образуются в короткий период бесполого или полового размножения. У этих водорослей преобладает полузакрытый центрический митоз. Примечательно, что потеря подвижности в автоспоровой группе хлорококковых, как правило, не сопровождается утратой центриолей, хотя они появляются нерегулярно и в редуцированном виде (Pickett-Heaps, 1970b, 1972b, 1975a; Atkinson et al., 1971; Wilson et al., 1973; Nilshammar, Walles, 1974; Pickett-Heaps, Staehelin, 1975; Marchant, 1977). В настоящее время лишь у *Marvania geminata* (Sluiman, Reymond, 1987) отмечается отсутствие центриолей на протяжении всего жизненного цикла.

По характеру митозов хлорококковые водоросли можно подразделить на 2 группы: в одну входит пор. *Chlorococcales*, в другую — порядки *Tetrasporales* и *Chlorasarcinales*. Между ними, несмотря на сходство в главном (в обоих случаях митозы полузакрытые центрические), существуют различия в деталях. В частности, у водорослей первой группы полузакрытые митозы дополняются (рис. 35, II, 7, 8) появлением одной или нескольких перинуклеарных оболочек (Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Pickett-Heaps, 1970b, 1972b; Marchant, 1974a, 1974b, 1977; Pickett-Heaps, Staehelin, 1975; Deason, O'Kelly, 1979). Исключение составляют *Chlorella pyrenoidosa* (Wilson et al., 1973) и *Marvania geminata* (Sluiman, Reymond, 1987), у которых оболочка во время митоза остается интактной, следовательно, такой митоз классифицируется как закрытый. Специфика этого типа закрытого митоза заключается в появлении перинуклеарной оболочки (рис. 35, I, 4). У *Coelastrum microporum* (Marchant, 1977) одновременно наблюдаются растворение оболочки на полюсах (полузакрытый митоз) и сохранение ее целостности (закрытый митоз), причем в первом случае отмечается появление перинуклеарной оболочки. У *Chlorococcum echinozygotum* (Deason, O'Kelly, 1979) ядерная оболочка сохраняется, но во фрагментированном состоянии (вероятно, такой митоз следует рассматривать как разновидность закрытого без перинуклеарной оболочки).

У водорослей второй группы отмечаются образование полярных отверстий, которое сопровождается фрагментацией оставшейся части оболочки (рис. 35, II, 4) и отсутствие перинуклеарной оболочки (Deason, Schnepf, 1977; Deason, O'Kelly, 1979; Deason et al., 1979; Deason, Floyd, 1987). Она отмечена только у *Tetracystis aerea* (Deason, O'Kelly, 1979). Исключением может служить отсутствие фрагментации оболочки у *Tetraspora* sp. (Pickett-Heaps, 1970b),

Tetracystis aerea и *Chlorosarcinopsis eremii* (Deason, O'Kelly, 1979). Наконец, у *Axilospaera vegetata* (Deason, O'Kelly, 1979) хотя оболочка и фрагментируется, но полярных отверстий не образуется (вероятно, разновидность закрытого митоза).

Филогенетические связи хлорококковых с вольвоксовыми, а именно с какими-то предшественниками монад Chlamydomonas-типа организации, в настоящее время сомнений не вызывают. Тенденции, наметившиеся в этой линии развития вольвоксовых, находят более четкое выражение у хлорококковых. У них преобладающим становится полужакрытый центрический митоз, нетипичным оказывается закрытый центрический, открытые и ацентрические митозы не обнаружены. При этом полужакрытый митоз сопровождается образованием как одной, так и целой системы перинуклеарных оболочек. По всей видимости, специализация этой группы водорослей коснулась не только отдельных сторон клеточной организации, а пошла глубже и затронула ядерный аппарат.

в. Класс Ulotrichophyceae

Улотриковые объединяют многоклеточные водоросли с нитчатым или пластинчатым талломом. Это морфологически очень разнообразная, высокопластичная с большим формообразовательным потенциалом группа водорослей, в пределах которой произошло возникновение и закрепление многоклеточности. Подвижное состояние обычно ограничивается коротким периодом существования репродуктивных клеток.

У улотриковых, как и у вольвоксовых, обнаружены все типы митоза, кроме полужакрытого ацентрического, а доминируют полужакрытые центрические. Такой тип митоза присущ водорослям пор. *Ulvales*. Как правило, у ульвовых описывается образование в оболочке полярных отверстий (Løvlie, Bråten, 1970; Mattox, Stewart, 1974; McArthur, Moss, 1978; Hoek et al., 1988). В пор. *Chaetophorales* у одних водорослей ядерная оболочка сохраняется во фрагментированном состоянии с предварительной дифференциацией и образованием в полярных областях характерных углублений (Floyd et al., 1972a; Stewart et al., 1973), у других происходит образование полярных отверстий (Mattox, Stewart, 1974; Lokhorst et al., 1984), у третьих полностью разрушается и исчезает (Marchant, Pickett-Heaps, 1973; Molnar et al., 1974). Таким образом, эта группа водорослей характеризуется закрытыми, полужакрытыми и открытыми центрическими митозами.

Еще более пестрой оказывается картина митозов у водорослей пор. *Ulotrichales*. Наряду с формированием типичных полужакрытых митозов, например у *Schizomeris*, *Acrosiphonia*, *Cylindrocapsa*, которые сопровождаются образованием характерных полярных отверстий в ядерной оболочке (Mattox et al., 1974; Hudson, Waaland, 1974; Pickett-Heaps, McDonald, 1975), у *Sphaeroplea annulina* (Cáceres, Robinson, 1980) происходит усложнение в деталях за счет появления около полярных отверстий дополнительного образования в виде

фрагментов перинуклеарной оболочки (рис. 35, II, 5). Описание хода митоза у *Bulbochaete hiloensis* (Pickett-Heaps, 1973a, 1974a) свидетельствует о том, что он относится к типичному закрытому. У некоторых водорослей обнаружены различного рода отклонения. Например, у *Cylindrocapsa geminella* (Sluiman, 1985) они выражаются в частичной только на полюсах фрагментации ядерной оболочки. Фрагментация всей оболочки характерна для исследованных видов *Oedogonium* (Pickett-Heaps, Fowke, 1969, 1970a; Coss, Pickett-Heaps, 1974), *Microspora* sp. (Pickett-Heaps, 1973c), *Ulothrix fimbriata* (Floyd et al., 1972a; Stewart et al., 1973), причем у трех других видов *Ulothrix* (*U. zonata*, *U. tenuissima*, *U. palusalsa*) оболочка исчезает только на полюсах (Sluiman et al., 1983; Segaar, Lokhorst, 1987) и митоз оказывается полужакрытым. Наконец, типичные открытые митозы без образования перинуклеарной оболочки (Floyd et al., 1972b; Pickett-Heaps, 1972c, 1974c, 1976; Lokhorst, Star, 1985) присущи *Klebsormidium flaccidum*, *K. subtilissima* и *K. mucosum*, *Stichococcus chloranthus*, *Raphidonema longisecta*, причем у двух последних водорослей митозы оказываются ацентрическими, как, впрочем, и у *Bulbochaete* и на некоторых стадиях жизненного цикла *Oedogonium*, у которых оболочка при переходе к делению дифференцируется на полюсах и образует характерные выступы (рис. 35, I, 6, 7).

Таким образом, в отличие от хлорококковых утрата подвижности у улотриковых приводит в конце концов либо к ограничению времени существования центриолей (они появляются только на период митоза, предшествующего образованию подвижных репродуктивных клеток, или на некоторых его стадиях), либо к их исчезновению.

Даже при беглом анализе митозов бросается в глаза их неоднородность у улотриковых, причем различия существуют даже между видами внутри одного рода. При всей пестроте улавливается тесная филогенетическая связь улотриковых с вольвоксовыми и намечается по крайней мере две линии развития. Одна из них берет свое начало от монадных форм Pyramimonas-типа организации. Она дает начало харовым и конъюгатам и заканчивается слепо или ведет к улотриковым (*Coleochaete*, *Klebsormidium*, *Stichococcus*, *Raphidonema*) и дальше к высшим растениям, т. е. представляет прогрессивное направление эволюции. Вторая линия развития улотриковых (*Cylindrocapsa*, *Schizomeris*, *Sphaeroplea*) имеет общие корни с зелеными монадами Chlamydomonas-типа организации и хлорококковыми.

В отличие от хлорококковых у улотриковых водорослей происходит частичная или полная утрата не только центриолей, но и перинуклеарной оболочки, которая если и появляется, то в редких случаях и в редуцированном виде.

г. Класс Conjugatophyceae

Конъюгаты представляют собой хорошо очерченную группу одноклеточных (десмидисвых) и нитчатых многоклеточных (зигнсмовых) водорослей, лишенных подвижной стадии в жизненном цикле, с

половым процессом в виде конъюгации. Утрата подвижности привела к полному исчезновению центриолей. Филогенетические связи конъюгат с зелеными водорослями долгое время оставались неясными. В настоящее время связь конъюгат с фрагмопластообразующей линией улотриковых (*Coleochaete*) и существование общих корней с другой линией улотриковых, образующих при цитокинезе кольцевую перетяжку (*Cylindrocapsa*, *Acrosiphonia*), сомнений не вызывает.

Все разнообразие митозов у конъюгат сводится к 2 типам: открытому ацентрическому преимущественно у десмидиевых и закрытому ацентрическому, свойственному зигнемовым. В каждой из этих групп имеются исключения из общего правила. В частности, среди десмидиевых у *Bambusina brebissonii* (Krupp, Lang, 1985a), *Onychonema laeve* (Krupp, Lang, 1985b), *Micrasterias americana* (Ueda, 1972), *Cosmarium botrytis* (Pickett-Heaps, 1972a), судя по поведению ядерной оболочки, митозы действительно открытые, а у *Closterium littorale* (Pickett-Heaps, Fowke, 1970b) ядерная оболочка хотя и сильно фрагментируется, но все же сохраняется в течение всего митоза. Такой митоз рассматривается как разновидность закрытого.

Среди зигнемовых аналогичное поведение ядерной оболочки обнаруживает *Spirogyra* sp. (Fowke, Pickett-Heaps, 1969; Mughal, Godward, 1973), хотя у *Mougeotia* sp. (Bech-Hansen, Fowke, 1972) — другого представителя этой группы водорослей происходит фрагментация ядерной оболочки только на полюсах веретена, а остальная ее часть сохраняет целостность и при этом появляется дополнительная перинуклеарная оболочка. Последняя в совокупности с другими особенностями может служить косвенным указанием на существование каких-то общих корней с вольвоксовыми водорослями Ругамимонас-типа организации. Отсутствие ацентрических митозов у вольвоксовых согласуется с монадным типом их организации, а центрических у конъюгат — с выпадением подвижной стадии в жизненном цикле.

Своеобразие митоза конъюгат дополняется характерным поведением ядрышка (устойчивого типа), наличием кариотипов, состоящих целиком или частично из хромосом с нелокализованными центромерами, которые определяют необычное положение хромосом во время перемещения к полюсам, во многих случаях отсутствием четких кинетохоров. Эти особенности наряду с характерной морфологией вегетативных клеток, отсутствием подвижной стадии в жизненном цикле, необычным половым процессом и т. д. явно свидетельствуют о конъюгатах как об очень специализированной группе зеленых водорослей, рано отделившейся от общего ствола и вставшей на путь независимого развития.

д. Класс Siphonophyceae

Сифоновые — группа зеленых водорослей с очень необычным сифонным типом организации таллома, который часто оказывается сильно дифференцированным морфологически, содержащим одно—много

ядер. Деление цитоплазмы и ядер не согласовано во времени. Все разнообразие митозов у сифоновых водорослей сводится к 2 типам: закрытому центрическому и закрытому ацентрическому, причем если в порядках *Siphonales* (Burr, West, 1970; Hori, 1981) и *Siphonocladales* (Mughal, Godward, 1973; Scott, Bullock, 1976; McDonald, Pickett-Heaps, 1976; Hori, Enomoto, 1978a, 1978b) закрытые митозы имеют типичный вид (рис. 8, 1—7; 14), то в пор. *Dasycladales* у *Batophora oerstedii* (Roberts et al., 1984) его своеобразие заключается в появлении дополнительной перинуклеарной оболочки, а у *Acetabularia wittsteinii* (Godward et al., 1979) происходит формирование даже их системы — единственный случай такого рода в закрытых митозах — обычно подобное образование возникает только в открытых или полужакрытых митозах. Митозы дазикладовых проходят в отсутствие центриолей, т. е. являются ацентрическими, как, впрочем, и у *Caulerpa brachypus* (пор. *Siphonales*) (Hori, 1981), а у *Cladophora fracta* и *C. flexuosa* (пор. *Siphonocladales*) митозы происходят как в отсутствие, так и в присутствии центриолей (Mughal, Godward, 1973; Scott, Bullock, 1976), и, следовательно, им присущи как центрические, так и ацентрические митозы.

Сифоновые несомненно весьма специализированная группа водорослей, имеющая общие корни с вольвоксовыми Ругамимонас-типа клеточной организацией. Косвенно на эту родственную связь указывает сохранение в генетической памяти сифоновых способности образовывать перинуклеарную оболочку. Однако сифоновые — слепая ветвь развития.

Если сопоставить характер распределения типов митоза в различных классах *Chlorophyta*, то улавливается четкая закономерность: у филогенетически более пластичных с чертами прогрессивной эволюции вольвоксовых на одноклеточном уровне и улотриковых на многоклеточном разнообразие митозов представлено наиболее полно и среди них закрытые и полужакрытые центрические явно доминируют. В специализированных классах хлорококковых, конъюгат и сифоновых, представляющих слепые ветви развития, митозы более однотипны. Очевидно и то, что различные типы митоза представляют собой не усложняющиеся ступени развития, а модификации одного уровня эукариотической организации ядерного аппарата, причем закрытый митоз у сифоновых водорослей носит явно функциональный характер, так как сохраняющаяся ядерная оболочка является единственным структурным барьером, который обеспечивает надежную изоляцию геномов во время деления.

В филогенетической системе водорослей *Chlorophyta* занимают центральное положение, представляют прогрессивную линию развития, дающую начало высшим растениям. В отличие от *Chlorophyta* остальные отделы водорослей — слепые ветви развития. Есть все основания полагать, что эволюция водорослей подчиняется общим для всех организмов законам. Если это так, то следует ожидать относительную однотипность митозов в каждом из этих отделов в отдельности.

Это предположение подтверждает анализ митозов у *Euglenophyta* и *Charophyta* — двух отделов водорослей, имеющих, как и *Chlorophyta*, зеленую окраску хлоропласта и хлорофилл *b*.

7. ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ОТДЕЛ EUGLENOPHYTA)

Эвгленовые водоросли — одноклеточные подвижные формы с 1—2 жгутиками, реже без них. Помимо хлорофиллов *a* и *b* хлоропласты эвгленовых содержат α , β , ϵ каротины, антераксантин и неоксантин. Кроме пигментов, участвующих в фотосинтезе, присутствует особый светозащитный пигмент атаксантин. Основными запасными веществами являются липиды жиры и особая форма углеводов — парамилон, который в химическом отношении близок к запасным продуктам золотистых, диатомовых и бурых водорослей. Эвгленовые имеют много уникальных черт в своей организации: клеточный покров в виде пелликулы, особые стрекательные структуры, похожие на трихоцисты, своеобразное положение и строение стигмы, жгутикового аппарата, особенно его корешковой системы. Размножение осуществляется продольным делением клетки пополам. Хотя эвгленовые водоросли типичные эукариоты, их митоз существенно отличается от классического типа. В частности, ядрышко не растворяется, а делится путем перетяжки (автономный тип поведения), ядерная оболочка остается интактной на протяжении всего митоза, типичная экваториальная пластинка отсутствует, циклические преобразования хромосом слабо выражены, что придает ядрам необычный вид (Blochmann, 1894; Kenten, 1895). Такие ядра получили название хромосомных. Из-за необычного вида метафазы, невозможности провести четкие границы между фазами митоза и других особенностей появились основания в противоположность типичному митозу (telomitose) выделять его особую форму — гаплomitоз (haplomitose) (Dangcard, 1901b). Позднее Беляр (Bělař, 1926) предложил называть последний эвгленомитозом (euglenidenmitose). Этот термин в дальнейшем получил широкое распространение, причем для обозначения стадий эвгленомитоза сохраняется терминология, принятая при описаниях классического митоза, но в нее вкладывается иное содержание.

В течение нескольких десятилетий предметом многочисленных дискуссий был механизм удвоения хромосом при эвгленомитозе (см.: Schussnig, 1953, с. 531). Сейчас все они (рис. 38) представляют чисто исторический интерес, поскольку неопровержимо доказано, что здесь, как и при типичном митозе, происходят продольное расщепление хромосом и образование сестринских хроматид.

Несмотря на широкое распространение и массовое развитие эвгленовых, данные по кариологии этой группы водорослей остаются скудными. Ядро лежит в центре или в заднем конце клетки, имеет круглую, овальную или удлинненно-овальную форму. Его диаметр колеблется от 2.0 до 10 мкм, и только у *Euglena ehrenbergii* его размеры достигают 30×20 мкм. В каждом ядре имеется 1, иногда несколько ядрышек. Своеобразный грубо структурированный вид

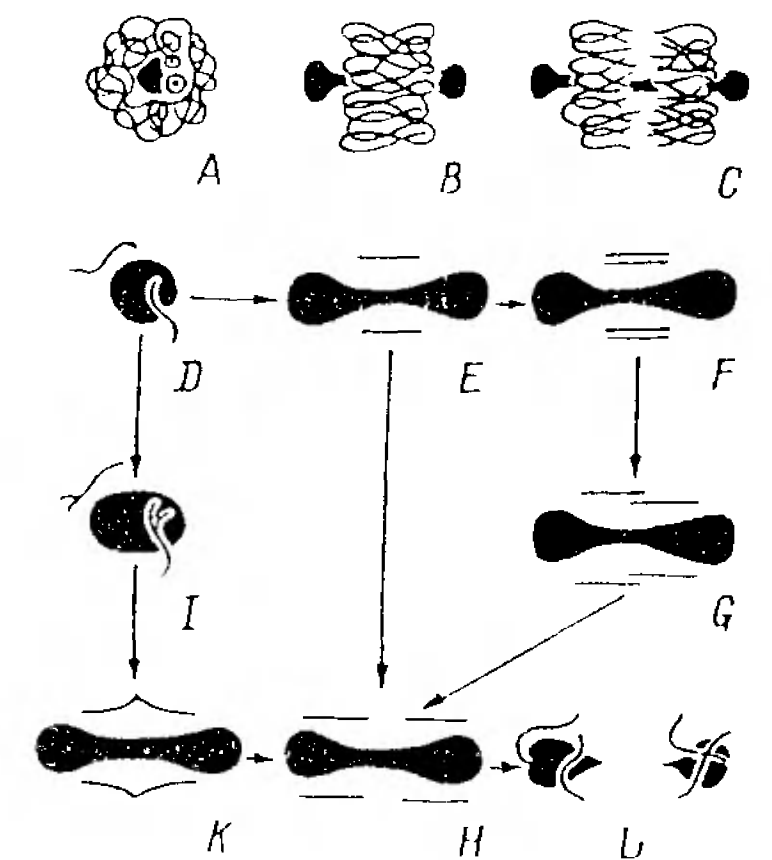


Рис. 38. Теории хромосомного расщепления у эвгленовых в графическом изображении. (По: Leedale, 1958a).

A—C — теория «chromospire» Dangcard; D—I—K—H—L — теория Hall; D—E—F—G—H—L — теория Krichenbauer—Hollande.

ядер эвгленовых обусловлен присутствием способных окрашиваться хромосом, причем степень их спирализации может меняться в зависимости от условий выращивания (на свету хромосомы сильно разрыхляются, а в темноте — уплотняются), стадий митоза (в профазе—метафазе хромосомы спирализованы сильнее, чем в интерфазе). В хромосомах эвглен (Haapala, Soyer, 1975) обнаружены две отличающиеся по стабильности фракции ДНК и два типа фибрилл ДНП — «осевые» и «хромомерные» с нуклеосомами диаметром 10—12 нм. При перенесении клеток эвглен в темноту (Овчинникова, Суханова, 1976; Овчинникова и др., 1976) происходит снижение содержания в ядрах ДНК почти до трехкратного. В условиях углеродного голодания предварительно обесцвеченных стрептомицином клеток снижение содержания ДНК в ядрах происходит в 2 этапа: первый совпадает с прекращением деления и блокированием в период G1, а второй наступает значительно позднее и характеризуется внезапной потерей до 30% имевшегося в ядрах количества ДНК. Одновременно происходит значительное снижение электронной плотности периферической области всех хромосом (Leedale, 1975; Leedale, Buetow, 1976). Хромосомы в этот период имеют вид крупных гранул, мелких палочек, неправильной формы глыбок или тонких нитей. Они располагаются равномерно по всему пространству ядра, иногда выстраиваются правильными рядами. Глыбки, например у *Euglena gracilis*, имеют размеры порядка 0.3—0.15 мкм (Клюева и др., 1978).

У эвгленовых, как и у других эукариот, период подготовки к митозу подразделен на три периода: G1, S, G2 (Bertaux et al., 1976). При переходе к делению хромосомы несколько видоизменяются. Они обычно слабо укорачиваются, утолщаются и становятся пригодными для подсчета. Иногда, например у *Heteronema acus* (Loefer, 1931), хромосомы становятся четковидными, а затем приобретают типичный вид гладких нитей.

У некоторых эвгленовых именно в этот период происходит образование хроматид, у других этот процесс приурочен к анафазе—телофазе. Поэтому хромосомы в интерфазном ядре либо выглядят как парные структуры, либо оказываются одиночными.

Первыми признаками перехода ядра к делению служат увеличение его размеров и перемещение в переднюю часть клетки к основанию жгутиков, но структурной связи между ними не обнаружено. Базальные тела во время митоза не перемещаются в глубь клетки и центриолями не становятся.

У эвгленовых все митозы закрытые. Этот факт в настоящее время сомнению не подлежит. Однако к центрическим их можно отнести только формально. Несмотря на то что ядро близко подходит к базальным телам, последние остаются лежать на прежнем месте, хотя во время митоза оказываются расположенными по обе стороны от метафазной пластинки, в одной плоскости, латерально по отношению к полюсам веретена, и тем не менее функционально центриолями не становятся. Формирование не только веретена, но и его МТ происходит исключительно внутри ядра, что косвенно подтверждается отсутствием не только центриолей и цитоплазматических МТ, но даже МТОЦ (Leedale, 1970). Эти и другие ранее описанные специфические особенности (Johnson, 1934; Leedale, 1958a, 1962) дают основание рассматривать митоз эвгленовых как особую форму закрытого центрического митоза, ранее известного как эвгленомитоз. Для эвглен характерен единственный известный среди водорослей случай внутриядерного заложения веретена. Такой митоз относить к числу примитивных нет оснований, хотя определить его место среди закрытых центрических очень сложно.

Своеобразие закрытого центрического митоза эвгленовых определяется сохранением и гантелевидной перетяжкой ядрышка, названного за такое необычное поведение нуклеоцентросомой (Nucleocentrosom), или эндосомой (Endosom) (Kenten, 1895). Эндосома аналогична ядрышку по форме и положению в ядре, по способности фрагментироваться и сливаться, окрашиваться такими же красителями. Способность сохраняться во время деления и делиться позволяет приравнивать эту структуру к ядрышку с устойчивым типом поведения. Если ядро содержит несколько таких ядрышек, то перед началом деления они могут сливаться (*Euglena gracilis*), а если этого не происходит (*E. spirogyra*), то в дальнейшем каждое делится самостоятельно.

К профазе приурочены перегруппировка хромосом и их концентрация вокруг начинающего вытягиваться ядрышка (рис. 39). В поздней профазе—метафазе происходит строго определенная ориентация хромосом вдоль принимающего стержнеобразный вид ядрышка более или менее параллельно его длинной оси. Ранняя анафаза совпадает с расхождением параллельно расположенных хроматид, которые начинают скользить одна по отношению к другой в противоположные стороны, перемещаясь независимо от ядрышка не в виде компактной массы, как это обычно происходит, а поодиноч-

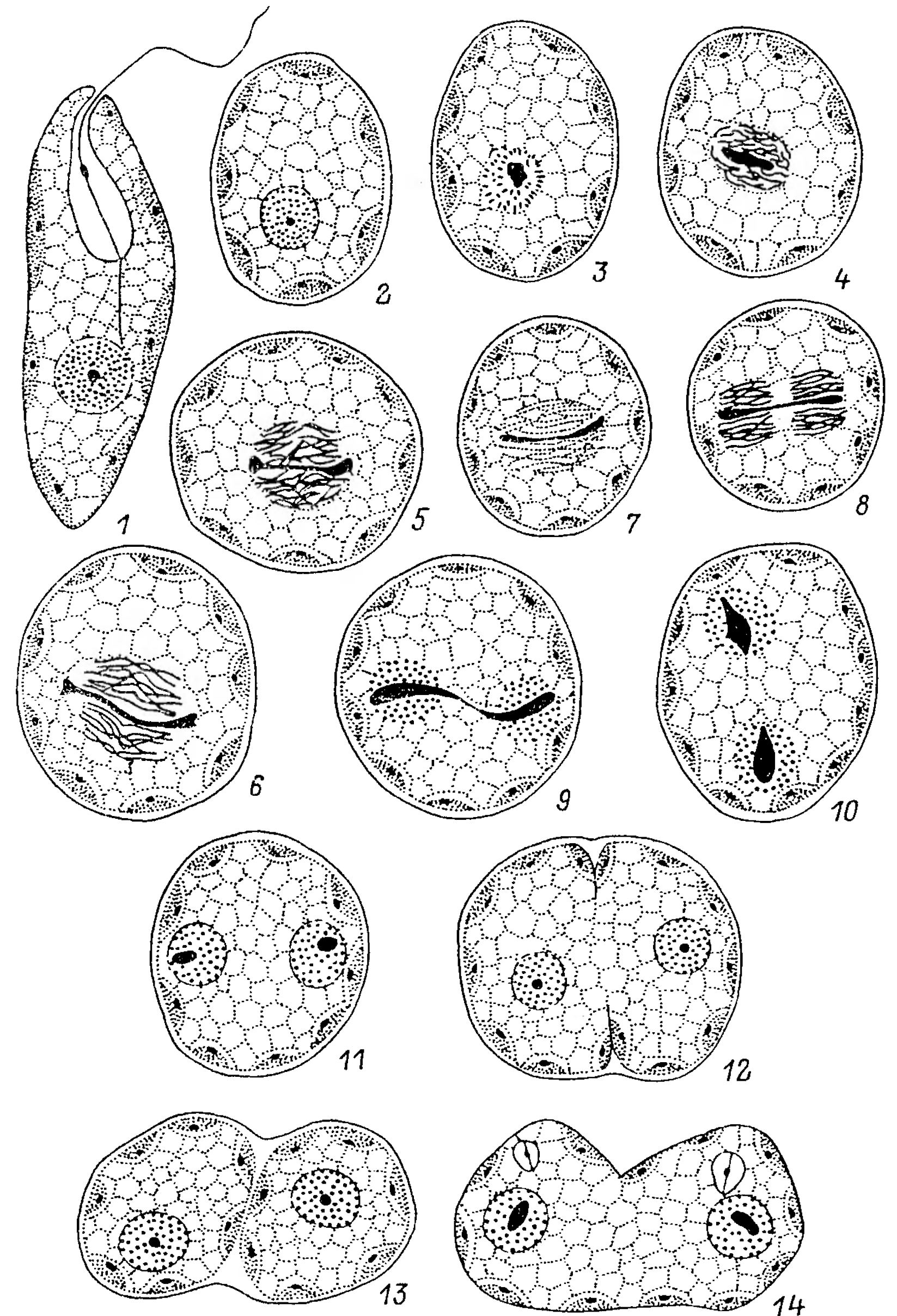


Рис. 39. Митоз *Colacium vesiculosum*. (По: Johnson, 1934).

1 — жгутиковая стадия жизненного цикла; 2 — пальмеллевидная стадия; 3, 4 — ранняя профаза; 5—7 — поздняя профаза—метафаза; 8 — анафаза; 9 — ранняя телофаза; 10 — поздняя телофаза; 11 — завершение телофазы; 12 — начало цитокинеза; 13 — завершение цитокинеза; 14 — цитокинез с одного конца клетки.

ке или несколькими группами, и достигают полюсов неодновременно, причем различия в скорости перемещения оказываются весьма существенными (одни могут заканчивать перемещение, когда другие его еще не начинали). В поздней анафазе завершаются перемещение хроматина и вытягивание ядрышка, которое заканчивается гантелевидной перетяжкой. В телофазе в результате перешнуровки ядра ядерной оболочкой образуются два сестринских ядра. При этом МТ остаются в нуклеоплазме, заканчиваются на ядерной оболочке и никогда не переходят в цитоплазму.

У эвгленовых анафаза — одна из наиболее продолжительных фаз митоза. Перемещение хромосом не только асинхронное, но и очень медленное. В среднем скорость движения равна 0.06—0.15 мкм/мин, в то время как у большинства других водорослей она составляет 0.3—6.0 мкм/мин. Хромосомы в этот период имеют очень разнообразную форму: прямых стержней, скрученных V- и U-образных нитей, обращенных к полюсам не только местом перегиба, но и свободными концами.

Таким образом, ядерное деление эвгленовых сопровождается продольным делением хромосом, образованием сестринских хроматид и их расхождением в противоположные стороны, что дает все основания рассматривать такое деление как митотическое, точнее как особую форму митоза — эвгленомитоз.

Эвгленомитоз отличает высокая степень автономности хромосом. Не исключено, что это свойство лежит и в основе типичного митоза, но, поскольку механизм, лежащий в основе перемещения хромосом, достаточно сложен, не все его составляющие столь очевидны.

Проблематичность связи хромосом с МТ веретена у эвгленовых подтверждается и результатами колхициновой обработки, которая не приводит, как обычно, к подавлению движения хромосом. Вопрос о механизме перемещения хроматид при эвгленомитозе остается открытым, хотя на этот счет высказывались различные предположения. Своеобразное расположение хромосом вдоль сохраняющегося в течение всего митоза ядрышка и расхождение хроматид в противоположные стороны концами вперед позволяют допустить (Krichenbauer, 1937) существование особого механизма их перемещения только при условии отсутствия локализованных центромер. Согласно другой точке зрения (Hall, 1923; Johnson, 1934; Saito, 1961), хромосомы эвгленовых имеют центромеры, но они занимают субтерминальное положение, что позволяет долго удерживать теломерные участки хроматид вместе, свободные же концы получают возможность постепенно расходиться в противоположные стороны, т. е. происходит своего рода разворачивание хроматид и появление характерных V-образных фигур. Возможно, именно этим обстоятельством объясняется появление в метафазе необычайно длинных хромосом. Например, у *Hyalophacus ocellatus* (Leedale, 1962) длина хромосом достигает 10 мкм. Наконец, было обращено внимание (Leedale, 1958a) на то, что у разных видов существуют различные способы расхождения хроматид. По всей видимости, это зависит от того, происходит ли их расщепление по всей длине одновременно

или только с одного конца. Однако природа этого явления не раскрыта.

Прикрепление хромосом к ядерной оболочке при закрытых митозах, например у динофлагеллат, обеспечивает перемещение их во время митоза. Однако у эвгленовых (Leedale, 1970) такая связь отсутствует. Тем не менее сохраняющаяся ядерная оболочка у эвглен имеет важное функциональное значение, так как возможность расхождения хроматид без участия веретена предохраняет последние от разбрасывания по клетке. Ориентация оси деления, очевидно, обеспечивается полярностью клетки, ее симметрией.

Концентрация хромосом вокруг ядрышка, строгая ориентация по отношению к нему, переход к формированию сестринских ядер после завершения локализации хроматид на концы перешнуровывающегося ядрышка наводят на мысль о возможном участии последнего в перемещении хромосом.

Если принять во внимание своеобразие клеточного строения эвгленовых, то бросается в глаза сочетание в их организации примитивных и прогрессивных признаков. Это позволяет рассматривать эвгленовые как весьма рано отделившуюся от общего ствола самостоятельную ветвь развития, прогресс которой оказался ограниченным рамками монадного уровня организации.

8. ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ОТДЕЛ СНАГОРНУТА)

Харовые водоросли — четко очерченная группа многоклеточных макроскопических организмов с зеленой окраской хлоропласта, отличающихся сложной организацией как вегетативного таллома, так и репродуктивных органов. Кустисто ветвящийся, членистомутовчатый таллом достигает очень высокой степени морфологической дифференциации. Он состоит из узлов и междоузлий. Каждое междоузлие — одна крупная (длиной до нескольких сантиметров), сильно вакуолизированная, неспособная к делению, но находящаяся в состоянии активного роста многоядерная клетка (их число иногда доходит до 2000). Узел образуют несколько мелких, одноядерных, сохраняющих способность делиться клеток. Харовые обнаруживают много общего с высшими растениями. Это проявляется в сходстве пигментного состава, образовании крахмала в качестве запасного продукта, фотосинтезе с участием гликолатоксидазы, развитии целлюлозных оболочек, цитокинезе с участием фрагмопласта, формировании асимметричных подвижных клеток. Оогонии и антеридии многоклеточные и появляются в узлах. Половой процесс оогамного типа. Таллом харовых — гаплоидный, диплоидна только зигота.

Крупные размеры ядер (диаметром до 18 мкм) делают харовые удобным объектом кариологических исследований, которые были начаты в середине прошлого века. К концу столетия появились детальные описания не только ядра, но и митоза (Strasburger, 1880; Johow, 1881; Debski, 1897). В ходе ранних кариологических исследований было установлено, что ядра харовых водорослей могут делиться несколькими способами: митотически, амитотически, мейо-

тически (Schmitz, 1879). Тогда же становится известно о существовании центриолей (Schottländer, 1893; Kaiser, 1896). Последующие исследования (Oehlkers, 1916; Karling, 1928; Mendes, 1946) не внесли сколько-нибудь существенных изменений в ранее сложившееся представление о митозе харовых.

В талломе харовых водорослей ядра различаются по форме, размерам и положению. Ядра в молодых клетках междоузлий сферические и занимают центральное положение. С возрастом, когда клетка становится многоядерной, ядра увеличиваются в размерах, принимают овальную форму и располагаются около клеточной оболочки. В этих ядрах обычно присутствует несколько ядрышек, а нуклеоплазма имеет плотный гранулярный вид. В старых клетках ядра становятся очень крупными, нуклеоплазма приобретает более рыхлое, волокнистое строение, очень крупные ядрышки сильно вытягиваются и иногда распадаются на множество мелких фрагментов, рассеивающихся по всей нуклеоплазме.

Ядра междоузлий имеют очень характерную ультраструктурную организацию. Во-первых, они лопастные, во-вторых, содержат упакованные в пучки 3—15 МТ, которые одним концом погружаются в ядрышко, а другим подходят к ядерной оболочке и иногда выталкивают ее в сторону цитоплазмы. Дифференциация этих ядер заходит настолько далеко, что они утрачивают способность делиться митотически и переходят к амитозу.

Апикальные клетки и клетки узлов остаются одноядерными. Их сферические ядра занимают центральное положение. Они сравнительно мелкие, например в апикальных клетках *Nitella hyalina* их диаметр составляет около 7 мкм. В этих ядрах четко различается плотное ядрышко, нуклеоплазма имеет плотный, гранулярный вид. При образовании оогониев происходит увеличение размеров ядра от 7 до 600 мкм. Они делятся митотически в отличие от ядер междоузлий. Те и другие ядра имеют 1—2, реже более хромоцентров (Chambers, Mercer, 1964; Pickett-Heaps, 1967a), т. е. относятся к простому хромоцентрическому типу организации.

Созревание антеридиев завершается появлением особых антеридиальных нитей, в каждой клетке которых образуется по одному антерозоиду. Этот процесс сопровождается изменениями в организации ядра. В нем постепенно исчезает ядрышко, хроматин принимает вид рыхлых глыбок, которые концентрируются преимущественно в периферической области ядра (спермальный тип организации). Ядро сильно вытягивается и становится спиралевидным (Pickett-Heaps, 1968). Около него располагаются центриоли и наблюдается скопление МТ.

Антеридиальные нити харовых идеальны для кариологических исследований, поскольку свободны от пигментов и запасных веществ, а митозы проходят синхронно. При переходе к делению ядра увеличиваются в размерах почти в 2 раза и начинается конденсация хроматина (Sundaralingam, (1946) 1947; Khan, Sarma, 1967a, 1967b; Sinha, Verma, 1970; Sinha, Noor, 1971; Labch, Verma, 1984; Prasad, Verma, 1985).

В вегетативных клетках узлов митоз следует характеризовать как открытый ацентрический. Ядрышко фрагментируется и постепенно исчезает. В профазе происходит растворение ядерной оболочки и одновременно становятся различимыми хромосомы. На протяжении всего деления они оказываются окруженными веществом ядрышковой природы. Появляющиеся МТ веретена пока не прикрепляются к хромосомам. На каждом полюсе будущего конусовидного веретена наблюдаются пролиферация и концентрация МТ веретена. Метафазные хромосомы хары состоят из двух хроматид, связанных ядрышковым материалом. К каждой хромосоме прикрепляется большое количество МТ. В анафазе начинаются интенсивная пролиферация МТ межзонального веретена и восстановление ядерной оболочки. В телофазе происходит реконструкция ядрышка (Chambers, Mercer, 1964; Pickett-Heaps, 1967b, 1975a). Таким образом, митоз харовых очень напоминает классический митоз высших растений. При образовании подвижных репродуктивных клеток митоз становится открытым центрическим, поскольку на полюсах веретена появляются типичные центриоли (Pickett-Heaps, 1968). Эта черта, очевидно, сохранилась от далеких предковых форм вольвоксовых водорослей *Euglenomonas*-типа организации, от которых ведут начало еще 2 линии развития: улотриксковые, близкие к *Coleochaeta*, и конъюгаты. Если улотриксковые представляют собой прогрессивную линию развития, ведущую к высшим растениям, то конъюгаты и харовые — слепые ветви эволюции, причем последние, несмотря на наличие многих прогрессивных черт в своей организации, в том числе и митоза, тем не менее не приобрели потенциальной возможности образовывать настоящие стебли, листья, корни и т. д.

Помимо митоза в длинных клетках междоузлий обнаружено амитотическое деление. Оно впервые наблюдалось у *Chara* (Johow, 1881). Дебски (Debski, 1898), Страсбургер (Strasburger, 1908) считали многоядерное состояние результатом амитоза. Линсбауэр (Linsbauer, 1927) обнаружил перед амитозом изменение формы ядер до бисквитоподобной. Принц (Printz, 1927) также обратил внимание на то, что амитотическое ядро не сохраняет строго определенной формы. Гейтлер (Geitler, 1939) установил, что во время амитоза у *Nitella mucronata* хромоцентры не делятся и только одно из образовавшихся ядер получает эти структуры, а остальные их лишены. Колхицин не препятствует увеличению пloidности ядер в клетках междоузлий (Delay, Carpentier, 1955). Ядра клеток междоузлий мельче, чем в апикальных клетках, но окрашиваются интенсивнее при обработке по Фельгену. С возрастом они сильнее синтезируют ДНК, увеличиваются и меняют форму на плоско-выпуклую. Ядрышки при этом становятся неразличимыми. Наконец, каждое такое ядро превращается в обручеподобное и делится надвое. В результате образуется два ядра спиральной формы. Более старые клетки содержат мелкие ядра в форме полумесяца. Интенсивное увеличение количества ядер в клетке сопровождается ее активным ростом.

9. ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ОТДЕЛ DINOPHYTA)

Подавляющее большинство динофитовых — двужгутиковые монадные формы (динофлагеллаты).

Помимо хлорофиллов а и с в хлоропластах присутствуют β -каротин, ксантофиллы, из числа последних доминирует перидинин. У некоторых представителей обнаружен фукоксантин. Основными запасными продуктами фототрофов являются крахмал и липиды, причем иногда встречается даже полиглюкан — крахмал, присущий высшим растениям. Среди динофитовых немало фаготрофов. В их клетках в большом количестве присутствуют капли масла красного или желтого цвета, вероятно переходящих из поглощаемых диатомовых водорослей. Динофитовые имеют много уникальных черт в своей организации. Это касается клеточного покрова в виде теки, стрекательных структур (трихоцист) необычного строения, жгутикового аппарата с дополнительной спиральной структурой вокруг жгутика, сложной по организации стигмы, особого типа вакуолей — пузул и, конечно, ядра. Многие представители этих водорослей вступают в симбиотические отношения с морскими животными и другими водорослями. В жизненном цикле преобладает гаплофаза. Диплоидная стадия присуща плано- и гипнозиготам. Размножение вегетативное путем деления клетки пополам, бесполое при участии авто- и зооспор, а также половое с образованием изогамет. Последнее происходит нерегулярно.

Кариологическое изучение динофитовых, преимущественно динофлагеллат, было начато еще в прошлом веке (Bütschli, 1885), и до сих пор интерес к ним не ослабевает. Причина заключается в необычной организации ядер, связанной с присутствием в их составе хромосом в спирализованном состоянии, и в особенностях деления такого ядра. Первоначально своеобразная морфология ядра использовалась в качестве одного из таксономических критериев этих водорослей. Позднее Шаттон (Chatton, 1920), чтобы подчеркнуть уникальность ядерной морфологии и митоза динофлагеллат, вводит даже специальные термины “динокарион” и “диномитоз”. Поскольку хромосомы в ядрах динофлагеллат не претерпевают циклических преобразований и постоянно находятся в спирализованном состоянии, подобный тип организации ядер предложено было называть (Geitler, 1934) хромосомным. Нередко, например у *Gloeodinium montanum* (Reichardt, 1927), *Amphidinium elegans* (Giesbrecht, 1961), хромосомы заполняют все пространство ядра и почти полностью маскируют его содержимое (рис. 40).

Ядра динофлагеллат очень многообразны по форме: от сферических и яйцевидных до многолопастных, треугольных и серповидных. Размеры ядер варьируют в довольно широких пределах от 0,37 мкм (*Cochlodinium heterolobatum*) до 40—50 мкм (*Ceratium cornutum*). Ядро обычно располагается в центре клетки, иногда несколько смещается к переднему или заднему ее концу. Каждое ядро содержит одно, иногда несколько способных к слиянию ядрышек. Ядра динофлагеллат помимо двухмембранной оболочки окружаются

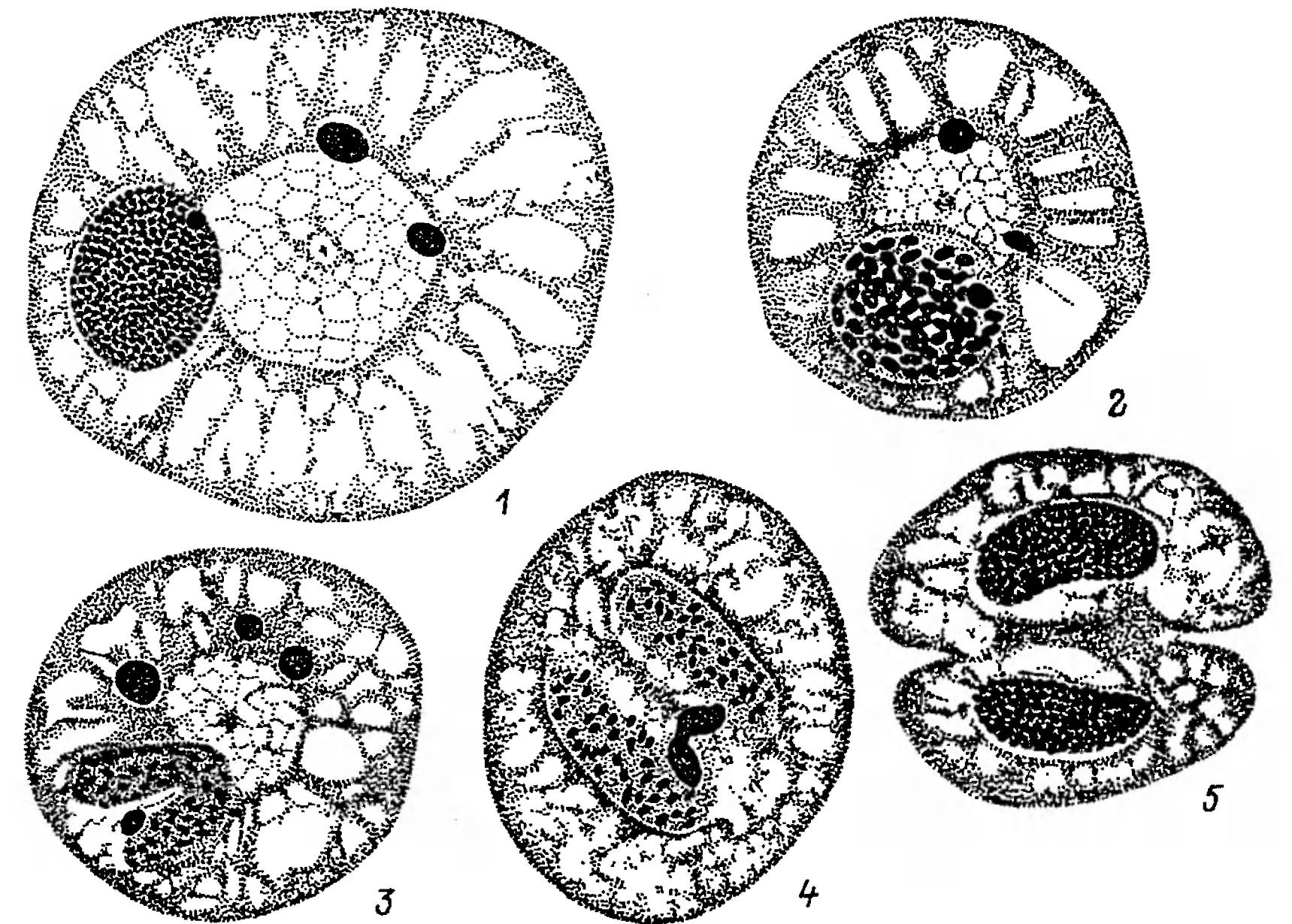


Рис. 40. Митоз *Gloeodinium montanum*. (По: Reichardt, 1927).

1 — неделяющаяся клетка; 2 — ранняя метафаза; 3 — образование сестринских хромосомных пластинок; 4 — анафаза; 5 — начало цитокинеза.

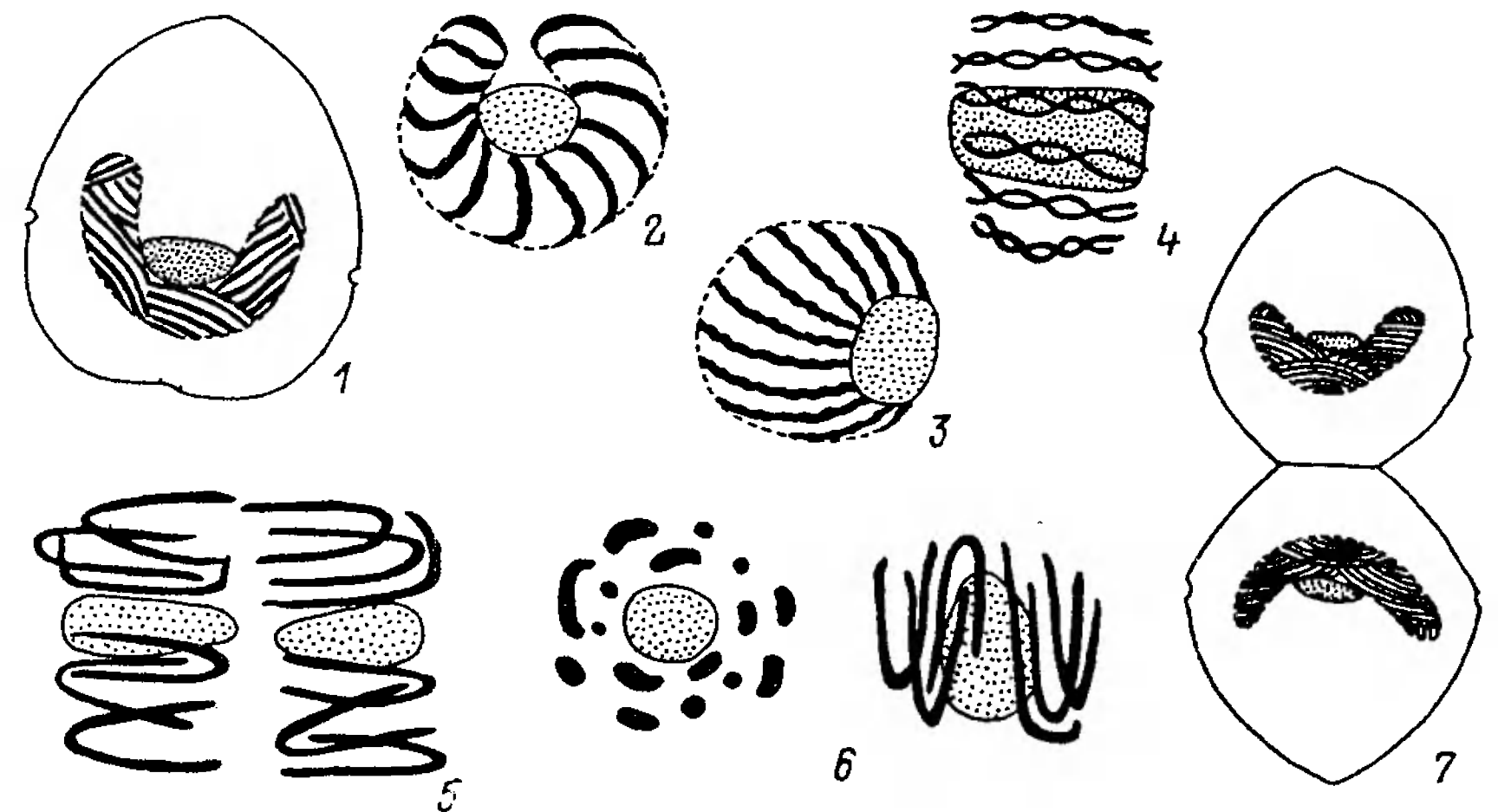


Рис. 41. Ход митоза у *Gonyaulax tamarensis*. (По: Godward, 1966).

1 — интерфазное ядро; 2, 3 — ранняя профаза; 4 — метафаза; 5 — ранняя анафаза; 6 — поздняя анафаза (левое ядро — вид сбоку; правое — вид с полюса); 7 — завершение цитокинеза.

иногда (*C. hirundinella*) еще и каналом ЭС (Dodge, Crawford, 1970), у *Nematodinium armatum* (Mornin, Francis, 1967) обнаружено несколько таких каналов.

Специфика митоза динофлагеллат обусловлена присутствием хромосом на всех его стадиях, отсутствием стандартных критериев для определения момента вступления в профазу и четких границ между стадиями митоза. Тем не менее при описании последних сохранена общепринятая терминология.

Начало деления сопровождается репликацией хромосом. При этом ядро претерпевает характерные преобразования. Они связаны с изменением его формы и размеров (Skoczylas, 1958; Dodge, 1966; Leadbeater, Dodge, 1967). Продольное расщепление хромосом и образование спирально закрученных друг вокруг друга хроматид, по всей видимости, соответствуют профазе (рис. 41). Ее продолжительность у динофлагеллат в значительной степени зависит от длины хромосом. Чем они длиннее, тем больше времени уходит на процесс их раскручивания. В это же время начинается формирование веретена (Oakley, Dodge, 1976b), что выражается в появлении около ядра пучков из 25—40 МТ.

На протяжении митоза ядерная оболочка у одной части динофлагеллат (Leadbeater, Dodge, 1967; Kubai, Ris, 1969) остается интактной, у другой (Silva, 1967) — растворяется. Особенность закрытого митоза динофлагеллат заключается в необычном поведении ядерной оболочки, которая хотя и остается интактной, но претерпевает сложные преобразования, связанные с формированием глубоких выростов в сторону нуклеоплазмы и превращением их в своеобразные каналы, или туннели, внутри ядра (Leadbeater, Dodge, 1967; Kubai, Ris, 1969; Triemer, 1982; Spector, 1984). У *Amphidinium carterae* Hulburt (Oakley, Dodge, 1976b) в ядре образуется 2—4 туннеля, у других водорослей их может быть больше.

В полностью сформированных туннелях происходят дифференциация ядерной оболочки и появление кинетохорных пластинок, с которыми вступают в контакт заходящие сюда МТ формирующегося наружного веретена. Со стороны нуклеоплазмы к этому месту оболочки прикрепляется хромосома (Oakley, Dodge, 1974; Cachon et al., 1979; Dürr, 1979). Таким образом, ядерная оболочка служит своеобразным разграничительным барьером между хромосомами, с одной стороны, и МТ веретена — с другой.

Митоз у динофлагеллат следует рассматривать в одних случаях, при появлении типичных центриолей на полюсах веретена, как центрический (Ris, Kubai, 1974), в других, при участии полярных образований совсем иной организации, не имеющей ничего общего с центриолями, как ацентрический. Полярные образования могут представлять собой либо область цитоплазмы с большим скоплением элементов ЭС и диктиосом (Kubai, Ris, 1969; Tippit, Pickett-Heaps, 1976; Matthys-Rochon, 1979), либо бесструктурное полупрозрачное уплотнение цитоплазмы (Soyer, 1971, 1972, 1977; Cachon, Cachon, 1977; Fritz, Triemer, 1983), либо морфологически дифференцирован-

ное бесструктурное многодольчатое тело (Oakley, Dodge, 1976a; Spector, Triemer, 1981; Barlow, Triemer, 1988).

Помимо своеобразного поведения ядерной оболочки и появления наряду с центриолями полярных образований иной организации митоз динофлагеллат имеет другие особенности. Для него характерны внеядерное веретено в отличие от остальных водорослей, у которых оно всегда внутриядерное, хотя формирование его МТ, а часто и его самого начинается вне ядра; интактное ядрышко, де-лящееся перетяжкой; особое строение, состав и поведение хромосом, обособленных от кинетохоров ядерной оболочкой, не образующих типичной экваториальной пластинки и не претерпевающих циклических преобразований, связанных с периодической спирализацией и деспирализацией. Это приводит к размыванию границ между стадиями митоза, утрачивающими типичный вид.

Митоз динофлагеллат, как и митоз эвгленовых, относится к одному и тому же типу, но различия между ними настолько существенны в деталях, что приходится говорить о них как о двух разных формах закрытого центрического митоза. Для обозначения митоза динофлагеллат целесообразно сохранить широко распространенный термин “диномитоз”.

Примечательно, что ядерный аппарат динофлагеллат обнаруживает черты сходства как с прокариотами (непрерывный синтез ДНК, диаметр фибрилл, входящих в состав хромосом, отсутствие или очень низкое содержание гистонов в ядре, связь хромосом с оболочкой ядра), так и эукариотами (наличие морфологически оформленного ядра и хромосом, ДНК АТ-типа). Организмы с таким промежуточным строением ядерного аппарата было предложено выделить (Dodge, 1965) в особую группу мезокариот.

Однако примитивная организация ядра входит в явное противоречие с характером клеточной организации этих водорослей, поскольку у них помимо всех наиболее типичных органелл присутствуют и очень специфичные, присущие только этим водорослям. Все они, вместе взятые, скорее свидетельствуют об усложненности, явной специализации клеточной системы динофлагеллат. Более точные цитохимические, биохимические и генетические методы исследования привели к выводу о нецелесообразности выделения особой группы мезокариот (Allen et al., 1975). Более того, появились веские доказательства (Steidinger, Cox, 1980) рассматривать динофлагеллаты как эукариоты с уникальной организацией. Со временем стали накапливаться факты, которые указывают на вторичный характер упрощения ядерного аппарата динофлагеллат в результате утраты части признаков, присущих типичному эукариотическому ядру (Sigee, 1986). Таким образом, *Dinophyta* являются эукариотами, но с очень своеобразной организацией, в том числе и ядерного аппарата.

Криптофитовые водоросли — сравнительно небольшая, но четко очерченная группа монадных организмов (криptomonад). Их отличает необычный состав пигментов (помимо хлорофиллов а и с присутствуют α - и β -каротины, различные ксантофиллы, а также билипротеины, которые среди эукариот обнаружены только у красных водорослей. В отличие от последних билипротеины криптонад не сосредоточены в фикобилисомах, а свободно локализируются во внутритилакоидном пространстве. Запасной продукт — крахмал. Кроме того, криптонады характеризуются своеобразной организацией хлоропласта, присутствием особой органеллы — нуклеоморфа, клеточным покровом в виде перипласта, стрекательными структурами, похожими на трихоцисты, частым отсутствием стигмы, корешковой системой жгутиков, включающей особую структуру — ризостиль (рис. 26, 2). Размножение осуществляется продольным делением клетки пополам и половым путем. Вопрос о месте криптонад в филогенетической системе водорослей остается открытым. Явно это какая-то слепая ветвь эволюции, рано отделившаяся от основного ствола, включающая организмы, развитие которых подобно эвгленовым и динофлагеллатам не вышло за рамки монадной организации и сопровождалось достаточно высокой специализацией.

Ядра криптонад относительно мелкие, не превышающие в диаметре 3 мкм. Обычно они располагаются в задней части клетки. Из-за слабой разрешающей способности светового микроскопа исследование ядерного аппарата началось сравнительно недавно с введением в практику кариологических исследований электронного микроскопа. В частности, было установлено, что ядра этих водорослей имеют сложный хромоцентрический тип организации. В одних случаях хроматиновый ободок оказывается сплошным (Oakley, Dodge, 1973, 1976a) или почти сплошным (Gillott, Gibbs, 1980), в других — узким, едва различимым, сильно разорванным (Roberts, 1984; Lichtlé, Dubacq, 1984). Остальное пространство ядра обычно заполнено многочисленными глыбками хроматина, и лишь у *Rhomonas panca* (Hill, Wetherbee, 1988) они единичны.

Митоз у исследованных к настоящему времени криптонад отличается поразительным сходством (Oakley, Dodge, 1973, 1976a; Oakley, Bisalputra, 1977; Oakley, 1978; Oakley, Heath, 1978) и относится к открытому центрическому типу. Переход к делению начинается с репликации базальных тел. Ядра перемещаются в переднюю часть клетки и иногда вплотную подходят к базальным телам. Последние в течение всего митоза не меняют исходного положения и во время метафазы оказываются расположенными по обе стороны экваториальной пластинки. Базальные тела криптонад центриолями не становятся, но их функции явно выполняют (около них образуются многочисленные МТ, участвующие в формировании веретена).

Ядерная оболочка в профазе фрагментируется и постепенно растворяется, но очень незначительная часть ее фрагментов сохра-

няется до конца митоза. Открытые митозы криптонад характеризуются появлением дополнительной перинуклеарной оболочки.

Своеобразие открытых центрических митозов криптонад дополняется необычной формой веретена, состоящего из параллельно расположенных, не конвергирующих МТ; расположением на его концах кроме ризопластов, отходящих от каждой пары базальных тел и не вступающих в контакт с МТ веретена, также перемещающихся сюда нуклеоморфов; образованием вместо экваториальной пластинки из морфологически дифференцированных хромосом чрезвычайно компактного хроматинового скопления, в котором индивидуальные хромосомы не различаются, зато образуются особые проходы (коридоры) для МТ веретена. Одно время высказывалось даже предположение (Nägler, 1912) об отсутствии у криптонад истинных хромосом, что дало повод рассматривать компактную хроматиновую массу как одну сборную хромосому. Позднее Годвард (Godward, 1966) выдвинула идею о существовании настоящих, очень мелких хромосом с морфологически чрезвычайно слабо дифференцированными кинетохорами. В частности, такая роль приписывается едва обозначенным выступам хроматина, которые появляются в области коридоров и контактируют с проходящими через них МТ веретена.

Нет оснований считать митоз криптонад примитивным, особенно если учесть, что компактная хромосомная пластинка встречается у многих водорослей, в первую очередь у микроскопических жгутиконосцев так что в мелких, точкообразных хромосомах кинетохоры, как правило, обнаружить не удастся. Вместе с тем митозу криптонад присущи черты, которые имеют организмы, стоящие на высоких ступенях развития. К их числу следует отнести распад ядерной оболочки, организацию и поведение веретена и ядрышка во время митоза и т. д. Особенности митоза дополняет перечень специфических черт организации криптонад, он укрепляет представление о них как о высокоспециализированной группе водорослей.

Митозы исследованных криптонад настолько своеобразны и унифицированы даже в деталях, что это даст основание считать их характерными для отдела в целом. В этой связи следует особо остановиться на митозе очень своеобразной водоросли *Cyanophora paradoxa* (Pickett-Heaps, 1972e), относимой в настоящее время к *Cryptophyta*, поскольку не только организация ядра (простого хромоцентрического типа), но и характер его деления у водоросли-хозяина этого симбиотического организма резко контрастирует с описаниями, которые даются для криптонад. Здесь также отдельные фрагменты ядерной оболочки сохраняются до конца митоза, ядрышко растворяется, базальные тела не становятся центриолями, хотя и выполняют их функции, кинетохоры отсутствуют. В то же время полюса веретена лишены ризопластов и нуклеоморфов, но при этом остаются четкими за счет конвергенции МТ, перинуклеарная оболочка не образуется, в метафазе появляются обособленные хромосомы, образующие компактную метафазную пластинку, и

между ними проходят МТ веретена. Пока вопрос о систематической принадлежности водоросли, входящей в данный симбиоз, остается открытым. Однозначно, что это не динофлагеллата, как предполагалось до недавнего времени (Mignot et al., 1969). Трудно согласиться и с включением ее в состав криптомонад, по крайней мере по результатам кариологических исследований.

11. ХЛОРОМОНАДЫ (ОТДЕЛ CHLOROMONADOPHYTA)

Хлоромонады — двужгутиковые, одноклеточные водоросли. Среди пигментов помимо хлорофиллов а и с присутствует несколько ксантофиллов. Запасной продукт — липиды. Оболочка и стигма отсутствуют. Часто обнаруживаются трихоцисты. Сложная корешковая система жгутиков связывает базальные тела с ядром. Пресноводные формы лишены пиреноида. Размножение осуществляется продольным делением клетки пополам. Эта группа водорослей занимает неясное систематическое положение. Форма тела и характер движения наводят на мысль о связи хлоромонад с эвгленовыми. Отсутствие стигмы, наличие липидов вместо крахмала сближает хлоромонады с криптомонадами. Разножгутиковость и присутствие ксантофиллов указывают на какие-то общие корни с желтозелеными. Как видно, выводы на основании сходства по отдельным признакам носят весьма формальный характер. В данной ситуации рассматривать хлоромонады как самостоятельный отдел водорослей — наиболее предпочтительное решение вопроса.

Ядра хлоромонад довольно крупные, иногда достигают размеров порядка 20×35 мкм в подвижных клетках и несколько мельче при переходе в пальмеллевидное состояние (12—20 мкм). Они располагаются либо в центре клетки (у пальмеллоидов), либо на переднем ее конце (в подвижных клетках). К передней части ядра подходит фибриллярный жгутиковый корешок и плотно прилегает к ядерной оболочке. Здесь же располагается сильно развитый АГ. Наряду со сложным хромоцентрическим (Heywood, 1980) встречается простой хромоцентрический тип организации ядра (Leadbeater, 1969; Mignot, 1976; Noro, Nozawa, 1981).

Митоз наиболее полно изучен у *Vacuolaria* (Dangeard, 1939; Poisson, Hollande, 1943; Mignot, 1967; Spencer, 1971; Heywood, Godward, 1972, 1973, 1974; Heywood, 1973c, 1973d, 1978). Он может начинаться как в подвижных, так и в остановившихся клетках. При переходе к делению около базальных тел появляются МТ и вторая сократительная вакуоль, а лежащая под ней диктиосома делится на две. Во время митоза базальные тела остаются лежать на прежнем месте, но оказываются расположенными по обе стороны метафазной пластинки и латерально по отношению к полюсам веретена. Центриолями они не становятся, но их функции выполняют (около них формируются МТ веретена). Непосредственно полюса веретена занимают диктиосомы и сократительные вакуоли. Вполне естественно такие митозы считать центрическими.

К метафазе в ядерной оболочке появляются полярные отверстия, рядом с ними и в экваториальной области она образует складки. Таким образом, митоз хлоромонад полужакрытый центрический. К этому следует добавить, что хромосомы четко дифференцируются по длине и имеют кинетохор в виде скопления аморфного материала диаметром около 0.3 мкм. Ядрышко растворяется в течение профазы. Однако в период анафазы—ранней телофазы очень необычным оказывается перемещение через полярные отверстия из цитоплазмы в ядро сферических мембранных пузырьков, которые при контакте с хромосомами уплощаются и сливаются друг с другом. Вероятно, с этого начинается процесс формирования ядерной оболочки в зоне полярных отверстий. Отличительная особенность реконструкции ядерной оболочки у хлоромонад заключается в том, что образуемые фрагменты ядерной оболочки оказываются цитоплазматическими по происхождению, а не производными ядерной оболочки, как у других водорослей.

Анализ митоза хлоромонад не дает прямого ответа на вопрос об их месте в системе водорослей. Даже без учета различий в пигментном составе, характере запасных веществ, ультраструктурной организации нет оснований ни для объединения с эвгленовыми (закрытый митоз и внутриядерное формирование веретена, сохранение ядрышка на протяжении всего митоза, отсутствие типичной экваториальной пластинки), ни с криптомонадами (открытый митоз, появление перинуклеарной оболочки, ризопластов и нуклеоморфа на полюсах веретена, отсутствие дифференцированных хромосом в метафазной пластинке).

12. ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA)

Диатомовые — четко очерченная систематическая группа с 2 классами: *Centrophyceae* (с радиальной клеточной симметрией, образованием подвижных двужгутиковых клеток — микроспор, половым процессом, проходящим в отсутствие ауксоспор) и *Pennatophyceae* (с билатеральной симметрией клеток, отсутствием подвижных стадий в жизненном цикле и половым процессом, сопровождающимся образованием ауксоспор).

Диатомовые — микроскопические коккоидные организмы, одноклеточные и колониальные. Париеальные хлоропласты имеют различные оттенки желтой или бурой окраски и содержат хлорофиллы а и с, часто маскируемые β - и ϵ -каротинами, фукоксантином, диатоминном, неофукоксантином и диадиноксантином. В качестве запасных продуктов встречаются хризоламинарин, липиды и полифосфаты.

Уникальность этой группе водорослей придает особый клеточный покров в виде кремнеземного панциря. Вегетативные клетки диатомовых — диплоидные. Они размножаются преимущественно делением пополам. Многие планктонные формы размножаются бесполым путем посредством микроспор. Зооспоры неизвестны. Половое размножение может быть оогамным или изогамным с образованием

безжгутиковых гамет. Гаметы сразу после появления копулируют и образуют зиготу, которая у пеннатных диатомовых сильно разрастается и превращается в ауксоспору. Деление последней приводит к появлению крупных вегетативных клеток.

Митоз диатомовых впервые наблюдал Лаутерборн (Lauterborn, 1896). Он обратил внимание на некоторые его характерные особенности, в частности на внеядерное заложение веретена, последующее перемещение в ядро и характерное видоизменение, очень своеобразные преобразования центриолей и, наконец, кольцевое расположение хромосом в период метафазы. Эти исследования Лаутерборна стали классическими и до сих пор остаются непревзойденными по полноте и точности описания. Более поздние наблюдения не вносят в него ничего принципиально нового, а лишь дополняют новыми деталями, например уточняется форма хромосом. Остается открытым вопрос о центриолях, так как выяснено, что они образуются не у всех диатомовых (Gemeinhardt, 1925, 1926).

Ядра диатомовых простого хромоцентрического типа, достаточно разнообразны по форме. Их размеры колеблются в широком диапазоне: от 4 до 40 мкм в диам. Они располагаются в центре клетки или несколько смещаются в сторону одной из створок панциря. При переходе к делению ядро увеличивается в размерах, иногда изменяет форму и перемещается в париетальную или центральную часть клетки в зависимости от исходного положения перед митозом. Снаружи ядро окружается многочисленными пузырьками и диктиосомами (Pickett-Heaps et al., 1988), которые у *Caloneis amphisbaena* (Edgar, 1980) отделяются друг от друга выростами ядерной оболочки. Около ядра нередко в углублении ядерной оболочки (*Surirella ovalis*, *Melosira varians*, *Achnantes coarctata*) или на значительном удалении от него (*Diatoma vulgare*) располагается мелкая, иногда слабо различимая структура, тесно связанная с МТОЦ и МТ, так называемый постоянный полярный комплекс. В ходе митоза он нередко подвергается глубоким морфологическим изменениям.

Митоз диатомовых сопровождается разрушением ядерной оболочки и образованием полярных отверстий, т. е. является полузакрытым, хотя в некоторых случаях к его завершению оболочка может фрагментироваться или даже полностью исчезать (Boyle et al., 1984). У *Melosira varians* (Tippit et al., 1975) в оболочке сначала появляются углубления, которые постепенно преобразуются в уходящие глубоко в ядро выросты. Со временем образующая их ядерная оболочка растворяется и на месте выростов появляются полярные отверстия. Ядро *Surirella ovalis* (Tippit, Pickett-Heaps, 1977) в месте образования полярных отверстий предварительно дифференцируется и приобретает неправильные очертания.

На полюсах веретена, которое закладывается вне ядра, располагаются постоянные полярные комплексы, представляющие собой сложную многокомпонентную систему, по организации не имеющую ничего общего с центриолями. Тесная связь этих комплексов, как и центриолей, с МТОЦ, с одной стороны, и появление во время



Рис. 42. Кольцевое расположение хромосом вокруг центрального веретена у диатомовых водорослей. (Ориг.).

мейоза типичных центриолей — с другой, служат косвенным свидетельством существования генетического родства между этими морфологически отличимыми структурами. Тем не менее митозы диатомовых с участием полярных комплексов следует рассматривать как ацентрические или, точнее, как особую их разновидность.

Своеобразие полузакрытого ацентрического митоза диатомовых не ограничивается особенностями поведения ядерной оболочки и появлением необычных по организации полярных образований. Оно дополняется внеядерным формированием веретена, которое затем через полярное отверстие перемещается в ядро, становится внутриядерным и трансформируется таким образом, что состоит как бы из двух половин и мощно развитого центрального веретена. МТ последнего отличаются высокой упорядоченностью и располагаются таким образом, что образуют полый цилиндр. Очень характерно расположение хромосом в метафазе в виде единой кольцеобразной пластинки или нескольких скоплений вокруг центрального веретена (рис. 42), настолько компактных, что индивидуальные составляющие их элементы различить невозможно. К этому следует добавить сильное вытягивание центрального веретена в анафазе и значительное удаление друг от друга телофазных ядер.

Различий в митозе у центрических и пеннатных диатомовых не обнаружено.

Несомненное своеобразие митоза диатомовых в сочетании с особенностями цитокинеза и спецификой клеточной организации, пигментного состава, продуктов ассимиляции и т. д. свидетельствует о высокой степени специализации этой группы водорослей.

Диатомовые, как и хлорококковые (*Chlorococcophyceae*), объединяют преимущественно коккоидные формы и представляют слепую ветвь развития, поэтому небезынтересно сопоставить их митозы между собой. В обоих случаях он оказался полузакрытым, но у диатомовых в отличие от хлорококковых перинуклеарная оболочка не образуется. Хлорококковые и диатомовые характеризуются непродолжительностью или отсутствием подвижной стадии. Если у хлорококковых наблюдается редукция центриолей или их утрата, то у диатомовых происходит формирование структур принципиально иной организации. По всей видимости, оставаясь на коккоидной ступени развития, диатомовые приобрели черты более глубокой специализации. Если у хлорококковых потеря подвижности сопровождалась редукцией или по крайней мере нерегулярным появлением центриолей, то у диатомовых этот процесс

пошел дальше, почти до полной утраты центриолей (способность их формирования сохраняется только во время мейоза), но этим не ограничился. Появление полярных комплексов — своеобразная попытка формирования принципиально новых структур, компенсирующих центриоли в условиях утраты подвижности.

13. ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ (ОТДЕЛ CHRYSORPHYTA)

В этот отдел входят микроскопические одноклеточные, реже колониальные и нитчатые формы с относительно простой организацией. Здесь встречаются подвижные, пассивноплавающие и неподвижные организмы. Хлорофиллы а и с маскируются каротиноидами. Крахмал отсутствует. Продукты ассимиляции — липиды и хризоламинин. Они аккумулируются в одиночных пузырьках, часто занимающих значительную часть клетки. Наряду с лишенными клеточного покрова организмами встречаются снабженные чешуйками, иногда перипластом с очень своеобразной ornamentацией. Коккоидные и нитчатые формы окружены целлюлозной или пектиновой оболочкой. У части хризофитов развивается особый покров в виде панциря, или домика, который пропитывается кремнием или известью, иногда инкрустируется окисью железа.

Размножение осуществляется делением клетки пополам или путем образования зооспор. Половой процесс изогамного типа и встречается редко. К примечательной особенности золотистых водорослей относится способность переходить в покоящееся состояние и образовывать так называемые стоматоцисты, или эндогенные цисты, которые окружаются кремнеземной оболочкой. Иногда их формирование происходит после образования зиготы.

Общий подход к расположению таксонов внутри отдела выработать пока не удалось, поэтому существуют различные варианты системы золотистых водорослей. В первую очередь это касается места и статуса примнезиевых. Их иногда выделяют в особый подкласс *Isochrysiophycidae* (Bourrelly, 1957, 1968) или самостоятельный класс *Prymnesiophyceae* (= *Haptophyceae*), соответственно отдел *Prymnesiophyta* (= *Haptophyta*) (Christensen, 1962; Hibbert, 1976). Насколько такое выделение оправданно, пока трудно сказать, но несомненно эта группа организмов очень обособлена и ее положение в составе золотистых водорослей весьма проблематично, так же как объем и место таксонов внутри нее самой. В частности, если в отношении пор. *Isochrysidales* как естественного таксона разногласий не существует, то пор. *Prymnesiales*, по-видимому, представляет собой сборную группу организмов. В его составе очень обособленные положение занимают кокколитофорида (сем. *Coccolithophoraceae*) и силикофлагеллаты (сем. *Silicoflagellaceae*), которые нередко выделяют в особый пор. *Hydromonadales*. Резко выделяются и водоросли рода *Pavlova*, что послужило поводом для выделения их из состава пор. *Prymnesiales* в особый порядок *Pavlovales*, и даже высказывается мысль о существовании в пределах *Prymnesiophyceae* двух линий развития, одну из которых представ-

ляют водоросли подкласса *Pavlovidae*, а другую — подкласса *Prymnesidae* (Cavalier-Smith, 1986; Green et al., 1989).

Ядро золотистых водорослей (размером 1.5—5.0 мкм) имеет характерную грушевидную форму, причем оттянутый конец всегда обращен к базальным телам, а при переходе к делению прилегает к ним вплотную. Это происходит за счет перемещения ядра и изменения его формы, которая становится удлинненно-грушевидной. У золотистых водорослей выявлены ядра двух типов организации — простого и сложного хромоцентрического.

По разнообразию митозов хризомонады можно сравнить только с зелеными водорослями. Из всех типов митоза здесь пока не обнаружены лишь закрытый и открытый ацентрические и под вопросом полужакрытый ацентрический, поскольку он, во-первых, описан у *Pelagococcus subviridis* — водоросли неясного систематического положения (Vesk, Jeffrey, 1987), а во-вторых, к ацентрическому его можно отнести формально, так как на первых этапах формирования веретена редуцированные центриоли все же появляются, но по завершении этого процесса исчезают и митоз, по сути, проходит без них. Факт отсутствия ацентрических митозов следует оставить без объяснения до тех пор, пока не будут исследованы неподвижные формы. Если рассматривать хризофитовые как искусственную, сборную таксономическую группу, то разнообразие представленных здесь типов митоза отражает не столько внутреннюю ее природу, сколько несовершенство системы как таковой.

Действительно, дифференцированный анализ отдельных таксономических групп дает более четкую картину. Хризомонады в узком смысле без примнезиевых (в основном были исследованы представители порядков *Ochromonadales* и *Chromulinales*) имеют полужакрытый центрический митоз. К его отличительным чертам следует отнести полярную локализацию диктиосом и ризопластов, которые функционируют как центры, фокусирующие МТ веретена, а также разную степень сохранения ядерной оболочки в метафазе. Например, у *Ochromonas danica* (Slankis, Gibbs, 1972) после образования полярных отверстий ядерная оболочка разрушается почти полностью, кроме областей, непосредственно прилегающих к хлоропластам; у *Hydrurus foetidus* (Vesk et al., 1984) остаются лишь небольшие участки в зоне экваториальной пластинки. В случае сохранения ядерной оболочки или ее фрагментов связь с каналом ЭС, окружающим хлоропласт, не нарушается на протяжении всего митоза. Немаловажное значение для характеристики митоза также имеют: отсутствие кинетохоров, очень позднее разрушение межзонального веретена, остатки которого обнаруживаются иногда даже после завершения цитокинеза, неизменное положение базальных тел, лежащих в одной плоскости с полюсами веретена, по обе стороны метафазной пластинки (рис. 43, 1). Они не становятся центриолями, хотя, по всей видимости, их функции выполняют. Примечательно, что, например, у *Dinobryon cylindricum* (Sandgren, 1980) веретено изначально оказывается асимметричным, так как один его полюс занимает ризопласт длинного жгутика, а на другом

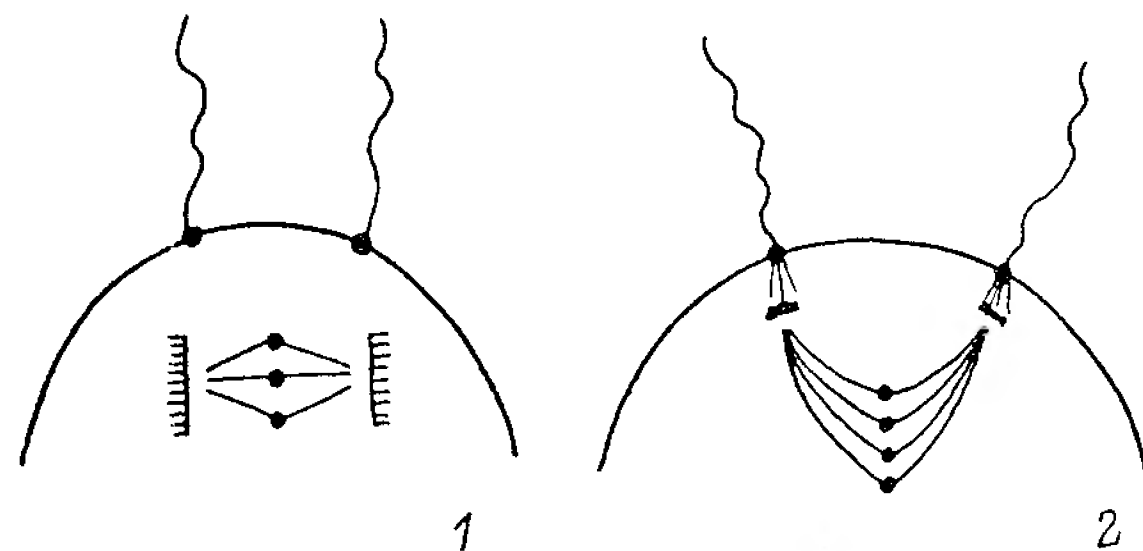


Рис. 43. Положение полюсов веретена по отношению к базальным телам в клетках *Chrysophyta*. (Ориг.).

1 — *Ochromonas danica*; 2 — *Pavlova lutheri*.

располагаются диктиосомы. Лишь после удвоения этих структур и перемещения на каждый полюс соответствующей веретено становится симметричным.

Несколько другая картина наблюдается у хризифитовых, перенесенных в отдел *Prymnesiophyta*. В частности, у водорослей пор. *Isochrysidales* выявлена особая разновидность закрытого центрического митоза, для которого характерны сохранение ядерной оболочки во фрагментированном состоянии, расположение митохондрий на слабо дифференцированных полюсах веретена и латеральная по отношению к ним локализация базальных тел и лежащих рядом с ними диктиосом. По всей видимости, базальные тела выполняют функции центриолей (около них происходит формирование МТ веретена), но ими они не становятся, так как положения своего не меняют и в клетку не погружаются. К другим особенностям митоза следует отнести образование очень компактной метафазной пластинки, в которой индивидуальные хромосомы не различаются и которая пересекается несколькими, чаще одним или двумя, свободными от хроматина коридорами с проходящими через них пучками приблизительно из 10 МТ. Эта картина очень напоминает митоз криптонад. Кроме того, обращают на себя внимание интенсивное развитие межзонального веретена, некоторые МТ которого проходят через анафазные хромосомные пластинки и достигают полюсов веретена, и сохранение на протяжении всего митоза связи фрагментирующейся ядерной оболочки с каналом ЭС вокруг хлоропласта (Hori, Green, 1985a).

Для кокколитофорид (пор. *Hymenomonadales*) характерен открытый центрический митоз. К его особенностям следует отнести скопление на полюсах веретена большого количества рибосом, элементов ЭС и митохондрий; сохранение неизменным положение базальных тел, которые занимают латеральное положение по отношению к полюсам веретена и центриолями не становятся, но их функции выполняют; образование компактной метафазной пластинки со слабой дифференциацией индивидуальных хромосом и отсутствием кинетохоров; распад ядерной оболочки и исчезновение связи с

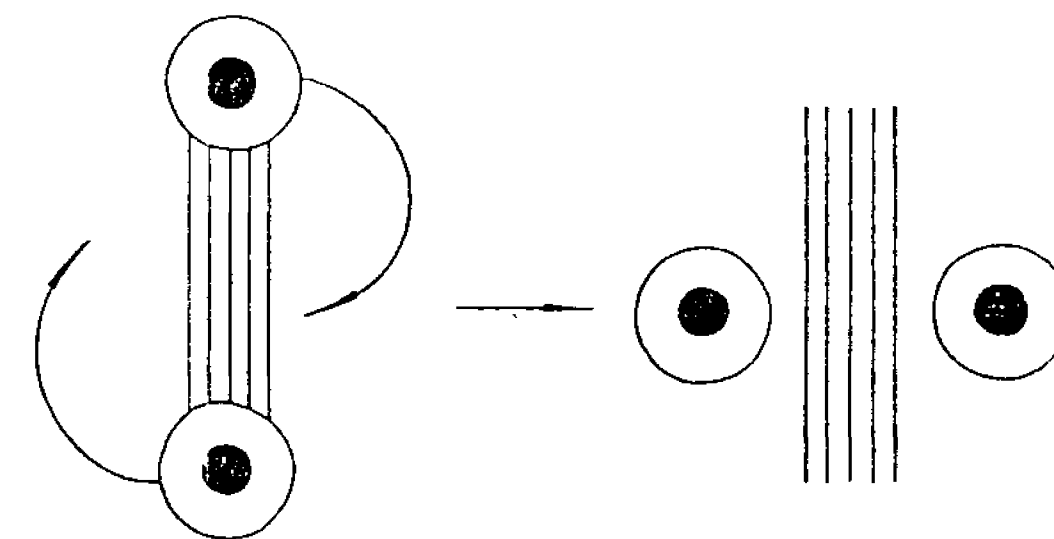


Рис. 44. Изменение положения сестринских ядер по отношению к межзональному веретену по завершении митоза у *Hymenomonas carterae*. (Ориг.).

каналом ЭС хлоропласта; интенсивное развитие и продолжительное сохранение межзонального веретена; перемещение сестринских ядер на 90° по отношению к межзональному веретену (рис. 44) и размещение не на концах, а напротив друг друга по обеим его сторонам (Stacey, Pienaar, 1980; Hori, Inouye, 1981).

У водорослей пор. *Pavlovales* установлен полузакрытый центрический митоз, как и у хризомонад порядков *Ochromonadales* и *Chromulinales*. Его специфика состоит в том, что происходит не только образование полярных отверстий, но и фрагментация оболочки вблизи них, полюсами U- или V-образного веретена (рис. 43, 2) становятся фиброзные корешки, отходящие от базального тела более длинного жгутика, а точнее, электронноплотное вещество на их концах. Таким образом, латерально расположенные по отношению к полюсам веретена базальные тела оказываются связанными с ними структурно. Несмотря на образование плотной метафазной пластинки, в отличие от водорослей пор. *Isochrysidales* никаких коридоров для МТ веретена не появляется. Хотя кинетохоры не обнаружены, но МТ веретена заканчиваются на хромосомной пластинке в зонах со светлым аморфным веществом. В анафазе появляется очень развитое межзональное веретено. Телофазные ядра подобно кокколитофоридам совершают характерную миграцию вокруг межзонального веретена и располагаются по обе его стороны, а не на концах, как обычно. Ядерная оболочка на протяжении всего митоза связана с каналом ЭС хлоропласта (Green, Hori, 1988).

У остальных примнезиевых, составляющих собственно пор. *Prymnesiales*, наряду с закрытым центрическим митозом встречается открытый центрический.

В первом случае ядерная оболочка сохраняется, но сильно фрагментируется, а базальные тела не погружаются в клетку и центриолями не становятся, хотя и выполняют их функции. Более того, они не только занимают по отношению к полюсам веретена латеральное положение, но и отделяются от них диктиосомами. Примечательно, что и при переходе к делению ядро не вплотную подходит к базальным телам, как это свойственно большинству

хризифитовых, а остается отделенным диктиосомами (Manton, 1964b), которые становятся широкими полюсами веретена. Кинетохоры не обнаружены. Отчетливое межзональное веретено сохраняется до тех пор, пока не закончится клеточное деление.

Во втором случае ядерная оболочка распадается, хотя метафазная пластинка продолжает окружаться мелкими уплотненными пузырьками — предшественниками новой ядерной оболочки. Базальные тела сохраняют свое положение неизменным, в клетку не погружаются, но выполняют роль центриолей и по отношению к полюсам веретена лежат латерально. Непосредственно с полюсами веретена оказывается связанной свободная от рибосом зона цитоплазмы, возможно функционирующая как МТОЦ, от которой при вступлении в митоз расходятся МТ в направлении ядра и базальных тел и к которой прилегают хлоропласты и митохондрии (Green et al., 1989). Связь ядра с хлоропластом посредством канала ЭС при распадении ядерной оболочки нарушается и восстанавливается вновь на очень ранней стадии формирования новых ядер. Довольно продолжительное время сохраняется сильно вытягивающееся межзональное веретено, которое приобретает вид цилиндрического тяжа. При цитокинезе он рассекается формирующейся клеточной перегородкой и в конце концов рассекается ею пополам. Каждая из таких половинок еще долго сохраняется, но лежит вне связи с ядром. Дальнейшая их судьба не прослежена.

Весьма необычен митоз *Pelagococcus subviridis* (Vesk, Jeffrey, 1987) — очень мелкого, лишённого подвижности организма, который по пигментному составу, некоторым особенностям клеточной организации и своеобразию ультратонкого строения наиболее близок к *Chrysophyta*.

Митоз у этой водоросли полузакрытый ацентрический. Последнее следует принять с оговоркой, поскольку при переходе к делению на вершине ядра все же появляются две очень мелкие, рудиментарные центриоли, хотя ни жгутиков, ни базальных тел не обнаружено. Они становятся слабо дифференцированными полюсами наружного веретена, которое после образования полярных отверстий погружается в ядро и превращается во внутриядерное, а центриоли исчезают. В поведении последних очень много необычного: они не реплицируются, появляются каждый раз заново и на очень раннем этапе митоза исчезают. Митоз по существу проходит в их отсутствие. К числу других особенностей следует отнести расположение диктиосом на полюсах веретена в период метафазы—анафазы, образование вокруг веретена компактной метафазной пластинки из слабо дифференцированных хромосом (иногда хроматин лежит и в центре веретена), продолжительное сохранение межзонального веретена.

Таким образом, отсутствие ацентрических митозов у монадных форм хризифитовых вполне закономерно. Примечательно, что между центрическими митозами внутри этой группы существуют характерные отличия. Если у собственно хризомонад на полюсах веретена располагаются ризопласты, то у примнезиевых роль центриолей

выполняют латерально расположенные по отношению к полюсам веретена базальные тела. Тем не менее митозы тех и других, несмотря на различие типов и несовпадение в деталях, имеют общие, достаточно специфические черты. К их числу в первую очередь следует отнести слабую дифференциацию хромосом в метафазной пластинке и отсутствие кинетохоров, интенсивное развитие межзонального веретена и продолжительное его сохранение, растворение ядрышка, едва заметную конвергенцию МТ веретена и как следствие почти неразличимые его полюса.

14. ЖЕЛТОЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (ОТДЕЛ ХАНТНОРНУТА)

Желтозеленые водоросли отличает большое морфологическое разнообразие таллома. Среди них встречаются одноклеточные, колониальные, многоклеточные и сифонные формы, как подвижные, так пассивноплавающие и прикрепленные. Помимо хлорофиллов а и с встречаются каротиноиды (диатоксантин, виолоксантин). Продукты ассимиляции — липиды, жиры, лейкозин и валютин. Клетки большинства представителей имеют плотную оболочку, состоящую в основном из пектина. Подвижные клетки несут жгутики неравной длины. На основании этого желтозеленые относятся к разножгутиковым (*Heterocontae*) в отличие от зеленых (*Chlorophyta*). У этих двух групп водорослей прослеживаются явные черты параллелизма в развитии. Размножаются желтозеленые продольным делением клетки пополам, зооспорами, гемизавтоспорами и автоспорами. Половое размножение встречается редко. Оно может быть изо- и оогамным. Иногда в цикле развития образуются экзо- или эндогенные цисты. Объем *Xanthophyta* разными альгологами понимается по-разному. Эта группа водорослей оказалась неоднородной по ультраструктуре клеточной организации. В настоящее время на основании этого предлагается вывести из ее состава коккоидные формы, которые, согласно системе Эттла (Ettl, 1978), относятся к порядку *Heterococcales* (= *Mischococcales*), и выделить в особый отдел *Eustigmatophyta* (Hibberd, Leedale, 1970, 1972). Подобное разделение желтозеленых признается далеко не всеми альгологами (Догадина, 1986, 1990).

Сравнительно мелкие ядра (диаметром 2.5—5.0 мкм) имеют сложный хромоцентрический тип организации. С каждым из них связаны пара центриолей, лежащих в углублении ядерной оболочки, МТ и диктиосомы. У *Bumilleria*, кроме того, в перинуклеарной области скапливаются каналы ЭС, которые образуют очень характерную систему в виде сеточки. Иногда эти каналы располагаются параллельно ядерной оболочке, промежутки между ними оказываются лежащими напротив ее пор. Ядерная оболочка имеет связь с каналами ЭС хлоропласта. Такая связь отсутствует у водорослей, выделенных в новый отдел *Eustigmatophyta*, и в зооспорах *Vaucheria*.

Митоз желтозеленых водорослей исследован очень слабо и кроме *Vaucheria* (Ott, Brown, 1972) с сифонным типом таллома изучался также у двух нитчатых форм: *Tribonema* (Lokhorst, Star, 1988) и

Bumilleria (Massalski, Leedale, 1969). Можно лишь констатировать как факт выявление закрытого и полузакрытого центрических типов. Характерно, что в метафазе появляется кольцевидная хромосомная пластинка, кинетохоры не обнаружены, интенсивно развивается межзональное веретено (оно сильно вытягивается в анафазе) и довольно долго сохраняется после завершения митоза. Еще на две особенности следует обратить внимание: закрытый митоз присущ сифонным формам как желтозеленых, так и зеленых водорослей; полузакрытый митоз у нитчатых *Tribonema* (*Xanthophyta*) и *Cylindrocapsa* (*Chlorophyta*) сопровождается образованием сходного и очень характерного расширения ядерной оболочки в области экватора, хотя у первой из названных водорослей после завершения метафазы она в этой области фрагментируется, а у второй сохраняется без изменений.

Таким образом, черты параллелизма между зелеными и желтозелеными явно просматриваются не только в морфологии таллома, но и в характере митоза. В таком случае закономерно ожидать, что митозы у *Xanthophyta* не менее разнообразны, чем у *Chlorophyta*.

15. БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ (ОТДЕЛ РНАЕОРНУТА)

Бурые водоросли — целостная, четко очерченная систематическая группа, включающая преимущественно морские формы с высокой степенью специализации и большим разнообразием морфологических типов таллома, сильной анатомической дифференциацией. Специализация отдельных частей таллома может быть такой высокой, что их клетки теряют способность делиться. Талломы в виде неразветвленных однорядных нитей и одноклеточные формы неизвестны, но в жизненном цикле сохранились одноклеточные стадии, представленные репродуктивными клетками полового или бесполого размножения. Подвижные клетки имеют очень своеобразную организацию жгутикового аппарата.

Пигментный состав сближает бурые водоросли с золотистыми. Помимо хлорофиллов а и с обнаружены β- и ε-каротиноиды, а также несколько ксантофиллов (фукоксантин, виолоксантин, антероксантин, зеаксантин). Очень своеобразен и состав запасных продуктов, к числу которых относятся маннит и ламинарин, представляющие собой смесь полисахаридов, близких к хризоламинарину. Крахмал не обнаружен, но зато происходит накопление большого количества танинов (фукозанов). Они концентрируются в мелких пузырьках — физодах, которые располагаются преимущественно вокруг ядра. Высоким содержанием фукозанов отличаются апикальные клетки. Кроме того, в талломе обнаружены особые клетки, которые специализируются на накоплении этих соединений.

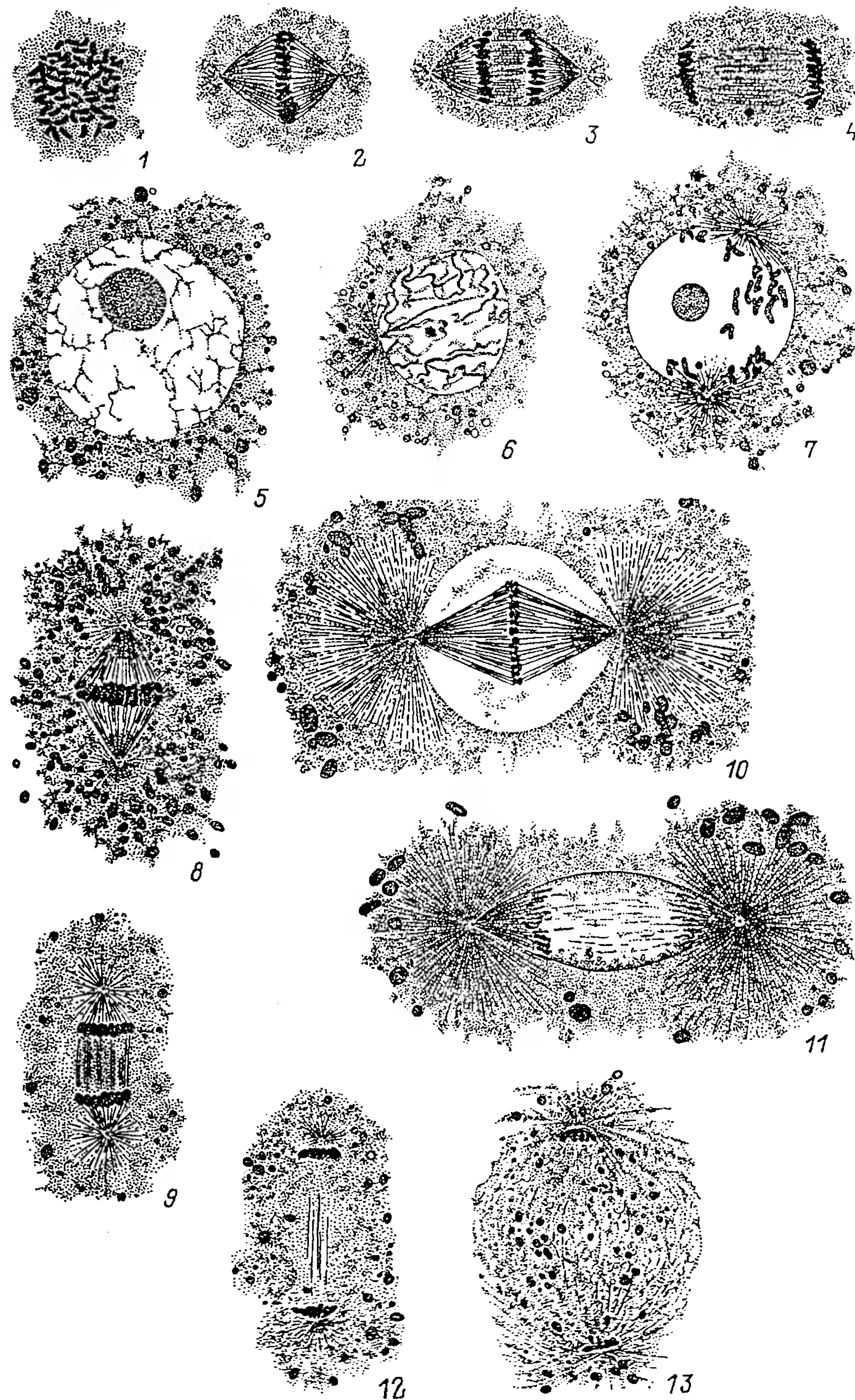
Жизненный цикл бурых водорослей характеризуется изоморфной и гетероморфной сменой поколений. Размножение осуществляется вегетативным, половым и бесполом путем. Половой процесс может быть изогамным, оогамным, реже гетерогамным.

Первые кариологические исследования бурых водорослей проведены в конце прошлого века. Объектами исследования служили, как правило, *Fucus* и другие представители пор. *Fucales* (Farmer, Williams, 1896; Strasburger, 1897; Swingle, 1897). Из последующих работ по обстоятельности анализа как митоза, так и мейоза (рис. 45) выделяются исследования Ямануши (Yamanouchi, 1909a, 1909b). В дальнейшем неоднократно предпринимались попытки цитологически изучить жизненный цикл, установить место редукционного деления и произвести подсчет числа хромосом у различных представителей бурых водорослей.

Организации ядра до сих пор уделяется мало внимания. Клетки большинства бурых водорослей одноядерные, хотя встречаются и многоядерные. Последние особенно характерны для некоторых представителей пор. *Laminariales*. Независимо от положения в талломе преобладают круглые, овальные или яйцевидные ядра, реже грушевидные или дольчатые, как например у *Zonaria* (Neushul, Dahl, 1972b). Размеры ядра даже в пределах таллома колеблются весьма значительно, например у *Halidrys siliquosa* (Naylor, 1958b; Roberts, 1966) от 3.0 до 10 мкм. В зависимости от состояния хроматина различают ахромоцентрические, простые и сложные хромоцентрические, а также плотные хроматиновые ядра. Тот или иной тип ядра определяется прежде всего фазой жизненного цикла, функциональным состоянием клетки и положением в талломе. Так, у *Fucus serratus* (Roy, 1938—1939) ахромоцентрические ядра встречаются в подкоровом слое и медулле, простые хромоцентрические — в меристодерме, сложные хромоцентрические — в апикальных клетках таллома.

В перинуклеарной зоне ядра обычно располагаются диктиосомы, митохондрии, элементы ЭС, многочисленные МТ. Как правило, в зооспорах, реже и в вегетативных клетках около ядра, иногда в небольшом углублении ядерной оболочки располагается в одних случаях (*Ascomyllum nodosum*, *Dictyota dichotoma*) 1, в других (*Carpomitra cabrerae*, *Scytosiphon lomentaria*) — 2 центриоли. Они либо плотно прилегают к ядерной оболочке, либо лежат на некотором удалении от нее и окружены электронноплотным аморфным веществом, которому приписывается роль МТОЦ. Ядерная оболочка обычно образует выросты, переходящие в каналы ЭС хлоропласта. Ядра некоторых вегетативных клеток бурых водорослей, например *Zonaria farlowii* (Liddle, Neushul, 1969), окружены дополнительной перинуклеарной оболочкой, а в клетках спорфита *Padina vickersiae* (Fagerberg, Dawes, 1973) возникает система из нескольких таких оболочек.

Трудность изучения митозов бурых водорослей обусловлена их ритмичностью, строгой приуроченностью к определенным внешним факторам: связью, например, с приливами—отливами, сезонностью, температурой, интенсивностью света, продолжительностью светового периода и т. д. В природе митозы чаще всего начинаются в период прилива. В лабораторных условиях нередко приходится прибегать к различного рода воздействиям, стимулирующим деление. У высокоорганизованных представителей, как например у *Fucus*, митозы



встречаются в строго определенных частях таллома. Первым признаком перехода ядра к делению служат появление второй центриоли и их расхождение в противоположные стороны.

У бурых обнаружен только один тип митоза — полузакрытый центрический, что соответствует представлению об этих водорослях как о весьма специализированной и монотипной таксономической группе.

Полное (Swingle, 1897; Zimmermann, 1923; Ogawa, 1971) или частичное (Williams, 1904a; Yamanouchi, 1912; Carter, 1927; Subrahmanyam, 1956, 1957b) сохранение ядерной оболочки до конца митоза наблюдалось даже в световом микроскопе, причем иногда (Yamanouchi, 1909a; Evans, 1962b) указывается на ее исчезновение только в полярных областях. Последнее, как оказалось, достаточно точно соответствует действительности, что впоследствии полностью подтвердилось электронномикроскопическими исследованиями митоза (Leedale, 1970; Neushul, Dahl, 1972b; La Claire, 1982). Появлению полярных отверстий может предшествовать дифференциация ядерной оболочки около центриолей. Она сопровождается образованием углублений и скоплением в них электронноплотного вещества, МТ, пузырьков и рибосом (Berkaloff, 1963; Bouck, 1965; Neushul, Dahl, 1972b; Markey, Wilce, 1975; La Claire, 1982; Motomura, Sakai, 1985). У *Carpomitra cabreræ* (Motomura, Sakai, 1985), *Pylaiella littoralis* (Markey, Wilce, 1975) после образования полярных отверстий сохраняющаяся часть ядерной оболочки фрагментируется и в таком виде остается до конца митоза, а у *Sphacelaria tribuloides* (Katsaros et al., 1983) фрагментация происходит в начале анафазы и завершается исчезновением в телофазе. Возможно, этим обстоятельством объясняются сообщения об исчезновении ядерной оболочки на различных стадиях митоза (Kylin, 1918; Kunieda, 1928; Okabe, 1930; Tomita, 1932; McKay, 1933; Gibb, 1937; Roy, 1938—1939; Inoh, Hiroe, 1954a; Naylor, 1956; Evans, 1965, 1966; Roberts, 1966; Kumagae, Inoh, 1966).

Центриоли обычно располагаются на полюсах веретена. Лишь у *Cutleria cylindrica* (La Claire, 1982) местом конвергенции МТ веретена оказываются диктиосомы, а центриоли не связаны с полюсами и лежат в цитоплазме на значительном удалении от них. В более высокоорганизованных порядках появление центриолей становится нерегулярным и обычно приурочено к периоду образования репродуктивных клеток.

Для митоза бурых водорослей характерно растворение ядрышка, не имеющего строгой временной приуроченности: в одних случаях, например у *Fucus vesiculosus* (Roy, 1938—1939), это происходит на ранних этапах профазы, в других — у *F. platycarpus* Thur. (Roy, 1938—1939), *Chorda filum* (Kylin, 1918) — до конца профазы, в

Рис. 45. Ядерные деления в клетках *Fucus vesiculosus*. (По: Yamanouchi, 1909a).

1—4 — деление в вегетативных клетках таллома женского растения (1 — ранняя профаза, 2 — ранняя метафаза, 3 — анафаза, 4 — поздняя анафаза); 5—13 — деление в оогонии (5 — неделяющееся ядро оогонии, 6 — ранняя профаза I, 7 — профаза I, 8 — метафаза I, 9 — анафаза I, 10 — метафаза I при интактной ядерной оболочке, 11 — анафаза I при сохранении ядерной оболочки, 12 — телофаза I, 13 — поздняя телофаза I).

третьих — у *Sargassum thunbergii* (Ogawa, 1971), *S. horneri* (Turn.) Ag. (Okabe, 1930), *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb. (Moss, Elliot, 1957; Naylor, 1958b; Roberts, 1966), *Bifurcaria tuberculata* Stachh. (Roy, 1938—1939), *Coccophora langsdorfii* (Turn.) Grev. (Tomita, 1932), *Phloeospora brachiata* Born. (= *Stictyosiphon*) (Mathias, 1935a) — до прометафазы, а у *Undaria pinnatifida* (Inon, Nishibayashi, 1955), *Cystoseira myriophylloides* Sauvageau (Roy, 1938—1939), в зиготах *Pelvetia canaliculata* Denc. et Thur. (Subrahmanyam, 1957a) — до конца метафазы. Заложение МТ веретена происходит внеядерно с последующим перемещением в ядро. Хромосомы, как правило, лишены дифференцированных центромер.

Ядро сохраняет связь с каналом ЭС хлоропласта. Существование межзонального веретена оказывается непродолжительным. Для бурых водорослей характерно узкое, конусовидное веретено. В редких случаях, например у *Dictyota* (Williams, 1904a), образуется веретено с усеченными полюсами; в ядре зиготы *Pelvetia canaliculata* (Subrahmanyam, 1957b), в вегетативных клетках *Pterygophora californica* Ruprecht (McKay, 1933), в спорофитах *Undaria pinnatifida* (Inon, Nishibayashi, 1955) появляется веретено с округлыми полюсами. Почти круглое по форме веретено образуется у *Sphacelaria bipinnata* (Zimmermann, 1923), но со временем оно вытягивается и становится конусовидным.

Весьма продолжительна телофаза митоза, поэтому она изучена достаточно подробно.

16. КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ОТДЕЛ RHODOPHYTA)

Красные водоросли представляют собой своеобразную, довольно обособленную группу организмов, в состав которой входят как одноклеточные (пор. *Porphyridiales*), так и многоклеточные (остальные порядки) формы. Талломы отличаются сложной морфологической и анатомической организацией, оригинальным строением оогония — со специализированным приспособлением (трихогиной) для улавливания сперматиев, сложным характерным развитием зиготы, своеобразием жизненного цикла, отсутствием подвижных форм и стадий, спецификой клеточной организации. Необычен набор пигментов, среди которых помимо хлорофиллов а и d, каротинов присутствуют с-фикоцианин, фикобилины и фикоэретрин. Продуктом ассимиляции служит особая форма крахмала — багрянский крахмал, близкий по составу к амилопектину и гликогену, который откладывается за пределами хлоропласта. Запасные продукты — флоридозид и липиды.

При половом размножении женская гамета остается связанной с материнским растением. Зигота развивается на этом же растении, является его составной частью. Мужские гаметы (сперматии) — мелкие, лишены жгутиков.

Первые исследования митоза красных водорослей относятся к началу текущего столетия (Yamanouchi, 1906a; 1906b). С этого времени определение места редукционного деления и последовательность ядерных фаз становятся неотъемлемой составной частью

описания жизненного цикла *Rhodophyta* (Kylin, 1914, 1916a, 1916b, 1916c, 1917, 1923, 1928; Svedelius, 1915, 1933, 1937, 1942; Drew, 1934, 1937, 1939, 1943, 1944, 1955).

Трудности кариологического изучения красных водорослей обусловлены мелкими размерами ядер и нерегулярностью митозов. В конце прошлого столетия появляется первое описание ядра (Joffe, 1896). Объектом исследования стала *Porphyra*. Последующие исследования показали, что клетки бангиевых (подкласс *Bangiophycidae*) одноядерные, у флоридовых (подкласс *Florideophycidae*) наряду с одноядерными имеются и многоядерные (Lewis, 1909; Whittick, West, 1979). Самые мелкие ядра не превышают 1 мкм в диам. Размер ядер варьирует в зависимости от типа клетки, ее возраста и местоположения в талломе (Kylin, 1923; Rao, 1966). Чаще других встречаются простые хромоцентрические, реже ахромоцентрические ядра, и только на определенных стадиях жизненного цикла (в зрелых сперматиях) появляются сложные хромоцентрические или приближающиеся к спермальным.

Митоз впервые был описан у *Corallina officinalis* var. *mediterranea* (Davis, 1898). Постепенно (Wolfe, 1904; Yamanouchi, 1906a, 1906b, 1921; Lewis, 1909; Svedelius, 1911, 1912, 1914c, 1935; Kylin, 1914, 1916b, 1916c; Westbrook, 1928, 1930; Yabu, Kawamura, 1959; Magne, 1964c; Dixon, 1966) круг объектов исследования значительно расширился, но полученные сведения весьма отрывочны и трудно сопоставимы. Электронномикроскопические исследования митоза начаты сравнительно недавно (в 70-х годах) и пока остаются весьма разрозненными, но и они дают представление об относительной его однотипности при многочисленных различиях в деталях.

Митозы красных водорослей относятся к полузакрытому ацентрическому типу. Формированию полярных отверстий, как правило, предшествует дифференциация ядерной оболочки. Ее характер и степень весьма различны. У *Dasya baillouviana* (Phillips, Scott, 1981) происходят уплотнение полярных областей ядра и концентрация пор, после чего начинается фрагментация ядерной оболочки, завершающаяся образованием полярных отверстий. Такого же типа уплощение ядерной оболочки или образование небольшого углубления отмечено у *Polysiphonia harveyi* (Broadwater, Scott, 1983). Однако чаще появляется лишь слабая выемка.

В дальнейшем ядерная оболочка ведет себя по-разному, например у *Porphyridium purpureum* (Schornstein, Scott, 1982) выемка преобразуется в своеобразный карман, который постепенно углубляется в ядро, но ни одна из цитологических структур, включая и МТ, туда не заходит. У *Flintiella sanguinaria* (Scott, 1986) на каждом полюсе появляется одно или более направляющихся навстречу друг другу углублений с заходящими туда из цитоплазмы МТ. Последующая судьба этих углублений не прослежена. Сходный тип поведения ядерной оболочки обнаружен у *Batrachospermum* (Scott, 1983), занимающего одну из низших ступеней развития флоридовых (пор. *Nemaliales*). Образующиеся на полюсах одно, изредка два углубления имеют разную ширину и со временем сильно вытягиваются в длину (рис. 46). В

них со стороны цитоплазмы заходят не только МТ, но и цистерны шероховатой ЭС, а также многочисленные рибосомы. Постепенно ядерная оболочка, формирующая углубления, фрагментируется, а затем разрушается, и на этом месте появляются полярные отверстия. Находящиеся в углублениях ядерной оболочки МТ переходят в нуклеоплазму и из внеядерных становятся внутриядерными. У остальных изученных к настоящему времени флоридовых оболочка ведет себя сходным образом. У них дифференциация полярных областей заканчивается образованием четкого выступа.

Полузакрытые митозы красных водорослей отнесены к числу ацентрических, поскольку на полюсах веретена хотя и появляются так или иначе связанные с образованием его МТ особые полярные комплексы, по всей видимости выполняющие функции центриолей, но они не имеют с ними ничего общего ни по своей организации, ни по поведению. По аналогии с митозами диатомовых такие митозы правильнее относить к особой разновидности ацентрических. Необходимо подчеркнуть, что полярные образования диатомовых и красных водорослей при чисто внешнем сходстве обнаруживают принципиальное различие во внутренней организации, а в каждой из этих групп в свою очередь имеются многочисленные отклонения в деталях. Общность происхождения полярных образований и их генетическое родство с центриолями находят обоснования.

Полярные комплексы в одних случаях (*Polysiphonia harveyi*) относятся к числу постоянных структур клетки (Broadwater, Scott, 1983), в других (*Membranoptera platyphylla*) — временных образований, появление которых строго приурочено к определенным стадиям митоза (McDonald, 1972). Несомненно, в прямой связи с полярными комплексами находятся структуры, ранее известные как центриоли, центриолеподобные образования, или киноплазматические колпачки (Davis, 1898; Wolfe, 1904; Yamanouchi, 1906a 1906b, 1921; Lewis, 1909; Kylin, 1916c; Cleland, 1919; Dangeard, 1927; Westbrook, 1928, 1935; Svedelius, 1935; Mullahy, 1952; Yabu, Kawamura, 1959; Magne, 1964a).

В отличие от одноклеточных форм у многоклеточных в той или иной степени развивается перинуклеарная оболочка. У одних водорослей она существует на протяжении всего митотического цикла. Так, у *Dasya bailouviana* (Phillips, Scott, 1981) в интерфазе перинуклеарная оболочка представлена единственным каналом вокруг ядра, а в ходе митоза интенсивно развивается и формирует систему из двух, чаще трех взаимосвязанных каналов, образующих на полюсах веретена своеобразные уплотнения в виде колпачков. В то время у других, в частности у *Batrachospermum ectocarpum* (Scott, 1983), она появляется только в профазе сначала в виде фрагментов, затем

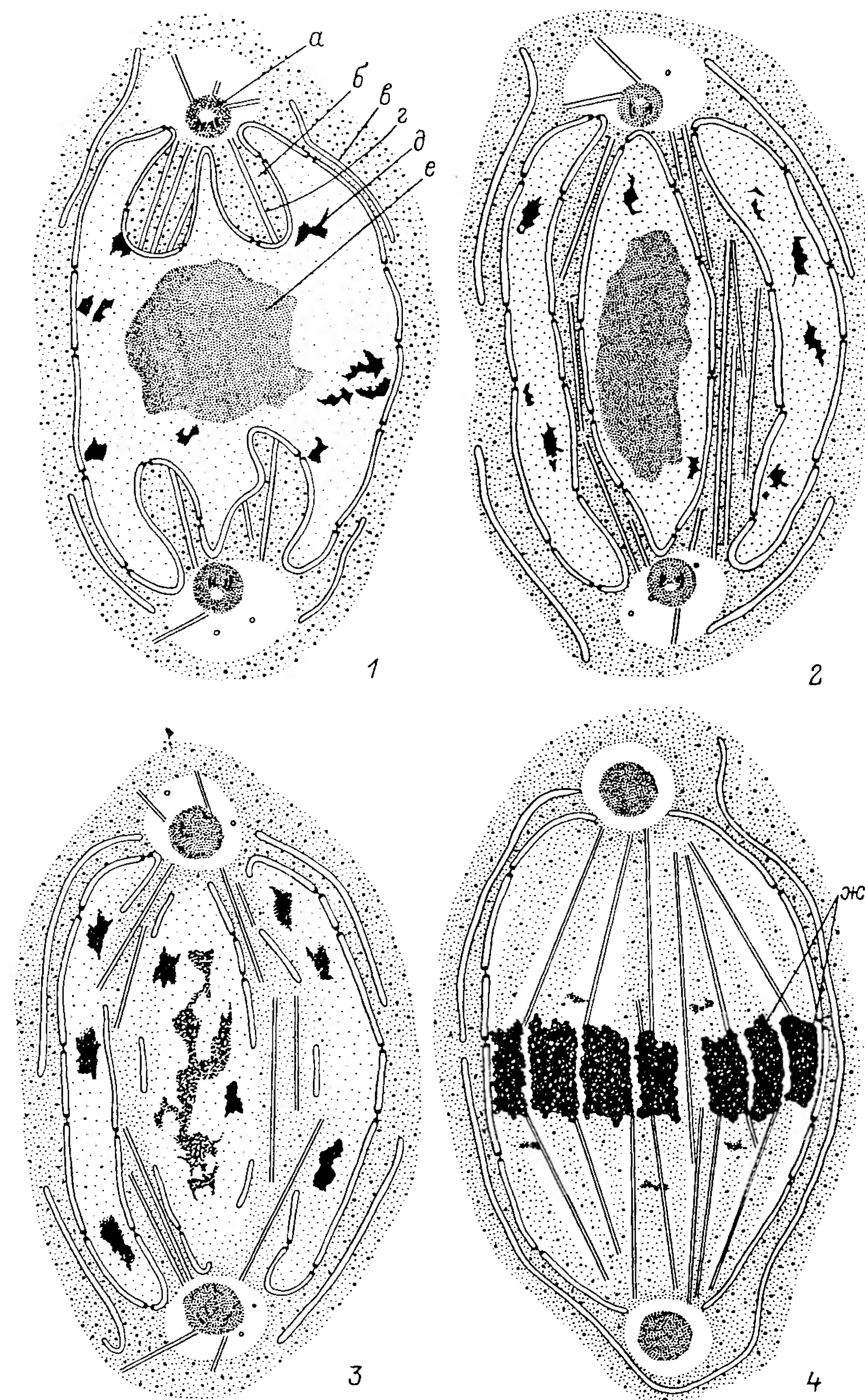


Рис. 46. Интерпретация прометафазных и метафазных ядер пресноводной красной водоросли *Batrachospermum ectocarpum*. (По: Scott, 1983).

1 — профаза; 2 — прометафаза; 3 — поздняя прометафаза; 4 — метафаза. а — полярный комплекс; б — углубления, образованные ядерной оболочкой; в — фрагмент перинуклеарной оболочки; з — МТ; д — хроматин; е — ядрышко; ж — хромосомы.

интенсивно разрастается и образует вокруг ядра систему из 1—2 каналов с колпачками на полюсах веретена. Иногда появление перинуклеарной оболочки может происходить лишь в премейотических ядрах (Vesk, Borowitzka, 1984). Примечательно, что после завершения мейоза вновь образовавшиеся ядра окружаются системой каналов ЭС, которые располагаются не параллельно ядерной оболочке, а перпендикулярно к ней.

Веретено у красных водорослей закладывается снаружи ядра. С появлением полярных отверстий оно перемещается в ядро, где формирование и заканчивается. Полярные концы одной части его МТ вступают в контакт с внутренней мембраной ядерной оболочки, а другой — проходят через полярные отверстия к перинуклеарной оболочке в зону расположения колпачка.

Кинетохоры обычно выступают наружу или полупогружаются в хромосомы. К каждому из них подходит одна или несколько МТ.

В анафазе формируется межзональное веретено, которое со временем становится узким и искривленным, иногда происходит постепенное исчезновение МТ в наиболее узкой его части. Одновременно начинается распад полярных образований и перинуклеарной оболочки в первую очередь в полярной зоне. Межзональное веретено дезинтегрируется очень быстро, и вновь образовавшиеся ядра мигрируют навстречу друг другу, иногда этому процессу препятствует появление центральной вакуоли (Yabu, Kawamura, 1959).

Хотя предпринимаются попытки найти специфику митозов у двух классов красных водорослей, но, по всей видимости, подразделение митозов на бангиевые и флоридовые окажется несостоятельным. Сейчас скорее есть основания для разграничения на митозы одноклеточных и многоклеточных красных водорослей.

К отличительным особенностям митозов одноклеточных красных водорослей следует отнести отсутствие перинуклеарной оболочки, образование очень широких полярных отверстий, появление в поздней анафазе чрезвычайно характерной межзональной зоны, слабую дифференциацию кинетохоров и прикрепление к ним только одной МТ. У *Porphyridium* к этому добавляются особенности морфологии и поведения полярного образования, которое является уникальным для эукариот. Только у *Porphyridium* ядерная оболочка образует на полюсах веретена глубокие выросты в глубь ядра, лишённые МТ и других цитоплазматических структур, в непосредственной близости от полярных образований располагаются микротела. Следует отметить, что подобные тела обычно присутствуют около ядер *Pyramimonas* — одного из представителей зеленых водорослей из числа примитивных вольвоксовых (Norris, Pearson, 1975), в клетках которого, однако, формируются типичные центриоли. Тем не менее относить на этом основании одноклеточные красные водоросли к числу примитивных эукариот вряд ли правомочно, поскольку их митоз в целом не более примитивен, чем в других группах низших эукариотических организмов.

Митоз многоклеточных красных водорослей характеризуется присутствием перинуклеарной оболочки, дифференциацией ядерной

оболочки в зоне расположения полярных комплексов с образованием выступа, появлением очень своеобразных широких плоских полюсов веретена, хромосом с четкими кинетохорами, к которым подходит несколько МТ, полярными комплексами в виде двух полых цилиндров.

К различиям подобного рода между митозами одноклеточных и многоклеточных красных водорослей, учитывая слабую их изученность, следует относиться с большой осторожностью. При расширении круга объектов исследования различия могут быть значительно сглажены. К этому выводу приводит анализ митозов у водорослей из пор. *Nemaliales*. Несомненный интерес представляет и митоз *Batrachospermum*, который в некотором роде занимает промежуточное положение между митозом одноклеточного *Porphyridium* и многоклеточной *Polysiphonia*. Так, только у *Batrachospermum* и *Porphyridium* образуются необычайно широкие полярные отверстия. В то же время у *Batrachospermum*, как и у всех многоклеточных водорослей, имеется перинуклеарная оболочка, но полярные комплексы сохраняются не до конца митоза.

* * *

Изложенные выше сведения о типах митоза в различных отделах водорослей можно суммировать в виде таблицы. Из нее видно, что

Таблица 3

Распределение типов митоза в различных отделах водорослей

Таксон	Закрытый		Полузакрытый		Открытый	
	центр.	ацентр.	центр.	ацентр.	центр.	ацентр.
Chlorophyta	+	+	+	—	+	+
<i>Volvocophyceae</i>	+	—	+	—	+	—
<i>Chlorococcophyceae</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Ulotrichophyceae</i>	+	+	+	—	+	+
<i>Conjugatophyceae</i>	—	+	—	—	—	+
<i>Siphonophyceae</i>	+	+	—	—	—	—
Euglenophyta	+	—	—	—	—	—
Charophyta	—	—	—	—	+	+
Dinophyta	+	—	—	—	—	—
Cryptophyta	—	—	—	—	+	—
Chloromonadophyta	—	—	+	—	—	—
Bacillariophyta	—	—	—	+	—	—
Chrysophyta	+	—	+	+	+	—
<i>Ochromonadales</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Chromulinales</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Prymnesiales</i>	+	—	—	—	+	—
<i>Pavlova</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Hymenomonadales</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Pelagococcus</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Isochrysidales</i>	+	—	—	—	—	—
Xanthophyta	+	—	+	—	—	—
Phaeophyta	—	—	+	—	—	—
Rhodophyta	—	—	—	+	—	—

МЕЙОЗ, ИЛИ РЕДУКЦИОННОЕ ДЕЛЕНИЕ

среди *Chlorophyta* разнообразие типов митоза наиболее полно представлено в группах, относимых к прогрессивным линиям развития. Подобная закономерность четко прослеживается при сравнении *Chlorophyta* с остальными отделами водорослей, представляющими слепые ветви эволюции. Митозы последних более однотипны или во всяком случае не столь разнообразны, как у *Chlorophyta*.

Митоз относится к числу универсальных признаков организма, поскольку его существование в принципе невозможно без правильного равномерного распределения геномов. Подобного рода признаки открывают возможность сравнивать между собой самые различные организмы и судить об особенностях их эволюции. Поэтому митоз является одним из самых надежных филогенетических индикаторов. Как правило, если митоз начинает регрессировать или, наоборот, усложняться и специализироваться, то эта тенденция благодаря существованию системы коррелятивных связей немедленно передается организму, способствует общему понижению или соответственно повышению его организации и определяет направление дальнейшего развития. Без сомнения, митоз должен быть отнесен к числу объединяющих (интегрирующих) факторов эволюции. Это касается как митоза в целом (эвгленомитоз, диномитоз), так и частных его проявлений (полярные комплексы диатомовых и красных водорослей). В том и другом случае речь идет не только о специфике митоза как такового, но и о своеобразии всей таксономической группы в целом, которой такой митоз свойствен.

Четкая закономерность в распределении митозов в различных филогенетических группах водорослей свидетельствует о существовании общего механизма, приводящего к относительной однородности биологическую систему при сохранении высокой степени ее стабильности. С одной стороны, он консервирует систему, а с другой — оставляет ее достаточно лабильной, позволяющей сравнительно быстро приспособиться к постоянно меняющимся условиям существования. Такая сбалансированность в организации обеспечивает высокую живучесть организмов. Разнообразие (нестабильность) типов митоза присуще примитивным группам низших эукариот, что, в частности, выявлено у *Chlorophyta*, в то время как в специализированных группах обнаруживается относительное однообразие типов митоза, т. е. разнообразие вариантов митоза значительно сокращается (стабилизируется). Другими словами, в эволюции ядерного аппарата, со всей очевидностью, приложим принцип, лежащий в основе стабилизирующего отбора. Каждый из отделов водорослей имеет свои скорость, потенциал и конечный уровень развития, границы биологического усовершенствования одноименных структур, степень их постоянства, а следовательно, и свою неповторимость. Поэтому у одних монадных форм (эвгленовые и динофлагеллаты) закрепляется закрытый центрический митоз, у других (криptomonеды) — открытый центрический, у третьих (хризмонеды) — полужакрытый центрический.

Мейоз относится к особому типу ядерного деления. Он встречается у тех организмов, в жизненном цикле которых имеется половой процесс, приводящий к слиянию мужской и женской половых клеток, образованию зиготы и удвоению числа хромосом. Мейоз представляет собой своеобразный регуляторный механизм, с помощью которого восстанавливается после оплодотворения исходное гаплоидное состояние.

Появление полового процесса и мейоза приводит к усложнению жизненного цикла и чередованию гаплоидного и диплоидного состояний. Нередко изменение уровня пloidности сопровождается морфологическими различиями гаплонтов и диплонтов.

Наряду с этим существует большая группа водорослей, у которых половой процесс и редукционное деление отсутствуют и на протяжении всего жизненного цикла организмы остаются гаплоидными (гаплоидный спорофит). Жизненный цикл этих водорослей очень прост и сопровождается лишь последовательными морфологическими преобразованиями таллома.

Мейоз в зависимости от места в жизненном цикле может быть зиготическим, спорическим и гаметическим. Зиготический мейоз происходит во время первого деления зиготы. Он характерен для многих водорослей, в цикле развития которых диплоидное состояние ограничено периодом существования зиготы, а гаплоидное состояние оказывается преобладающим, как например у вольвоксовых, хлорококковых. Спорический мейоз приурочен к периоду образования спор, которые затем дают начало гаплоидному поколению — гаметофиту (можно встретить практически у всех красных водорослей). Гаметический мейоз происходит во время образования мужских и женских гамет, что характерно, в частности, для диатомовых.

Мейоз включает 2 последовательных деления (I и II деления мейоза), из которых только одно (чаще всего I) — редукционное (гетеротипическое), сопровождающееся уменьшением числа хромосом в 2 раза, а II — эквационное (гомотипическое), по внешнему виду практически не отличается от обычного митоза. Очень редко редукционным оказывается II деление.

При мейозе синтез ДНК происходит только перед I делением, во время II деления S-период выпадает. Сопровождающие мейоз процессы принципиально отличаются от митоза. Непременные ус-

ловия мейоза — сближение, конъюгация, или синапсис гомологичных хромосом, и образование бивалентов в профазе с последующим расхождением их на противоположные полюса веретена в анафазе. В результате образующиеся после деления ядра получают уменьшенное в 2 раза число хромосом.

1. СТАДИИ МЕЙОЗА

У животных и растительных организмов мейоз протекает сходным образом. Отклонения очень незначительны и касаются, как правило, деталей. При I и II делениях мейоза, как и при митозе, различают те же последовательные фазы: про-, мета-, ана- и телофазу. Интерфазные ядра до и после мейоза по внешнему виду не отличаются от соматических. Вступление ядра в мейотическое деление сопровождается довольно значительным увеличением его диаметра (в 2 раза и более).

Профаза I деления мейоза, или сокращенно профаза I, более продолжительна и разнообразна по характеру преобразований в ядре по сравнению с профазой митоза. Длительность профазы I обусловлена ее приуроченностью к периоду клеточного роста и сложностью происходящих в ядре процессов, в первую очередь связанных с конъюгацией хромосом. Несмотря на непрерывность течения профазы I, в ней удается различить 6 сменяющих друг друга этапов: пролептонему, лептонему, зигонему, пахинему, диплонему, диакинез.

Пролептонема соответствует ранней профазе митоза и характеризуется заметным увеличением конденсированного хроматина преимущественно в виде тонких нитевидных структур.

Лептонема связана с появлением хромосом в виде длинных извитых, нередко четковидных нитей, которые сначала располагаются в ядре свободно без особого порядка, а затем стягиваются как бы к общему центру в очень характерный, плотный клубок, прилегающий к ядерной оболочке, причем такая локализация хромосом сохраняется и на двух последующих этапах профазы.

Зигонема сопровождается конъюгацией отдельных участков гомологичных хромосом и заканчивается их полным по всей длине объединением (синапсисом) в пары, называемые бивалентами, количество которых уменьшается вдвое по сравнению с числом хромосом, а сами они укорачиваются и становятся в 2 раза толще, чем в лептонеме. Четковидная организация хромосом приобретает характерный вид цепочки, состоящей из прилегающих друг к другу интенсивно окрашенных гранул, или хромомеров. Синапсис хромосом осуществляется с помощью синаптинемальных комплексов. Они располагаются между парой гомологичных хромосом бивалента и состоят из трех компонентов: двух боковых и лежащего между ними менее плотного центрального. Каждый из боковых компонентов находится в контакте только с одной прилегающей к нему гомологичной хромосомой бивалента. С помощью таких синаптинемальных комплексов хромосомы прикрепляются к ядерной оболочке,

причем обычно только на небольшом ее участке, что и обуславливает эффект “клубка”. Формирование синаптинемального комплекса сопровождается синтезом белка в мембране ядерной оболочки, ДНК и гистона в хромосоме. Синаптинемальный комплекс сохраняется достаточно долго и очень детально изучен особенно у бурых (Toth, Markey, 1973; Markey, Wilce, 1976a; Katsaros, Galatis, 1986) и красных водорослей (Priou, 1969; Kugrens, West, 1972a; Pueschel, 1979; Vesk, Borowitzka, 1984; Broadwater et al., 1987a; Sheath et al., 1987).

Пахинема характеризуется появлением толстых, иногда закрученных друг вокруг друга гомологичных хромосом в составе бивалента, каждая из которых продольно расщепляется и образует 2 хроматиды. Биваленты на этой стадии состоят из 4 хроматид и часто называются тетрадами. В период пахиномы происходит одно из важных событий мейоза — обмен гомологичными участками хромосом (кроссинговер).

Диплонема начинается с разрушения синаптинемального комплекса и ослабления силы притяжения гомологичных хромосом, которые приобретают вид двойных толстых нитей и постепенно отделяются друг от друга. Именно в этот период становятся отчетливыми места перекреста хроматид (хиазмы), при участии которых осуществляется кроссинговер. В каждом биваленте имеется по меньшей мере одна хиазма, а вообще их число может варьировать довольно широко. В зависимости от числа и положения хиазм биваленты принимают форму креста, кольца, восьмерки и других, более сложных фигур. Нередко на этом этапе хромосомы неожиданно начинают разрыхляться и соответственно слабее окрашиваться, а ядро принимает почти интерфазный вид. Такое состояние названо диффузионным, регрессионным, или состоянием покоя. Оно непродолжительно и связано с особенностями метаболических процессов, после завершения которых хромосомы, как правило, возвращаются в исходное состояние и снова начинают интенсивно окрашиваться.

Диакинез легко устанавливается по максимальному укорочению хромосом. К концу кроссинговера функциональная роль хиазм исчерпывается, и по мере разъединения бивалентов они перемещаются на концы хроматид (этот процесс получил название терминализации), а затем сползают. В результате биваленты принимают вид параллельно лежащих палочек.

К концу профазы биваленты, до этого расположенные по всему пространству ядра, перемещаются к его поверхности. Одновременно заканчивается растворение ядрышка и ядерной оболочки.

Метафаза I начинается с перемещения бивалентов в экваториальную область формирующегося веретена.

Анафаза I находится в прямой связи с расхождением гомологичных хромосом, представляющих собой диады хроматид, на противоположные полюса веретена. Центромеры таких хромосом делению не подвергаются. Вследствие этого каждая полярная группа содержит половинное, гаплоидное число хромосом вместо диплоидного, которое было в исходном ядре перед I делением мейоза. Скорость

расхождения хромосом различна. Быстрее других достигают полюсов веретена короткие хромосомы с небольшим количеством хиазм в биваленте и преимущественно терминальным их положением. Длинные, сильно перекрученные в бивалентах хромосомы с множественными хиазмами достигают полюсов значительно позднее.

Телофаза I длится с момента достижения хромосомами полюсов веретена до восстановления ядерной оболочки и ядрышка. Одновременно начинается деспирализация хромосом.

За телофазой I обычно следует интеркинез. Продолжительность его варьирует у водорослей в довольно широких пределах. Иногда интеркинез может выпадать, и тогда хромосомы, не завершая процесса спирализации, переходят в профазу следующего, II деления мейоза. При этом составляющие их диады хроматид, удерживаемые неразделенной центромерой, образуют чрезвычайно характерную фигуру креста. Если интеркинез оказывается очень длительным, то он нередко сопровождается частичной деспирализацией хромосом и выпадением профазы. II деление мейоза начинается без репликации хромосом, и ему не предшествует синтез ДНК.

Профаза II либо очень короткая, либо вовсе выпадает.

Метафаза II завершается перемещением хромосом, каждая из которых представляет собой диаду плотно прилегающих друг к другу хроматид, в экваториальную область веретена.

Анафаза II напоминает аналогичную фазу митоза с той лишь разницей, что на противоположные полюса веретена перемещаются хроматиды, которые образуются в диплонеме профазы I.

Телофаза II — последняя фаза мейоза, сопровождающаяся деспирализацией хромосом и образованием тетрады одинаковых по величине гаплоидных ядер.

Сложный, многоступенчатый характер мейоза можно представить следующим образом:



По сути, мейоз состоит из двух последовательных делений с однократным удвоением числа хромосом. Строго говоря, I деление не приводит к уменьшению плоидности, так как репликация хромосом завершается до наступления профазы I, а лишь возвращает хромосомы на диплоидный уровень. Поскольку между I и II делениями репликация хромосом отсутствует, то разделение диадных хроматид в анафазе II приводит к редукции диплоидного набора хромосом до гаплоидного. Редукция могла бы происходить за одно деление, если бы этому не предшествовала репликация хромосом. Однако, поскольку она, по-видимому, составляет часть механизма, инициирующего деление, то необходимо второе деление, но не сопровождающееся репликацией хромосом. Действительно, известны организмы, и к их числу относятся красные водоросли, у которых I деление происходит, а II выпадает. В этом случае уровень плоидности организма не меняется.

Принципиальное отличие митоза от мейоза состоит в том, что в первом случае единицей расхождения является хроматида, а во втором — хромосома, состоящая из двух хроматид. Во время анафазы I на каждый полюс направляется уменьшенное в 2 раза число хромосом, т. е. редукция их числа происходит, но степень плоидности остается прежней, так как каждая хромосома состоит из двух хроматид. Лишь после расхождения в анафазе II появляются гаплоидные ядра. Важное значение мейоза заключается не только в редукции числа хромосом, но также и в рекомбинации генетического материала, которая осуществляется при помощи обмена участками гомологичных хромосом (кроссинговера).

2. СВОЕОБРАЗИЕ МЕЙОЗА В РАЗЛИЧНЫХ ТАКСОНАХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

а. Мейоз Chlorophyta

У монадных и коккоидных представителей зеленых водорослей (классы *Volvocophyceae* и *Chlorococcophyceae*) половой процесс в жизненном цикле носит нерегулярный характер и часто ядра делются исключительно посредством митоза. Если появляются половые клетки и образуется зигота, то мейоз наступает во время ее I деления (зиготический мейоз). Мелкие размеры объектов и случайный характер мейоза до сих пор не позволили изучить его в деталях. Описание мейоза у *Chlamydomonas reinhardtii* (Triemer, Brown, 1977) показывает, что, как и при митозе, на полюсах веретена располагаются центриоли. Они появляются около ядра перед вступлением в деление или несколько позднее, в лептонеме. В ядерной оболочке образуются полярные отверстия. В зигонеме становятся отчетливыми синаптинемальные комплексы. Период их существования очень короткий и ограничивается диплонемой — диакинезом.

У улотриковых (класс *Ulotrichophyceae*) зооспоры и гаметы могут образовываться в любой клетке таллома, но начинается этот

процесс в апикальной области. Образование гамет связано с наступлением неблагоприятных условий и завершением периода интенсивного роста таллома. Редукционное деление происходит в зооспорангии перед образованием зооспор (спорический мейоз). Из всех стадий мейоза наиболее продолжительной оказывается профазы I: длится она около 1.5 ч, а в пределах профазы I чаще других встречаются зигонема и диакинез. Остальные этапы профазы I крайне редко обнаруживаются, и детали из-за мелких размеров не всегда удается различить (Allen, 1905; Carter, 1926; Föyn, 1929, 1934b; Ramanathan, 1939; Niizeki, 1957; Yabu, Tokida, 1960; Thiadens, Zeuthen, 1967; Dube, 1967; Jönsson, 1969; Bråten, 1971; Nordby, Hoxmark, 1972; Bråten, Nordby, 1973; Nordby, 1974).

У конъюгат (класс *Conjugatophyceae*) многие черты не только митоза, но и мейоза весьма специфичны (Godward, 1950a, 1954, 1961, 1966; King, 1959, 1960).

В жизненном цикле десмидиевых вегетативная клетка представляет гаплоидную фазу (гаметофит), а зигота, обычно покрытая толстой оболочкой и проходящая продолжительный период покоя, называемая зигоспорой, — более короткую, диплоидную. Ядра копирующих гамет образуют в зиготе дикарион и сливаются только во время ее прорастания непосредственно перед мейозом (зиготический мейоз). У десмидиевых он изучен более подробно, чем у зигнемовых (Klebahn, 1891; Starr, 1954; Fox, 1958; Brandham, Godward, 1965b; Lippert, 1967; Dubois-Tylski, 1972, 1978; Ling, Tyler, 1976; Blackburn, Tyler, 1980, 1981; Kasai, Ichimura, 1983; Ichimura, Kasai, 1989). Это обусловлено, во-первых, сравнительной регулярностью полового процесса (изогамного типа), во-вторых, крупными размерами ядер, что позволяет изучать мейоз очень детально, в-третьих, достаточно высокой способностью к гибридизации и возможностью проводить генетический контроль. В ходе первого исследования мейоза у *Closterium* и *Cosmarium* (Klebahn, 1891) были описаны практически все этапы мейоза, а своеобразные его детали установлены значительно позднее (Brandham, Godward, 1965a, 1965b). В частности, оказалось, что хромосомы десмидиевых имеют нелокализованные центромеры и обнаруживают черты сходства с такими представителями высших растений, как *Lusula*. Очень высокая степень асинхронности отличает I деление мейоза. Как следствие в метафазе одна часть бивалентов оказывается полностью спирализованной, состоящей из двух параллельных палочковидных хроматидных пар, вторая не завершает еще процесс терминализации и сохраняет крестообразную форму, т. е. находится в дипломе, а третья начинает перемещение к полюсам, при этом происходит разъединение хроматид в промежутке между их концами, что приводит к появлению очень характерных кольцевидных фигур. По этой причине метафазные пластинки оказываются не слишком четко дифференцированными и менее компактными, чем во время митоза. Веретено обычно выглядит усеченным, как и при митозе (King, 1960), но оно не всегда формируется. Такой аномальный мейоз завершается образованием

только одного, по-видимому, тетраплоидного ядра. Вероятно, оно оказывается нежизнеспособным, поскольку полиплоидное потомство отсутствует.

После анафазы I ядра сразу переходят в метафазу II, т. е. выпадает не только интеркинез, но и телофаза I, а также профазы II. Возможно, в промежутке между анафазой I и метафазой II происходит деспирализация хромосом, так как они становятся трудно различимыми, а затем снова четкими. В метафазе II наряду с типичными для десмидиевых усеченными веретенами появляются конусовидные. Из четырех образующихся в результате мейоза ядер только два (по одному ядру из каждой пары сестринских) остаются функционирующими, а два других дегенерируют. Весьма неожиданными оказались результаты генетического анализа, так как два выживающих ядра каждой тетрады несут противоположные аллели генов (Brandham, Godward, 1965a; Lippert, 1967; Kasai, Ichimura, 1983).

У зигнемовых мейоз также происходит при прорастании зигоспоры (зиготический мейоз) и наступает через несколько недель или даже месяцев после слияния гамет.

Первоначально мейоз был изучен у видов *Spirogyra* с очень мелкими хромосомами (Karsten, 1908; Tröndle, 1911). Как и у десмидиевых, ядра слившихся гамет образуют в зигоспоре дикарион. Более того, каждое из них в отдельности проходит лептоному—диакинез и образует биваленты. Значительно позднее была исследована *S. crassa* (Godward, 1961), у которой длина хромосом в метафазе достигает 7 мкм. Это позволило обнаружить много новых деталей мейоза. Оказалось, что диакинез и метафаза I по времени совпадают с началом образования оболочек зигоспоры. Когда их формирование заканчивается и начинается прорастание зигоспоры, то мейоз завершается. Ранняя профазы I встречается редко. В диакинезе исчезает ядрышко и появляется ядрышковое вещество, в которое погружаются образующиеся биваленты, как правило, характерной кольцевидной формы. Одновременно происходит дифференциация N.O. хромосом. Метафазные хромосомы в бивалентах по всей длине оказываются связанными друг с другом очень характерным образом посредством особых матричных выростов (рис. 47). Во время анафазы I у бивалентов при перемещении на полюса сохраняется своеобразный вид колец (рис. 48). Это происходит за счет сохранения связи на концах отделяющихся друг от друга хроматид. Такая картина наблюдается у всех организмов, хромосомы которых имеют нелокализованные центромеры. Как и у десмидиевых, анафаза I переходит в метафазу II, которая у зигнемовых проходит в отсутствие веретена. Из четырех образующихся после завершения деления ядер три abortируют. Аналогичные результаты получены при изучении мейоза у *Sirogonium* (Harada, Yamagishi, 1981, 1984b).

У сифоновых водорослей (класс *Siphonophyceae*) место редукционного деления в жизненном цикле строго не зафиксировано. В течение продолжительного времени считалось (Fritsch, 1935; Chapman, 1954, 1964; Smith, 1955), что мейоз у водорослей пор-

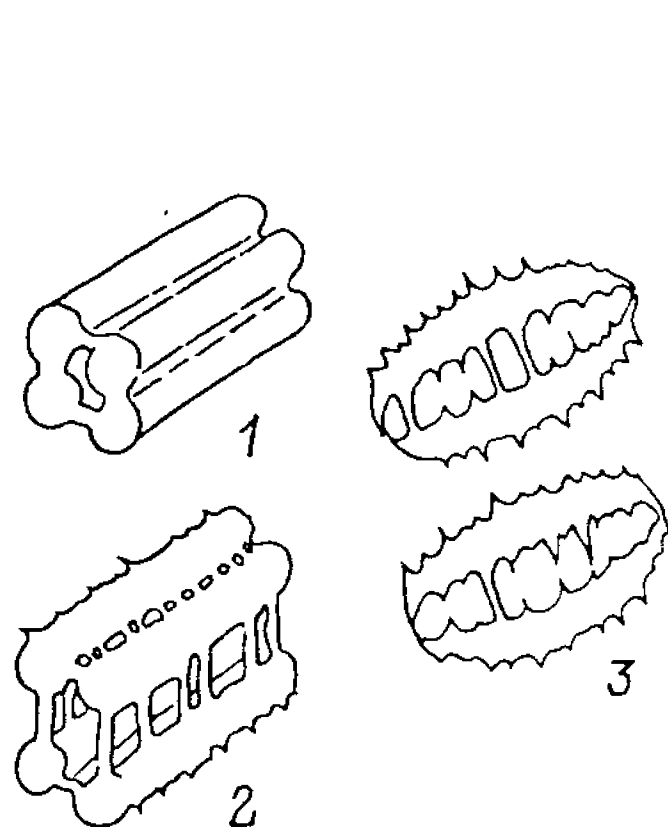


Рис. 47. Схематическое изображение бивалентов *Spirogyra crassa* с нелокализованными центромерами. (По: Godward, 1966).

1, 2 — в метафазе I; 3 — в анафазе I.

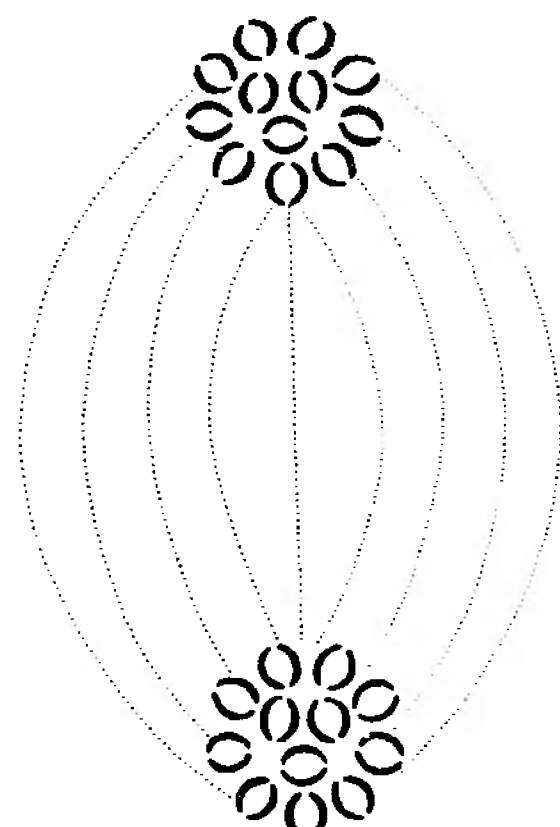


Рис. 48. Диаграмма анафазы I у *Spirogyra crassa*. (По: Godward, 1966).

Siphonales происходит в гаметангии перед образованием гамет (гаметический мейоз). Цитологические исследования подтвердили справедливость подобного утверждения только в отношении *Codium* (Williams, 1925; Schussnig, 1939a). Хотя при исследовании трех видов *Codium* с побережья Северной Каролины (*C. decorticatum* (Woodward) Howe, *C. fragile* (Suringar) Hariot ssp. *tomentosoides* (van Goor) Silva, *C. isthmocladium* Vicher) было установлено (Karpman, Martin, 1987), что *C. fragile* в этой зоне представлен исключительно апомиктическими женскими растениями, в то время как у двух других видов сохраняются половой процесс и образование анизогамет.

Однако у *Derbesia marina* (Neumann, 1967, 1969b) мейоз спорический. Ему предшествует характерная дифференциация ядер в спорангиях (рис. 49): одна часть сохраняет веретеновидную форму, присущую и вегетативным ядрам спорофита, а другая (в числе 15—40, располагающаяся в апикальной области) округляется и переходит в состояние, характерное для профазы I. Внутри каждого спорангия мейозы идут синхронно. В метафазе I биваленты состоят из плотно прилегающих друг к другу хромосом. Даже тогда, когда гомологичные хромосомы начинают перемещаться к полюсам, они остаются связанными хиазмами. Анафаза I обычно очень продолжительна. Стремительный разрыв хиазм приводит к различного рода аномалиям, например к отставанию отдельных хромосом, нарушению правильного распределения и т. д. В результате только часть ядер, возникших после мейоза, приступает к образованию спор. Обычно такие ядра отличаются более крупными размерами и располагаются по периферии спорангия, а остальные собираются

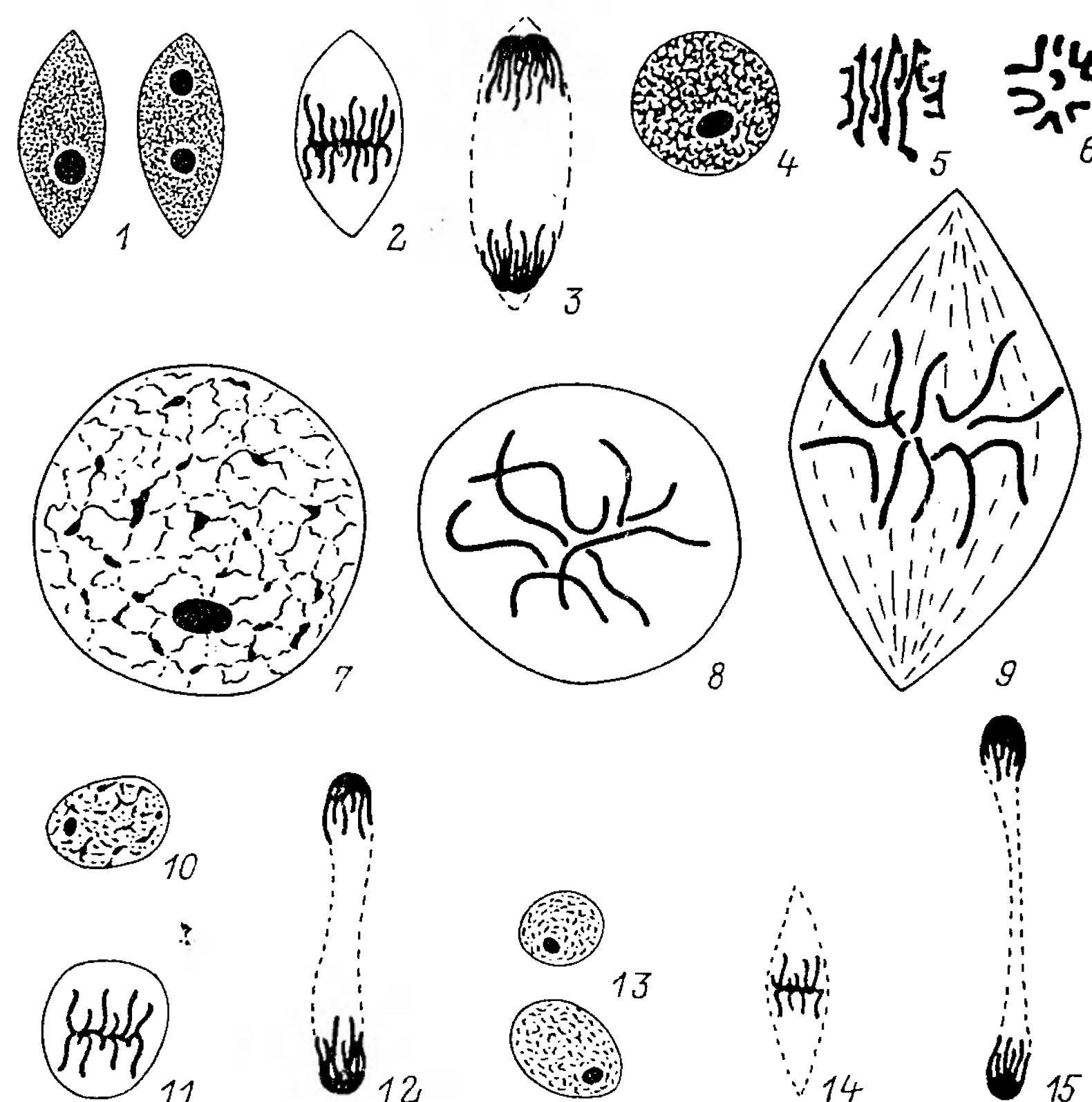


Рис. 49. Сравнение стадий ядерного деления в жизненном цикле *Derbesia marina*. (По: Neumann, 1969b).

Спорофит: 1 — вегетативное ядро; 2 — метафаза; 3 — анафаза. Спорангий: 4 — ранняя профаза I (лептонема); 5 — метафаза I (вид сбоку); 6 — метафаза (вид с полюса). Первичное ядро споры: 7 — ядро после завершения дифференциации; 8 — прометафаза (вид с полюса); 9 — ранняя анафаза. Вторичное ядро споры: 10 — ранняя профаза; 11 — метафаза; 12 — анафаза. Вегетативное ядро гаметофита: 13 — интерфаза; 14 — метафаза; 15 — анафаза.

в центре или основании спорангия и abortируются. Такая же судьба постигает и ту часть ядер спорангия, которые не изменяют свою форму и не вступают в мейоз. В каждом спорангии образуется 20—30 спор. Далее, в каждой такой споре, называемой первичной, ядро делится митотически, что приводит к образованию большого количества вторичных спор, которые прорастают и дают начало гаплоидным проросткам. Они оказываются идентичными *Halicystis ovalis* (Kornmann, 1938). Позднее Фельдман (Feldmann, 1950) нашел, что *Derbesia tenuissima* (De Not.) Crouan и *Halicystis parvula* Schmitz также представляют собой разные фазы жизненного цикла одного и того же вида.

Микроспектрофотометрический анализ колумбийских штаммов *Derbesia tenuissima* показал (Eckhardt, Schnetter, 1984), что по

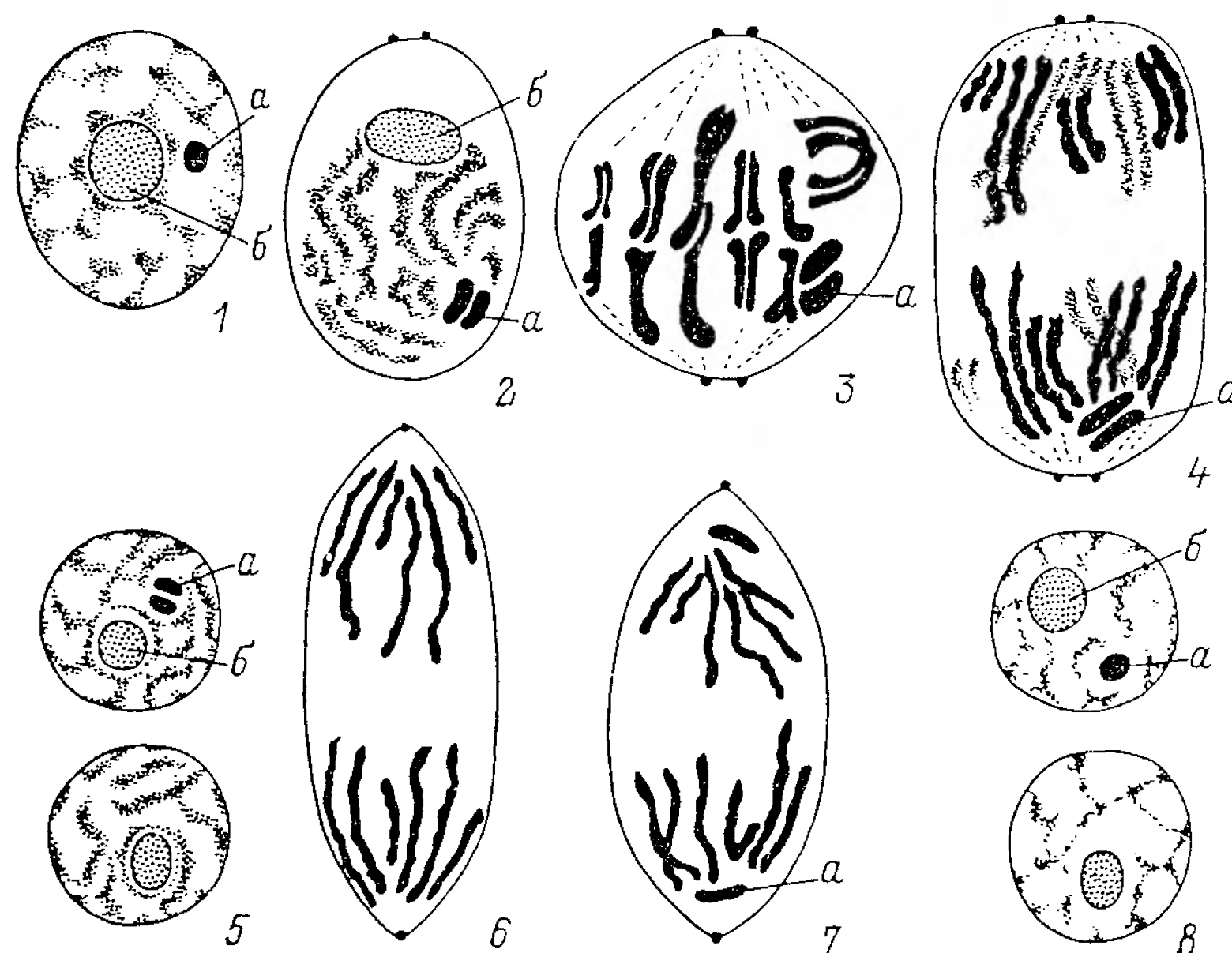


Рис. 50. Мейоз в спорангиальных клетках *Cladophora subriana*. (По: Schussnig, 1930a).

1 — интерфаза I; 2 — синاپсис; 3 — метакинез; 4 — анафаза I; 5 — интерфаза II; 6, 7 — анафаза II; 8 — ядра гаметофита. а — гетерохромосома; б — ядрышко.

содержанию ДНК ядра спорофита и гаметофита не отличаются друг от друга и соответствуют гаплоидному состоянию. Действительно, при слиянии гамет плазмогамия не сопровождается кариогамией и последующее митотическое деление ядер приводит к образованию гаплоидного спорофита. В этой связи следует отметить, что и у *D. marina* встречаются штаммы (Neumann, 1969b; Sears, Wilce, 1970), у которых мейоз в спорангиях выпадает и так называемые стефаноспоры формируются митотическим путем (апомиктически), непосредственно прорастая в новое растение *Derbesia*. Не обнаружено мейоза при образовании спор и у *D. lamourouxii* (Davis, 1908), что указывает (Feldmann, 1950) на выпадение стадии гаметофита в жизненном цикле этого вида.

Место мейоза у видов *Bryopsis* строго не зафиксировано. В одних случаях (*B. halymeniae*) мейоз спорический (Husted, 1964), в других (*B. flanaganii*) — зиготический (Harper, Pienaar, 1985), в третьих (*B. plumosa*, *B. hypnoides*) — гаметиический (Schussnig, 1932; Zinnecker, 1935; Neumann, 1969a; Rietema, 1971b; Bartlett, South, 1973; Kermarrec, 1980). Иногда, как и у *Codium*, отмечены случаи апогамии.

В пор. *Siphonocladales* наиболее полно мейоз изучен у *Cladophora* (Schussnig, 1928a, 1928b, 1929, 1930a, 1930c, 1931, 1932, 1938a, 1954a; Föyn, 1929, 1934a; Higgins, 1930, 1931b; List, 1930; Jönsson,

Chesnoy, 1971; Chaudhary, 1978; Kashizaka, 1978; Shyam, 1980, 1986). В ее талломах не образуется специальных органов полового размножения. Сегменты слоевища превращаются в гаметангии и зооспорангии. Мейоз протекает по классическому типу (рис. 8, 8—17; 50), чаще других стадий встречается диакинез. Биваленты обычно располагаются в этот период по всему пространству ядра. У *Cladophora* и остальных исследованных представителей этого порядка, в частности у *Chaetomorpha* (Köhler, 1956), *Valonia* (Schussnig, 1938b), *Microdictyon* (Iyengar, Ramanathan, 1941), *Siphonocladus* (Jönsson, Puiseux-Dao, 1959), редукционное деление происходит в спорангиях перед образованием зооспор (спорический мейоз). Исключение из правил составляет *Cladophora glomerata*, у которой редукционное деление происходит в гаметангиях перед образованием гамет (гаметиический мейоз). Поскольку гаплоидные гаметофиты и диплоидные спорофиты морфологически не отличаются друг от друга, то единственным критерием для их распознавания является степень плоидности.

У дазикладовых (пор. *Dasycladales*) место и время мейоза долгое время выяснить не удавалось. В настоящее время считается установленным, что он проходит перед образованием гамет, т. е. является гаметиическим. Микроспектрофотометрический анализ ДНК в ядрах на различных этапах жизненного цикла *Acetabularia* показал (Koor, 1975, 1979), что мейоз проходит либо в период распада первичного ядра, либо сразу после его завершения, поскольку вторичные ядра и ядра цист гаплоидны. Непосредственно мейоз наблюдать пока не удалось.

6. Мейоз Euglenophyta

Долгое время считалось, что у эвгленовых мейоз отсутствует. Слияние клеток наблюдалось только у представителей рода *Scytomonas*. По всей видимости, в жизненном цикле эвгленовых (Hall, 1923; Hall, Powell, 1928; Brown, 1930; Loefer, 1931) половой процесс не является регулярным.

Между тем у *Phacus pyrum* (Krichenbauer, 1937) впервые сообщается о случаях самооплодотворения (автогамии) в форме слияния ядер в двуядерных клетках (рис. 51), которые могут появляться после митоза. Такие ядра обычно отличаются друг от друга размерами и интенсивностью окраски. Сначала они лежат на противоположных концах клетки, но есть основания предполагать, что затем сближаются и более мелкие (мужские) входят в более крупные (женские). Если это так, то за слиянием ядер должно следовать редукционное деление. Действительно, на одном из препаратов выявилась картина, которая трактуется как диакинез, поскольку хромосомы лежат парами, напоминая биваленты. Вместе с тем в литературе имеются указания (Berliner, 1909), что клетки эвгленовых водорослей диплоидны. Если это в конце концов подтвердится, то редукционное деление должно наступать перед автогамией, и в таком случае картина диакинеза истолкована ошибочно.

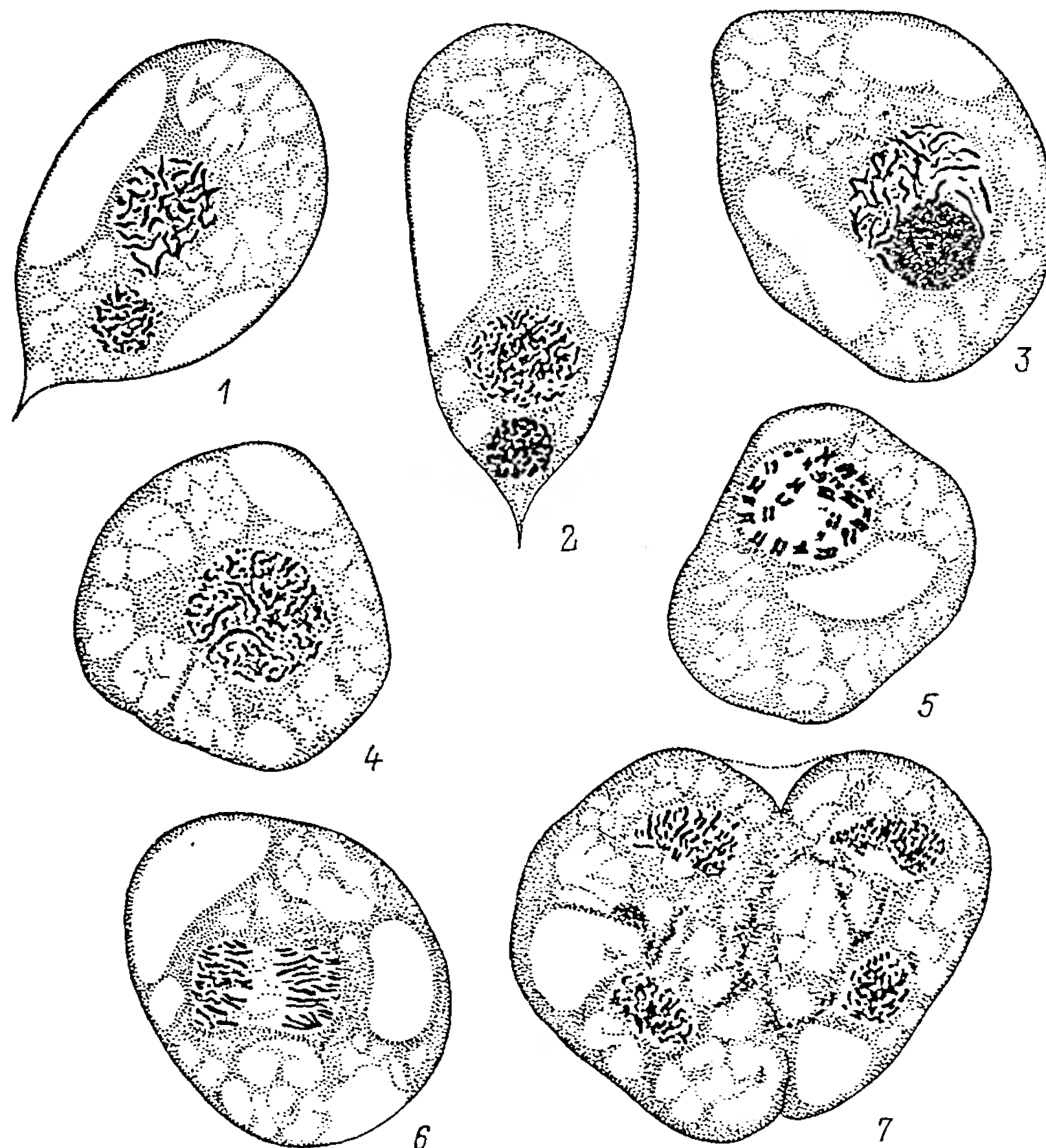


Рис. 51. Автогамия и мейоз у *Phacus pyrum*. (По: Krichenbauer, 1937).

1, 2 — два отличные друг от друга ядра; 3 — слияние ядер; 4 — ранняя профазы I; 5 — диакинез; 6 — анафаза I; 7 — телофаза II.

Вновь к этому вопросу возвращается Лидейл (Leedale, 1962) при изучении *Hyalophacus ocellatus*, часть клеток которого содержит ядра необычного вида. Они отличаются от типичных интерфазных ядер более крупными размерами, лежат в передней половине клеток и заполнены четковидными хроматиновыми нитями, которые позднее группируются парами (всего в ядре насчитывается 90 пар) и оказываются значительно короче тех, которые формируются при митозе. Ядерную оболочку и ядрышко различить не удастся. Подсчет числа хромосом позволяет высказать предположение, что если здесь происходит мейоз, то формированию гамет должны предшествовать автогамия или половой процесс. Однако слияния ядер или клеток

наблюдать не удалось. Все предыдущие сообщения относительно слияния гамет очень сомнительны. Не исключено, что половой процесс как таковой у эвгленовых действительно отсутствует или имеет место как редкий феномен, возможно проходящий в форме автогамии. Строго документированные данные такого рода пока отсутствуют.

в. Мейоз Charophyta

Вегетативный таллом харовых гаплоидный. Размножение осуществляется половым путем и сопровождается формированием многоклеточных, сложных по строению половых органов: женского — оогония и мужского — антеридия. Они образуются преимущественно в верхней части таллома из особых клеток периферической части узлов. В антеридии образуется до 40 000 антерозоидов. В оогонии формируется всего одна яйцеклетка, после оплодотворения которой образуется зигота, дающая начало ооспоре. После периода покоя ооспора прорастает. Этот процесс начинается с деления, которое оказывается редукционным (зиготический мейоз). Характерен мейоз классического типа. Из образующихся в результате мейоза четырех гаплоидных ядер три дегенерируют, а четвертое, более крупное, лежащее в верхней части ооспоры, отделяется от этих ядер перегородкой и делится дальше. Каждое деление сопровождается образованием перегородки. Прорастающие ооспоры теряют связь с родительским растением, дают начало нитчатому проростку, который со временем дифференцируется и превращается в новое растение с типичным для харовых мутовчатым талломом (Oehlkers, 1916).

г. Мейоз Dinophyta

Мейоз этих водорослей изучен очень слабо. Имеющиеся данные единичны и отрывочны. После слияния гамет образуется длительное время остающаяся подвижной двужерная (дикарион) зигота, по величине, форме и строению панциря не отличающаяся от вегетативных клеток. После слияния ядер наступает период покоя (планозигота) и происходит образование цисты. Только через несколько месяцев она начинает прорастать (гипнозигота) и дает начало 4-жгутиковой клетке. После двух последовательных делений, из которых I оказывается мейотическим (мейоз зиготический или постзиготический) (Fritz et al., 1989), возникает 4 гаплоидные клетки, что дает основание считать вегетативные клетки динофитовых гаплоидными. К отличительным особенностям мейоза динофитовых следует отнести слабую спирализацию и укорочение хромосом, которые достигают максимума в период зигонемы — одного из наиболее часто встречаемых этапов профазы I (Borgert, 1910; Schneider, 1924; Skoczylas, 1958; Stosch, 1964, 1965; Steidinger, 1975; Pfiester, 1975, 1976, 1977; Loeblich, 1976; Turpin et al., 1978; Walker, Steidinger, 1979).

д. Мейоз Cryptophyta

Долгое время половой процесс у этих водорослей обнаружить не удавалось. Он впервые описан лишь в 70-х гг. (Wawrik, 1969, 1971), но мейоз пока остается неисследованным.

е. Мейоз Chloromonadophyta

У хлоромонад половой процесс практически не встречается, хотя возможность его существования никогда не исключалась. Наблюдалось образование зиготы впервые у *Chattonella subsalsa* (Subrahmanyan, 1954), но ее судьба не прослежена и мейоз остается неизученным.

ж. Мейоз Bacillariophyta

У диатомовых водорослей вегетативные клетки находятся в диплоидном состоянии. Мейоз предшествует образованию гамет (гаметиический мейоз). Таким образом, гаплоидная фаза в жизненном цикле диатомовых сильно редуцирована и ограничивается коротким периодом существования гамет. У диатомовых выявлены разные типы полового процесса (изогамный, анизогамный и оогамный). Половому процессу диатомовых предшествует сближение двух вегетативных клеток, сопровождающееся раздвиганием створок и мейотическим делением их ядер. Иногда, например у *Cymbella* (Geitler, 1927b), этот процесс начинается с вегетативного деления клетки, в результате которого образуются две новые. Они плотно прилегают одна к другой, окружаются общей слизистой капсулой и делятся мейотически. У пеннатных диатомовых после I деления в каждой клетке образуется по два ядра, из которых одно дегенерирует, а второе становится генеративным и после II деления дает начало двум гаплоидным ядрам гамет. Попарное слияние гамет из двух соседних клеток приводит к образованию двух зигот. Иногда после II деления опять происходит дегенерация одного из двух ядер каждой клетки и соответственно формируется по одной гамете. В результате их слияния образуется только одна зигота. У центрических диатомей мейоз завершается появлением четырех гаплоидных ядер, из них два редуцируются, а два других становятся ядрами гамет. Их слияние с соответствующими гаметами другой клетки приводит к образованию двух зигот.

Без периода покоя зигота диатомовых водорослей резко увеличивается в размерах и преобразуется в диплоидную аукоспору, которая начинает делиться путем митоза. Отличительная черта первого митоза, проходящего в аукоспоре, заключается в образовании двух неравноценных ядер, из которых одно остается функционирующим, а второе становится пикнотическим, что связано с уплотнением хроматина и превращением его в гомогенную, сильно красящуюся массу. Этот первый митоз после образования гамет, получивший название метagamного (Geitler, 1952a, 1952f, 1953b),

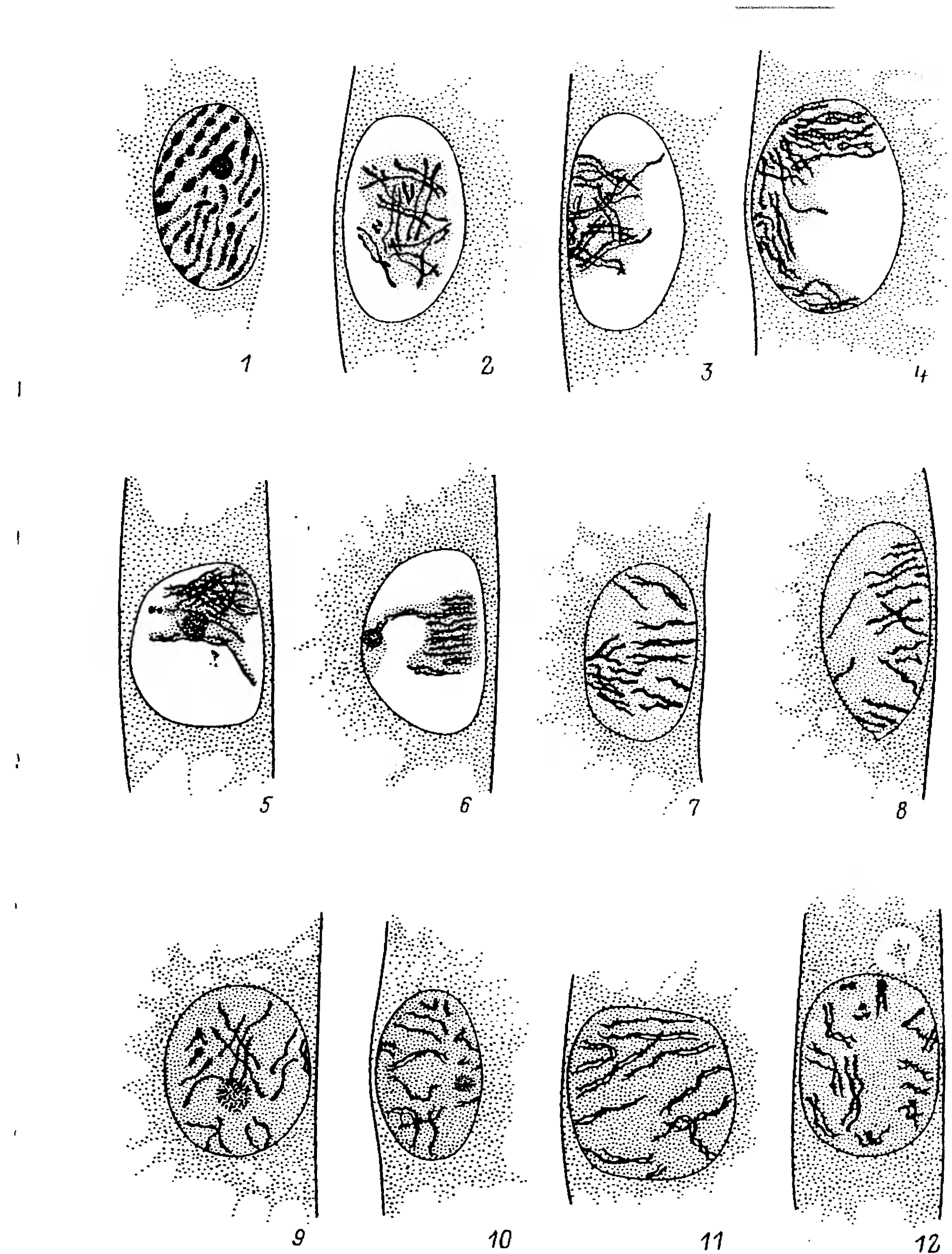


Рис. 52. Профаза I *Cymbella cistula*. (По: Cholnoky, 1933).

1 — пролептонема; 2—5 — лептонема; 6, 7 — зигонема; 8—12 — пахинема.

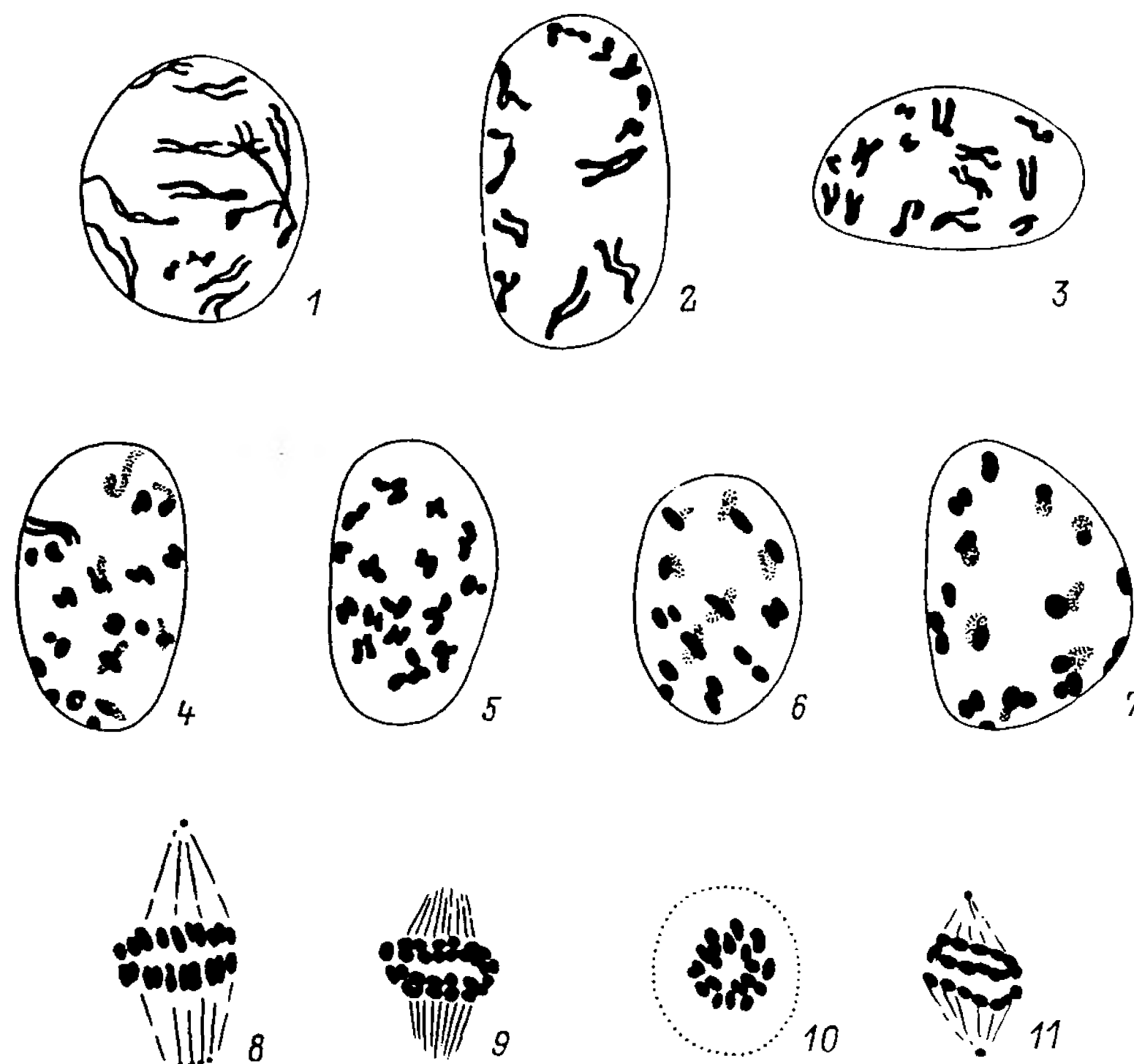


Рис. 53. Мейоз *Cymbella cistula*. (По: Cholnoky, 1933).

1—3 — диплонема; 4—7 — диакинез; 8—10 — метафаза I (8, 9 — вид сбоку, 10 — вид с полюса); 11 — анафаза I.

сопровождается не только прекращением развития одного из сестринских ядер, но и выпадением цитокинеза. Митозы такого типа носят у диатомовых водорослей закономерный характер.

Что касается самого мейоза, то он начинается с характерного увеличения размеров ядра (рис. 52), утраты зернистого вида и появления нитевидных структур с четковидной организацией, которые заполняют все пространство ядра. В цитоплазме вблизи него появляются полярные образования, а в лептонеме на противоположной от них стороне образуется клубок из дублированных хроматиновых нитей. В период профазы I наиболее часто встречается зигонема. После ее завершения происходит растворение ядрышка и появляются типичные биваленты (пахинема). Во время диакинеза биваленты располагаются преимущественно по периферии ядра (рис. 53). К концу профазы I ядерная оболочка растворяется и полярные образования вместе с формирующимся между ними веретеном перемещаются в зону, занимаемую ядром.

В метафазе I биваленты направляются в экваториальную область и располагаются кольцом вокруг веретена, т. е. так же, как это

происходит при митозе. Анафаза I и телофаза I аналогичны соответствующим фазам митоза. Иногда при переходе ко II делению мейоза интеркинез выпадает (Karsten, 1899, 1912; Geitler, 1927a, 1928a, 1932; Cholnoky, 1929b, 1933).

Таким образом, мейоз диатомовых не обнаруживает каких-либо специфических особенностей. Однако следует учесть, что ультраструктурно он не изучался.

з. Мейоз Chrysophyta

Половой процесс изучен у единичных представителей золотистых водорослей. Он наступает в результате слияния двух индивидов (изогамная галогамия). Мейоз не изучался.

и. Мейоз Xanthophyta

У желтозеленых половой процесс обнаружен не у всех представителей. Это может быть связано как с его нерегулярностью, так и с выпадением в жизненном цикле. Сведения о мейозе отсутствуют.

к. Мейоз Phaeophyta

Мейоз у подавляющего большинства бурых водорослей приурочен к периоду образования зооспор или их разновидности — неподвижных тетраспор (пор. *Dictyotales*) и моноспор (пор. *Tilopteridales*) (спорический мейоз), только у фукусовых (пор. *Fucales*) он предшествует образованию гамет (гаметический мейоз).

Мейоз бурых водорослей изучен достаточно полно. Из 12 порядков (по системе: Christensen, 1980) сведений пока не имеется только для двух (*Ascoseirales* и *Durvilleales*). Впервые детально мейоз был описан (рис. 45, 5—13) у *Fucus* (Yamanouchi, 1909a). Он обнаружил много общих черт с таковым высших растений, что нашло подтверждение во всех последующих исследованиях. Анализ полученных результатов показывает, что к наиболее часто встречаемым, легко узнаваемым и наиболее полно изученным этапам профазы I относятся липтонема, диплонема и диакинез. Зигонема и пахинема встречаются редко и при описании мейоза не всегда упоминаются. Диплонема обычно плавно переходит в диакинез, и провести между ними четкую границу практически невозможно, но у бурых водорослей оказывается довольно продолжительным и четко выраженным “диффузионное” состояние, связанное с временным разрыхлением хромосом и потерей ими способности окрашиваться. Это состояние приурочено к периоду интенсивного роста ядра и является коротким перерывом в ходе деления. В диакинезе биваленты обычно располагаются не в периферической части ядра, а по всему его пространству.

Фукусовые (пор. *Fucales*) воспроизводятся в основном половым путем. В каждой антеридии образуется, как правило, 64 спермия,

которые часто оказываются бесцветными. В оогонии образуется 1—8 яйцеклеток. I деление при образовании гамет мейотическое. Помимо *Fucus* (Yamanouchi, 1909a; Yabu, Imai, 1957; Evans, 1962b, 1966) мейоз был исследован у *Sargassum* (Tahara, Shimotomai, 1926; Kunieda, 1928; Okabe, 1929; Abe, 1933; Hiroe, Inoh, 1954a, 1956; Inoh, Hiroe, 1954c; Ogawa et al., 1969; Ogawa, 1971), *Coccophora* (Tahara, 1929), *Myriodesma* (Yabu, 1972c), *Pelvetia* (Moore, 1928; Inoh, 1935; Subrahmanyam, 1957a), *Cystoseira* (Nienburg, 1910).

Очень противоречивыми оказались сведения о месте мейоза у *Halidrys siliquosa*. Подсчет числа хромосом в соматических клетках таллома, антеридиях и оогониях показал (Moss, Elliot, 1957), что оно на всех этих стадиях жизненного цикла оказалось одинаковым — 8. Такая ситуация может складываться только при условии оплодотворения яйцеклетки или ее партеногенетическом развитии с последующим редукционным делением зиготы. Цитологическое изучение последней выявляет состояние, которое можно было бы интерпретировать как лептонему, но характерный синапсис отсутствует, а зигонема и диакинез практически неотличимы от поздней профазы митоза. Таким образом, убедительные свидетельства о месте мейоза в зиготе получить не удалось.

Позднее Нейлор (Naylor, 1958b) провел детальное исследование ядерных делений в антеридиях и оогониях этого же вида *Halidrys*, и ему не удалось обнаружить характерные стадии мейоза, хотя в профазных ядрах оогониев встречается особое хромофильное образование (chromophilous spherula), присутствующее во время мейоза у значительной части бурых водорослей. Однако оно вряд ли может служить маркером мейоза.

Сопоставление картин деления, и прежде всего ранних стадий профазы, в соматических клетках *Halidrys*, антеридиях и оогониях позволяет обнаружить много общего (Roberts, 1966), хотя в последних профаза оказывается более продолжительной, ядрышко сильнее увеличивается в размерах, намечается поляризация в расположении хромосом, но типичный синапсис и хиазмы отсутствуют. В метафазе появляются фигуры, похожие на биваленты, однако сильная спирализация хромосом не позволяет дать более детальное описание. Между прочим, число хромосом уменьшается в 2 раза по сравнению с таковым в соматических клетках. К этому следует добавить, что в оогониях около ядрышка появляется chromophilous spherula. Все это, вместе взятое, а главное уменьшение числа хромосом, дает основание сделать вывод, что мейоз происходит в антеридиях и оогониях перед образованием гамет. По всей видимости, вывод о зиготическом мейозе ошибочен. Однако исключать возможность партеногенетического развития яйцеклетки не следует, и тогда случаи постоянства числа хромосом на протяжении жизненного цикла находят свое объяснение.

Ламинариевые (пор. *Laminariales*) имеют гетероморфный цикл развития с чередованием макроскопического спорофита и микроскопического гаметофита. Редукционное деление проходит в одногнезном спорангии, образующем от 16 до 128 гаплоидных зооспор,

которые после прорастания дают начало гаплоидным гаметофитам. После завершения полового процесса образуется зигота, прорастающая в диплоидный спорофит.

Мейоз кроме *Laminaria* (Abe, 1939; Nishibayashi, Inoh, 1956; Yabu, 1958a, 1965a, 1973; Evans, 1965) изучался у *Chorda* (Kylin, 1918; Evans, 1965), *Undaria* (Inoh, Nishibayashi, 1960; Nishibayashi, Inoh, 1960b), *Alaria* (Yabu, 1957, 1964a; Evans, 1965), *Kjellmaniella* (Yabu, 1965a), *Arthrothamnus* (Yabu, Tokida, 1963a), *Pterygophora* (McKay, 1933), *Nereocystis* (Kemp, Cole, 1961), *Saccorhiza* (Evans, 1965), *Agarum* (Yabu, 1964a).

Жизненный цикл водорослей пор. *Tilopteridales* долгое время из-за противоречивости сведений оставался не совсем ясным. Например, известно, что у *Haplospora globosa* (Nienburg, 1923) образование моноспор сопровождается мейозом, однако он встречается очень редко. Примечательно, что лептонему с синапсисами обнаружить не удалось. Зато зигонема, пахинема и диакинез, а также редукция числа хромосом несомненно свидетельствуют о наличии мейоза. В этом случае жизненный цикл включает смену ядерных фаз и предполагает наличие полового процесса. У *Dictyosiphon foeniculaceus* (Huds.) Grev. (Abe, 1940) за мейозом следует серия делений, приводящих к образованию многочисленных спор (зооспор). Как теперь выясняется (Saga, 1986), жизненный цикл этой водоросли регулируется различными факторами внешней среды, главным образом химическими веществами, содержащимися в морской воде. К их числу в первую очередь следует отнести углеводы. При отсутствии этих соединений наблюдается только вегетативное деление клеток таллома, половой процесс не наступает, появление углеводов полностью восстанавливает жизненный цикл.

Далее, как в природе, так и в условиях культуры обнаружены случаи выпадения мейоза, образование спорофитами исключительно моноспорангиев. При этом (Naylor, 1958a; Caram, 1972; Clayton, 1982) появлению моноспор предшествует не мейоз, а апомейоз. При прорастании моноспор степень ploидности новых растений (спорофитов) остается прежней, а водоросли с таким типом жизненного цикла находятся в диплоидном состоянии.

Действительно, у *Isthmoplea sphaerophora* (Carm.) Kjellm. (Ruess, 1974), несмотря на то что выявлены типичные для профазы I лептонема и зигонема с синапсисом и некоторые фигуры более позднего периода можно интерпретировать как диакинез и метафазу I, деление в спорангии проходит без редукции числа хромосом (апомейотически). Оно остается равным 24. Возникающие таким образом моноспоры прорастают в диплоидный спорофит, который снова начинает формировать одногнездные спорангии. Апомейоз наблюдался в одногнездовых спорангиях *Lithosiphon pusillus* и *Pilayella littoralis* (Russell, 1971; Nygren, 1979). На основании подобного рода фактов делается вывод, что образование моноспор осуществляется в отсутствие мейоза и в результате возникает диплоидный спорофит в противоположность ранее существовавшему мнению (Dammann, 1930) о его гаплоидной природе.

Ультраструктурное изучение деления ядер в многогнездных спорангиях *P. littoralis* (Toth, Markey, 1973; Markey, Wilce, 1976a) позволило выявить синаптинемальные комплексы, присущие зигонеме. Их присутствие — признак мейотического деления. В случае нарушения конъюгации хромосом или приостановления мейоза эти комплексы не появляются.

Как показывает изучение *Striaria attenuata* (Nygren, 1979), половой процесс в жизненном цикле популяций из Франции сохраняется, а в собранных севернее (из Голландии и Швеции) — выпадает. Такая же закономерность прослеживается у *Isthmoplea sphaerophora* соответственно из Скандинавии и Гренландии (Rueness, 1974; Pedersen, 1975). Как сейчас выясняется, в более северных районах на смену мейозу приходит апомейоз.

У представителей пор. *Dictyotales* мейоз проходит в тетраспорангии, который представляет разновидность одногнездного спорангия, формирующего 4 споры (тетраспоры). Исключение составляет *Zonaria*, так как у нее формируется 8 спор.

Мейоз диктиотовых не обнаруживает каких-либо специфических особенностей. Он изучен достаточно детально, в том числе у *Dictyota* (Williams, 1904a; Yabu, 1958b; Kumagae et al., 1960), *Padina* (Georgevitch, 1918a; Carter, 1927; Kumagae, Inoh, 1960), *Dictyopteris* (Yabu, 1958b; Kumagae, Inoh, 1966), *Spatoglossum* (Yabu et al., 1981b).

У водорослей пор. *Scytosiphonales* мейоз происходит в одногнездном спорангии, но мелкие размеры хромосом не дают возможности подсчитать их число и, следовательно, подтвердить факт их редукции, несмотря на четкую лептонему с синапсисом, диплонему и диакинез. Количественный анализ содержания ДНК в ядрах на различных фазах жизненного цикла показывает (Cole, 1967a), что споры и гаметофиты находятся в гаплоидном состоянии, а спорофиты и одногнездные спорангии — в диплоидном. Мейоз исследован у *Stictyosiphon* (Naylor, 1958a; Roberts, 1966), *Heterochordaria* (Abe, 1936), *Analipus* (Abe, 1935a, 1936).

В пор. *Sporochnales* объединены высокоорганизованные бурые водоросли. Исследовано 2 представителя: *Carpomitra cabreræ* (Clemente) Kütz. (Motomura et al., 1985) и *Sporochnus pedunculatus* C. Ag. (Magne, 1953b). У них формируется диплоидный спорофит с одногнездными спорангиями. Перед образованием спор происходит мейоз.

У кутлериевых (пор. *Cutleriales*) мейоз в одногнездных спорангиях изучен у *Zanardinia collaris* Crouan (Yamanouchi, 1913b) и *Cutleria multifida* J. Ag. (Yamanouchi, 1909b, 1912). Наиболее детально описаны лептонема с синапсисом, зигонема, диакинез.

У водорослей пор. *Ectocarpales* мейоз наступает перед образованием зооспор в одногнездном спорангии. Наиболее продолжительны лептонема с синапсисом, зигонема, реже встречаются пахинема, диплонема и диакинез. Объектами исследования служили *Phloeospora brachiata* Born. (Mathias, 1935a), *Eudesme virescens*

(Carm.) J. Ag. (Cole, 1967a), *Ectocarpus siliculosus* (Schussnig, Kothbauer, 1934) и *Myriogloea sciurus* (Harv.) Kuck. (Parke, 1933).

Несколько обособленное положение занимает *Elachista fucicola* (Vill.) Aresch. (Koeman, Cortel-Breeman, 1976), поскольку в ее жизненном цикле отсутствует смена плоидности. Все фазы оказались диплоидными при наличии двух гетероморфных стадий (макро- и микроталломной). В макроталломе закладывается одногнездный спорангий. Возникающие здесь зооспоры прорастают и дают начало микроталломам, которые затем преобразуются в макроталломы. Половой процесс отсутствует, хотя очень молодые проростки зооспор имеют число хромосом от 9 до 14, что не исключает мейоза в одногнездном спорангии с последующей вегетативной диплоидизацией подобно тому, как это описано у *E. stellaris* (Wanders et al., 1972). При изучении трех штаммов *E. stellaris* Aresch. (Müller, Schmidt, 1988), эпифитирующих на *Nereia filiformis* из Средиземного моря, подтверждено упорядоченное чередование гаплоидного и диплоидного микроталломов, хотя сингамии не обнаружено, что предполагает апомиктичную природу данного вида.

Как показало изучение мейоза у некоторых представителей пор. *Sphacelariales*, как например *Halopteris filicina* Kütz. (Mathias, 1935b), *Sphacelaria bipinnata* (= *S. cirrhosa* var. *aegagrophila* = *S. cirrhosa* var. *typica*) (Clint, 1927), *Stypocaulon scoparium* (L.) Kütz. (= *Halopteris scoparia* (L.) Sauvageau) (Higgins, 1931a), наиболее часто встречаются лептонема и синапсис. Ультраструктурное изучение *H. filicina* (Katsaros, Galatis, 1986) позволило выявить характерные синаптинемальные комплексы, присущие мейозу.

При исследовании мейоза у *Desmarestia viridis* (Mull.) Lamour. (пор. *Desmarestiales*) (Abe, 1938a) описаны типичные лептонема с синапсисом, зигонема, пахинема и диакинез.

* * *

Сведения о мейозе бурых водорослей достаточно полны. Интерес к нему в значительной степени стимулировался исследованиями жизненных циклов, правильное понимание которых невозможно без установления места редукционного деления.

Во время мейоза удается более точно определить момент исчезновения ядерной оболочки и ядрышка. Чаще всего оболочка становится неразличимой к диакинезу, но иногда это может происходить и раньше, например в диплонеме у *Sphacelaria bipinnata*, *Desmarestia viridis*, *Eudesme virescens*, пахинеме у *Zanardinia collaris* и даже лептонеме у *Carpomitra cabreræ*, а у *Zonaria farlowii* и *Stictyosiphon tortilis* она остается интактной. Растворение ядрышка приурочено к пахинеме у *Haplospora globosa*, *Carpomitra cabreræ*, к зигонеме у *Sphacelaria bipinnata* и *Stypocaulon scoparium* и даже к лептонеме у *Laminaria diabolica* и *Myriogloea sciurus*. Значительно чаще этот процесс наступает в диакинезе, хотя отмечены случаи сохранения ядрышка до поздней анафазы (*Fucus vesiculosus*) и даже телофазы (*Stictyosiphon tortilis*). Приведенные данные получены при исследованиях в световом микроскопе и требуют уточнения.

Сопоставление поведения ядерной оболочки, ядрышка, морфологии веретена и т. д. во время митоза и мейоза не представляется возможным из-за фрагментарности проведенных исследований. Центриоли у бурых водорослей оказались довольно крупными структурами, различимыми даже в световом микроскопе. Они располагаются на полюсах веретена как при митозе, так и при мейозе.

Одной из примечательных особенностей мейоза некоторых бурых водорослей следует признать появление в ядрах *chromophilous sphaera*. В одних случаях (у разных видов *Fucus*, *Sargassum enerve*, *Coccophora langsdorfii*) она присутствует в клетках до начала мейоза, в большинстве других появляется в ходе мейоза на разных его стадиях (от лептонемы до анафазы), и срок ее существования может колебаться в очень широких пределах, например только в лептонеме (*Spatoglossum pacificum*), диплонеме (*Sargassum tortile*, *Myriodesma tuberosum*), диптонеме—диакинезе (*Sargassum confusum*), профазе (*S. micracanthum*), интерфазе—метафазе (*S. ringgoldianum*) и т. д. Иногда (*Halidrys siliquosa*) это образование появляется спорадически в период профазы. Его функциональное значение неясно.

л. Мейоз Rhodophyta

Впервые мейоз красных водорослей детально изучил Ямануши (Yamanouchi, 1906a, 1906b). Это и последующие исследования показали, что он проходит в спорангиях (тетраспорангиях) (спорический мейоз).

Ядра тетраспорангиев обычно крупнее соматических. Во время мейоза чаще всего встречаются лептонема и диакинез. При описании диплонемы отмечается довольно продолжительное и достаточно четкое “диффузионное” состояние хромосом. Впервые оно было описано у красных водорослей Вестбрук (Westbrook, 1928, 1935), а затем значительно детализировано другими исследователями (Drew, 1937; Iyengar, Balakrishnan, 1950; Magne, 1952; Rao, 1956). Биваленты многих красных водорослей имеют две или три хиазмы.

Изучение мейоза красных водорослей осложняется не только мелкими размерами ядер, но и нерегулярностью деления, а также непродолжительностью некоторых его стадий. Все это затрудняет выявление деталей, и прежде всего проведение точного подсчета числа хромосом с целью установления места их редукции в жизненном цикле.

У одноклеточных и колониальных представителей красных водорослей (пор. *Porphyridiales*) и примитивных нитчатых форм, объединяемых в пор. *Goniotrichales* (по системе: Christensen, 1980), половое размножение отсутствует и смены ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной) в ходе жизненного цикла не происходит. У водорослей остальных порядков, входящих в класс *Bangiophyceae*, половое размножение — процесс нерегулярный. Очень разноречивы мнения и относительно места мейоза в жизненном цикле, хотя сейчас есть основания относить его к спорическому. Некоторые особенности профазы деления, предшествующей образованию спор (конхоспор)

в период нитчатой *Conchocelis*-стадии, дают основание считать, что именно здесь происходит мейоз у *Porphyra* (Migita, 1967; Giraud, Magne, 1968; Kito, 1974, 1978). Этот вывод поставили под сомнение результаты генетического анализа (Ma, Miura, 1984). Некоторые исследователи (Ishikawa, 1921; Tseng, Chang, 1955) интерпретируют как мейотические картины деления в карпогоне после оплодотворения. Однако последующее кариологическое изучение ядер карпоспор (Fujiyama, 1957; Kito, 1968) показало, что они диплоидные. Позднее, при исследовании *P. yezoensis* Ueda (Miura, Merrill, 1982) картины деления, соответствующие мейотическим, были обнаружены при прорастании конхоспор. Однако оставалось неясным, распространяется ли этот вывод на род в целом. С этой целью была предпринята попытка (Burzycki, Waaland, 1987) определить место мейоза в жизненном цикле 31 штамма *P. torta*. Из-за мелких размеров ядер и нечеткости деталей деления его место устанавливалось по результатам подсчета числа хромосом. Он проводился на протяжении *Conchocelis*-стадии в вегетативных клетках, клетках ветвей, образующих конхоспорангии, и конхоспорах перед их прорастанием и после него. Оказалось, что до прорастания конхоспор все фазы жизненного цикла оставались диплоидными ($2n = 6$). Изменение пloidности наступает после первого деления прорастающих конхоспор ($n = 3$). Такие же результаты получены при подсчете хромосом в двух- и трехклеточных проростках. Они оказались гаплоидными. Следовательно, ранее существовавшее представление о мейозе перед образованием конхоспор должно быть признано ошибочным и пересмотрено. Подобного рода неточности в наблюдениях, по-видимому, связаны с неправильной трактовкой профазы, что подтверждают результаты изучения мейоза у *Bangia* (Cole et al., 1983).

Данные генетического анализа не исключают отсутствие строго фиксированного места мейоза если не у всех, то по крайней мере у части видов бангиевых. Кроме того, возможно значительное разделение во времени I и II редукционных делений. Например, I деление начинается перед образованием конхоспор, затем следует продолжительный интеркинез, а II деление проходит только в прорастающей конхоспоре. В этом случае становится объяснимой столь распространенная “ошибка” в интерпретации профазы I в конхоспоре перед делением, особенно если не проводился подсчет хромосом и выводы базировались исключительно на особенностях ядерного деления.

У всех водорослей класса *Florideophyceae* имеется половой процесс, а его отсутствие — явление вторичное.

Долгое время считалось, что водоросли пор. *Nemaliales* размножаются исключительно половым путем и мейоз проходит непосредственно после оплодотворения в период прорастания карпоспор (Svedelius, 1911). Действительно, деление ядра зиготы описывается как мейотическое (Kylin, 1916c; Cleland, 1919), и документируется это изображением фигур профазы, которые интерпретируются как диакинез. Аналогичный вывод делают и другие авторы при изучении

ядра зиготы *Scinaia furcellata* (Svedelius, 1915), *Batrachospermum* sp. (Yoshida, 1959), *B. moniliforme* (Kylin, 1917), *Asparagopsis armata* (Svedelius, 1933, 1935). При критическом анализе этих работ обращают на себя внимание два момента: из всех этапов профазы выявляется только диакинез; не приводятся данные о числе хромосом, которые позволили бы судить об изменении уровня ploидности. Весьма спорна и столь однозначная трактовка диакинеза. Двойные хроматиновые структуры могут рассматриваться как биваленты в случае диакинеза и как хроматиды при продольном расщеплении хромосом во время профазы митоза в ходе деления диплоидных ядер (Cole et al., 1983).

Между тем в первоначальном исследовании жизненного цикла *Nemalion multifidum* (Wolfe, 1904) не исключалась возможность существования спорофита и образования спор. Впоследствии действительно у некоторых представителей этой таксономической группы были обнаружены спорофиты в виде карликовых растений, часто принимавшихся за водоросли другого таксона.

Изучение ядерных делений, сопровождающих образование спор (преимущественно тетраспор), показывает (Bodard, 1971; Boillot, 1972), что ядро проходит стадии, характерные для мейоза, в числе которых такие специфичные, как зигомема с типичным синапсисом, пахинема, диакинез с X- и Y-образными бивалентами. Деление завершается редукцией числа хромосом. Эти исследования завершают многолетний спор о месте мейоза в жизненном цикле немалиевых. Безусловно, у этих водорослей мейоз спорический, а ранее существовавшее представление о редукционном делении в зиготе следует признать ошибочным.

У криптонемиевых (пор. *Cryptonemiales*) гаметофит и тетраспорофит сходны по внешнему виду и внутреннему строению. Мейоз осуществляется в тетраспорангиях при образовании тетраспор. Он изучался у *Corallina officinalis* (Yamanouchi, 1921; Westbrook, 1935) и особенно детально у *Harveyella mirabilis* (Goff, Cole, 1973).

У гигартиниевых (пор. *Gigartinales*) первоначально по результатам подсчета числа хромосом на различных фазах жизненного цикла *Phyllophora truncata* было установлено только место мейоза (в тетраспорангиях) (Claussen, 1929) и лишь значительно позднее (Newroth, 1971) исследовался сам мейоз. Помимо этого детально изучен мейоз в тетраспорангиях *Furcellaria fastigiata* (Austin, 1955, 1960b), а также *Gracilaria* sp. и *G. foliifera* (McLachlan et al., 1977).

Из числа родимениевых (пор. *Rhodymeniales*) исследование делений в тетраспорангиях *Lomentaria clavellosa* и *L. rosea* (Svedelius, 1937) показало, что у последнего вида мейоз выпадает и образуются диплоидные тетраспоры, которые прорастают непосредственно в тетраспорофит. Таким образом, жизненный цикл представлен только диплоидной фазой. Кроме того, имеются сведения о мейозе *Palmaria palmata* (Westbrook, 1928; Magne, 1964c; Yabu, 1971).

Наиболее полно мейоз исследован у церамиевых (пор. *Ceramiales*). Объектами исследования служили тетраспорангии *Polysiphonia violacea* (Yamanouchi, 1906a, 1906b), *P. japonica* (Yabu,

Kawamura, 1959), *Griffithsia bornetiana* (Lewis, 1909), *G. corallina* (Kylin, 1916a), *G. flosculosa* (Peyrière, 1969), *Callithamnion brachiatum* (Mathias, 1928), *Acanthophora specifera*, *Laurencia papillosa* и *L. obtusa* (Yabu, Kawamura, 1959; Cordeiro-Marino et al., 1974), *L. hybrida*, *L. pinnatifida* (Westbrook, 1928, 1935), *L. nipponica* (Yabu, 1978), *L. undulata*, *L. okamurae* и *L. pinnata* (Yabu, 1985), *Stenogramme interrupta* (Westbrook, 1928), *Nitophyllum punctatum* (Svedelius, 1914a), *Rhodomela subfusca* (Westbrook, 1935), *Rh. palmata* (Westbrook, 1928), *Rh. virgata* (Kylin, 1914), *Brongniartella byssoides* (Schussnig, Jahoda, 1927), *Delesseria sanguinea* (Svedelius, 1911), *Dasya arbuscula*, *D. ocellata*, *Chondria dasyphylla* (Westbrook, 1935), *Ch. tenuissima* (Westbrook, 1935; Tözün, 1974), *Ch. crassicaulis* (Yabu, Kawamura, 1959), *Ceramium flabelligerum* (Westbrook, 1935), *Ptilota pectinata*, *P. pectinata* f. *litoralis* (Yabu, 1979), *Bornetia secundiflora* (Priou, 1969).

* * *

Как видно из обзора литературы, посвященной мейозу красных водорослей, большинство исследователей преследовало цель не столько изучить особенности мейоза, выявить детали и дать возможно полное описание, сколько определить его место в жизненном цикле и тем самым получить правильное представление о последнем.

?

КАРИОТИПЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ

1. ХАРАКТЕРИСТИКА КАРИОТИПА

Особенности кариотипа — одна из важнейших характеристик организма. У подавляющего большинства водорослей описание кариотипа вызывает затруднение из-за сравнительно мелких хромосом, компактного их расположения, слабой морфологической дифференциации, вызванной отсутствием в большинстве случаев четко выраженных центромер (рис. 54). В характеристику кариотипа входят число и размеры хромосом, а также их расположение в метафазной пластинке. Именно эти показатели учитываются при сравнении кариотипов различных водорослей.

а. Число хромосом

Хромосомные числа у водорослей различных отделов исследованы очень неравномерно. Наиболее полно изучены зеленые, харовые, бурые и красные водоросли; отрывочные данные имеются по динофитовым, диатомовым, эвгленовым; практически отсутствуют данные по хризифитовым, ксантофитовым, хлоромонадам и криптомонадам.

Самое низкое гаплоидное число хромосом (n) у водорослей равно 2. Оно выявлено у некоторых зеленых водорослей, например *Spirogyra teodorescii*, *S. weberi*, *S. cylindrica*, одного из клонов *Pandorina morum*, среди диатомовых у *Biddulphia sinensis*, из золотистых у *Ochromonas granularis*, у таких красных, как *Bangia fuscopurpurea*, *Porphyridium cruentum*, некоторых видов *Porphyra*, т. е. встречаются среди как одноклеточных, так и многоклеточных форм. Самое высокое число хромосом ($n = 592$) имеет один из клонов *Netrium digitus* (*Chlorophyta*). Если сравнивать между собой водоросли различных отделов, то нижний порог по этому показателю оказывается у всех приблизительно одинаковым ($n = 2-10$). Помимо зеленых водорослей высокие числа хромосом ($n > 200$) имеют криптомонады, динофитовые и эвгленовые, а у диатомовых, хризифитовых, бурых, красных и харовых самое высокое число (n) не превышает 100.

Число хромосом в кариотипе не является строго зафиксированным. Нередко для одного и того же вида водорослей указываются разные числа хромосом. Такое расхождение может иметь самые различные причины (ошибка в подсчете из-за мелких размеров и компактного расположения хромосом, существование цито-

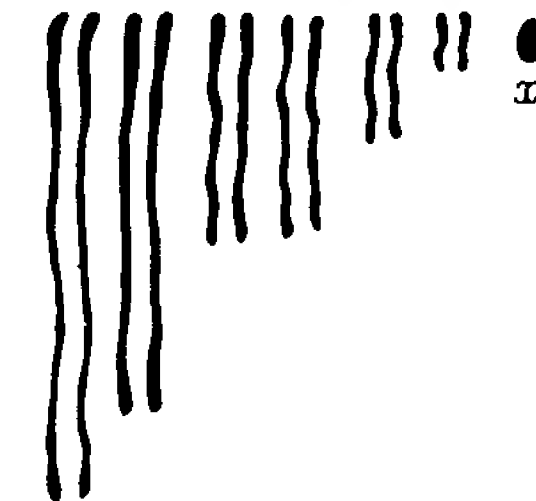


Рис. 54. Кариограмма диплоонта *Cladophora suhriana*. (По: Schussnig, 1930a).

x — гетерохромосома.

логических рас, условия выращивания). В частности, число хромосом подвержено колебаниям в зависимости от pH среды, температуры, освещенности, сезонности, широтных факторов и т. д. Так, у *Tolypella glomerata* (*Charophyta*) при pH 7.8 $n = 20$; при pH 7.4 варьирует от 15 до 20, а при pH 7.2 найдена пластинка с $n = 30$ (Guerlesquin, 1964). Позднее было установлено (Guerlesquin, 1965), что эти различия обусловлены нарушениями митоза и появлением гипо- и гипергаплоидных клеток даже в пределах одного индивида. Например, в талломе *Nitellopsis obtusa* найдены пластинки с $n = 14$, 8—13 и 7, а также с $n = 16$, 18 и 20.

В процессе длительного культивирования двух видов *Chlamydomonas* (*Ch. eugametos* и *Ch. moewusii*) обнаружена (Buffaloe, 1958) прямая зависимость увеличения степени плоидности от интенсивности света. В результате наряду с гаплоидными клетками исходного штамма ($n = 8$) появляются индуцированные светом полиплоидные (с $n = 16$, 32 и даже большим числом хромосом). Одна из возможных причин появления полиплоидов связана с торможением клеточного деления, переходом к эндомитозу. Существование механизма соматической редукции становится постоянно действующим стабилизирующим фактором, возвращающим клетки в исходное гаплоидное состояние. Подобная реакция на свет свойственна не всем водорослям в равной мере и отсутствует у *Ch. reinhardtii* и *Ch. chlamydogama*.

Спонтанное удвоение числа хромосом происходит у *Oedogonium*, особенно в старых культурах (Hoffman, 1967). Возникающие диплоиды весьма стабильны и не имеют тенденции возвращаться к гаплоидному состоянию, хотя при половом размножении, например у *Oe. foveolatum*, отмечались случаи нарушения мейоза.

По мере накопления материала выясняется, что изменение числа хромосом необязательно оказывается кратным. В частности, установлено существование колоний *Astrephomene gubernaculifera* с 4, 6 и 8 хромосомами (Cave, Росcock, 1956; Stein, 1958a). Их появление объясняется нарушениями, которые происходят при митозе. Анализ кариотипов показывает, что 6- и 8-хромосомные колонии, очевидно, возникают из 7-хромосомных вследствие потери или приобретения хромосомы в результате non-disjunction или breakage одной из N.O. хромосом, поскольку в кариотипах с 7 хромосомами две — оказываются связанными с ядрышком, а в 8-хромосомных кариотипах —

три. Вероятность образования колоний с этими числами хромосом достаточно велика. Появление 4-хромосомных колоний авторы не объясняют, но вряд ли в их образовании подобные процессы имели место, так как 5-хромосомные колонии отсутствуют. Хотя колонии с 4 хромосомами отличаются морфологически от колоний с 6, 7 и 8 хромосомами, но рассматриваются как один вид или как два вида-двойника. Колонии более чем с 8 хромосомами не обнаружены, поскольку, по-видимому, дальнейшее увеличение их числа оказывается летальным.

Следует обратить внимание на все более широкое использование в цитологической практике цитофотометрического метода количественного определения ядерной ДНК у водорослей различных таксонов (Kapuraun et al., 1988; Kapraun, Bailey, 1989, 1992; Kapraun, Shipley, 1990; Kapraun et al., 1991), который не всегда выявляет существование корреляции между размерами генома и числом хромосом. В этих случаях видообразование связано, по всей видимости, с процессами слияния и транслокации хромосом.

Возникающие с отклонениями в числах хромосом организмы либо подвергаются элиминации, что обеспечивает преемственное сохранение признаков вида в ряду последующих поколений, либо выживают и приводят к появлению цитологических форм, популяций, рас и видов. Это подразумевает, что у каждого вида, рода и т. п. следует различать исходное (основное) число хромосом (x) и производное (n и $2n$), т. е. возникающее от основного.

В природных условиях случаи образования цитологических рас у водорослей довольно широко распространены. Так, в материале *Pandorina morum*, собранном из 35 различных точек ареала на трех континентах, удалось выделить (Coleman, Zollner, 1977) морфологически очень сходные между собой клоны, отличающиеся по числу хромосом (эти числа образуют ряд от 2 до 14). Клоны из одного географического района, как правило, имеют одинаковое число хромосом, легко скрещиваются друг с другом и остаются фертильными. Клоны из разных районов при скрещивании могут терять фертильность, особенно если имеются различия в числе хромосом. По всей видимости, внутри этого вида существуют естественные популяции с высокой степенью половой изоляции.

Кариологическое изучение 44 естественных популяций *Eudorina* из Северной Америки позволило выявить 12 гомо- и 24 гетероталлических штамма, принадлежащих к 6 видам (Goldstein, 1964). Они имели 14 или 15 хромосом и не скрещивались между собой. Позднее были обнаружены, например у *E. elegans* (Chaudhary, Agrawal, 1980), индивиды с числом хромосом (n) 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 15, 16. Принято считать, что основное число (x) для этого вида равно 4. В таком случае организмы с $n = 8, 12, 16$ представляют эуплоидную серию, а с $n = 5, 6, 7, 10, 14, 15$ — анеуплоидную. Различия в числе хромосом, соответствующие 14 и 15, могут быть связаны с гетероталлическостью, остальные — с возникновением нескольких цитотипов.

Вероятно, только существованием различных цитологических

рас можно объяснить различные числа хромосом ($n = 12$ и 18) у хлорококковой водоросли *Kirchneriella lunaris* в материале, собранном из достаточно удаленных друг от друга районов (Mathew, Chowdary, 1982a).

Сравнение кариотипов *Schizomeris leibleinii* из различных географически достаточно удаленных районов Индии (Prasad, Srivastava, 1963; Chowdary, 1973; Sarma, Chaudhary, 1975b) склоняет к мысли, что в пределах данного вида существует по крайней мере четыре цитологические расы — с 14, 15, 28 и 30 хромосомами, причем 28- и 30-хромосомные индивиды можно интерпретировать либо как формы, возникающие в результате удвоения числа хромосом (эуплоидии), либо как диплоидную фазу жизненного цикла. Однако последнее положение пока не находит подтверждения, поскольку до сих пор у этого вида мейоз не выявлен. Особенно ярко выраженной оказалась раса с $n = 14$. Она отличается от трех других не только морфологически (по ширине нитей, количеству жгутиков в подвижных клетках и т. д.), но и цитологически (по своеобразию кариотипа). Можно предположить, что в образовании этих рас существенную роль играли как анеуплоидия, так и эуплоидия.

В образцах *Ulva lactuca*, собранных вдоль побережья Америки (Carter, 1926) и Англии (Sarma, 1964a), $n = 10$, а в образцах из Норвегии (Foyn, 1934b) — $n = 13$. Напрашивается предположение о существовании внутри этого вида либо двух цитологических рас, либо двух разновидностей. К сожалению, цитологические исследования в этих двух случаях не сопровождались морфологическим описанием изучаемого материала, что лишает возможности его сопоставить и дать более точную оценку полученных результатов. В отличие от этого у *Enteromorpha compressa* были не только выявлены, но и описаны образцы (Sarma, 1958a), отличающиеся по числу хромосом ($n = 10$ и $n = 9$). Последующий более детальный анализ данного материала (Silva, Borrow, 1973) позволил выделить две формы в составе *E. compressa* var. *lingulata*.

Обследование образцов нескольких видов *Uronema* (Sarma, 1963b; Chowdary, 1964a; Chaudhary, 1979a) из географически удаленных районов показало, что они состоят практически из идентичных по морфологическим признакам индивидов, которые тем не менее отличаются по числу хромосом. Например, в британских популяциях *U. terrestre* и *U. gigas* число хромосом (n) соответственно равно 16 и 18, а в индийских — 12, причем у *U. gigas* в кариотипе появляется одна крупная хромосома. Таким образом, здесь несомненно речь должна идти о цитологических расах, которые, как показывают результаты скрещиваний, имеют разную степень фертильности и, следовательно, репродуктивной изоляции.

Цитологические расы обнаружены при сборах из географически удаленных районов в пределах многих видов. Например, у *Nitella hyalina* (D. C.) Ag. намечаются четыре хромосомные линии ($n = 12, 14, 16$ и 18): индивиды с $n = 12$ характерны для германского и американского материала, $n = 14$ — американского, $n = 16$ — бель-

гийского и $n = 18$ — французского и индийского (Corillion, Guerlesquin, 1969).

Исследования популяций красной водоросли *Halosaccion ramentaceum* (Jónsson, Chesnoy, 1982) с исландского побережья Атлантики показали, что они имеют $n = 8$ и $2n = 16$, а с канадского — $2n = 48$ (Meer, Chen, 1979; Meer, 1981a).

У близкого рода *Palmaria* в популяциях *P. palmata* с побережья Франции $n = 14$, с атлантического побережья Канады — $n = 21$, 22 или 29 и $2n = 38—48$, с берегов Японии — $n = 21—26$ и $2n = 40—50$.

Детальный сравнительный анализ хромосомных чисел, морфологии и сезонных особенностей репродуктивной активности популяций *Bangia* (*Rhodophyta*) из 88 различных местообитаний вдоль берегов Британской Колумбии (Cole et al., 1983) позволил выявить более тонкие различия. Во-первых, популяции четко подразделяются на размножающиеся только половым или только бесполом путем. Во-вторых, между ними существуют различия в числе хромосом. С учетом выявленных особенностей удалось свести все многообразие популяций к 4 типам.

Популяции, размножающиеся половым путем, встречаются 2 типов: 3-хромосомные характерны для летних сборов и сравнительно более северных местообитаний (близ 54° с. ш.); 4-хромосомные характерны для зимних и весенних сборов и более южных местообитаний (около 50° с. ш.). Существует закономерность и в вертикальном распределении этих двух типов популяций: 3-хромосомные растут в более низкой приливно-отливной зоне по сравнению с 4-хромосомными.

Популяции, размножающиеся бесполом путем, характерны для южной части побережья (49° с. ш.) и более обширны зимой и весной. Они представлены 2 хромосомными типами: с 6 хромосомами и с 3. Изучение ядерного деления в индивидах с 6 хромосомами выявило картины, очень напоминающие диплоному и диакинез мейоза, но конъюгации хромосом не удалось обнаружить, поэтому вопрос о наличии редукционного деления остается открытым. Авторы не исключают неоднородность исследованных популяций в отношении видового состава, тем более что в распределении видов прослеживается явная зональность. В частности, ее удалось выявить у *Porphyra*. Как правило, у атлантических видов из южных районов $x = 4$, а из северных — 3 (Kraun, Freshwater, 1987). У большинства северных тихоокеанских видов $x = 3$ (Yabu, 1975; Mumford, Cole, 1977; Krishnamurthy, 1984), при продвижении на юг прослеживается тенденция к выпадению полового процесса. Связь между основным числом хромосом и сменой ядерных фаз обусловлена не только генетическими факторами.

Как следует из вышеизложенного, изучение кариотипа, и в первую очередь определение числа хромосом, открывает возможность для решения проблем систематики.

Кариологическое изучение индивидов, которые идентифицируются как *Cladophora glomerata*, позволило обнаружить между

ними существенное различие по числу хромосом (n): от 12 до 144 (Schussnig, 1928a, 1951; Godward, 1966; Wik-Sjöstedt, 1970), т. е. происходит 12-кратное увеличение степени пloidности. Анализ этих результатов, дополненных особенностями морфологии, свособразием жизненного цикла и т. д., позволил рассматривать этот таксон в виде сложного *glomerata*-комплекса, состоящего из совокупности полипloidных популяций с двумя линиями развития: одна включает формы с высокой степенью пloidности и жизненным циклом, лишенным смены ядерных фаз, вторая — с низкой степенью пloidности и чередованием гапloidной и дипloidной фаз в жизненном цикле.

Несколько иную природу имеет *perforata*-комплекс у *Porphyra* (*Rhodophyta*). Как показывает кариологический анализ (Mumford, 1973), он включает 3 вида: *P. abbotae*, *P. perforata* и *P. torta*. Первые 2 вида практически неотличимы друг от друга ни морфологически, ни анатомически, но легко различаются кариологически: *P. perforata* имеет $n = 2$, а *P. abbotae* — $n = 3$. *P. torta* первоначально рассматривалась как форма *P. perforata*, но кариологически это не подтверждается, поскольку ее кариотип состоит из 3 хромосом. Важно подчеркнуть, что все три кариотипа включают морфологически различные хромосомы.

P. schizophylla и *P. norrissi*, вероятно, следует рассматривать не как комплекс видов, а как один вид, поскольку между ними обнаружен плавный переход морфологических признаков при идентичных числе и морфологии хромосом. Различия в числе хромосом у видов *P. lanceolata* ($n = 3$) и *P. pseudolanceolata* ($n = 5$) не позволяют объединять их в комплекс (Mumford, 1975).

Подсчет хромосомных чисел оказывается весьма эффективным при установлении видового состава смешанных популяций, особенно в тех случаях, когда морфологические различия между видами едва уловимы. Например, в популяции *Ceramium fimbriatum* и *C. gracillimum* кариологические различия между этими таксонами настолько отчетливы, что позволяет точно идентифицировать каждый вид, из которых первый имеет $2n = 42$, а второй — $2n = 64—144$, причем чаще встречается $2n = 84$. Одновременно есть все основания рассматривать *C. fimbriatum* как стабилизированный полипloid, а *C. gracillimum* — как полиморфный вид с высокой степенью пloidности (Sundari, Rao, 1977).

Изучение хромосомных чисел открывает возможность для более глубокого понимания природы некоторых видов. Только гибридным происхождением можно объяснить появление у *Chara fragilis* индивидов с числом хромосом $n = 16$ (Riker, 1921; Gonçalves da Cunha, 1942), $n = 8$ (Strasburger, 1908), $n \sim 20$ (Geitler, 1948a), $n = 24$ (Oehlkers, 1916; Lindenbein, 1927; Gillet, 1960; Guerlesquin, 1967), $n = 28$ (Hotchkiss, 1958; Sarma, Khan, 1965b), $n = 32$ (Gillet, 1959; Guerlesquin, 1967). Вероятно, исходными стали какие-то 12- и 24-хромосомные виды *Chara*.

В роде *Spirogyra* хромосомные числа различных видов образуют следующий ряд: 2, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 12, 14, 16, 18, 22, 24, 32, 38, 46, 50, 52, 54, 58, 62, 70, 72, 76, 84, 92, который по мере накопления

новых данных, вероятно, может расширяться. Чаще других встречаются виды с $n=12$, реже с $n=14$ и 24 , остальные — крайне редко. По мнению некоторых исследователей (Tatuno, Iiyama, 1971), основное число для рода (x) равно 2. В таком случае в процессах видообразования спорогиры наряду с эуплоидией большую роль играет и анеуплоидия. Возникновению полиплоидов могут способствовать гибридизация, нарушение мейоза и митоза. Последнее чаще всего приводит к анеуплоидии и очень характерно для европейских видов.

У некоторых красных водорослей, в частности у *Gracilaria tikvahiae* (Zhang, Meer, 1988a) выявлен необычный механизм возникновения полиплоидов. Он связан с возможностью самооплодотворения карпогона. Возникшие таким образом карпоспоры при прорастании дают начало диплоидному гаметофиту, а стадия тетраспорофита и мейоз в жизненном цикле выпадают. Следовательно, при образовании гамет не происходит редукции числа хромосом. При повторении подобной ситуации могут достигаться четырехкратное увеличение числа хромосом и появляться тетраплоиды. Если этого не происходит, то степень пloidности ограничивается трехкратным увеличением.

б. Размеры хромосом

У водорослей размеры хромосом колеблются в широких пределах (от 0.1 до 32 мкм), но преобладают организмы с мелкими хромосомами. Кариотипы у одних водорослей состоят из хромосом приблизительно одинакового размера, у других — разного. Иногда для удобства описания и последующего сравнительного анализа хромосомы таких кариотипов подразделяют в зависимости от размеров на несколько классов. Три класса хромосом выделено (Wik-Sjöstedt, 1970) у *Cladophora*: мелкие (до 2.1 мкм), средние (до 2.8 мкм), крупные (свыше 2.8 мкм). В кариотипе *Halicystis boergesenii* ($n=6$) три хромосомы — мелкие (1.6 мкм), две средние (2.4 мкм) и одна крупная (3.2 мкм). Очевидно, что в кариотипах разных водорослей размеры хромосом по классам различаются иногда весьма существенно.

Размеры хромосом в какой-то степени зависят от их общего количества в кариотипе: чем их больше, тем они мельче. Так, у *Oedogonium howardii* ($n=9$) длина хромосом лежит в пределах от 3.5 до 7.0 мкм, у *Oe. warmingianum* ($n=11$) — от 2.6 до 3.6 мкм, у *Oe. autumnale* ($n=17$) — от 2.0 до 2.5 мкм (Das, 1971; Srivastava, Sarma, 1979). Аналогичная закономерность прослеживается в кариотипах *Spirogyra*: если у *S. teodorescii* ($n=2$) хромосомы довольно длинные (6.7—8.1 мкм), то у *S. paradoxa* ($n=12$) их длина составляет 2.3—4.0 мкм, а у *S. grossii* ($n=24$) — не превышает 1.5 мкм (Tatuno, Iiyama, 1971; Abhayavardhani, Sarma, 1983). Очень показательны в этом отношении десмидиевые водоросли, у которых за счет фрагментации хромосом могут происходить увеличение их числа и изменение размеров. Например, у *Cosmarium botrytis* (King,

1953a, 1953b, 1960) в клонах с числом хромосом $n=18$ размеры хромосом составляют 2.0—3.5 мкм, в клонах с $n=26$ — 1.0—2.5 мкм, а в клонах с $n=96$ — менее 1 мкм.

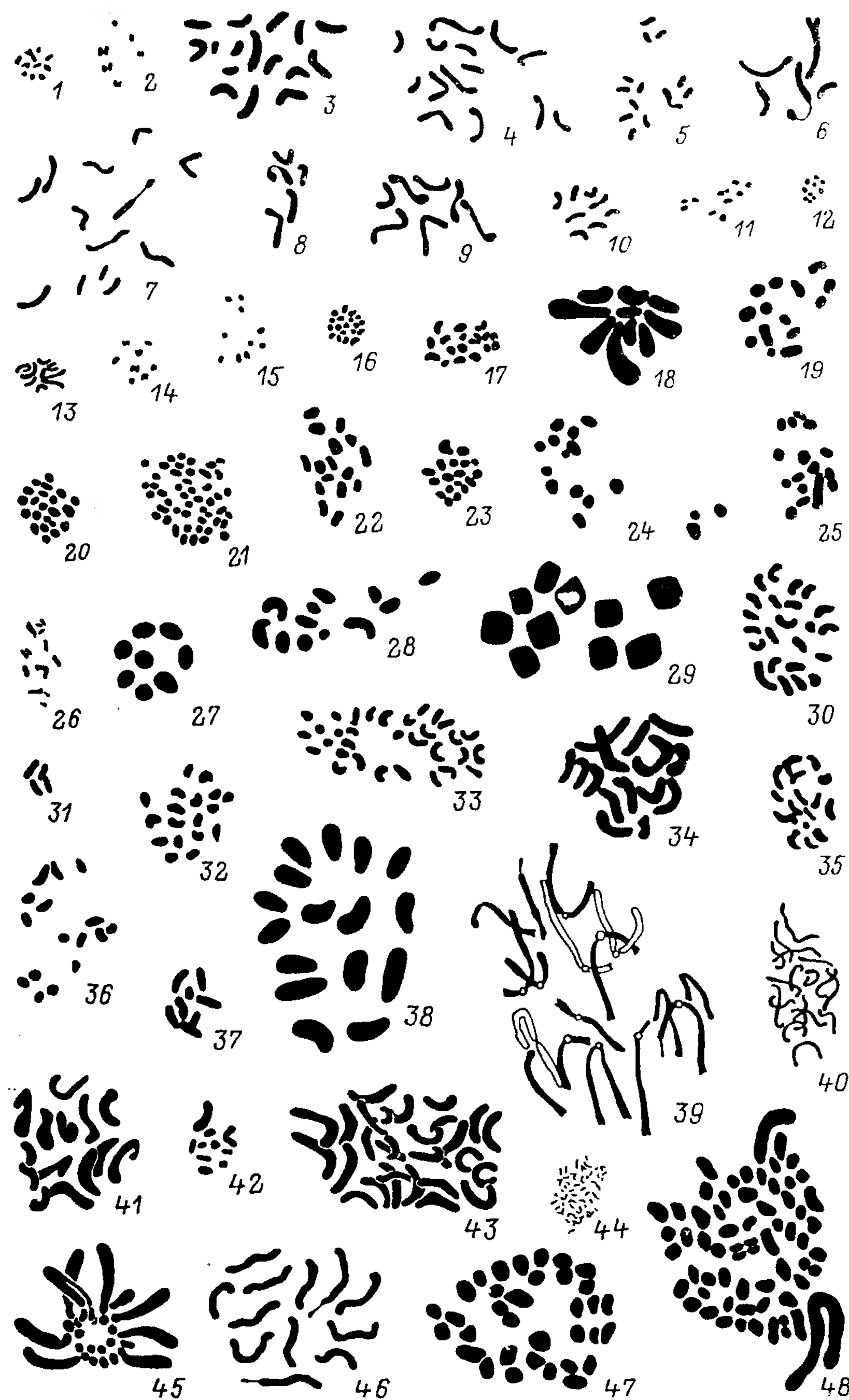
Мелкие хромосомы независимо от их количества, как правило, характерны для одноклеточных форм водорослей. По данным М. А. Пешкова и Г. Б. Родионовой (1964), у *Chlorella vulgaris* размеры хромосом не превышают 0.7—0.8 мкм в диам. Такого же размера хромосомы встречаются у некоторых многоклеточных водорослей. В качестве примера могут служить многие виды *Zygnema*, в частности у *Z. cylindrospermum* их диаметр не превышает 0.25—0.7 мкм (Godward, 1966).

Иногда прослеживается зависимость размеров хромосом от географического распространения (Wik-Sjöstedt, 1970). Побережье Исландии и районов Северной Атлантики заселено преимущественно видами водорослей с крупными хромосомами, для Средиземноморья более характерны виды с мелкими хромосомами, на побережьях Швеции, Англии, Испании, Португалии, США распространены виды, в кариотипы которых входят хромосомы различного размера.

Размеры хромосом не являются величиной абсолютной. Они подвержены колебаниям даже в пределах одного организма и зависят от возраста и размеров клеток. Так, у *Cladophora* (Wik-Sjöstedt, 1970) в старых базальных клетках хромосомы мельче, чем в молодых апикальных. Немаловажное значение имеет фаза жизненного цикла, на которой проводится измерение. В частности, у красной водоросли *Harveyella mirabilis* (Goff, Cole, 1973) длина хромосом в материнских клетках спермиев составляет 0.5—1.75 мкм, в женских клетках гонимобласта колеблется в пределах 0.37—1.78 мкм, а в тетраспорах равна 0.34—1.75 мкм. Хорошо известна и тенденция к уменьшению размеров хромосом в серии непрерывно следующих друг за другом ядерных делений. У *Halidrys siliquosa* (Moss, Elliot, 1957) в клетках антеридиев 8 различающихся по размерам и форме хромосом при завершении серии делений становятся очень мелкими, неотличимыми друг от друга, вызывающими затруднения при подсчете их числа. В вегетативных клетках *Eudorina* (Godward, 1966) средняя длина хромосом во время первого митоза составляет 1.2, второго — 1.05, третьего — 1.05, четвертого — 0.7, пятого — 0.6 мкм. Мельче становятся хромосомы в клетках более старых культур по сравнению с молодыми (Tschermak, 1943a). Подобного рода явление обусловлено изменением степени спирализации хромосом.

в. Форма хромосом

Хромосомы большинства водорослей характеризуются отсутствием или слабой выраженностью зоны первичной перетяжки (центромеры), что приводит к их слабой морфологической дифференциации. По этой причине форму таких хромосом приходится описывать в самом общем виде как точкообразную (рис. 55, 12), эллипсоидную (рис. 55, 2, 17), палочковидную (рис. 55, 3, 4, 13) и т. д. Наряду с этим существуют кариотипы, все или хотя бы часть (рис. 55, 6,



39, 45, 46) хромосом которых имеют четкую первичную перетяжку с локализованной в ней центромерой. В зависимости от ее положения различают равноплечие, или метацентрические, хромосомы (при медианном положении), разноплечие, или субметацентрические (при субмедианном), акроцентрические (при субтерминальном), одноплечие, или телоцентрические (при терминальном) (Geitler, 1936b; Sinha, 1963b; Banerjee, Horsley, 1971; Srivastava, Sarma, 1979; Shyam, 1980; Chowdary, Mathew, 1982).

У некоторых конъюгат в состав кариотипа входят хромосомы с нелокализованными (множественными) центромерами (Godward, 1950b, 1954, 1956; King, 1960; Brandham, Godward, 1965a; Godward, Newnham, 1965; Ueda, 1972; Vedajanani, Sarma, 1978a).

В кариотипах очень немногих водорослей присутствуют хромосомы со вторичной перетяжкой (рис. 55, 6, 7, 39, 46), получившей название ядрышкообразующей области, или ядрышкового организатора (nucleolus-organiser), и спутником (Tscherma, 1943a; Henningsen, 1963; Hoffman, 1967; Hoshaw, Waer, 1967; Patel, Ashok, 1971; Wells, Hoshaw, 1971). Именно эти хромосомы связаны с образованием ядрышка, поэтому их называют ядрышкообразующими (nucleolar-organizing), сокращенно N.O. хромосомами. Обычно они отличаются своей формой, выглядят более изогнутыми, крупнее других хромосом и иначе ориентируются в метафазной пластинке. В наборе 1, 2, 3 или 4, а иногда все хромосомы имеют спутник (Godward, 1950a, 1950b; Godward, Newnham, 1965). Нередко такие хромосомы с трудом отличаются от остальных из-за очень короткой спутничной нити. Если в кариотипе присутствует несколько N.O. хромосом, то они иногда почти не различаются по длине, размеру спутников и вторичных перетяжек (Henningsen, 1963; Kasprik, 1972; Sarma, Chaudhary, 1975a). Следует подчеркнуть, что у спирогиры эти хромосомы имеют локализованные центромеры и очень длинную область вторичной перетяжки (рис. 56), которая в интерфазе располагается в ядрышке в виде свернутого спиралью образования, окруженного осо-

Рис. 55. Кариотипы различных водорослей.

1 — *Chlamydomonas reinhardtii* (по: Godward, 1966); 2 — *Ch. eugametos* (опр.); 3 — *Eudorina elegans* (по: Godward, 1966); 4 — *Pleodorina californica* (по: Cave, Pocock, 1951); 5 — *Volvox tertius* (там же); 6 — *V. barberi* (там же); 7 — *V. spermatotheca* (там же); 8 — *V. merrillii* (там же); 9, 10 — *Volvox steinii* (там же); 11 — *Nautococcus pyriformis* (опр.); 12 — *Chlorococcum* sp., st. 557 (опр.); 13 — *Oocystis borgei* (опр.); 14 — *Palmelloccus protothecoides* (опр.); 15 — *Actinastrum hantzschii* (опр.); 16 — *Hydrodictyon africanum* (по: Sarma, 1960); 17 — *H. reticulatum* (там же); 18 — *Ulothrix zonata* (по: Sarma, 1963a); 19 — *U. subtilissima* (там же); 20 — *Hormidium barlowii* (по: Sarma, 1963b); 21 — *H. crenulatum* (там же); 22 — *Microspora stagnorum* (по: Sarma, 1960); 23 — *Uronema gigas* (по: Sarma, 1963b); 24 — *U. terrestre* (там же); 25 — *U. confervicolum* (там же); 26 — *Draparnaldia plumosa* (по: Carroll, Deason, 1969); 27 — *Stigeoclonium stagnatile* (по: Chowdary, 1967b); 28 — *S. amoneum* (там же); 29 — *S. elongatum* (там же); 30 — *Trentepohlia* I (по: Sarma, 1960); 31 — *Trentepohlia* II (там же); 32 — *Trentepohlia* III (там же); 33 — *Cephaleuros virescens* (там же); 34 — *Siphonocladus pusillus* (по: Godward, 1966); 35 — *Batophora oerstedii* (там же); 36 — *Sphaeroplea annulina* (по: Sarma, 1960); 37 — *Acetabularia mediterranea* (по: Godward, 1966); 38 — *Trichosolen mucronata* (по: Chowdary, Singh, 1969); 39 — *Oedogonium calliandrum* (по: Hoffman, 1967); 40 — *Nitella hyalina* (по: Guerlesquin, 1963); 41 — *Nitellopsis obtusa* (там же); 42 — *Tolypella hispanica* (там же); 43 — *Chara baltica* (там же); 44 — *Sargassum thunbergii* (по: Ogawa, 1971); 45 — *Navicula radiosa* (по: Geitler, 1951a); 46 — *Spirogyra crassa* (по: Geitler, 1930a); 47 — *Laminaria digitata* (по: Evans, 1965); 48 — *Sacchorhiza polyschides* (там же).

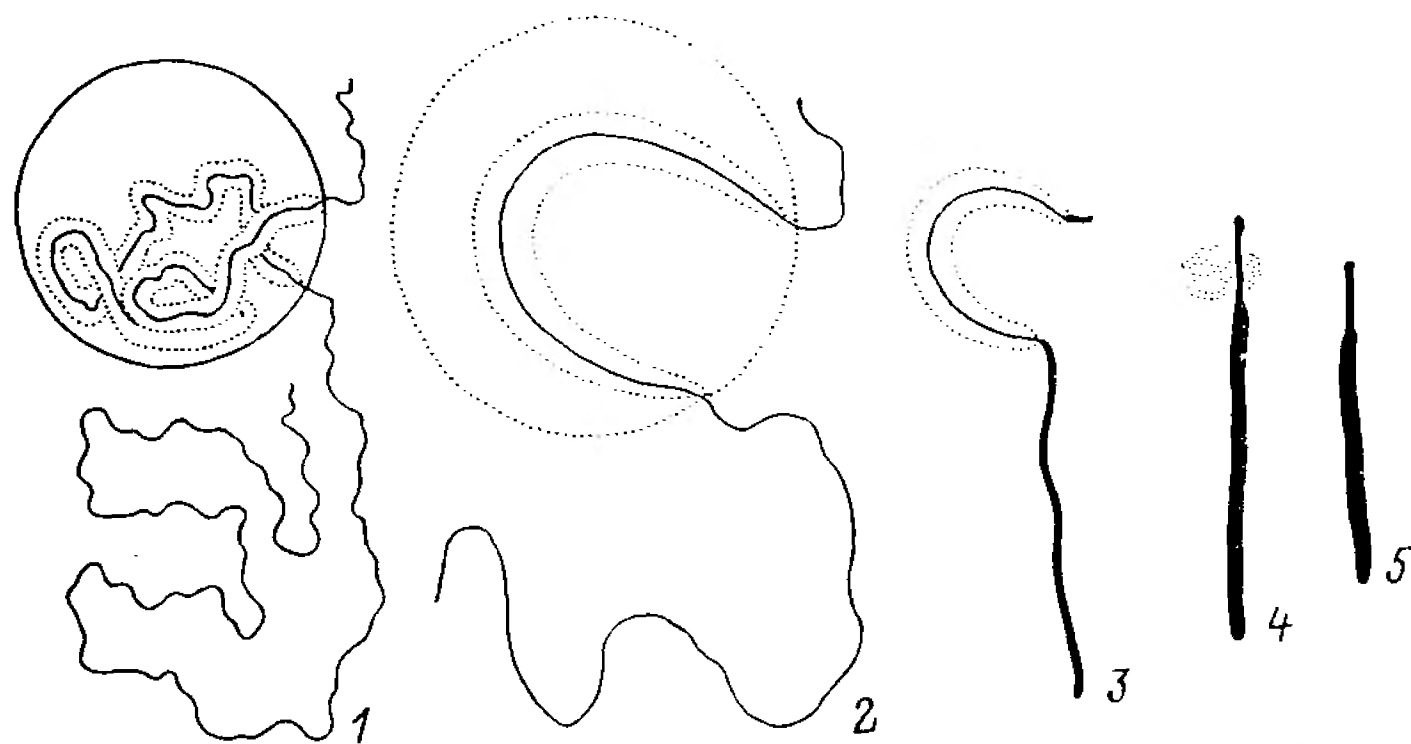


Рис. 56. Диаграмма ядрышкообразующей хромосомы у *Spirogyra crassa*. (По: Godward, 1966).

1 — покоящаяся стадия; 2 — ранняя профаза; 3 — средняя профаза; 4 — поздняя профаза; 5 — метафаза.

бым веществом, получившим название трека организатора (organizer track) (Godward, 1950a). Его морфология и степень дифференциации у изученных видов отличаются большим разнообразием. В профазе строение трека унифицируется, а в метафазе эта структура полностью исчезает. Ультраструктурные исследования показали (Godward, Jordan, 1965; Jordan, Godward, 1969), что ядрышковый организатор представляет собой нить сечением около 0.25 мкм, которая, извиваясь, проходит через ядрышко. Трек организатора имеет ядрышковую природу (является его фибриллярным компонентом) и к концу профазы обычно становится плохо различимым, а в метафазе вовсе исчезает. В настоящее время трек организатора обнаружен в ядрышках многих конъюгат (Wells, Hoshaw, 1971; Vedajanani, Sarma, 1978b, 1978c, 1978d; Harada, 1981).

г. Расположение хромосом

В метафазе хромосомы, как правило, достигают максимального укорочения, перемещаются в одну плоскость на экваторе веретена и располагаются в виде более или менее компактной пластинки. Для некоторых водорослей более характерно кольцевое расположение хромосом в пластинке. Такой вид метафазы свойствен многим животным. При образовании полиплоидов, в частности у *Chlamydomonas moewusii*, *Ch. eugametos*, вместо кольца хромосомы образуют сплошную плоскую пластинку. Иногда, в особенности у криптоноад, золотистых и бурых водорослей, пластинки оказываются настолько компактными, что индивидуальные хромосомы в них различить не представляется возможным. Наконец, у некоторых водорослей (*Cladophora*, *Valonia*, *Zygnema*) классическая метафазная пластинка отсутствует, поскольку отдельные хромосомы или их группы лежат в разных плоскостях.

2. СПЕЦИФИКА КАРИОТИПОВ У РАЗНЫХ ТАКСОНОВ ВОДОРосЛЕЙ

а. Кариотипы Chlorophyta

У зеленых водорослей описание кариотипа вызывает серьезные затруднения, связанные со сравнительно мелкими размерами хромосом, компактным их расположением, слабой дифференциацией по длине и незначительными различиями в форме.

Число хромосом. У подавляющего большинства водорослей это единственный признак кариотипа, который реально используется в таксономических целях. У зеленых водорослей выявлено как самое низкое ($n = 2$), так и самое высокое ($n = 592$) число хромосом, известное для водорослей. Если сравнить между собой различные классы зеленых водорослей, то оказывается, что хромосомные числа у них лежат приблизительно в одних и тех же пределах. Так, у вольвоксовых выявлен ряд от 2 до 30. Лишь для *Dunaliella salina* указывается более 68 (Цолова, 1966), однако к этим данным следует относиться критически, поскольку Пенн (Penn, 1938) сообщает только о 10. У хлорококковых число хромосом колеблется от 4 до 24, исключение составляют *Eremosphaera viridis*, у которой $n \sim 80$ (Mainx, 1927), и *Oocystis elegans* с $n = 32$ (Chowdary, Mathew, 1982). В том и другом классах наиболее часто встречаются организмы с числом хромосом от 4 до 10. У улотриковых и сифоновых хромосомные числа представлены соответственно рядом от 3 до 48 и от 4 до 48 с преобладанием в обоих случаях хромосомных чисел в пределах от 10—20. У конъюгат верхний предел необычно высок (у одноклеточных форм от 8 до 592 с одинаковой частотой встречаемости как низких, так и высоких хромосомных чисел, у многоклеточных от 2 до 100 с преобладанием организмов с числом хромосом $n = 2—20$).

У некоторых видов обращает на себя внимание большой разброс хромосомных чисел. В основе этого явления могут лежать разные причины. Во-первых, не исключена ошибка в подсчете, во-вторых, немаловажную роль играют индивидуальные особенности некоторых водорослей, в-третьих, нельзя забывать о существовании таксономических сложностей, и, наконец, в-четвертых, влияние могут оказывать условия культивирования.

Размеры хромосом. У зеленых водорослей хромосомы, как правило, мелкие: у вольвоксовых их размеры составляют 0.25—3.0 мкм; у хлорококковых — 0.3—3.0 мкм, кроме *Eremosphaera viridis* (точные измерения не проводились) и *Oocystis elegans*, длина которых достигает 10—16 мкм (Chowdary, Mathew, 1982); у улотриковых — 0.2—12.3 мкм; у конъюгат — 0.17—11.25 мкм, при этом у одноклеточных десмидиевых — 0.4—7.5 мкм, у остальных не превышают 1.5 мкм (и в целом мелкоклеточные виды имеют более мелкие хромосомы, чем крупноклеточные); у сифоновых — 0.3—6.7 мкм, лишь у *Neomeris annulata* (Chowdary, Singh, 1984a) хромосомы достигают длины порядка 32 мкм и являются самыми крупными у водорослей. В целом нижний предел как у однокле-

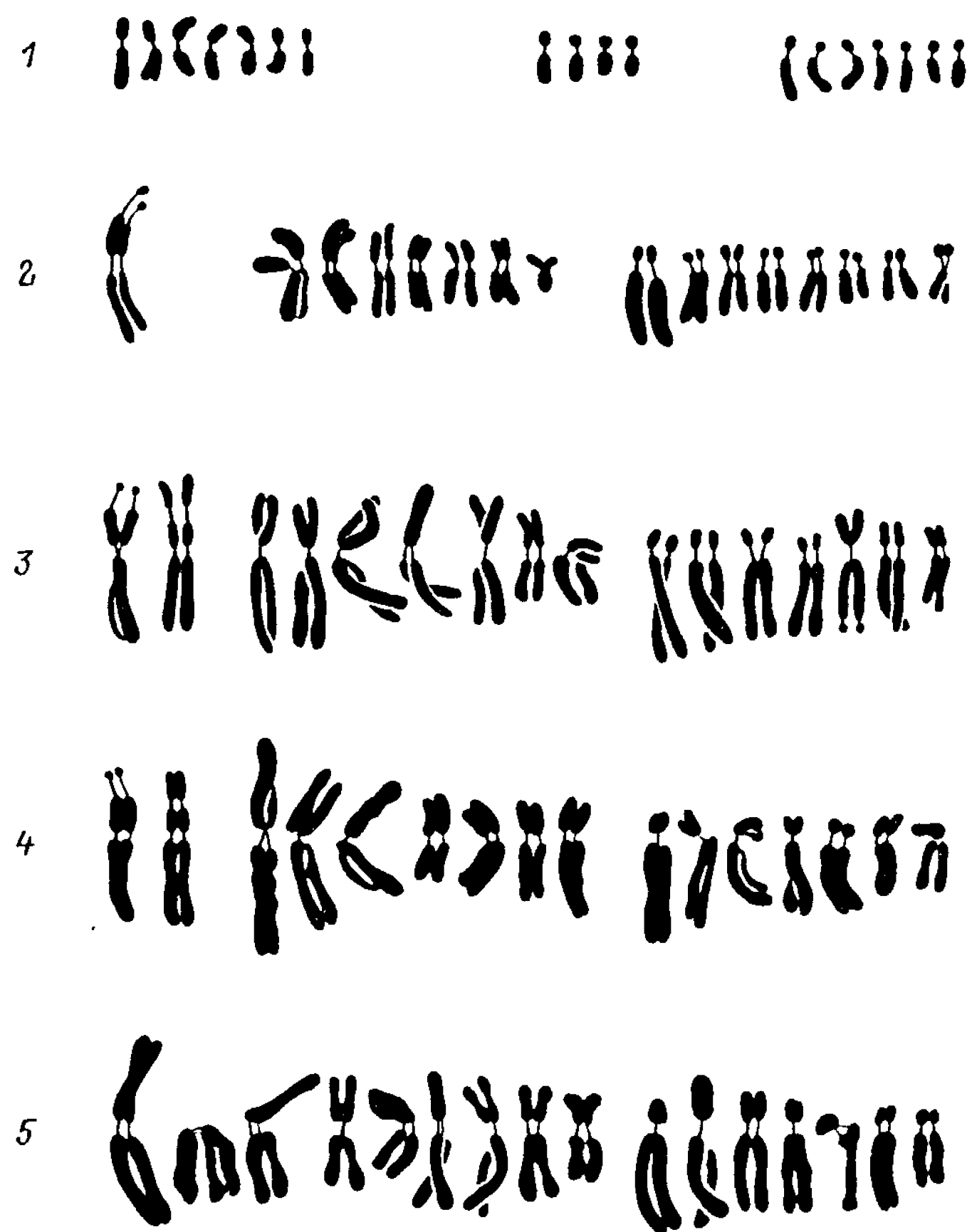


Рис. 57. Кариогаммы некоторых видов *Oedogonium*. (По: Henningsen, 1963).
1 — *Oe. pringsheimii*; 2 — *Oe. vaucheri*; 3 — *Oe. plagiotomum*; 4 — *Oe. spectabile*; 5 — *Oe. capillare*.

точных, так и многоклеточных лежит на одном уровне, а верхний у многоклеточных значительно выше, хотя и у них встречаются очень мелкие хромосомы. Самые мелкие хромосомы среди зеленых водорослей имеют некоторые виды *Zygnema*.

Кариотипы одних водорослей состоят из хромосом более или менее одинаковых размеров, например у *Ankistrodesmus spiralis* ($n = 10$) колебания лежат в пределах 0.42—0.48 мкм (Rai, Chowdary, 1983), а у *Kirchneriella lunaris* ($n = 18$) и вовсе отсутствуют (хромосомы имеют размер порядка 0.8 мкм) (Chowdary, 1967b). В кариотипах других водорослей различия иногда оказываются весьма существенными: у *Pandorina morum* ($n = 12$) от 1.5 до 5.0 мкм (Coleman, Zollner, 1977), у *Schizomcris leibleinii* ($n = 14$) более отчетливыми — от 0.43 до 3.0 мкм (Sarma, Chaudhary, 1975b). При

подразделении хромосом на группы в зависимости от их размеров выясняется, что самую многочисленную обычно составляют мелкие хромосомы (Sarma, 1963a; Abbas, Godward, 1964; Berger-Perrot, 1980; Shyam, Saxena, 1980). Размеры хромосом иногда отражают таксономическую специфику организмов. В частности, кариотипы различных видов *Stigeoclonium* состоят из мелких хромосом (0.2—2.0 мкм) (Abbas, Godward, 1964; Chowdary, 1967c), а у *Oedogonium* — из сравнительно крупных (1.5—12.3 мкм) (Das, 1971; Srivastava, Sarma, 1979).

Размеры хромосом могут зависеть от их количества в кариотипе, но такая корреляция прослеживается не всегда (Kasprik, 1972). В качестве примера можно привести данные относительно трех видов *Oedogonium*: у *Oe. magnusii* ($n = 13$) длина хромосом составляет 1.5—2.0 мкм, у *Oe. autumnale* ($n = 17$) — 2.0—2.5 мкм (Das, 1971), а у *Oe. gunnii* ($n = 17$) — 6.0—10.0 (Srivastava, Sarma, 1979).

Форма хромосом. Среди хромосом, лишенных четко дифференцированных центромер, преобладают мелкие четкообразные, иногда встречаются эллипсоидные и бобовидные или более крупные палочковидные, которые в свою очередь могут быть короткими или длинными.

Наличие четко дифференцированных центромер и связанных с ними первичных перетяжек, а в некоторых случаях (*Oedogonium*, *Cladophora*) и появление вторичных перетяжек позволяют дать не только более развернутую морфологическую характеристику хромосом, но и составить кариогаммы (рис. 57). Сопоставление последних имеет важное значение при идентификации видов (Chowdary, 1964b; Das, 1971).

Расположение хромосом. В метафазной пластинке, как правило, оно очень компактное, иногда отмечается тенденция к слипанию хромосом, нередко случаи образования кольцевидной пластинки.

Вольвоксовые водоросли (Volvocophyceae)

Кариотипы этих водорослей изучены сравнительно слабо. По числу хромосом они подразделяются на 3 группы: с невысоким числом хромосом ($n = 2—10$), значительно реже с числом хромосом $n = 10—20$, самая немногочисленная группа объединяет водоросли с числом хромосом выше 20. При этом одноклеточные формы (*Chlamydomonas gigantea*, *Ch. monadina*, *Haematococcus pluvialis*) характеризуются более высокими хромосомными числами, чем колониальные (*Astrephomene gubernaculifera*, *Volvox barberi*). Таким же образом подразделяются виды внутри рода. В частности, виды рода *Volvox* четко делятся на 3 группы: с $n = 5$, $n = 12—16$ и $n > 20$. При этом прослеживается (Cave, Roscock, 1951) явная тенденция к уменьшению числа хромосом при одновременном увеличении их размера в направлении от наиболее примитивных к более высокоорганизованным представителям. На основе сравнительно-морфологического анализа филогенетически тесно связанным с родом с *Pandorina* ($n = 2—14$) был признан один из примитивных видов

рода *Volvox*, а именно *V. powersii* (Shaw) Printz ($n = 15$). Результаты кариологических исследований подтверждают этот вывод.

Самые мелкие хромосомы не превышают 0.2 мкм (у разных видов *Chlamydomonas*), а наиболее крупные достигают 5.0 мкм (*Pandorina morum*), причем размеры хромосом в кариотипе весьма четко зависят от их числа. Иногда кариотип состоит из приблизительно одинаковых по размеру хромосом, например у *Chlamydomonas dysosmos* все они мелкие, порядка $0.2\text{--}0.3 \times 0.3\text{--}0.4$ мкм (Schaechter, DeLamater, 1955), чаще отмечаются различия, в частности у *Pandorina morum* от 1.5 до 5.0 мкм (Coleman, Zollner, 1977). Некоторые авторы (Patel, 1978) делают попытку исходя из размеров выделить несколько хромосомных групп, однако различия в 0.2 мкм делают границу между ними весьма условной.

Кариотипы вольвоксовых состоят преимущественно из точкообразных, реже коротких палочковидных и более длинных и тонких нитевидных хромосом. Внутри кариотипа дифференциация хромосом по форме практически отсутствует (рис. 55, 1, 2, 4, 5). Лишь в очень редких случаях (*Pandorina morum*) удается различить хромосомы не только по размерам, но и по форме (Coleman, 1959; Coleman, Zoller, 1977), а у некоторых видов *Volvox* (Cave, Росоцк, 1951) выявить даже спутничные (рис. 55, 6, 7).

Хромосомы в метафазной пластинке обычно располагаются очень компактно и непригодны для подсчета их числа. Часть или все хромосомы имеют тенденцию слипаться. Пластинки с кольцеобразным расположением хромосом встречаются, например, у *Chlamydomonas nasuta* (Kater, 1929), *Ch. reinhardtii*, *Ch. moewusii*, *Ch. eugametos*, *Ch. chlamydogama* (Buffaloe, 1958).

Хлорококковые водоросли (Chlorococcophyceae)

Хлорококковые, как и вольвоксовые, кариологически исследованы очень слабо. Как показывает сравнительный анализ, число хромосом никак не зависит от того, является ли организм одноклеточным или колониальным, свободноживущим или прикрепленным, сохранившим или утратившим подвижную стадию в жизненном цикле, хотя именно среди последних (*Eremosphaera viridis* и *Ocystaenium elegans*) обнаружены самые высокие среди хлорококковых хромосомные числа. Анализ хромосомных чисел у различных видов *Scenedesmus* ($n = 4, 6, 8, 10, 12, 14$) показывает, что они представляют типичный анеуплоидный ряд, поэтому есть все основания говорить о важной роли анеуплоидии в процессах видообразования в пределах этого рода. Несколько иначе выглядит ряд хромосомных чисел у *Chlorococcum* ($n = 8, 9, 10, 18$). По всей видимости, здесь наряду с анеуплоидией в процессах видообразования играла роль и эуплоидия.

Предпринимались попытки (Chan, 1974) при сравнительном анализе материала учитывать не только число хромосом, но и их размеры. Оказалось, что кариотипы хлорококковых водорослей чаще

всего состоят из очень мелких хромосом порядка 0.3—0.8 мкм (*Ankistrodesmus*, *Scenedesmus*, *Characium*, *Chlorococcum*).

Наиболее характерны для кариотипов хлорококковых (рис. 55, 11, 12, 14—16) мелкие точкообразные хромосомы, реже встречаются более крупные стержнеобразные, как например у *Tetraspora lubrica* (McAllister, 1913), или короткие изогнутые палочки, описанные, в частности, у *Rhopalocystis oleifera* (Täumer, 1959). У *Hydrodictyon reticulatum* (Sarma, 1962a) хромосомы ($n = 18$) различаются (рис. 55, 17) и по размеру, и по форме (одновременно образуются точко- и палочкообразные). Подобные различия особенно важны для кариотипического анализа водорослей на видовом уровне в случае идентичности их хромосомных чисел.

Обычно хромосомы образуют компактную пластинку, реже (*Coelastrum microporum*) располагаются кольцом.

Улотриковые водоросли (Ulotrichophyceae)

Улотриковые — очень неоднородная в систематическом отношении группа, куда входит много водорослей неясного систематического положения (*Acrosiphonia*, *Oedogonium*, *Sphaeroplea*, *Prasiola*, *Schizogonium*, *Cylindrocapsa* и т. д.).

Среди представителей порядка *Ulotrichales* род *Ulothrix* выделяется низким числом хромосом ($n = 4, 5, 8, 9, 10$), только у *U. subtilissima* $n = 14$ (Sarma, 1957a). Очевидно, предложение о выделении его из состава данного рода (Mattox, Bold, 1962) не лишено оснований. Несомненно, со временем имеющийся ряд хромосомных чисел будет расширен, но даже в современном виде его следует характеризовать как анеуплоидный.

Хотя род *Uronema* во всех отношениях близок к *Ulothrix* и иногда выражается даже сомнение (Fritsch, 1935) относительно его независимого статуса, тем не менее входящие сюда водоросли имеют более высокие хромосомные числа ($n = 12\text{--}18$).

У близких к *Ulothrix* водорослей из родов *Microspora* и *Hormidium* обнаружены числа хромосом, равные $n = 14\text{--}26$ и даже 44—48, лишь один вид *H. nitens* имеет $n = 5$ (Singh, 1954a). В этом отношении последний более других тяготеет к *Ulothrix*. Создается впечатление, что специализация (если вспомнить своеобразие оболочки и цитокинеза *Microspora*, непрочные распадающиеся нити и выпадение подвижной стадии у *Hormidium*) водорослей этих таксонов сопряжена с повышением числа хромосом.

Род *Prasiola* из-за внешнего сходства с пластинчатыми ульвовыми и нитчатыми улотриковыми дает основание одним альгологам (Fott, 1971) включать его в пор. *Ulotrichales*, другим (Bourrelly, 1966; Bold, Wynne, 1978) — в пор. *Ulvales*, третьим — выделять в особый порядок *Schizogoniales* (West, 1904) или *Prasiolales* (Christensen, 1966; Burrow, 1991). Взрослые растения этого рода находятся в диплоидном состоянии, только гаметы гаплоидны.

Из трех исследованных кариологически видов прازیол *P. japonica* ($n = 3$) имеет самый простой гаплофазный цикл развития. Вероятно,

два других вида: *P.stipitata* ($n=6$) и *P.meridionalis* с диморфным диплофазным циклом развития ведут свое начало от каких-то других предковых форм. Хромосомы у этих водорослей мелкие, морфологически слабо дифференцированные.

Родство водорослей рода *Cylindrocapsa* с нитчатыми формами улотриковых не вполне ясно, поэтому часто их включают в виде отдельного семейства в состав пор. *Ulotrichales* (Fritsch, 1935; Smith, 1950; Ramanathan, 1964; Bourrelly, 1966), иногда (Desikachary, 1958; Round, 1971) выделяют в отдельный порядок *Cylindrocapsales* или объединяют вместе с *Prasiola* в пор. *Prasiolales* (Christensen, 1966). Первое кариологическое изучение *Cylindrocapsa involuta* было проведено сравнительно недавно (Sarma, 1962b). Сопоставление хромосомных чисел, выявленных в ходе последующих исследований водорослей различных видов *Cylindrocapsa* ($n=12, 16, 24, 36$), позволяет заключить, что здесь в процессе видообразования важная роль принадлежит эуплоидии. По морфологии хромосомы напоминают таковые *Uronema* и *Hormidium*. Анализ кариотипов дает больше оснований для сохранения этих водорослей в составе пор. *Ulotrichales* в виде отдельного семейства.

У эдогониевых кариологически наиболее полно изучен род *Oedogonium*, в пределах которого между самым низким хромосомным числом ($n=9$) и самым высоким ($n=46$) выстраивается следующий ряд чисел: 11, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 27, 36, 38, 41. Чаще других встречаются виды с $n=16$ и 17. Если учесть, что к настоящему времени изучена очень незначительная их часть, то есть уверенность со временем получить непрерывный или почти непрерывный ряд хромосомных чисел. Сейчас большинство исследователей признает основное число (x) равным 9, поэтому виды с числом хромосом 11, 13, 15, 16, 17, 19 и т. д. — типичные анеуплоиды. Эуплоидные виды встречаются гораздо реже.

Водоросли, входящие в порядок *Ulvales*, кариологически исследованы очень слабо. Это объясняется мелкими размерами ядер и хромосом. Хромосомные числа ульвовых составляют следующий ряд: 5, 6, 8, 9, 10, 12, 13, 16. Полнее других исследованы водоросли рода *Enteromorpha* (хромосомный ряд: 8, 9, 10, 13). В настоящее время появились данные, которые приводят к выводу, что в этой таксономической группе водорослей процесс видообразования сопровождался появлением анеуплоидных форм, вызванных попп-*disjunction* с последующей потерей или приобретением хромосом (Sarma, 1982).

Среди хетофоровых водорослей (пор. *Chaetophorales*) встречаются водоросли как с низким ($n=4$), так с и высоким ($n=48$) числом хромосом, причем такой широкий диапазон чисел наблюдается даже в пределах рода, например у *Trentepohlia*. Анализ хромосомных чисел (4, 12, 16, 18, 24, 48) позволяет предположить, что процесс видообразования сопровождался появлением не только эуплоидов, но и анеуплоидов. В отличие от *Trentepohlia* у *Chaetophora* хромосомные числа лежат в более узком диапазоне и составляют следующий ряд: 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, причем анеуплоидия встречается

чаще. При подсчете хромосомных чисел у *Draparnaldia* в большинстве случаев авторы затрудняются установить, гаплоидное оно или диплоидное. Расхождение в числах хромосом, например у *D. glomerata* $n=8$ и 13, у *D. plumosa* $n=13$ и 14, некоторые авторы (Cargoll, Deason, 1969) объясняют либо наличием цитологических рас, либо ошибкой в определении вида, что при сильной изменчивости морфологических признаков, свойственных хетофоровым, исключить нельзя, либо неточностью подсчета числа хромосом, всегда неизбежной при мелких их размерах (рис. 55, 26). Сравнительно полно изучены водоросли различных видов *Stigeoclonium*, у которых выявлены хромосомные числа, составляющие почти непрерывный ряд (5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16 и 20). По всей видимости, анеуплоидия играет весьма существенную роль в эволюции этого рода. Расхождение в числах хромосом в пределах вида может быть обусловлено теми же причинами, которые были перечислены при обсуждении подобного явления у *Draparnaldia*, но все же в данном случае предпочтительнее их искать в своеобразии биологической природы вида. Род *Coleochaete* пока выделяется среди хетофоровых более высокими хромосомными числами (32, 34, 36, 42). Даже при весьма скудном материале напрашивается предположение, что этот таксон стоит на более высокой ступени развития по сравнению с упоминавшимися выше водорослями других родов. Подобный вывод вытекает из положения, что эволюция организмов сопровождается увеличением числа хромосом в кариотипе. Если под этим углом зрения рассматривать порядки, составляющие класс *Ulotrichophyceae*, то пор. *Ulotrichales* представляется наиболее прогрессивным.

Для улотриковых в целом характерны мелкие хромосомы. В пор. *Ulotrichales* их длина не превышает 3.5 мкм и самые крупные обнаружены у *Ulothrix zonata* (Shyam, Saxena, 1980). Преобладают кариотипы с мелкими хромосомами, размеры которых не превышают 1.0 мкм. Так, у *Cylindrocapsa* размер хромосом составляет всего 0.5 мкм (Sarma, 1962b), еще мельче — у *Uronema terrestre* (Chowdary, 1964a). В кариотипах ульвовых хромосомы различаются по размерам. В частности, у *Enteromorpha linza* (Kaprana, Flynn, 1973) они лежат в пределах 0.5—1.5 мкм, у *Ulva fasciata* (Sarma, Chaudhary, 1975a) — 0.8—1.6 мкм. У хетофоровых наиболее мелкие хромосомы (0.2—0.8 мкм) выявлены в кариотипе *Stigeoclonium farctum* (Abbas, Godward, 1964), но чаще встречаются кариотипы с более крупными хромосомами, например у *S. variable* (Chowdary, 1967c) порядка 0.5—2.0 мкм, самые крупные (1.4—6.4 мкм) характерны для *S. flagelliferum* (Abbas, 1965). Очень крупные по сравнению с остальными улотриковыми хромосомы у эдогониевых. Наиболее мелкие хромосомы обнаружены (Das, 1971) в кариотипах *Oe. magnusii* (1.5—2.0 мкм) и *Oe. autumnale* (2.0—2.5 мкм), а очень крупные (6.0—10.0 мкм) — в кариотипах *Oe. gunnii* (Srivastava, Sarma, 1979).

Хромосомы улотриковых не отличаются большим разнообразием по форме (рис. 55, 18—33). Наряду с точкообразными часто встре-

чаются палочковидные. Из четко дифференцированных по длине хромосом состоят кариотипы только эдогониевых.

Метафазные пластинки улотриковых характеризуются достаточно компактным расположением хромосом, что затрудняет точный подсчет их числа. Кольцеобразные пластинки встречаются очень редко.

Конъюгаты (Conjugatophyceae)

В классе *Conjugatophyceae* одноклеточные представители отличаются от многоклеточных более высокими хромосомными числами. Среди них встречаются представители с небольшим их числом, например у *Desmidium aptogonum* $n=8$ (Abhayavardhani, Sarma, 1982), у *Spondylosium papillosum* $n=9$ (Brandham: in Godward, 1966), у *Mesotaenium caldariorum* $n=8-10$ (Czurda, 1937), но преобладают организмы, содержащие несколько десятков и даже сотен хромосом. У многоклеточных форм (*Sirogonium pseudofloridanum*) предельное их число не превышает $n=100\pm 2$ (Wells, Hoshaw, 1971). В состав многих видов входят клоны, различающиеся по числу хромосом, например у *Netrium digitus* выявлены клоны с $n=30, 122, 150, 172-182, 277, 592$, у *Closterium acerosum* с $n=60, 130\pm 2, 194, 220$, у *C. moniliferum* с $n=66, 70\pm 2, 95, 174$, у *Micrasterias papillifera* с $n=49, 50, 51, 52, 72$ и т. д. Такие клоны появляются как при выращивании в условиях культуры, так и в естественных условиях (преимущественно в горных и арктических областях). Морфологические различия между клонами с разным числом хромосом часто отсутствуют. В качестве примера могут служить клоны *Cosmarium botrytis* с $n=18$ и 26 или *C. cucumis* с $n=44$ и 52. При спонтанном увеличении числа хромосом утрата клетками способности размножаться представляется своеобразным стабилизирующим фактором, который несомненно должен существовать в природе для сохранения вида. Между клонами могут проходить скрещивания и образование, созревание, прорастание и даже последующее нормальное развитие зигот, но жизнеспособное потомство отсутствует из-за нарушения мейоза и появления несбалансированного числа хромосом (Kallio, 1951; Brandham, 1965a; Tassigny, 1971). Возникновение клонов с высоким хромосомным числом, возможно, обусловлено нерегулярностью или выпадением полового процесса, что характерно для всех конъюгат.

Сопоставление хромосомных чисел в различных родах одноклеточных конъюгат приводит к выводу, что в процессе видообразования важную роль играют как эуплоидия, так и анеуплоидия. При разработке систематики этой группы водорослей необходимо учитывать их кариологические особенности.

Среди десмидиевых наиболее детально кариотип изучен у водорослей рода *Micrasterias*. К настоящему времени имеются данные относительно 65 образцов, представляющих 26 таксонов на уровне видов и разновидностей. На основании таких признаков, как число и длина хромосом, степень их индивидуальности, компактность

расположения в метафазной пластинке, виды подразделяются (Kasprik, 1972) на 4 группы: 1) с мелкими (до 1.0 мкм), компактно лежащими хромосомами ($n=100, 108, 110$), характерными, например, для *M. crux-melitensis*, *M. pinnatifida*, *M. furcata*, *M. truncata*; 2) более крупными (1.0—2.0 мкм), более или менее свободнолежащими хромосомами ($n=26, 48, 229$), что характерно для *M. papillifera*, *M. rotata*, *M. swainei*, *M. conferta*; 3) с относительно длинными (до 3.5 мкм), свободнолежащими, четко дифференцированными хромосомами ($n=41, 82, 96$), образующими пластинки *M. denticulata*, *M. brachyptera*, *M. fimbriata*, *M. muricata*; 4) с сильно различающимися по длине (0.7—7.5 мкм) и относительно свободнолежащими хромосомами ($n=39, 85$), присущими кариотипам *M. torreyi*, *M. thomasiana*, *M. radiosa*.

Ясно, что такое подразделение весьма условно и предпринимается ради того, чтобы найти хотя бы какие-то ориентиры для сравнительного анализа.

Среди многоклеточных зигнемовых в настоящее время наиболее полно кариотипически изучены роды *Spirogyra* и *Zygnema*, значительно слабее — *Mougeotia*.

У *Spirogyra* преобладают виды с четным числом хромосом. Не всегда кратное увеличение числа хромосом можно рассматривать как полиплоидную серию. Например, у *S. triformis* ($n=6$), *S. crassa* ($n=12$) и *S. columbiana* ($n=24$) все виды имеют 2 N.O. хромосомы и, таким образом, изменение числа хромосом происходит не за счет кратного их увеличения. Подобное может быть вызвано фрагментацией части хромосом, имеющих нелокализованные центромеры. Наряду с этим имеются виды, представляющие типичную полиплоидную серию с кратным увеличением всего набора хромосом, как например у *S. punctulata* ($n=16$) и *S. majuscula* ($n=32$), а у *S. pratensis* ($n=11-15$, в том числе 1 N.O. хромосома) образцы с 26—30 хромосомами, из которых 2 — N.O., и с 56—60 хромосомами (из них 4 N.O.) следует трактовать как полиплоидные цитологические расы. Одно время делались даже попытки (Герасимов, 1905; Wisselingh, 1920, 1921) объяснить именно полиплоидией различия в размерах клеток у разных видов. Однако подтвердить это предположение (Godward, Newnham, 1965) не удалось. Несмотря на важную роль полиплоидии в процессах видообразования и широкое распространение в природе, она исследована у водорослей очень слабо, хотя именно при работе со спирогирой были получены первые искусственные полиплоиды путем температурного воздействия и центрифугированием (Герасимов, 1897, 1905; Wisselingh, 1909; Kallio, 1951). Позднее была установлена способность колхицина (Godward, 1966), аценафтена (Levan, Levring, 1942), гибберилина (Abbas, Godward, 1965) давать подобный эффект.

У *Zygnema* самое низкое число хромосом пока равно 12—14, а самое высокое — 82 и между ними почти непрерывный ряд последовательных чисел, причем почти половину исследованного материала не удалось идентифицировать до вида. Хромосомы зигнемы значительно мельче и более слабо дифференцированы, чем у спирогиры.

Род *Mougeotia* изучен слабо. Наиболее часто встречаются образцы с $n = 32-45$. Самое низкое хромосомное число равно 12, а самое высокое — 94. Распределение хромосом по видам проследить не представляется возможным, поскольку изучено всего два вида (*M. nummuloides* и *M. wiridis*), а остальные 13 образцов не идентифицированы. В зависимости от числа хромосом кариотипы мужотии распадаются на 3 группы: с $n = 6-8$, $n = 48-60$ и $n = 100 \pm 2$.

Кариотипы одноклеточных конъюгат в основном состоят из мелких хромосом, иногда (*Spondylosium ellipticum*) не превышающих 0.4 мкм (Vedajani, Sarma, 1978d), а самые крупные, у *Micrasterias torreyi*, доходят до 7.5 мкм (Kasprik, 1972), но чаще нижний предел составляет 0.5—1.0 мкм, а верхний не превышает 1.5—2.0 мкм. Практически во всех родах зигнемовых водорослей встречаются представители, в кариотип которых входят мелкие хромосомы с размерами, не превышающими 1 мкм, однако значительно чаще, особенно у *Spirogyra* и *Sirogonium*, в кариотипе наряду с мелкими присутствуют более крупные хромосомы с размерами, достигающими иногда (*Spirogyra sub-margaritata*) до 3.0 мкм (Godward, 1956). Кариотипы, состоящие исключительно из крупных, порядка 6.7—8.1 мкм хромосом (*S. teodorescii*), встречаются крайне редко (Tatuno, Iiyama, 1971). Как правило, появление крупных хромосом сопровождается увеличением значения нижнего порога. Например, если нижнее значение размера хромосом не превышает 1.0 мкм, то верхнее лежит в пределах 2.0—2.5 мкм, при размере 1.5 мкм — может доходить до 4.5 мкм, при размере 2.5 мкм — до 6.0 мкм. Появление крупных хромосом, порядка 11—13 мкм, сопровождается повышением порога нижнего предела до 2.6—7.5 мкм.

Большинство хромосом в кариотипе как одноклеточных, так и многоклеточных конъюгат из-за отсутствия локализованных центромер слабо дифференцированы по длине. В мелких, точкообразных хромосомах локализация последних не имеет принципиального значения. Как правило, в кариотипе большинства водорослей удается идентифицировать лишь Н.О. хромосомы, которые помимо спутника отличаются и более крупными размерами.

Хромосомы обычно образуют достаточно компактную пластинку, особенно у одноклеточных форм, у которых к тому же обнаруживается тенденция к их слипанию. Подсчету хромосом в значительной степени мешает появление ядрышкового вещества, иногда полностью маскирующего метафазную пластинку.

Сифоновые водоросли (Siphonophyceae)

Все три порядка (*Siphonales*, *Dasycladales*, *Siphonocladales*), входящие в этот класс, остаются слабо изученными, несмотря на то что кладофора представляет собой идеальный объект для кариологических исследований (ядерное деление проходит синхронно, и все стадии митоза можно изучать одновременно; хромосомы имеют достаточно крупные размеры, порядка 3.0—5.0 мкм, хотя встречаются и более мелкие, не превышающие 1.0 мкм; ядерные

деления лежат в одной плоскости и т. д.). В целом хромосомы сифоновых водорослей имеют размеры 0.3—5.0 мкм, и лишь у *Neomeris annulata* в кариотипе присутствуют более крупные хромосомы, достигающие 32 мкм дл. (Chowdary, Singh, 1984a). Между видами одного рода существуют иногда весьма значительные различия в размерах хромосом. Например, у *Cladophora albida* кариотип состоит из хромосом, размеры которых лежат в пределах 0.5—1.8 мкм (Kaprana, Gargiulo, 1987a), а у *C. glomerata* — 1.3—6.4 мкм (Wik-Sjöstedt, 1970). Иногда существуют различия даже между разновидностями, что ясно видно при сопоставлении кариотипов *Rhizoclonium riparium* ($n = 24$) и *Rh. riparium* var. *validum* ($n = 36$). Несмотря на более высокое число хромосом в последнем случае, их размеры крупнее и лежат в пределах 1.6—4.2 мкм (Verma, 1986b). У *Cladophora* прослеживается четкая корреляция между размером хромосом, морфологией таллома и широтным распространением видов. В холодноватых водоемах распространены виды с крупными хромосомами и крупными грубыми, сильно разветвленными талломами, а в тропических встречаются преимущественно виды с мелкими хромосомами и мелкими нежными, слабо ветвящимися талломами (Kaprana, Gargiulo, 1987a, 1987b). Подобная закономерность обнаружена и у *Chaetomorpha* (Hinson, Kapraun, 1991).

В кариотипах сифоновых водорослей мелкие хромосомы имеют вид точек, квадратов или прямоугольников, крупные — палочек с четко различимой центромерой, которая обычно занимает медианное или субмедианное положение. Для *Boodlea*, *Cladophoropsis* более характерны метацентрические и акроцентрические V- и J-образные хромосомы.

Хромосомные числа в этой таксономической группе водорослей колеблются в очень широких пределах: от 4 до 144. Наиболее распространены организмы с $n = 12$. Долгое время считалось, что основное число (x) у сифонокладовых равно 6. В соответствии с этим одни виды имеют $n = 2x$ и $2n = 4x$, а другие — $n = 3x$ и $2n = 6x$. По мере накопления новых данных в сложившиеся представления приходится вносить коррективы. В частности, если у водорослей из сем. *Cladophoraceae* действительно $x = 6$, то для сем. *Siphonocladaceae* установлено два основных хромосомных числа: $x = 6$ (*Boodlea*) и $x = 8$ (*Cladophoropsis*), а в семействах *Anadyomenaceae* и *Valoniaceae* $x = 5$, $x = 6$, $x = 7$, $x = 8$ и соответственно обнаружены виды с $n = 20$ ($4x$), $n = 12$ ($2x$) и 18 ($3x$), $n = 14$ ($2x$), $n = 16$ ($2x$). По всей видимости, данный факт свидетельствует о древности этих групп водорослей и отражает высокую способность их кариотипов трансформироваться.

У сифонокладовых в отличие от двух других порядков этого класса часто встречаются виды с хромосомными числами, представляющими четко выраженный полиплоидный ряд (у *Chaetomorpha aerea* $n = 6$, у *Ch. linum* $n = 9$, у *Ch. melagonium* $n = 18$).

Анализ хромосомных чисел, выявленных у разных видов рода *Rhizoclonium* (Geitler, 1936b; Sinha, 1958b; Patel, 1961; Verma,

1986a, 1986b), показывает, на первый взгляд, явную тенденцию к полиплоидии ($n = 12, 24, 36, 48$). Однако при более внимательном изучении кариотипов некоторых видов, например *Rh. implexum* и *Rh. profundum* (Sinha, 1958b; Verma, 1986a), приходится констатировать, что не всегда проявляется эффект удвоения числа хромосом. В частности, остается прежней суммарная длина хромосом кариотипа, не происходит увеличения размеров клетки и т. д. у растений второго вида с $n = 12$ и 24. Такие полиплоиды названы (Davis, Haywood, 1963) скрытыми полиплоидами (kryptic polyploids).

При сопоставлении кариотипов *Rh. implexum* ($n = 12$), *Rh. casparyi* ($n = 24$) и *Rh. profundum* ($n = 36$) суммарная длина хромосом их кариотипов выражается в соотношении 1:2:3 и соответствует соотношению хромосомных чисел. Высказывается предположение (Godward, 1966), что полиплоидия занимает важное место в процессе видообразования этих водорослей, причем это может происходить как за счет удвоения генома в целом, так и фрагментации и структурной перестройки отдельных хромосом.

Для большинства видов рода *Cladophora* число хромосом $n = 12$, но наряду с этим встречаются виды, у которых оно может оказаться как более низким, так и более высоким. Внутри некоторых видов кладофоры наблюдается тенденция к спонтанному возникновению полиплоидов. Например, у *C. albida*, *C. flexuosa*, *C. sericea* и *C. trichotoma* выявлены индивиды с $n = 12$ и 18, у *C. dalmatica* — с $n = 24, 30, 36$, *C. oblitterata* — с $n = 12, 18, 36$, у *C. vagabunda* — с $n = 18, 24, 30$, у *C. glomerata* — с $n = 12, 18, 24, 30, 48, 72, 96, 144$. У последнего из перечисленных видов лишь хромосомное число, равное 30, могло возникнуть в результате скрещивания (форм с $n = 12$ и 18).

У *Boergesenia forbesii* с некоторой долей осторожности можно говорить о существовании внутри вида двух различных цитотипов с разным ареалом (Puisseux-Dao, 1966; Singh, Chowdary, 1975). У *Valoniopsis pachynema* (Chowdary, Singh, 1984b) выявлены растения с разным числом хромосом (20 и 40) и морфологическими различиями (на юге ареала формы более крупные, их клетки шире и длиннее, а оболочка тоньше, чем на юго-западе), но не исключено, что это всего лишь разные стадии жизненного цикла одного и того же вида организмов.

У водорослей пор. *Siphonales* обычно митозы в спорангиях в норме сопровождаются нарушениями, связанными с разъединением хроматид и образованием ядер различного размера и с разным числом хромосом. Однако в дальнейшем аномальные ядра дегенерируют и в последующих событиях не участвуют. Этот своеобразный стабилизирующий механизм обеспечивает образование только жизнеспособных генеративных клеток (спор). Подобные нарушения в вегетативном талломе приводят к возникновению эу- и анеуплоидных ядер, но они, по-видимому, не оказывают существенного влияния на многоядерный таллом, в общем балансе которого преобладают нормальные ядра. Сифоновые кариологически исследованы очень слабо. Сравнительно недавно (Kargun, Martin, 1987)

появилась возможность хотя бы для рода *Codium* установить основное число (x), которое равно 10. Среди изученных к настоящему времени видов имеются как анеуплоиды ($n = 9$), так и эуплоиды ($n = 20$). Даже краткое знакомство с сифоновыми водорослями показывает, что разработка их систематики без учета кариологических особенностей мало эффективна.

Кариологические исследования позволяют внести ясность в таксономические связи *Bryopsis plumosa* и *B. hypnoides*. Анализ хромосомных чисел показывает их различие, по крайней мере в европейском материале (Zinnecker, 1935; Neumann, 1969a; Rietema, 1975; Kermarrec, 1980). Вряд ли это можно объяснить чисто технической ошибкой в подсчете хромосом. Не следует исключать возможности существования аллопатрических и симпатрических популяций, имеющих разное число хромосом.

Из трех видов *Bryopsis* (*B. hypnoides*, *B. pennata* и *B. plumosa*), часто встречающихся в теплых водах у побережья Северной Каролины (Kargun, Shipley, 1990), *B. pennata* имеет четкие отличия и легко идентифицируется, а два других вида характеризуются одинаковым жизненным циклом и перекрывающимися друг друга морфологическими признаками, что затрудняет их разграничение. Водоросли этих видов легко скрещиваются друг с другом. Результаты скрещивания вместе с сообщением о наличии в составе *B. plumosa* образцов, формирующих двуполые гаметангии в культуре (Rietema, 1975), подтверждают, что *B. plumosa* и *B. hypnoides* конспецифичны. Различие хромосомных чисел в европейском и американском материале можно трактовать как результат существования двух популяций. Однако тот факт, что в американском материале не установлено различий в числе хромосом между *B. hypnoides* и *B. plumosa* ($n = 10$) и содержании 2с ДНК (1.0 pg) (у *B. pennata* $n = 8$ и содержание 2с ДНК составляет 0.7 pg) наводит на мысль об ошибке в идентификации видов и о существовании одного вида, который реально соответствует суммарному морфотипу *B. hypnoides* и *B. plumosa*.

6. Кариотипы Euglenophyta

К характерным особенностям кариотипа эвгленовых следует отнести отсутствие центромер и морфологической дифференциации хромосом, а также отсутствие N.O. хромосом. Этим, вероятно, объясняется, почему до сих пор не удалось обнаружить ДНК в ядрышке.

Число хромосом. Самое низкое число хромосом ($n = 6$) установлено у *Peranema trichophorum* (Hartmann, Chagas, 1910). К этим данным следует относиться с осторожностью, так как при повторном подсчете у этого же вида их число оказалось равным 177 (Leedale, 1958b). Вероятно, такое сильное расхождение можно объяснить техническими причинами. Более обоснованно пока наиболее низким числом считать $n = 14-15$. У эвгленовых чаще встречаются более высокие числа: порядка $n = 30-40$. Вместе с тем существуют виды, у которых число хромосом может достигать до 100 и более.

Тщательное изучение некоторых видов *Euglena*, в частности у *E. limnophyla*, *E. spirogyra*, *E. viridis* (Chaudhary, Prasad, 1986a), выявило внутри каждого из них по два различных хромосомных числа, что свидетельствует о наличии цитологических рас. В пределах некоторых родов отмечается очень большой разброс чисел: у *Lepocinclis* от 33 ± 3 до 212 ± 5 , у *Trachelomonas* от 15—20 до 96 и, наконец, у *Euglena*, которая изучена наиболее полно, от 14 до 190. Вероятно, подобная тенденция закономерна для эвгленовых водорослей.

Размеры хромосом. Измерение проводилось только у *Trachelomonas*. Самые мелкие хромосомы не превышают 0.38 мкм, а самые крупные достигают 2.5 мкм (Chaudhary, Prasad, 1986b).

Форма хромосом. Мелкие хромосомы имеют вид точек или коротких палочек, крупные — нитей.

Расположение хромосом. У эвгленовых хромосомы располагаются очень своеобразно. Они обычно концентрируются вокруг ядрышка и ориентируются строго параллельно его длинной оси.

в. Кариотипы Charophyta

Харовые — единственная группа водорослей, в таксономических ревизиях которых используются кариологические критерии (Wood, Imahori, 1965; Corillion, Guerlesquin, 1972; Corillion, 1975). Этому в немалой степени способствуют сравнительно крупные размеры хромосом (1.7—11.0 мкм дл.) и их четкая морфологическая дифференциация благодаря присутствию отчетливых центромер.

Число хромосом. Харовые водоросли подразделяются на 2 семейства: *Characeae* (*Chara*, *Nitellopsis*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*) и *Nitellaceae* (*Nitella*, *Tolypella*).

В первом из названных семейств наиболее полно кариологически изучены 2 рода — *Chara* и *Lamprothamnium*. У *Chara* выявлены виды с числом хромосом от 8 до 63, причем наиболее часто встречаются 14-, 28- и 42-хромосомные. У *Lamprothamnium* хромосомный ряд представлен числами от 14 до 72, и среди них наиболее часто встречаются виды с числом хромосом 14 и 28.

В сем. *Nitellaceae* род *Nitella* представлен хромосомными числами от 6 до 48 с преобладанием 6-, 9-, 12-, 18-, 24-, 36-хромосомных видов, а *Tolypella* — от 8 до 50 с высокой долей видов с $n = 8, 10, 11$. Анализ хромосомных чисел у харовых показывает преобладание эуплоидии, хотя анеуплоидия также имеет место, причем в большей степени у *Tolypella* и в меньшей у *Chara* и *Nitella*.

Значительные колебания в числе хромосом отмечены и в пределах одного вида. Это в первую очередь касается таких видов *Chara*, как *Ch. aspera* ($n = 14, 20, 26, 28$) (Guerlesquin, 1964), *Ch. contraria* ($n = 14, 28, 42$) (Grant, Proctor, 1970), *Ch. eu-vulgaris* ($n = 9, 10, 12, 14, 16, 18, 28$) (Guerlesquin, 1965), *Ch. fibrosa* ($n = 14, 28, 42$) (Sarma, Ramjee, 1971a), *Ch. fragilis* (*Ch. globularis*) ($n = 16, 18, 20, 24, 28, 32$) (Guerlesquin, 1967), *Ch. vulgaris* ($n = 12, 13,$

14, 15, 16, 17) (Guerlesquin, 1965), *Ch. braunii* f. *coromandelina* ($n = 7$ и 14 в разных клетках даже одной антеридиальной нити) (Chatterjee, 1976a). Реже подобное явление встречается у *Nitella*, например у таких видов, как *N. furcata* ($n = 14, 16, 18, 20, 24, 26, 48$) (Corillion, Guerlesquin, 1972), причем в одной антеридиальной нити часть клеток имеет $n = 24$, а часть — $n = 48$ (Imahori, Kato, 1961), *N. hyalina* ($n = 12, 14$) (Stewart, 1937); в единичных случаях у *Tolypella*, в частности у *T. glomerata* $n = 15, 18—25$ (Guerlesquin, 1967), *T. nidifica* $n = 20, 21, 22, 23, 24, 25$ (Guerlesquin, 1965). Колебания хромосомных чисел обусловлены многими факторами. Среди них важную роль играют экологические и географические. Например, *Chara vulgaris* с числом хромосом $n = 28$ встречается повсеместно (Франция, Австрия, Польша, Северная Африка, Израиль, Узбекистан, Индия, Боливия, Испания) и только в США выявлены индивиды как с $n = 28$, так и с $n = 14$ и 42. У *Ch. globularis* индивиды с $n = 28$ обнаружены во флоре Индии, Узбекистана, Израиля, Японии, США и отсутствуют индивиды с $n = 24$. Наоборот, флора Бельгии, Германии, Польши, Испании, Марокко, Австралии представлена индивидами исключительно с $n = 24$, здесь не встречается хромосомное число $n = 28$ (Guerlesquin, 1984). Нередко в пределах таксона среди морфологически однородного материала, например у *Ch. fibrosa*, выявлены (Labh, Verma, 1986) растения с $n = 42$ и 63, очевидно представляющие собой различные цитологические расы. Результаты скрещиваний свидетельствуют о разной степени их репродуктивной изоляции (Grant, Proctor, 1970). Цитологические расы обнаружены у многих видов. Нестабильное число хромосом, очевидно, имеет важное адаптивное значение для харовых водорослей. Одновременно многие виды обладают высокой фенотипической пластичностью, затрудняющей установление четких границ между ними.

Кариологические исследования повлекли за собой ревизию многих видов с явной тенденцией к их укрупнению (Wood, Imahori, 1965; Guerlesquin, 1967; Corillion, 1975) и показали, что существующие семейства не только морфологически, но и цитологически достаточно четко обособлены (для сем. *Characeae* основное число хромосом $x = 7$, для сем. *Nitellaceae* — $x = 3$).

В настоящее время решается вопрос о значении основного хромосомного числа и для некоторых родов (Guerlesquin, 1984). В частности, долгое время считалось, что у *Chara* $x = 7$ (Moutschen et al., 1956; Sarma, Khan, 1965b; Sinha, Verma, 1969; Chatterjee, 1976a; Noor, Mukherjee, 1977; Bhatnagar, 1983). Однако наличие видов с числом хромосом, кратным 6 (Ernst, 1917, 1918; Lindenbein, 1927; Schmucker, 1927; Gillet, 1960; Guerlesquin, 1965), а также тот факт, что у *Ch. hydropitys* $n = 8$ (Noor, Mukherjee, 1975), заставили дополнительно ввести (Kasaki, 1964; Guerlesquin, 1984) два новых основных числа ($x = 6$ и 8). В соответствии с этим хромосомные числа одних видов, как правило широко распространенных, представляют эуплоидную серию, а других, преимущественно европейских и лишь изредка японских и американских, —

анеуплоидную (Noor, Mukherjee, 1975; Prasad, Verma, 1985). Между тем не следует игнорировать тот факт, что, например, *Ch. globularis* (Bhatnagar, 1989a) включает морфологически, цитологически и географически различные формы с широким рядом хромосомных чисел, а существование трех основных чисел противоречит объединению таких форм в один комплекс.

Высокая степень плоидности того или иного вида указывает на его эволюционную продвинутость. Несомненна роль полиплоидии в эволюции многих видов. В этом контексте *Ch. braunii* — комплекс с числами хромосом $n = 7, 14, 28, 35$ следует расценивать как полиплоидный ряд форм. Несомненно можно говорить о прогрессивном характере данного вида, хотя количество вариаций кариотипа и не велико. Результаты гибридизации штаммов *Ch. braunii* из различных географических районов (Proctor, 1970) свидетельствуют о сравнительно недавнем происхождении этого вида. Цитологические исследования не подтверждают этот вывод. Хотя в кариотипе имеется грация хромосом по размеру и тенденция к асимметрии, перетяжки в большинстве оказываются медианными и субмедианными. К этому следует добавить факт широкого распространения и однородность морфологического строения. Все это указывает на древность вида. В настоящее время выявлена форма с числом хромосом $n = 42$ (Bhatnagar, 1988a), что делает эту точку зрения еще более обоснованной.

Первоначально было высказано предположение, что у *Nitella* основное число $x = 6$ (Gillet, 1959). Позднее начались поиски доказательств для $x = 7$ (Imahori, Kato, 1961; Guerlesquin, 1964), а также $x = 6$ и $x = 9$ (Hotchkiss, 1963, 1964). Однако подобное расширение границ не позволяет объяснить все многообразие хромосомных чисел, которое выявлено в пределах рода. Внимательный анализ хромосомного ряда чисел (от 9 до 48) у разных видов *Nitella* показал (Sarma, Khan, 1964, 1965b; Khan, Sarma, 1967b; Ramjee, 1969; Sinha, Verma, 1970; Noor, Mukherjee, 1977; Mukherjee, 1978; Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Bhatnagar, 1981, 1983, 1989b; Subramanian, 1983), что все они кратны трем. На этом основании было предложено основным числом считать $x = 3$, а все остальные числа хромосом, установленные для *Nitella*, — его производными. Из этого следует, что виды *Nitella*, по всей видимости, являются полиплоидными. Среди них встречаются как анеуплоиды (*N. rigida*, *N. stelligera*), так и эуплоиды, причем последние явно преобладают. Каждый вид имеет в составе своего кариотипа по три метацентрические хромосомы.

На основании анализа кариотипов (Bhatnagar, 1988b) высказывается предположение, что предковые формы рода *Nitella* имеют общие корни с водорослями рода *Chara* и процесс их эволюции сопровождался сильной полиплоидизацией.

Род *Tolypella* по сравнению с *Chara* и *Nitella* небольшой, объединяет всего 15 видов, хромосомные числа которых составляют следующий ряд: 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 20, 25, 33, 42, 50. Первоначально, когда были обнаружены числа, равные 10 и 50,

высказывалось предположение, что $x = 10$ (Corillion, Guerlesquin, 1959; Guerlesquin, 1961a). Позднее были выявлены виды с числом хромосом $n = 5, 15, 20, 25$ (Guerlesquin, 1965, 1967), т. е. кратным 5, и на этом основании был сделан вывод, что $x = 5$. Наличие видов с числом хромосом $n = 9$ (Hotchkiss, 1963) дало основание утверждать о существовании $x = 9$. Однако такие числа хромосом, как $n = 11$, у *T. intricata*, *T. prolifera*, *T. glomerata* (Hotchkiss, 1966; Sawa, 1974; Ramjee, Bhatnagar, 1978b) или $n = 33$ у *T. glomerata* и *T. comosa*, а также $n = 8$ у *T. boldii* и *T. canadensis* (Sawa, 1973, 1974), встречающиеся в североамериканском и индийском материале, можно объяснить только существованием основных чисел $x = 11$ (Hotchkiss, 1966) и $x = 8$ (Sawa, 1974). Для кариотипов с числом хромосом $n = 6, 9, 12, 42$ введено (Guerlesquin, 1984) основное число $x = 3$. В этом случае происхождение 15- и 33-хромосомных видов могло идти двумя разными путями. В настоящее время для рода *Tolypella* установлено четыре основных хромосомных числа: $x = 3, 5, 8, 11$.

Три основных хромосомных числа известны для *Lamprothamnium* ($x = 5, 7$ и 8) и одно ($x = 7$) для *Nitellopsis* и *Lychnothamnus* (Guerlesquin, 1984).

Степень разработки основных хромосомных чисел для большинства родов харовых настолько высока, что появилась возможность представить схему их происхождения в целом для *Charophyta* (Sawa, 1974). В качестве исходного числа предлагалось считать $x = 3$. На его основе в дальнейшем, вероятно, происходила дивергенция хромосомных чисел, обусловившая появление всего спектра, который был выявлен у родов *Chara* и *Tolypella*.

Сопоставление основных чисел хромосом различных родов показывает, что род *Tolypella* более тесно связан с родом *Chara*, чем с *Nitella*. Кстати, это подтверждает и сравнительный анатомо-морфологический анализ. В пределах каждого рода существуют формы разной степени плоидности, причем ее уровень коррелирует с высотой над уровнем моря, долготой и широтой (Khan, 1982).

Среди харовых водорослей нередко встречаются широко распространенные сборные, весьма полиморфные виды. К их числу, например, относится *Chara globularis*, который было предложено рассматривать как единый *globularis*-комплекс, объединяющий несколько видов, возведенный в ранг разновидностей и форм (Wood, Imahori, 1965). Такие комплексы ставят перед цитологами новые проблемы, тем более что к настоящему времени выявлены помимо ранее известных ($n = 14$ и 21) новые ($n = 28$ и $n = 42$) хромосомные числа (Bhatnagar, Johri, 1987; Bhatnagar, 1989a). Поэтому возникает необходимость обсудить цитологические, цитогенетические, цитотаксономические и филогенетические аспекты *globularis*-комплекса. Осложняющим обстоятельством служит тот факт, что, как например у *Ch. globularis* f. *virgata* (= *Ch. delicatula*), 14- и 28-хромосомные формы сильно отличаются по морфологии таллома, а 28- и 42-хромосомные формы имеют значительные различия своих кариотипов (в 28-хромосомной форме длина хромосом составляет 1.4—5.2 мкм,

толщина 0.6—1.4 мкм из них 4 метацентрические хромосомы, 22 субметацентрические и 2 акроцентрические; в 42-хромосомной форме хромосомы имеют длину порядка 1.2—4.5 мкм, толщину 0.9—1.2 мкм, из них 14 хромосом метацентрических, 19 — субметацентрических и 9 — телоцентрических).

Как теперь выясняется, в globularis-комплекс входят водоросли с хромосомными числами от $n = 12$ до $n = 42$. Из 8 разновидностей, включенных в globularis-комплекс, к числу кариологически исследованных относятся только 2: globularis и virgata, тогда как leptosperma и aspera изучены очень слабо.

В globularis-комплекс отнесены водоросли, которые рассматриваются как полиплоидные формы. Предпринята попытка (Khan, Sarma, 1981—1982, 1984) на основании цитогеографической оценки сгруппировать их в 8 секций: 1) космополитную; 2) субкосмополитную; 3) индо-американскую; 4) индо-африканскую; 5) индо-австралийскую; 6) индо-европейскую; 7) индо-тихоокеанскую; 8) эндемичную. Формы, соответствующие *Ch. delicatula* ($n = 14, 28, 32, 42$) и *Ch. fragilis* ($n = 16, 18, 20, 24, 28, 32, 42$) являются космополитами. Это качество они приобрели, вероятно, благодаря высокому уровню плоидности. Вместе с тем *Ch. globularis* f. *leptosperma* ($n = 14, 28$), *Ch. globularis* f. *aspera* ($n = 12, 14$), *Ch. globularis* var. *aspera* f. *strigosa* ($n = 28$), *Ch. globularis* var. *aspera* f. *galioides* ($n = 12, 14$), *Ch. globularis* f. *connivens* ($n = 14, 28$) относятся к числу субкосмополитных. В индо-африканскую группу попали *Ch. globularis* var. *virgata* f. *chrysospora* ($n = 28$) и в индо-американскую — *Ch. globularis* f. *leptosperma* и *Ch. globularis* var. *virgata* f. *leiopitys* ($n = 14$). Совершенно четко прослеживается такая закономерность: чем выше хромосомное число, тем чаще такие таксоны встречаются в Индии. Безусловно, *Ch. globularis* — широко распространенная в мире группа харовых водорослей, и объяснить это можно возникновением большого количества полиплоидных форм.

Делается попытка (Grant, Proctor, 1970) использовать метод электрофоретического анализа для решения проблем филогении харовых водорослей. В частности, маркером может служить активность фосфоглюкомотазы (ФГМ). Так, анализ трех видов *Chara*, включаемых в globularis-комплекс, показывает существование видовых различий между *Ch. connivens*, *Ch. globularis* и *Ch. aspera* по этому показателю (*Ch. connivens* имеет 2 полосы активности ФГМ, *Ch. globularis* — 2, 4 и 6 полос, *Ch. aspera* не обнаруживает ни одной, что указывает на отсутствие следов полиплоидизации).

Анализ географического распространения харовых, входящих в состав полиплоидных комплексов, показывает (Khan, 1982), что уровень плоидности зависит от места обитания (высоты над уровнем моря, широты и долготы). В этой связи высказывается предположение о центрах первичного и вторичного происхождения видов и о вероятных путях их миграции.

В fibrosa-комплексе выявлены хромосомные числа $n = 8, 14, 28, 42$ и 63, причем число 63 впервые сообщается (Labch. Verma, 1986) для рода *Chara*, который до сих пор характеризовался следующим

рядом чисел: 7, 14, 28, 35, 42, 49, 56 и 70. Таким образом, $n = 63$ заполняет существовавшую лакуну между 56 и 70.

Как установила Кверлескен (Guerlesquin, 1967), для каждого из родов харовых характерна своя частота появления полиплоидов. Сарма и Рамье (Sarma, Ramjee, 1971a) делают вывод, что средняя частота возникновения полиплоидных форм среди различных видов составляет 34.78% и вид *Ch. zeylanica* выделяется самым высоким уровнем полиплоидизации (в некоторых штаммах гаплоидное число хромосом может достигать до 70). Зная частоту полиплоидизации, можно установить объем рода. Поправку следует внести на так называемую криптополиплоидию, когда разные полиплоидные уровни морфологически никак не проявляются.

В пределах рода *Nitella* выявлен furcata-комплекс, который состоит из 7 подвигов, 12 разновидностей и 35 форм, включающих морфологически идентичные индивиды. Некоторые альгологи (Pal et al., 1962) рассматривали многие из этих таксонов как независимые виды или классифицировали (Wood, Imahori, 1965) их как подвида, разновидности, формы. Многие исследователи указывали на наличие в этом комплексе большого количества вариабельных полиплоидов. Особое внимание уделено (Bhatnagar, 1989b) цитологическому и кариологическому анализу 6 форм furcata-комплекса (*N. furcata* f. *polycarpa*, *N. furcata* f. *roxburghii*, *N. furcata* var. *seiberi* f. *microcarpa*, *N. furcata* ssp. *mucronata* f. *mucronata*, *N. furcata* ssp. *mucronata* var. *mucronata* f. *oligospira*, *N. furcata* ssp. *flagellifera* f. *paluta*). В результате проведенных исследований furcata-комплекса появилась возможность оценить значение полиплоидных рас, понять их природу и происхождение, установить частоту полиплоидизации внутри комплекса, выявить корреляцию между полиплоидией и высотой над уровнем моря, определить значение основных хромосомных чисел, вскрыть филогенетические связи, обосновать кариологические основы видообразования, найти кариологические черты сходства между различными формами, входящими в состав furcata-комплекса.

В furcata-комплексе обнаружен довольно длинный ряд хромосомных чисел ($n = 9, 12, 14, 18, 24, 28, \sim 30, 48$). Высокая степень плоидности может быть результатом анеуплоидии, гибридизации (Tindall, Sawa, 1964) или естественных aberrаций (Imahori, Kato, 1961). Таким образом, растения с $n = 12$ и 24 могли возникнуть в результате анеуплоидии. В этом случае 24-хромосомная форма — октаплоид от основного хромосомного числа $x = 6$, а 9-хромосомная форма *N. flagelliformis* — триплоид. Сравнительно редкие случаи обнаружения 9-хромосомных форм в furcata-комплексе могут объясняться нестабильной природой триплоидов. Не исключается возможность появления полиплоидных форм путем скрещивания двух близких форм, на что указывает характерный набор хромосом у 18-хромосомной формы *N. megacarpa*. Происхождение 24-, 28- и 36-хромосомных форм также может быть результатом гибридизации, сопровождающейся полиплоидизацией. В пределах furcata-комплекса явно выражена тенденция к автополиплоидии. Способность полиплоидизации в сочетании с гибридизацией четко прослежива-

ется у *N. mirabilis* (Ramjee, Bhatnagar, 1978a), также входящей в *furcata*-комплекс, причем двудомные 9-хромосомные формы стабильны в отличие от однодомных, которые очень быстро превращаются в 18-хромосомные аутополиплоиды. Частота полиплоидных таксонов в *furcata*-комплексе составляет 25% (Khan, Sarma, 1981—1982). Из 37 просмотренных таксонов 9 оказались полиплоидными. Дальнейшее изучение *furcata*-комплекса (Khan, Sarma, 1984) позволило установить более высокий процент полиплоидных таксонов (36%). Максимум полиплоидов был обнаружен у *N. furcata* f. *furcata* (Roxb. ex Bruz.) R.D.W. и *N. furcata* ssp. *megacarpa* f. *megacarpa* (T. Allen) R.D.W., что указывает на прогрессивный характер этих таксонов внутри данного комплекса.

Удвоение числа хромосом в зависимости от высоты над уровнем моря не во всех случаях прослеживается с одинаковой степенью четкости (Khan, Sarma, 1967a, 1981—1982; Sarma, Ramjee, 1971a). Иногда, как например у *N. furcata* ssp. *flagellifera* f. *patula*, удвоение числа хромосом может происходить и в условиях равнины (Ramjee, Bhatnagar, 1978b).

Следует отметить еще одну особенность харовых водорослей. Они относятся к числу организмов, которые состоят из клеток разной степени плоидности. Некоторые клетки достигают 32-кратной плоидности (Hasitschka-Jenschke, 1960a). Обычно ядра 1-го междоузлия гаплоидны; 2-го — диплоидны; 3-го — триплоидны и т. д., но в последующих междоузлиях точно степень плоидности установить невозможно из-за начинающейся фрагментации ядер. Появление полиплоидных ядер обусловлено эндомитозом. Способностью к дифференциации обладают только гаплоидные клетки, а полиплоидные эту способность утрачивают. Микроспектрофотометрирование ядер из различных частей таллома *Chara* показывает (Shen, 1967a), что количество ДНК в ядрах междоузлий в 2—50 раз больше, чем в ядрах спермиев. Однако в некоторых сильно фрагментированных ядрах содержание ДНК падает до исходного. В возникающих после амитоза ядрах количественное содержание ДНК оказывается неизменным. Это указывает на то, что амитоз — не дезорганизованный, а вполне упорядоченный, но, к сожалению, слабо изученный процесс.

Для харовых в целом характерно преобладание эуплоидии. Анеуплоидия менее типична. Она более присуща роду *Tolypella* (Corillion, Guerlesquin, 1959; Corillion, 1960; Hotchkiss, 1966; Guerlesquin, 1967; Sarma, 1968; Sarma, Ramjee, 1971a, 1971b; Sawa, 1974) и лишь sporadически встречается у *Chara* (выявлено 49 анеуплоидов среди 15 таксонов) и *Nitella* (Debski, 1897; Strasburger, 1908; Oehlkers, 1916; Ernst, 1918; Riker, 1921; Karling, 1926, 1928; Lindenbein, 1927; Geitler, 1948a; Gillet, 1959; Satô, 1959; Imahori, Kato, 1961; Hotchkiss, 1963, 1966; Guerlesquin, 1967; Sarma, Ramjee, 1971a, 1971b; Noor, Mukherjee, 1975). Не обнаружено анеуплоидов у *Luchnothamnus*. Анеуплоидия чаще встречается среди европейских форм, весьма несвойственна японским и американским и очень редка у индийских.

Высказывается мнение (Ravanko, 1988), что нестабильное число хромосом может иметь адаптивное значение и играть важную роль в эволюции этих древнейших водорослей.

Размеры хромосом. В большинстве случаев кариотип состоит из разных по размеру хромосом, например у *Chara fibrosa* var. *hydropitys* f. *schneckii* их длина лежит в пределах от 2.2 до 8.8 мкм. Реже различия менее существенны, в частности у *Tolypella nidifica* f. *prolifera* самые мелкие хромосомы не превышают 1.7 мкм дл., а наиболее крупные равны 3.3 мкм дл. Анализ кариотипов показывает, что нередко индивиды, имеющие разное число хромосом, характеризуются приблизительно одинаковыми их размерами, хотя более длинные хромосомы все же встречаются преимущественно у индивидов с более низкими хромосомными числами. У некоторых видов (*T. hispanica*, *Chara tomentosa*, *Ch. imperfecta*, *Ch. aspera*, *Ch. galioides*) кариотипы мужских растений отличаются наличием в наборе одной очень длинной хромосомы (Guerlesquin, 1984).

Форма хромосом. Основную часть кариотипа харовых водорослей составляют хромосомы с медианной (метацентрические) или субмедианной (субметацентрические) центромерой. Так, в кариотипе *Nitella opaca* (Sawa, 1965) из 6 хромосом гаплоидного набора 4 хромосомы имеют субмедианную центромеру (из них 1 мелкая — 1.7 мкм дл., 2 — не превышают 3.4—3.8 мкм дл., 1 — равна 5.2—5.4 мкм дл., и для 2 хромосом характерны субтерминальные центромеры, причем одна из них равна 5.2—5.4 мкм дл., а другая, самая крупная, достигает 6.1 мкм дл. В зависимости от размера хромосом и положения центромеры в кариотипе этой водоросли можно выделить по крайней мере 4 класса хромосом:

субметацентрические мелкие	(1.7—3.8 мкм дл.)	— 3 хромосомы,
субметацентрические средние	(5.2—5.4 мкм дл.)	— 1 хромосома,
acroцентрические средние	(5.2—5.4 мкм дл.)	— 1 хромосома,
acroцентрические крупные	(6.1 мкм дл.)	— 1 хромосома.

В кариотипе *N. flexilis* ($n=12$) существуют более дифференцированные различия в размерах хромосом:

субметацентрические мелкие	(2.1—3.2 мкм дл.)	— 4 хромосомы,
субметацентрические	(4.4—4.9 мкм дл.)	— 2 хромосомы,
acroцентрические	(4.2—4.4 мкм дл.)	— 3 хромосомы,
acroцентрические	(5.3 мкм дл.)	— 1 хромосома,
acroцентрические	(6.0 мкм дл.)	— 2 хромосомы.

Таким образом, у этого вида выделен еще один класс акроцентрических хромосом. Сопоставление кариотипов двух видов приводит к более точному пониманию природы увеличения числа хромосом (рис. 58). В данном случае нельзя говорить о кратном увеличении числа всех хромосом, хотя, на первый взгляд, напрашивается именно такой вывод.

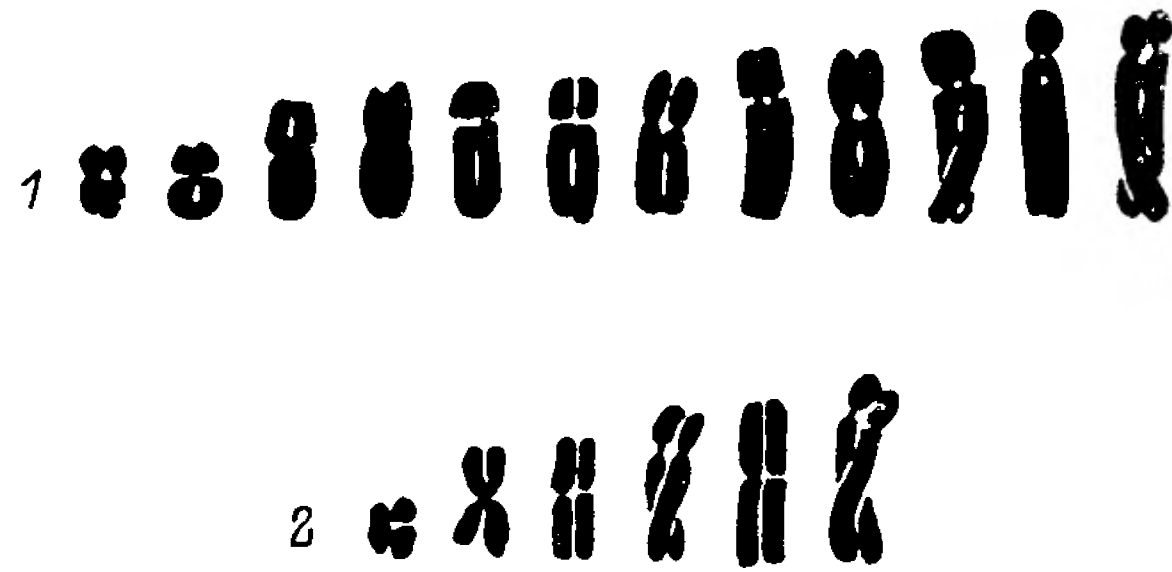


Рис. 58. Кариограммы двух видов *Nitella*. (По: Sawa, 1965).
1 — *N. flexilis*; 2 — *N. opaca*.

г. Кариотипы Dinophyta

Динофлагеллаты отличаются от остальных эукариотических водорослей как по морфологии и организации хромосом (Dodge, 1966, 1973; Soyer, 1967; Haapala, Soyer, 1973), так и по цитохимическому их составу. В частности, количество ДНК может достигать до 22—200 pg на гаплоидное ядро. Для сравнения у диатомы *Navicula pelliculosa* на ядро приходится всего 0.046 pg (Holm-Hansen, 1969; Rizzo, Nooden, 1973; Allen et al., 1975; Spector, 1984; Hayhome et al., 1987). Вероятно, столь существенное расхождение результатов обусловлено уровнем содержания генетически неактивной ДНК. Входящие в состав ДНК азотистые основания (гуанин : аденин : цитозин : тимин) у эукариот, в частности у эвглены (Brawerman, 1968), представлены в эквимольном количестве, а у динофлагеллат фракции аденина и тимина явно преобладают, в очень незначительном количестве ($0.4 \pm 0.3\%$) присутствует фракция 5-метилцитозина и очень высоко содержание необычной фракции 5-гидроксиметилурацила, например у *Exuviaella cassubica* ее доля составляет 12%, а у *Peridinium triquetrum* достигает до 68% (Rae, 1973; Rae, Steele, 1978; Herzog, Soyer, 1982). Присутствие последней обуславливает высокую плавучесть и низкую термальную стабильность ДНК, но не связана с атипичным строением хромосом у динофлагеллат. ДНК в ядрах этих водорослей относится к АТ-типу. Необычно идет и синтез ДНК. Он не приурочен, как в ядрах остальных эукариот, к определенной фазе ядерного цикла, а осуществляется непрерывно, подобно тому как это происходит у прокариот (Dodge, 1965).

До недавнего времени считалось, что хромосомы динофлагеллат лишены таких специфических белков, как гистоны, а общее количество белков, связанных с ДНК, столь же незначительно, как и в нуклеонках прокариот (Ris, 1962; Dodge, 1964).

Однако тонкий цитохимический, биохимический и иммунофлуоресцентный анализ хроматина в ядрах динофлагеллат (Rizzo, Nooden, 1974a, 1974b) позволил выявить в его составе ДНК, РНК,

гистоны и негистоновые белки, при этом соотношение гистонов и ДНК оказалось гораздо более низким (0.02—0.08 : 1), чем у типичных эукариот (1:1) (Rizzo, Nooden, 1974a, 1974b; Herzog, Soyer, 1981; Rizzo, 1982; Rizzo, Burghardt, 1982; Spector, 1984). Тем не менее различия в нуклеотидном составе динофлагеллат и остальных эукариот довольно значительны (Franker, 1970).

Очень своеобразна структурная организация хромосом динофлагеллат. Принципиально важно, что их структурной единицей являются более тонкие (диаметром 2—8 нм) микрофибриллы, чем аналогичные структуры (диаметром 10—25 нм) в хромосомах других эукариот. Пока все попытки создать универсальную модель строения хромосомы динофлагеллат оказались безуспешными (Grassé, Dragesco, 1957; Grell, Wohlfarth-Bottermann, 1957; Giesbrecht, 1961, 1962; Dodge, 1963b, 1963c, 1964a, 1966; Soyer, 1967; Bouligand et al., 1968b; Haapala, Soyer, 1973; Livolant, Bouligand, 1978, 1980; Oakley, Dodge, 1979; Spector et al., 1981a, 1981b; Spector, 1984). Хромосомы динофлагеллат отличаются по плотности, которая находится в прямой зависимости от степени упаковки входящих в их состав микрофибрилл. Она может колебаться в зависимости от жизненного цикла клетки, изменения светового режима, концентрации питательной среды и т. д. (Haller et al., 1964), поэтому у организмов одного вида можно встретить то более, то менее рыхлые хромосомы.

Число хромосом. У динофлагеллат оно колеблется в очень широких пределах: от 4 у *Syndinium borgertii* (Hollande, 1974) до 325 у *Endodinium chattonii* (Taylor, 1971). Обычно свободноживущие динофлагеллаты содержат более высокие числа хромосом по сравнению с паразитическими формами.

Размеры хромосом. Они колеблются в довольно широком диапазоне даже в пределах одного кариотипа. Так, у *Prorocentrum micans* их длина достигает 10—15 мкм, у *Woloszynskia stoschii* колеблется от 1.3 до 3.3 мкм, у *Gymnodinium indicum* — от 0.75 до 1.5 мкм, а у *Katodinium* (= *Massartia*) *rotundata* почти сферические хромосомы имеют диаметр не более 0.5 мкм (Dodge, 1966). Хромосомы этих водорослей из-за отсутствия центромер и вторичных перетяжек слабо дифференцируются по длине.

Форма хромосом. Между формой и размерами хромосом существует коррелятивная связь (рис. 59): длинные — нитевидные (*Prorocentrum micans*), короткие — стержневидные (*Gymnodinium vitiligo*), мелкие — точкообразные или бочонковидные (*Amphidinium klebsii*). Реже в одном кариотипе присутствуют хромосомы разного вида, чаще наблюдается преобладание идентичных, что и определяет своеобразие кариотипов динофлагеллат. Например, у *Gymnodinium fuscum* (Dodge, Crawford, 1969) в кариотипе присутствует до 150 морфологически неотличимых друг от друга хромосом, а у *Ceratium hirundinella* (Dodge, Crawford, 1970) их число достигает до 260. Естественно, произвести точный подсчет такого большого количества мелких, почти неразличимых друг от друга хромосом практически невозможно, поэтому у динофлагеллат, как правило, приводится приблизительное их число.

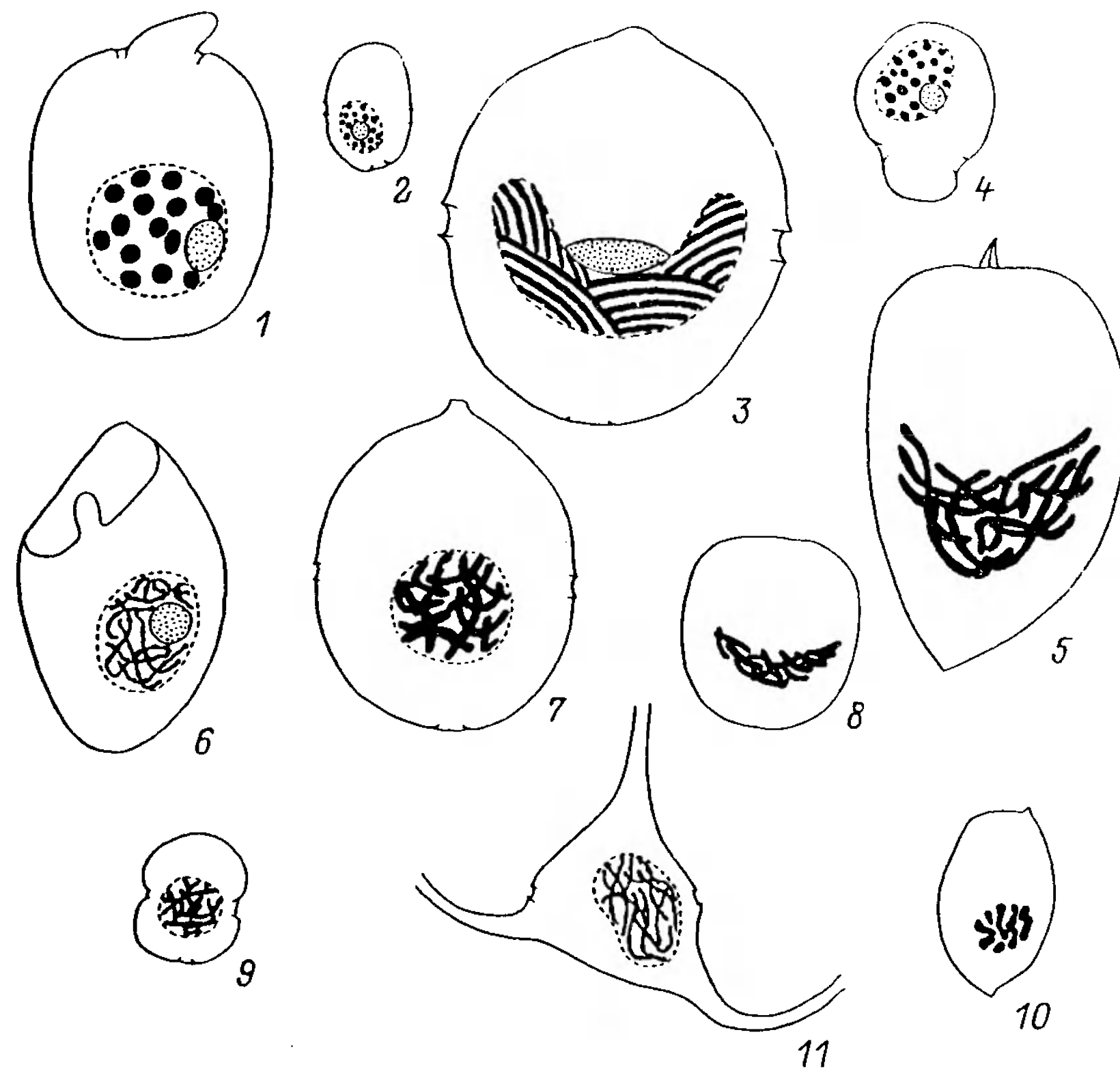


Рис. 59. Характерные различия формы интерфазного ядра и формы хромосом. (По: Godward, 1966).

1 — *Amphidinium klebsii*; 2 — *Gyrodinium cohnii*; 3 — *Gonyaulax tamarensis*; 4 — *Katodinium rotundata*; 5 — *Prorocentrum micans*; 6 — *Oxyrrhis marina*; 7 — *Peridinium trochoides*; 8 — *Exuviaella mariae-lebouriae*; 9 — *Gymnodinium vitiligo*; 10 — *Prorocentrum triestinum*; 11 — *Ceratium* sp.

В начале деления форма хромосом динофлагеллат очень своеобразно последовательно меняется (Tomas et al., 1973). Это связано с продольным расщеплением хромосом, которое всегда начинается на одном конце и заканчивается на другом, поэтому хромосомы сначала становятся Y-образными, затем принимают V-образную форму и в конце концов имеют вид двух параллельно лежащих палочковидных структур (хроматид). В длинных хромосомах хроматиды спирально закручены друг вокруг друга и, очевидно, благодаря этому удерживаются вместе (рис. 60, 2). В зависимости от длины хромосом образуется 1, 2, 3 и более спиральных оборотов хроматид. Вероятно, подобный механизм компенсирует отсутствие центромера. В этот период хромосомы остаются прикрепленными к ядерной оболочке либо по периферии ядра, либо к туннелям внутри ядра, причем палочковидные хромосомы контактируют одним из

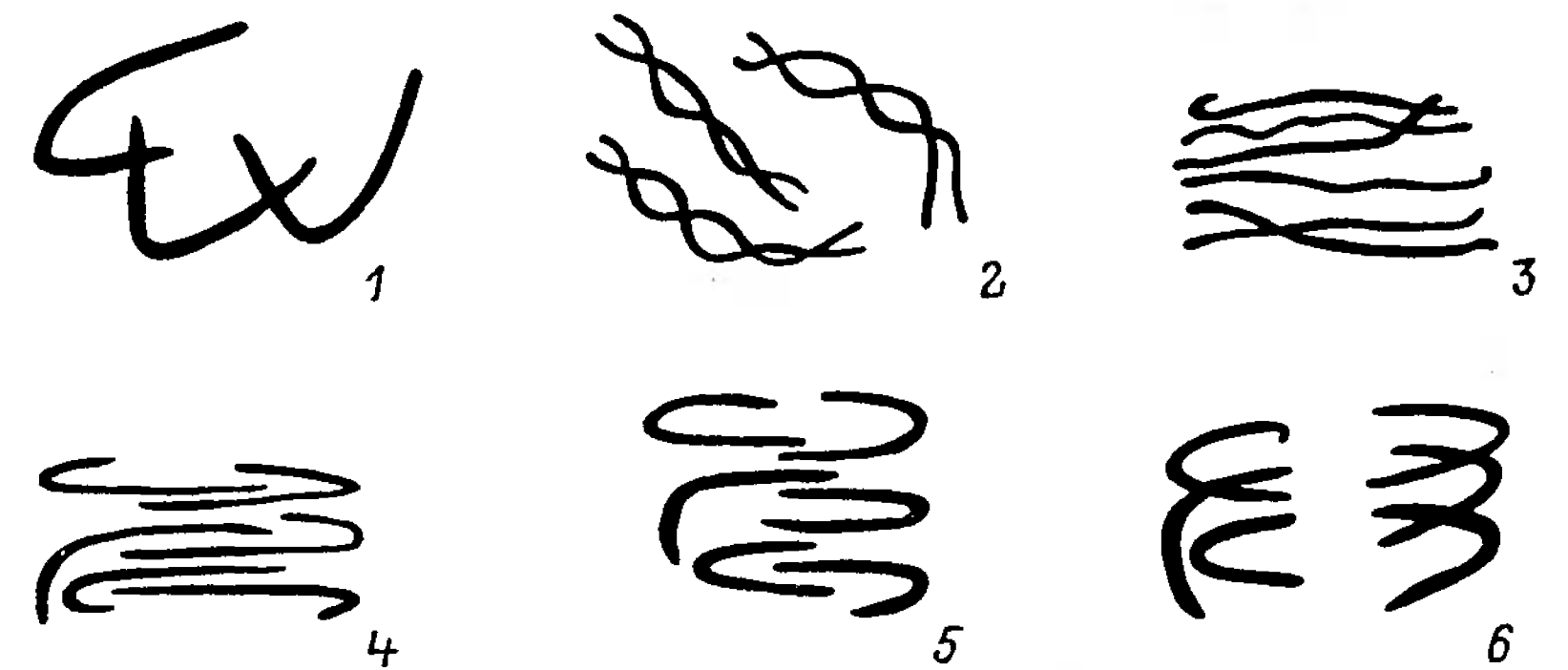


Рис. 60. Характерные особенности ядерного деления *Prorocentrum micans*. (По: Godward, 1966).

1 — интерфазные хромосомы; 2 — профазные пары спирально закрученных хроматид; 3, 4 — метафазное расположение хромосом; 5 — анафазное расхождение хромосом; 6 — телофаза.

свободных концов, а V-образные — вершинами. В метафазе хроматиды перемещаются в центр ядра, располагаются параллельно, тесно прижатые друг к другу (рис. 60, 3). У длинных хромосом концы хроматид загибаются на 180°, и они приобретают V- или Y-образную форму, концы парных хроматид оказываются обращенными в противоположные стороны (рис. 60, 4—6). Поэтому в световом микроскопе при взгляде на такую пластинку с полюса видно большое количество хромосомных петель.

Расположение хромосом. Как правило, хромосомы занимают все пространство ядра, свободно располагаются в нуклеоплазме на некотором расстоянии друг от друга и иногда почти полностью маскируют его содержимое. У некоторых динофлагеллат, преимущественно из числа свободноживущих, часть хромосом прикреплена к ядерной оболочке (Soyer, 1969; Kubai, Ris, 1969; Allen et al., 1975) и в таком состоянии находится на протяжении всего митоза. Иногда отдельные хромосомы погружаются в ядрышко (Chunosoff, Hirshfield, 1967) и выполняют функции N.O. хромосом.

д. Кариотипы Cryptophyta

Первый подсчет числа хромосом у криптонад был проведен Рейхардом (Reichardt, 1927). Последние сведения датируются 1965 г. (см. Список хромосомных чисел). Как показали ультраструктурные исследования митоза (Oakley, Dodge, 1976a), приводимые сведения о числе хромосом оказались ошибочными, поскольку выяснилось, что пластинка состоит из отдельных скоплений иногда в форме дисков или единой плотной хроматиновой массы, в которой морфологически дифференцированные хромосомы не различаются. Это составляет характерную особенность митоза криптонад. На серийных срезах видна взаимосвязь скоплений друг с другом. Отсутствие дифференцированных хромосом во время метафазы было

обнаружено у *Chilomonas* при изучении митоза в световом микроскопе (Nägler, 1912; Hollande, 1942, 1952). Однако этим наблюдениям в свое время не было придано должного значения и они остались незамеченными. Правда, компактная хроматиновая масса была идентифицирована как сборная хромосома, которая затем расщепляется на две и каждая расходится в анафазе в противоположные стороны.

е. Кариотипы Chloromonadophyta

Среди хлоромонад митоз полно изучен только у *Vacuolaria*. Ее кариотип состоит из различных по форме и размерам хромосом: мелкие — точкообразные с диаметром около 1 мкм, палочковидные достигают в длину 12 мкм. Самые мелкие хромосомы обычно лежат в центре пластинки, а более крупные — в периферической ее части. Хромосомы имеют четкие центромеры. При расхождении в противоположные стороны длинные хромосомы обычно сближаются в месте расположения центромер.

ж. Кариотипы Bacillariophyta

Проводить кариологический анализ диатомовых возможно в рамках сопоставления двух классов: *Centrophyceae* и *Pennatophyceae*, из которых последний изучен несколько полнее. В составе порядков, как правило, исследовано по 1—2, в редких случаях более представителей.

Число хромосом. Из-за большого количества, мелких размеров и компактного расположения точный подсчет числа хромосом у многих диатомовых весьма затруднен.

В состав центрических диатомей входят водоросли с числом хромосом, составляющих практически непрерывный ряд от $n = 2$ (*Biddulphia sinensis*) до $n = 32—34$ (*Cyclotella meneghiniana*). У пеннатных этот ряд значительно короче: от 4 до 20, и лишь у *Surirella saxonica* $n \sim 64—65$. Таким образом, самое низкое число хромосом $n = 2$ обнаружено у центрических, а самое высокое $n = 64—65$ — у пеннатных представителей. Установить закономерность распределения хромосомных чисел в таксонах более низкого ранга не представляется возможным из-за фрагментарности имеющихся сведений.

Размеры хромосом. Хромосомы у диатомовых водорослей мелкие, их измерение не производилось. У некоторых водорослей, например *Eunotia "formica"* (Geitler, 1929), хромосомы настолько мелкие и компактно расположенные, что как отдельные структуры не воспринимаются.

Форма хромосом. В кариотипах многих диатомовых хромосомы слабо или совсем не дифференцированы морфологически. В тех немногих случаях, когда центромеры четкие, как например у *Navicula radiosa* (Geitler, 1951a) и некоторых других видов (Geitler, 1952d, 1952e, 1953b, 1957a), они всегда направлены в сторону центрального веретена (рис. 55, 45). Обычно такое положение этих

структур характерно при с-митозах. Пока остается открытым вопрос, имеется ли какая-то связь между положением центромер и интенсивностью развития центрального веретена, что очень свойственно диатомовым. Нередко, как например в кариотипе *Cyclotella meneghiniana* Kütz. (Iyengar, Subrahmanyam, 1944), наряду с мелкими точкообразными образуются V- и J-образные хромосомы, хотя Гейтлер (Geitler, 1952f) обратил внимание на то, что такое разнообразие выявляется только в профазе, а в метафазе все они становятся точкообразными, неотличимыми друг от друга ни по форме, ни по размерам. Кариотипы с короткими палочковидными хромосомами обнаружены у *Diatoma vulgare* Bory (Cholnoky, 1927b), *Synedra ulna* (Gemeinhardt, 1926), *Cocconeis placentula* (Geitler, 1927a), *Achnanthisidium brevipes* (Gemeinhardt, 1925), *Gomphonema olivaceum*, *G. intricatum*, *Cymbella ventricosa*, *C. helvetica*, *C. prostrata*, *C. lacustris* (Cholnoky, 1929b), причем у двух последних водорослей присутствуют и неправильные по форме хромосомы. Кариотипы, состоящие из длинных тонких нитевидных, петлеобразных или лентовидных хромосом, в которых иногда четко различаются две хроматиды, характерны, например, для *Coscinodiscus concinnus* (Ikari, 1923), *Biddulphia sinensis* (Schmidt, 1927a), *Navicula radiosa* (Geitler, 1929), *N. peregrina* (Kolbe, 1927), *Chaetoceros criophilum*, *Ch. valdiviae*, *Eucampia zodiacus*, *Bacteriastrum varians* (Schmidt, 1928 (1929)).

Расположение хромосом. Обычно в метафазе хромосомы перемещаются в экваториальную область веретена и образуют либо несколько плотных скоплений, либо сплошную компактную кольцеобразную массу вокруг центрального веретена, в которой индивидуальные хромосомы различить не представляется возможным и их подсчет произвести нельзя.

В разработке систематики диатомовых кариологические данные практически не учитываются. Это объясняется несколькими причинами. Во-первых, систематика диатомовых традиционно разрабатывается на основе морфологических особенностей панциря. Во-вторых, интересы цитологов на протяжении последних 40 лет были сосредоточены преимущественно на клеточном делении. В-третьих, кариологические данные, в частности хромосомные числа, не играют такой роли в филогенетических гипотезах и систематических построениях, что, впрочем, характерно для водорослей в целом в отличие от животных и высших растений.

В настоящее время имеются сведения о числе хромосом для 43 таксонов диатомовых, охватывающих 28 родов. Интересно отметить, что до 1900 г. было опубликовано 3 работы, с 1900 по 1940 г. — 25 и после 1940 г. — только 11.

з. Кариотипы Chrysophyta

К настоящему времени изучено всего 6 представителей этой группы водорослей. У изученных хризомонад хромосомы лишены центромер и морфологически слабо дифференцированы по длине. У *Stichogloea*

olivacea они имеют вид палочек 0.5—2.5 мкм дл. (Norris, 1977). У *Cricosphaera carterae* в поздней профазе хромосомы достигают 0.8—1.2 мкм дл., а в метафазе происходит их укорочение и утолщение, в результате чего даже самые крупные превращаются в сферические с диаметром 0.3—0.7 мкм (Rayns, 1962).

В метафазе хромосомы собираются в плотную пластинку, причем наиболее мелкие располагаются ближе к центру, а более крупные на периферии. Иногда, например у *Imantonia rotunda* (Hori, Green, 1985a), образуется очень плотная метафазная пластинка, но в ней индивидуальные хромосомы не различаются. В самой пластинке имеется несколько свободных от хроматина коридоров, через которые проходят пучки из приблизительно 10 МТ, соединяющих полюса веретена. Некоторые из этих МТ заканчиваются на метафазной пластинке.

Число хромосом колеблется от $n=2$ у *Ochromonas granularis* (Doflein, 1918, 1919) до $n=21 \pm 1$ у *Cricosphaera carterae* (Rayns, 1962), но преобладают организмы с числом хромосом $n=6-10$.

и. Кариотипы Xanthophyta

Практически хромосомы желтозеленых водорослей остаются неизученными. Известны подсчеты числа хромосом только у трех видов *Vaucheria*. Их количество не превышает 10. Других сведений не приводится.

к. Кариотипы Phaeophyta

У бурых водорослей обычно в метафазе завершается дифференциация хромосом и становятся различимыми их плечи. Часто в этот период происходит и продольное расщепление хромосом, что приводит к появлению хроматид. Иногда хромосомы начинают различаться на очень ранних этапах профазы, например в делящихся ядрах зиготы *Zanardinia collaris* Crouan (Yamanouchi, 1913b), и к концу профазы появляются хроматиды. Аналогичная картина наблюдалась у *Laminaria saccharina*, *Chorda filum*, *Alaria esculenta*, *Saccorhiza polyschides* (Evans, 1965, 1966), *Dictyota dichotoma* (Williams, 1904a), *Cutleria multifida* (Yamanouchi, 1909b, 1912), *Egregia menziesii* (Myers, 1928). У большинства исследованных бурых водорослей кинетохоры обнаружить не удалось. Лишь у *Sphacelaria tribuloides* (Katsaros et al., 1983) место прикрепления МТ к хромосомам оказалось более плотным по сравнению с остальной хромосомой. Эта область, очевидно, соответствует кинетохору.

Число хромосом. Самое низкое число хромосом у бурых водорослей — $n=4$, самое высокое ($n=55$) выявлено только в одном случае — у *Halidrys siliquosa* (Naylor, 1958b). Некоторые исследователи (Jónsson, 1977) основным числом хромосом считают $x=4$. Исходя из этого водоросли с $n=4, 8, 12, 20$ представляют, по всей видимости, полиплоидную серию.

Кариологически наиболее полно обследованы водоросли порядков *Laminariales* и *Fucales*, в меньшей степени — порядков *Ectocarpales* и *Tilopteridales*. В остальных, хотя и очень небольших по объему порядках исследованы лишь единичные представители. Например, в пор. *Desmarestiales* число хромосом известно только для *Desmarestia viridis*, в пор. *Cutleriales* — у *Cutleria multifida* и *Zanardinia collaris*. В более крупном порядке *Sphacelariales* хромосомы подсчитаны только у четырех представителей, причем у *Halopteris filicina* выявлены формы с $n=8$ и 16, а у *Stypocaulon scoparium* — с $n=16$ и 32. Более четкие тенденции увеличения уровня плоидности проявляются в пор. *Dictyotales*, в пределах которого выявлен явно эуплоидный ряд чисел ($n=14-16$ и 32). Лишь у *Dictyota dichotoma* и *Padina pavonia* обнаружены формы с анеуплоидным числом хромосом (соответственно $n=25-30$; 12, 16).

Кариологический анализ и результаты скрещиваний заставляют предположить (Schnetter et al., 1987), что такие виды, как *Dictyota dichotoma*, *D. linearis* и *D. pusilla*, имеющие число хромосом $n=16$, являются формами одного политипического вида, а *D. dichotoma* var. *menstrualis* ($n=24$) является самостоятельным видом *D. menstrualis*.

Сравнительно однороден пор. *Scytosiphonales*. Представители 5 родов имеют число хромосом $n=20-22$, и лишь у *Colpomenia bullosa* $n=18$. Предполагается (Cole, 1967b), что основное число (x) равно 11—12 и водоросли этих родов представляют собой полиплоидную серию, в которой гаплоидные организмы функционально являются диплоидными. Если полиплоидизация сопровождается специализацией, то это помогает объяснить конкурентоспособность, более широкие приспособительные возможности поведения таких организмов, несмотря на высокую степень распространенности апомиктического способа их размножения.

Пор. *Sporochneales* объединяет 2 монотипических рода: *Carpomitra* ($n=15$) и *Sporochneus* ($n=20$).

В пор. *Tilopteridales* хромосомные числа составляют ряд 4, 8, 9—10, 12, 13, 18, 20, 26, 28—30. Самое высокое число хромосом ($n=28-30$) обнаружено у одной из форм *Haplospora globosa*, у другой — $n=12$, самое низкое ($n=4$) имеет одна из форм *Isthmoplea sphaerophora* с побережья Исландии. В районе Гренландии встречаются формы с $n=8$, Британии — 8 и 16, Скандинавии — 24 (Knight, 1929—1930; Rueness, 1974, Jónsson, 1977). Такое увеличение числа хромосом можно трактовать как спонтанную автополиплоидию, связанную с географическим распространением данного вида. Полиплоидный ряд чисел, кратных двум, прослеживается на видовом уровне: у *Stictyosiphon adriaticus* и *S. subsimplex* $n=13$, *S. tortilis* $n=26$, а у *Striaria attenuata* ($n=10$) и *Hecatonema foecundum* ($n=20$) — даже на родовом. Таким образом, в пределах порядка намечается явная тенденция к увеличению числа хромосом. Наиболее распространены среди них $n=8, 10$ и 12. По всей видимости, наряду с эуплоидией здесь имеет место и анеуплоидия. Последняя наиболее четко выявляется у *Pilayella littoralis*, где обнаружены формы с $n=10$ и 12.

Изучение ядерных делений в спорангиях *Isthmoplea sphaerophora*, *Lithosiphon pusillus*, *Pilayella littoralis*, *Striaria attenuata* показало, что здесь проходит не мейоз, а апомейоз. В этом случае размножение осуществляется только бесполым путем и характерно для популяций из северных районов. Оно сопровождается увеличением степени пloidности. Подобные уточнения позволяют глубже понять суть явлений, связанных с изменением числа хромосом.

Пор. *Ectocarpales* характеризуется почти непрерывным рядом хромосомных чисел от 3 до 38, но наиболее часто встречаются водоросли с числами хромосом 8, 10, 12, 20. Примечательно, что в таком же, но более узком верхнем пределе лежит частота встречаемости хромосомных чисел у водорослей пор. *Tilopteridales*, хотя водоросли с числом $n = 20$ изредка попадаются. Пока остается неясным, является ли это отражением реальной действительности или связано с малым объемом исследованного материала. Наиболее полно изучен род *Ectocarpus*. Из девяти видов четыре имеют $n = 8$, три — $n = 10$, 12, 16 и у двух видов обнаружены самые высокие для порядка в целом числа хромосом $n = 18—31$ и $29—38$. К сожалению, представители других родов исследованы очень фрагментарно. Хотя есть основания утверждать возможность существования тенденции к увеличению числа хромосом, выявить закономерности этого процесса пока не представляется возможным, тем более что нередко указываются приблизительные результаты подсчета. Следует и здесь отметить возникновение полиплоидов, в частности у *E. siliculosus* (Müller, 1966) образуются в условиях культуры гаплоидные, диплоидные и тетраплоидные спорофиты.

В пор. *Laminariales* хромосомные числа составляют ряд от 8 до 40. Самое низкое число хромосом $n = 8$ встречается очень редко и характеризует виды рода *Egregia* и один из видов *Laminaria*, а остальные виды представлены такими числами, как $n = 11$, 13, 22, 31. Несколько иной ряд образуют хромосомные числа *Alaria*, где выявлены виды с $n = 14$, 22, 24, 30, а в пределах *A. esculenta* — формы с числом хромосом от 25 до 30. По всей видимости, расширение исследований позволит прояснить природу последнего. Во всяком случае пока наиболее часто в этом порядке представлены виды с числом хромосом $n = 14$, 22 и $30—31$, причем независимо от родовой принадлежности. Они образуют анеуплоидный ряд чисел. Любопытно, что для атлантических видов *Laminaria* более характерно число $n = 30—31$, которое лишь изредка встречается у тихоокеанских видов, у которых преобладающим оказывается $n = 22$. В материале *Macrocystis integrifolia* Вогу из Британской Колумбии и Канады $n = 16$ и $2n = 64$, а с Аляски — $n = 16$, 32 и $2n = 64$. На этот счет высказывается предположение (Yabu, Sanbonsuga, 1987), что растения с 64 хромосомами — истинные спорофиты, имеющие 32 хромосомы — партеноспорофиты, а имеющие 16 хромосом — спорофиты, происходящие от женских гаметофитов в результате нарушения мейоза в зооспорангии.

Спонтанное возникновение полиплоидов в спорофитах *Chorda filum* (Yabu et al., 1992) в условиях культуры происходит в опре-

деленной пропорции к гаплоидам. Это соотношение составляет 1 : 5. У *Costaria costata* (Yasui, 1992) это соотношение в одноклеточных спорофитах — 3 : 7 и далее в процессе роста процент гаплоидных спорофитов быстро уменьшается. На 4—5-клеточной стадии гаплоиды составляют не более 2—4%.

Для пор. *Fucales* характерен ряд хромосомных чисел от 4 до 55. Наиболее часто встречаются водоросли с числом хромосом $n = 32$, остальные числа — у единичных видов. В составе некоторых родов отдельные виды отличаются большим разнообразием хромосомных чисел. Так, у *Cystophora* обнаружены виды с числами хромосом $n = 16$, 22, 24, 28, 30, у *Fucus* — $n = 10—12$, 14—16, 32, *Sargassum* — 16, 30, 31, 32, причем иногда для одного и того же вида приводятся разные числа хромосом. Например, у *Fucus platycarpus* выявлены $n = 10—12$ и 14—16, у *F. serratus* — 14—16 и 32, у *F. vesiculosus* — 10—12, 14—16, 32. У *Sargassum confusum* и *S. horneri* наряду с $n = 16$ обнаружено $n = 32$. Очень разнообразный ряд чисел характеризует *Ascophyllum nodosum* ($n = 10—12$, 14—15, 20, 32) и *Halidrys siliquosa* ($n = 8$, 28, 30, 55). К этим фактам можно относиться двояко. С одной стороны, напрашивается мысль о существовании внутри вида цитологических рас, возникающих в результате полиплоидизации, с другой — не исключается ошибочная интерпретация картин митоза. Она связана с ранним отделением части хроматид в метафазе некоторых бурых водорослей. Невозможность отличить хромосомы от хроматид неизбежно приводит к ошибке подсчета числа хромосом. На эту особенность впервые обратил внимание Нейлор (Naylor, 1956) и именно этим обстоятельством объяснял различия в подсчете числа хромосом и предостерегал от возможности неправильной их интерпретации.

Размеры и форма хромосом. Хромосомы бурых водорослей, как правило, мелкие и морфологически слабо дифференцированные (рис. 55, 44, 47, 48). Так, у *Ecklonia stolonifera* (Yabu, Notoya, 1985), *Undaria pinnatifida* (Inoh, Nishibayashi, 1955) кариотип ($n = 30$ и 22 соответственно) состоит из точкообразных мелких хромосом более или менее одинакового размера, не превышающего в диаметре 1.0 мкм. Кариотип *Cystophyllum sisymbrioides* (Shimotomai, 1928) состоит из сходных по форме точкообразных хромосом, которые однако различаются по своим размерам.

У *Pterygophora californica* (McKay, 1933) хромосомы ($n = 26$) отличаются друг от друга не только по размерам (меньше 1 мкм дл.), но и по форме: 3 пары палочковидных хромосом самые крупные, около 0.8 мкм дл.; 9 пар овальных хромосом не превышают 0.3—0.6 мкм и 1 пара самые мелкие точкообразные, лежат на границе разрешающей способности светового микроскопа.

В ядрах женского гаметофита *Laminaria digitata* (Huds.) Lamour., *L. saccharina* (L.) Lamour., *L. hyperborea* (Grunn.) Fosl., *L. ochroleuca* de La Pylaie, *Alaria esculenta* (L.) Grev., *Chorda filum* (L.) Stackh. хромосомы ($n = 31$) различаются по размерам от 0.4 до 1.7 мкм. Среди них 2 хромосомы очень мелкие (0.4 и 0.7 мкм соответственно) и 1 хромосома значительно крупнее остальных (1.3—1.7 мкм). В мужских гаметофитах также обнаруживается дифференциация хро-

мосом по размерам, но крупных, порядка 1.3—1.7 мкм, не выявлено. В спорофитах, как и в женских гаметофитах, присутствует только 1 крупная хромосома.

У *Saccorhiza polyschides* (Lighlf.) Batt. различия между хромосомами кариотипа проявляются более четко (рис. 55, 48). В спорофитах по размерам они распадаются на несколько групп: 1) 3 хромосомы очень мелкие (0.4—0.7 мкм); 2) 23 — 0.8—1.0 мкм дл.; 3) 1 — 1.1—1.3 мкм дл.; 4) 2 — самые крупные, 1.4—2.6 мкм дл. В женских гаметофитах присутствует еще 1 очень крупная хромосома (4.0—6.0 мкм дл.), которая обозначается как X-хромосома. В мужских гаметофитах 3 хромосомы значительно крупнее остальных, но ни одна из них не имеет ничего общего с X-хромосомой женского гаметофита. В спорофитах X-хромосома хорошо различается как по размерам, так и положению на периферии ядра. При мейозе в диакинезе X-хромосома находится в паре с мелкой хромосомой (Y-хромосомой). Таким образом, у бурых водорослей обнаружена четкая хромосомная половая детерминация (Evans, 1963, 1966).

Petalonia fascia, *P. zosterifolia* и *Scytosiphon lomentaria* (пор. *Scytosiphonales*) имеют одинаковое число хромосом ($n = 22$). Кариотипы *P. zosterifolia* и *S. lomentaria* состоят из мелких, точкообразных, неотличимых друг от друга хромосом. Кариотип *P. fascia* выделяется наличием 3 относительно толстых коротких палочковидных хромосом (Kaprana, Boone, 1987).

Кариотип *Sphacelaria bipinnata* (Clint, 1927) образован большим количеством точкообразных и несколькими палочковидными хромосомами, кариотип *S. fusca* (Zimmermann, 1923), *Sargassum horneri* (Okabe, 1930) включает исключительно короткие палочковидные хромосомы. Среди очень мелких хромосом ($2n = 64$) *Coccophora langsdorfii* (Tomita, 1932) часть — точкообразные, а часть — короткие палочковидные. Исследование гаплоидных ($n = 8$) и диплоидных ($2n = 16$) клеток *Egregia menziesii* (Myers, 1928) показывает, что, хотя абсолютные значения размеров хромосом изменяются, их численное соотношение по этому критерию остается прежним.

Точкообразные и дисковидные хромосомы ($n = \sim 30$) составляют кариотипы *Stypocaulon scoparium* (Swingle, 1897). Хромосомы ($n = 32$) *Dictyota dichotoma* (Mottier, 1900) — короткие палочки, иногда согнутые или U-образные. У *Halidrys siliquosa* в кариотипах индивидов с $n = 8$ (Moss, Elliot, 1957) присутствуют 3 характерные V-образные хромосомы, которые крупнее остальных, 1 — крючкообразная или со спутником и 4 — мелкие, палочковидные или бобовидные. У индивидов с большим количеством хромосом ($n = 28, 30, 55$) (Roberts, 1966) хромосомы мелкие, не обнаруживающие различий.

Мелкие размеры хромосом в сочетании с большим количеством, слабой морфологической дифференциацией и компактным расположением в метафазной пластинке нередко затрудняют подсчет их числа. Поскольку при описании кариотипа, как правило, указывается только число хромосом, то именно этот признак лежит в основе кариосистематического анализа бурых водорослей. Следует отметить, что у бурых водорослей очень часто невозможно

идентифицировать кариотипы видов с одинаковым числом хромосом. Наглядным примером могут служить кариотипы четырех видов *Fucus*: *F. ceranoides*, *F. serratus*, *F. spiralis*, *F. vesiculosus* (Evans, 1962b), которые имеют одинаковое число хромосом, не обнаруживающих различий ни по форме, ни по размерам. В этой связи следует обратить внимание на легкость межвидовых скрещиваний у многих представителей бурых водорослей и образование гибридных форм.

Расположение хромосом. Обычно хромосомы к середине профазы располагаются довольно компактно, а в метафазе образуется очень плотная хромосомная пластинка, в которой хромосомы могут накладываться друг на друга и затруднять подсчет их числа. У *Stypocaulon scoparium* (Swingle, 1897) и *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb. (Naylor, 1958b) образуется кольцевидная пластинка. Иногда хромосомы перемещаются к полюсам каждая самостоятельно и только по завершении передвижения образуют две компактные пластинки. В частности, у *Bifurcaria tuberculata* (Roy, 1938—1939), *Himanthalia lorea* (L.) Lyngb. (Gibb, 1937), *Coccophora langsdorfii* (Turn.) Grev. (Tomita, 1932), *Pterygophora californica* (McKay, 1933) расходящиеся на полюса хромосомы остаются настолько обособленными, что можно производить их подсчет, а у *Laminaria digitata*, *L. ochroleuca*, *L. saccharina* (Naylor, 1956) некоторые, обычно длинные хромосомы сохраняют характерную U- и V-образную форму.

* * *

Если провести сопоставление рядов хромосомных чисел разных порядков бурых водорослей, то обращает на себя внимание, что все они имеют приблизительно одинаковое самое низкое хромосомное число: $n = 3$ или 4. В этой связи есть все основания полагать, что ламинариевые не составляют исключения и водоросли с $n = 3$ или 4 будут обнаружены со временем и в этом порядке. Однако в каждом последующем более высокоорганизованном порядке водорослей по сравнению с нижележащим последний член каждого ряда имеет явную тенденцию к увеличению своего значения. На это указывают и увеличивающиеся значения наиболее часто встречающихся хромосомных чисел следующего ряда по сравнению с предыдущим (у *Tilopteridales* 8, 10, 12, у *Ectocarpales* 8, 10, 12, 20, у *Laminariales* 14, 22, 31—32, у *Fucales* 32). Таким образом, можно однозначно заключить, что эволюция бурых водорослей сопровождалась увеличением числа их хромосом.

л. Кариотипы Rhodophyta

Метафазная пластинка красных водорослей в большинстве случаев очень компактна. Хромосомы нередко имеют тенденцию к слипанию, что в значительной мере затрудняет подсчет их числа. По этой причине его иногда приходится проводить в поздней профазе или прометафазе (Goff, Cole, 1973). К этому времени хромосомы обычно состоят из двух начинающих разъединяться хроматид (Lewis, 1909; Svedelius, 1911; Kylin, 1916a; Doubt, 1935; Schornstein, Scott, 1982).

Хромосомы красных водорослей нередко слабо дифференцированы по длине. При одинаковом числе хромосом различия кариотипов подчас едва уловимы. Например, единственной отличительной особенностью кариотипа *Harveyella mirabilis* (Goff, Cole, 1973) следует признать наличие у части хромосом ($n = 6$) субмедианной перетяжки. В кариотипе *Odonthalia floccosa* (Goff, Cole, 1973) морфологически четко дифференцированы только хромосомы с субмедианным положением центромер.

Число хромосом. Кариологически красные водоросли исследованы очень неравномерно. К настоящему времени хромосомные числа установлены не более чем для 5% видов (Cole, 1990; Necchi, Sheat, 1992). В течение длительного времени считалось, что эта группа характеризуется однородностью хромосомных чисел, с основным числом $x = 10$ и 20 в так называемых гаплобионтных и диплобионтных родах соответственно. В настоящее время такая интерпретация признана необоснованной. При анализе хромосомных чисел *Rhodophyta* обнаруживаются большие расхождения в результатах подсчета различными исследователями. Некоторые результаты, без сомнения, отражают чисто таксономические проблемы, другие — трудности технического характера (большое количество хромосом при очень мелких их размерах).

В классе *Bangiophyceae* пор. *Porphyridiales* включает организмы, которые относят к числу примитивных эукариот. Подсчет хромосомных чисел проводился только у двух видов *Porphyridium* (см. Приложение), один из которых имеет самое низкое число хромосом, известное для водорослей ($n = 2$).

Пор. *Bangiales* объединяет водоросли с низким числом хромосом ($n = 2, 3, 4$ и 5), причем виды с $n = 2$ встречаются наиболее часто. Лишь у *Bangia fuscopurpurea* и *Boldia erythrosiphon* гаплоидное число хромосом равно приблизительно 10. Одним из наиболее полно изученных кариологически можно считать род *Porphyra* (из известных к настоящему времени 60—70 видов исследованы 45), что обусловлено необычайно низким числом хромосом, четкой их дифференциацией, а также относительно высокой частотой митозов в β -спорах. Тихоокеанские виды, имеющие большое экономическое значение, лучше исследованы по сравнению с атлантическими (среди которых преобладали бореальные и холодостойкие). Для порфиры характерно низкое гаплоидное число хромосом ($n = 3$ и 4), что свидетельствует об отсутствии полиплоидизации. Несколько хуже исследован род *Bangia*. Кариотипы этих водорослей состоят из мелких хромосом ($n = 3, 4$).

В остальных порядках этого класса красных водорослей кариотипы известны пока у единичных видов, а для пор. *Goniotrichales* данные и вовсе отсутствуют.

В общих чертах класс *Bangiophyceae* можно охарактеризовать как объединяющий водоросли с низкими числами хромосом.

Иная картина в классе *Florideophyceae*. В пор. *Nemaliales* (см. Приложение) самое низкое число хромосом $n = 4$, а самое высокое — $n = 22$. Входящие в состав этого порядка виды распа-

ются в зависимости от числа хромосом на 4 группы, из которых наиболее многочисленна группа с $n = 10$, значительно реже встречаются виды с $n = 4—5$ и 20, лишь в единичных случаях с $n = 15$. Сем. *Acrochaetiaceae* объединяет виды преимущественно с $n = 10$, виды с $n = 8—10$ встречаются в сем. *Helminthocladiaceae*. В остальных семействах разброс хромосомных чисел значительно шире. В сем. *Gelidiaceae* они составляют ряд 4, 5, 10, 15, *Chaetangiaceae* — 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, *Batrachospermaceae* — 7, 10, 22, *Lema-neaceae* — 10, 15, 18, 19, *Bonnemaisoniaceae* — 10, 18, 20. Обращает на себя внимание тот факт, что в каждом семействе обнаружены виды с $n = 10$. По мнению Канеки (Kaneko, 1968), для порядка в целом основным числом следует признать $x = 5$, а числа, представляющие ряд 10, 15, 20, составляют полиплоидную серию, возникающую путем кратного увеличения основного числа. С этой точки зрения включение родов *Gelidiella*, *Gelidium*, *Acanthopeltis* в порядок *Nemaliales* более оправдано, чем их выделение в особый порядок.

В пор. *Cryptonemiales* хромосомные числа представляют следующий ряд: 6, 7, 10 (15), 16, 24, 30—35. Превалируют виды с числом хромосом $n = 24$ (все из сем. *Corallinaceae*). Сем. *Choreocolacaceae* объединяет виды преимущественно с числом хромосом $n = 6$, сем. *Dumontiaceae* — с $n = 7$, сем. *Peyssonneliaceae* — с $n = 30—35$. В целом водоросли этого порядка кариологически исследованы слабо, и по мере накопления новых сведений в существующие ныне представления неизбежно будут вноситься коррективы.

Пор. *Gigartinales* характеризуется рядом хромосомных чисел от $n = 4$ до 68—72. Здесь четко различаются 3 группы видов: 1) с низким числом хромосом ($n = 4, 6, 8$), 2) с $n = 20, 24$ и 3) малочисленная группа с $n = 30, 34$. Только в одном случае, у *Polyides rotundus* (Huds.) Grev., обнаружено высокое число хромосом: $n = 68—72$.

Виды с низким числом хромосом преимущественно входят в сем. *Tolycarpaceae*. Исключение составляют *Stenogramme interrupta*, где $2n = 30$, и некоторые, а возможно, и большая часть видов *Phyllophora*. Последнее обстоятельство позволяет предполагать, что в этом семействе в состав родов могут входить виды с широким диапазоном хромосомных чисел. Возможно, со временем будут получены убедительные тому подтверждения, в частности и в отношении рода *Stenogramme*. В монотипном семействе *Gracilariaceae* род *Gracilaria* объединяет виды в основном с числом хромосом $n = 24$. Исключение пока составляют 2 вида: *G. foliifera* ($n = 6—7$) и *G. verrucosa* ($n = 32$), причем последний характеризуется очень высокой вариабельностью своих признаков. В остальных семействах этого порядка имеются данные по единичным видам и проводить анализ не представляется возможным. Следует лишь отметить, что самое высокое для порядка в целом число хромосом ($n = 68—72$) обнаружено в сем. *Polyidaceae* у *Polyides rotundus*.

Очень небольшой по объему порядок *Rhodymeniales* исследован кариологически весьма слабо. Подсчет числа хромосом проведен у нескольких видов и выявлен ряд от $n = 8$ до $n = 26$, причем для одного и того же вида разными авторами приводятся различные

числа. Например, у *Rhodymenia palmata* приводится гаплоидное число хромосом (n), равное 14, 20, 21 и 26. Пока трудно найти убедительное объяснение этому факту. У *Halosaccion ramentaceum* (Meer, Chen, 1979; Jónsson, Chesnoy, 1982) с исландского побережья $2n = 16$, с атлантического — $2n = 48$, т. е. прослеживается связь между плоидностью и широтной распространенностью вида. Обычно диплоиды располагаются севернее полиплоидов. У *Palmaria palmata* отмечается сходная закономерность: в популяциях с побережья Франции $n = 14$, с атлантического побережья Канады — $n = 21$, 22 или 29 и $2n = 38—48$, с побережья Японии — $n = 21—26$ и $2n = 40—50$.

Пор. *Ceramiales* — один из самых крупных, объединяющих высокоорганизованные красные водоросли. Он сравнительно полно изучен кариологически. Для порядка в целом характерен ряд хромосомных чисел от 5 до 90—110. Наиболее часто встречаются виды с числом хромосом 20—25 и 28—33, значительно реже — с 6—10, и единичны виды с высоким числом хромосом 90—110, причем не установлено, является ли оно диплоидным или гаплоидным.

В сем. *Dasyaceae* исследованы единичные виды, и, может быть, этим обстоятельством объясняется небольшой разброс хромосомных чисел (в пределах от 20 до 22).

При сходной ситуации в сем. *Delesseriaceae* удалось выявить более пеструю картину ($n = 8, 20, 30, 32, 40, 44, 60$).

Значительно интенсивнее изучались представители сем. *Rhodomelaceae*. Род *Polysiphonia* — один из немногих среди красных водорослей вообще и в сем. *Rhodomelaceae* в частности, который сравнительно полно изучен кариологически. Он относится к числу крупных (насчитывает более 200 видов), широко распространенных и морфологически очень разнообразных родов. Несмотря на неоднократные ревизии, систематика рода остается весьма спорной из-за крайней размытости границ между многими видами. В этой связи привлечение кариологических критериев, возможно, окажется весьма перспективным, однако пока таких попыток не предпринималось. Кариологический анализ исследованных видов выявил следующий ряд хромосомных чисел: 20, 26, 27, 28, 29, 32, 36, 37. Он несомненно указывает на важную роль анеуплоидии в процессах видообразования. В свою очередь внутри видов не исключено существование различных цитологических рас. Например, у *P. ferulacea* популяции из Северной Каролины имеют хромосомное число $n = 27$ и $2n = 54$, а с Бермудских островов — $n = 30$ и $2n = 60$. Скрещивание между собой этих географически удаленных популяций выявило их генетическую несовместимость, хотя каждая из них в отдельности остается фертильной (Karpman, 1977). Таким образом, выясняется, что анеуплоидия имеет место как на видовом, так и на популяционном уровне. Та же закономерность наблюдается и в семействе в целом, лишь у *Odonthalia floccosa* с небольшим числом хромосом ($n = 5$) возможно расширение хромосомного ряда. В сем. *Ceramiales* хромосомный ряд оказался значительно длиннее (от 7 до 90—110) и практически поглощает почти полностью хромосомный

ряд всего порядка. Здесь самое большое разнообразие по числу хромосом выявлено у водорослей рода *Callithamnion* (9—10, 25, 28—33, 39, 90—100). По сравнению с ним хромосомный ряд рода *Griffithsia* значительно короче и представлен числами от 7 до 20.

Если попытаться наметить общую тенденцию в распределении хромосомных чисел у красных водорослей, то выясняется, что более примитивные порядки характеризуются более низким числом хромосом по сравнению с более высокоорганизованными, т. е. несомненно эволюция этих водорослей сопровождалась увеличением их плоидности. Явление полиплоидии впервые было выявлено у *Spermothamnion turneri* (Drew, 1934, 1943), у которого могут появляться растения с числом хромосом 30, 60, 90. Аналогичная картина наблюдается у *Plumaria elegans* (Drew, 1939). Изменение плоидности у этого вида связано с образованием в карпоспорангиях вместо типичных карпоспор особых параспор.

Единственное упоминание об анеуплоидии у красных водорослей касалось *Callithamnion corymbosum* (Hassinger-Huizinga, 1952), но этот факт первоначально ставился под сомнение (Dixon, 1966). Впоследствии было обнаружено, что подобное явление имеет довольно широкое распространение среди красных водорослей.

В настоящее время установлена возможность спонтанной полиплоидии в вегетативных клетках (Goff, Coleman, 1987), эндополиплоидии в апикальных (Goff, Coleman, 1986) наряду с анеуплоидией (Karpman, 1978; Rao et al., 1978).

Размеры хромосом. Сведений о размерах хромосом у красных водорослей очень мало. В большинстве случаев образуются сравнительно мелкие хромосомы, иногда не превышающие в диаметре 1.0 мкм. Наиболее крупные хромосомы, порядка 2.5—9.5 мкм, имеет *Furcellaria fastigiata* (пор. *Gigartinales*) (Austin, 1960b). В кариотипе *Rhodymenia palmata* (L.) Grev. (Yabu, 1972b) из 26 хромосом только одна выделяется более крупными размерами. У *Bangia* (Cole et al., 1983) в популяциях с $n = 4$ размеры хромосом лежат в пределах от 1.0 до 1.7 мкм, а с $n = 3$ — от 1.0 до 1.5 мкм, причем 3 хромосомы в обеих популяциях одинаковы, а четвертая — более крупная. Популяция с $n = 6$ содержит два набора 3-хромосомного типа. Таким образом, размеры хромосом помогают понять природу этих популяций.

Очень часто кариотип состоит из мелких хромосом почти одинакового размера, что, например, характерно для *Gymnogongrus linearis* (Doubt, 1935). Два типа хромосом обнаружены в метафазе I *Polysiphonia violacea* (Yamanouchi, 1906a, 1906b), из которых более мелкие, по всей видимости, принадлежат ядрам мужской клетки. Хромосомы, образующиеся во время последующих митозов, более крупные. У *P. japonica* (Yabu, Kawamura, 1959) подобных различий в размерах хромосом не обнаружено.

Форма хромосом. Мелкие размеры часто позволяют характеризовать форму хромосом только в самом общем виде (точкообразные, палочковидные, бобовидные и т. д.). Кариотипы одних водорослей состоят из разных по форме хромосом, других — из одинаковых или почти одинаковых, третьих — из тех и других.

Расположение хромосом. Обычно образуются компактные хромосомные пластинки, реже в виде кольца, что характерно для *Callithamnion tetricum* (Westbrook, 1930) и большинства исследованных видов *Bangia* (Cole et al., 1983). У *Furcellaria fastigiata* (Austin, 1960b) хромосомы лежат очень компактно, а у *Odonthalia floccosa* (Goff, Cole, 1973) прижаты к ядерной оболочке.

Список хромосомных чисел

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник	
	(n)	(2n)		
CHLOROPHYTA				
Класс VOLVOCOPHYCEAE				
Пор. Polyblepharidales				
<i>Dunaliella salina</i>	68±4	14	Цолова, 1966	
	~10		Penn, 1938	
<i>Pedinomonas minor</i>	2		Ettl, Manton, 1964	
<i>Platymonas tetrathele</i>	10—12		Zimmermann, 1925	
<i>Polytomella agilis</i>	5		Doflein, 1916	
<i>P. citri</i>	9		Satô, 1959	
Пор. Chlamydomonadales				
<i>Carteria cordiformis</i>	~12		Dangeard, 1898	
<i>C. crucifera</i> Korsch.	9		Akins, 1941	
<i>Chaetopeltis orbicularis</i>	8		Cholnoky, 1934	
	21		Selby, 1956 (in: Godward, 1966)	
<i>Chlamydobotrys gracilis</i> Korsch.	~8		Stickney (in: Schulze, 1927)	
<i>Chlamydomonas capensis</i>	~20		Heimke, Starr, 1979	
<i>Ch. chlamydogama</i> Bold	7		Bold, 1949	
	~8		Buffaloe, 1958	
<i>Ch. dillii</i>	~10		Dangeard, 1898	
<i>Ch. dysosmos</i> Moewus	16±1		Schaechter, DeLamater, 1954, 1955	
<i>Ch. eugametos</i> Moewus	10		Hartmann, 1934 (in: Akins 1941); Moewus, 1936, 1940	
	36±4		Schaechter, DeLamater, 1955	
	8, 16, 32, 64		Buffaloe, 1958	
	8		Buffaloe, 1959	
<i>Ch. gigantea</i>	~30		Heimke, Starr, 1979	

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. moewusii</i> Gerloff	36±2		Schaechter, DeLamater, 1954
<i>Ch. monadina</i>	8, 16, 32, 64		Buffaloe, 1958
<i>Ch. nasuta</i> Korsch.	~30		Dangeard, 1898
<i>Ch. paupera</i>	8		Kater, 1929
<i>Ch. pseudogigantea</i>	10		Hartmann, 1934 (in: Akins, 1941)
<i>Ch. reinhardtii</i> Dang.	~20		Heimke, Starr, 1979
	18±2		Schaechter, DeLamater, 1954
	~16		Wetherell, Krauss, 1956;
	16		Loppes, Matagne, 1972
	11±1		McVittie, Davies, 1971;
	8,6—8		Storms, Hastings, 1977
	8		Abbas (in: Godward, 1966)
	~8		Levine, Folsome, 1959
<i>Ch. variabilis</i>	~10		Maguire, 1976
<i>Ch. zimbabwiensis</i>	18		Buffaloe, 1958
st. Trifurcate	20±1		Dangeard, 1898
st. Long Taper	19±1		Heimke, Starr, 1979
st. Cogwheel	19±1		Там же
st. Biscuit	27±1		» »
<i>Chlamydomonas</i> sp.	8		» »
<i>Chlorogonium elongatum</i> Dang.	10		Bělař, 1926
<i>Ch. euchlorum</i>	~10		Pascher, 1916
<i>Dysmorphococcus globosus</i>	~10		Hartmann, 1916, 1918, 1921
<i>D. sarmati</i>	10		Dangeard, 1898
<i>Haematococcus pluvialis</i>	32		Bold, Starr, 1953
	20—30		Shyam, 1981
<i>Parapolytoma satura</i> Jameson	8		Reichenow, 1909 (in: Entz, 1918)
<i>Phacotus lenticularis</i>	6—8		Elliott, 1934
<i>Polytoma pascheri</i>	8		Jameson, 1914
<i>P. uvella</i> Ehr.	4, 8		Dangeard, 1898
	6		Moewus (in: Satō, 1959)
	8		Entz, 1913
	10		Dangeard, 1901a
	4, 8, 16		Moewus (in: Satō, 1959)
			Prowazek, 1901
			Entz, 1918
Пор. Volvocales			
<i>Astrephomene gubernaculifera</i>	4, 6, 7, 8		Cave, Pocock, 1956; Stein, 1958a
<i>Eudorina charkowiensis</i>	4, 7, 8		Brooks, 1966
<i>E. conradii</i>	17		Godward, 1966
<i>E. cylindrica</i>	14		Goldstein, 1964
<i>E. elegans</i> Ehr.	14—15		Там же
	5, 6, 7, 14, 15		» »
	10		Hartmann, 1921
	12		Cave, Pocock, 1951; Sarma, Shyam, 1973
	4, 15		Godward, 1966
	16		Rayns, Godward, 1961 (in: Sarma, 1964c); Rayns (in: Godward, 1966)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>E. elegans</i> Ehr.	8		Chaudhary, Agrawal, 1980
<i>E. indica</i> Iyeng.	10		Doraiswami, 1940 (in: Delay, 1953)
<i>E. unicocca</i> Sm.	7		Cave, Pocock, 1951
<i>E. unicocca</i> var. <i>peripheralis</i>	14—15		Goldstein, 1964
<i>Gonium pectorale</i> Muell.	16, 17, 18		Shyam, Sarma, 1976
	17		Cave, Pocock, 1951
<i>G. pectorale</i> var. <i>pectorale</i>	17		Stein, 1958b
<i>G. sociale</i>	10±1		Godward, 1966
<i>Gonium</i> sp. nov.	~17		Cave, Pocock, 1951
<i>Pandorina charkowiensis</i>	>12		Coleman, Zollner, 1977
<i>P. morum</i> Bory	2, 3, 4—5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14		Там же
<i>P. morum</i>	~12		Dangeard, 1900a
	12		Coleman, 1959
<i>Platidorina caudata</i> Kofoid	14		Harris, Starr, 1969
	15±1		Godward, 1966
<i>Pleodorina californica</i> Shaw	14		Cave, Pocock, 1951
<i>P. illinoisensis</i> Kofoid	~12		Merton, 1908
	10		Hovasse, 1937
	14		Goldstein, 1964
<i>Spondylomorom quaternarium</i>	8		Satō, 1959
<i>Volvox africanus</i> G. West	13		Cave, Pocock, 1951
<i>V. aureus</i> Ehr.	12		Zimmermann, 1921
?	14		Cave, Pocock, 1951; Rayns (in: Godward, 1966)
<i>V. barberi</i> Shaw	5		Cave, Pocock, 1951
<i>V. carteri</i> var. <i>hazenii</i>	~20—22		Metzner, 1945b
<i>V. gigas</i> Pocock	16		Cave, Pocock, 1951
<i>V. globator</i> (L.) Ehr.	5		Там же; Rayns (in: Godward, 1966)
<i>V. merilii</i> Shaw	5		Cave, Pocock, 1951
<i>V. powersii</i> (Shaw) Printz	15		Там же
<i>V. prolificus</i> Iyeng.	5		Patel, 1978
<i>V. rousseletii</i> G. West	5		Cave, Pocock, 1951
<i>V. spermatosphaera</i> Powers	13		Там же
<i>V. tertius</i> Meyer	13		» »
<i>V. weismannia</i> Powers	14		» »
<i>Volvox</i> sp.	13		» »
<i>Volulina steinii</i> Playfair	5, 13, 14, 15		Godward, 1966
	7		Stein, 1958a; Carefoot, 1966
	7 и 8		Cave, Pocock, 1951
Класс CHLOROCOCCOPHYCEAE			
Пор. Tetrasporales			
<i>Nautococcus pyriformis</i> Korsch.	~10		Седова, 1983
<i>Tetraspora lubrica</i>	12, 13		McAllister, 1913
<i>Tetrasporidium javanicum</i> Moeb.	14		Sarma, Suryanarayana, 1969
Пор. Chlorococcales			
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh.	~10		Седова, 1982

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ankistrodesmus convolutus</i> var. <i>minutum</i> (Naeg.) Rabenh.	10		Mathew, Chowdary, 1982a
<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs	8		Rai, Chowdary, 1983
<i>A. spiralis</i> (Turn.) Lemm.	10		Mathew, Chowdary, 1982a
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz	8		Rai, Chowdary, 1983
<i>Characiosiphon rivularis</i> Iyeng.	10—12		Там же
<i>Characium angustum</i> f. <i>minor</i> Stockm.	11		Stewart et al., 1978
<i>Ch. sieboldii</i> A.Br.	10 или 12		Chowdary, 1967b
<i>Chlorella vulgaris</i>	14—15		Smith, 1916a
<i>Chlorochytrium grande</i>	~7		Пенсков, Родионова, 1964
<i>Ch. lemnae</i> Cohn	6		Bristol, 1917
<i>Chlorococcum acidum</i> Archibald et Bold	~10		Курсанов, Шемаханова, 1927
<i>Ch. aureum</i> Archibald et Bold	10—12		Седова
<i>Ch. echinozygotum</i> Starr	~10		»
<i>Ch. elkhartiense</i> Archibald et Bold	10		»
<i>Ch. ellipsoideum</i> Deason et Bold	~8		»
<i>Ch. hypnosporum</i> Starr	~8		»
<i>Ch. infusionum</i> (Schrack) Menegh.	10		Rai, Chowdary, 1983
<i>Ch. isabeliense</i> Archibald et Bold	10—11		Седова
<i>Ch. lacustre</i> Archibald et Bold	~18		»
<i>Ch. macrostigmatum</i> Starr	9		»
<i>Ch. minutum</i> Starr	10		»
<i>Ch. oleofaciens</i> Trainor et Bold	10		»
<i>Ch. perforatum</i> Arce et Bold	10		»
<i>Ch. pinguideum</i> Arce et Bold	~10		»
<i>Ch. rugosum</i> Archibald et Bold	10		»
<i>Ch. vacuolatum</i> Starr	~10		»
<i>Chlorococcum</i> sp. st. 557	10		»
<i>Coelastrum cambricum</i> Arch.	6		Mathew, Chowdary, 1982a
<i>C. microporum</i> Naeg. st. 280	6		Chan, 1974
st. 281	7		
<i>C. proboscideum</i> var. <i>dilatatum</i> Visch.	4		Там же
<i>C. proboscideum</i> var. <i>gracile</i> Visch.	6		» »
<i>C. scabrum</i> Reinsch.	8		Mathew, Chowdary, 1982a
<i>Dactylococcus infusionum</i> Naeg.	6		Rai, Chowdary, 1983
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	12		Mathew, Chowdary, 1982a
<i>Eremosphaera viridis</i> De Bary	~80		Mainx, 1927
<i>Glocotaenium loitlesbergerianum</i> Hansg.	24		Chowdary, Mathew, 1982
<i>Hydrodictyon africanum</i> Yamanouchi	18		Yamanouchi, 1913a
	19±1		Proskauer, 1952
<i>H. patenaeforme</i> Pocock	19±1		Там же
<i>H. reticulatum</i> (L.) Lagerh. (=H. utriculatum Roth)	18		Sarma, 1960, 1962a; Chowdary, 1967b
	19±1		Proskauer, 1952
<i>H. utriculatum</i> Roth	2	4	Palik, 1944—1949

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>H. utriculatum</i> Roth	10		Timberlake, 1901 (1902)
<i>Kentrosphaera willei</i> sp. nov.	20—24		Reichardt, 1927
<i>Kirchneriella lunaris</i> (Kirchn.) Moeb.	12		Mathew, Chowdary, 1982b
<i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (G. West) Korsch.	18		Chowdary, 1967b
<i>Oocystaenium elegans</i> Gonzalves et Mehra	6		Rai, Chowdary, 1983
<i>Oocystis borgei</i> Snow	32		Chowdary, Mathew, 1982
<i>O. crassa</i> var. <i>marssonii</i> (Lemm.) Printz	~8		Седова, 1969
<i>O. elliptica</i> W. West	~8		Tschermak, 1942a
<i>O. solitaria</i> Wittr.	14		Chowdary, Mathew, 1982
<i>Palmellococcus protothecoides</i> (Krüger) Chod.	7		Там же
<i>Pediastrum boryanum</i>	~9		Седова, 1972
<i>P. duplex</i> Meyen	~16		Smith, 1916b
<i>Protosiphon botryoides</i> Klebs	14		Mathew, Chowdary, 1982a
<i>Rhodochytrium</i> sp.	~12		Bold, 1933
<i>Rhopalocystis oleifera</i> Schussnig	8—10		Griggs, 1912
<i>Scenedesmus bijugatus</i> var. <i>graevenitzii</i> (Bernard) Philipose	8		Täumer, 1959
<i>S. brasiliensis</i> Bohl.	8		Mathew, Chowdary, 1982b
<i>S. dimorphus</i> (Turp.) Kütz.	10		Там же
<i>S. incraspatulus</i> Bohl.	8		» »
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Bréb.	8		Rai, Chowdary, 1983
<i>S. quadricauda</i> var. <i>quadripina</i> (Chod.) G. Sm.	11—12		Sulek, 1975
<i>S. obliquus</i> (Turp.) Kütz.	14		Mathew, Chowdary, 1982b
<i>S. platydiscus</i> (G. Sm.) Chod	6		Там же
<i>Schroederia setigera</i> Schroed.	4		» »
<i>Selenastrum minutum</i> (Naeg.) Collins	12		Mathew, Chowdary, 1982a
<i>Tetraëdron minimum</i>	8		Там же
<i>Trebouxia humicola</i> (Treboux) West et Fritsch.	~8		Smith, 1918
	10		Rai, Chowdary, 1983
Поп. Chlorosarcinales			
<i>Chlorosarcina stigmatica</i> Deason	8		Там же
Класс ULOTRICHOPHYCEAE			
Поп. Ulotrichales			
<i>Acrosiphonia sonderi</i> (Kütz.) Kornm.	4		Jónsson, 1969
	10		Jónsson, 1970
<i>A. spinescens</i>	5		Jónsson, 1962
<i>A. traillii</i> Batt.	12		Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
<i>Bulbochaete basipora</i>	20		Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>Cylindrocapsa geminella</i> Wolle	24		Srivastava, Sarma, 1981
	32—34		Sarma, Bala, 1985

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>C. involuta</i> Reinsch	12		Sarma (in: Srivastava, Sarma, 1981)
	16		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966)
	~16		Sarma, 1962b
<i>C. scytonemoides</i>	36		Chowdary, 1963 (in: Srivastava, Sarma, 1981)
<i>Hormidium barlowii</i> Pringsh.	22—24		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1963b
<i>H. crenulatum</i> Kütz.	44—48		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1963b
<i>H. nitens</i>	5		Singh, 1954a
<i>H. rivulare</i>	26		Chaudhary, Sarma, 1978
<i>Hormidium</i> sp.	~22		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1963b
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva, Mattox et Blackwell	22		Chaudhary, Sarma, 1978
<i>Microspora aequabilis</i>	24		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1963c
<i>M. amoeno</i> (Kütz.) Rabenh.	8—12		Neuenstein, 1914
st. A	32		Sarma, 1957a
st. B	32		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1960
	20		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>M. loefgrenii</i>	14—16		Kostrun, 1944
	18		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1963c
<i>M. stagnorum</i>	9		Satô, 1959
	8—10		Chelnoky, 1932b
	16		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1960, 1963c
<i>M. tumidula</i>	16		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>Microspora</i> sp.	18		Sarma, 1957a
<i>Oedocladium</i> sp.	24±2		Hoffman, 1961b (in: Godward, 1966)
<i>Oedogonium acmandrium</i>	17		Tripathi, 1974 (in: Srivastava, Sarma, 1979)
<i>Oe. angustistomum</i> Hoffman	17		Hoffman, 1967
<i>Oe. areolatum</i> Lagerh.	22		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. autumnale</i>	17		Das, 1971
<i>Oe. bohemicum</i> Hirn	20		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. braunii</i> (Kütz.) Pringsh.	18		Там же
<i>Oe. calliandrum</i> Hoffman	17		Hoffman, 1967
<i>Oe. capillare</i> (L.) Kütz.	16		Henningsen, 1963
<i>Oe. capilliforme</i> (Kütz.) Wittr.	17		Hoffman, 1967
<i>Oe. capilliforme</i> var. <i>diversum</i> (Hirn) Tiff.	36		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. cardiacum</i> (Hass.) Wittr.	18		Howard, Horsley, 1960 (in: Hoffman, 1967)
	19		Sinha, 1958b (in: Godward, 1966), 1963a; Howard, Horsley, 1958 (in: Godward, 1966); Hasitschka-Jenschke, 1960b; Hoffman, 1967; Banerjee, Horsley, 1971

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Oe. cyathigerum</i> Wittr.	19		Wisselingh, 1908, 1921
<i>Oe. echinospermum</i> A. Br.	13		Hoffman, 1967
<i>Oe. flavescens</i>	19		Das, 1971
<i>Oe. foveolatum</i> Wittr.	16	32	Hoffman, 1965, 1967
<i>Oe. geniculatum</i> Hirn	32		Hoffman, 1967
<i>Oe. geniculatum</i> var. <i>indicum</i> Singh	19		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. grande</i> Kütz.	13		Ohashi, 1930
<i>Oe. gunnii</i> Wittr.	17		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. howardii</i> West var. <i>minus</i> Tiff.	9		Там же
<i>Oe. idioandrosporum</i> (Nordst. et Wittr) Tiff.	13		Hoffman, 1967
<i>Oe. macrandrium</i> var. <i>hohenckerii</i> (Wittr.) Tiff.	46		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. magnusii</i>	13		Das, 1971
<i>Oe. pachyandrium</i> Wittr.	15		Kretschmer, 1930
	17		Tschermak, 1943a
<i>Oe. pakistanense</i> Islam et Sarma	17		Mukherjee, 1980
<i>Oe. petri</i> Wittr.	13		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. plagiotomum</i> Wittr. ex Hirn	16		Henningsen, 1963
<i>Oe. pluviale</i> Nordst.	19		Tschermak, 1943a
<i>Oe. princeps</i> (Hass.) Wittr.	17		Hoffman, 1967
<i>Oe. pringsheimii</i> Gramer ex Hirn	18		Henningsen, 1963
<i>Oe. pringsheimii</i> Gramar var. <i>abbreviatum</i> Hirn	18		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. ringens</i> Hoffman	17		Hoffman, 1967
<i>Oe. setigerum</i> Hoffman	16		Там же
<i>Oe. silvaticum</i> Hallas	27		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. spectabile</i> Hirn	16		Henningsen, 1963
<i>Oe. terrestris</i> Randhava	17		Chowdary, 1964b (in: Godward, 1966)
	16		Henningsen, 1963
<i>Oe. vaucheri</i> (LeClarc) A. Br. ex Hirn	16		
<i>Oe. wabashense</i> Tiff.	17		Srivastava, Sarma, 1979
<i>Oe. warmingianum</i> Wittr.	11		Там же
<i>Oe. welwitschii</i> W. et G. West	16		» »
<i>Oedogonium</i> sp.	19		Wisselingh, 1921 (in: Godward, 1966)
	~41		Sinha, 1958b (in: Godward, 1966), 1963a
st. VVP 74	15		Srivastava, Sarma, 1979
st. VDLW 75	22		Там же
st. 4 и 5	17		Hoffman (in: Godward, 1966)
st. 8 и 9	17		Там же
st. 12	16 (17?)		» »
st. 13	38±1		Hoffman, 1967
st. 14	17		Hoffman (in: Godward, 1966)
st. 1	9		Tschermak, 1943a
st. 5	13		Там же
st. 4	17		» »
st. 3	18		» »
st. 2	19		» »
<i>Prasiola japonica</i> Yatabe	3		Fujiyama, 1955
<i>P. meridionalis</i> Setch. et Gardn.	8	16	Cole, Akitobi, 1963
	7 (8)	(14)	Bravo, 1965

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>P. stipitata</i> Suhr	6 и 7	12 (14) ?12—14	Friedmann, 1959a Sarma, 1958a (in: Friedmann, 1959a); Sarma, 1958b (in: Godward, 1966) Friedmann, 1959a Sarma, Chaudhary, 1975b Chowdary, 1967a Chowdary, 1973 Prasad, Srivastava, 1963 Singh, 1954a Palik, 1950 Мейер, 1906 (in: Palik, 1950) Голенкин, 1899 Cáceres, Robinson, 1980 Sarma, 1957a, 1958b (in: Godward, 1966), 1960, 1962c Sarma, 1958b (in: Godward, 1966) Patel, 1961 (in: Godward, 1966) Jónsson, 1962 Föyn, 1929 (in: Godward, 1966) Akhaury, 1971 Berger-Perrot, 1980 Akhaury, 1971 Singh, 1954a Lind, 1932 Sarma, 1957a, 1958b (in: Godward, 1966), 1963a Cholnoky, 1932a, 1932b Schussnig, 1930b; Gross, 1931 Satô, 1959 Sarma, 1957a, 1958b (in: Godward, 1966), 1960, 1963a; Shyam, Saxena, 1980 Ohgai et al., 1982 Sarma, 1956, 1958b (in: Godward, 1966), 1963b Sarma, 1956, 1958b (in: Godward, 1966), 1963b; Chaudhary, 1979a Prasad, Srivastava, 1964; Chaudhary, 1979a Sarma, 1956, 1958b (in: Godward, 1966), 1960, 1963b; Chaudhary, 1979a Singh, 1954a Chowdary, 1964a Sarma, 1957a, 1958b (in: Godward, 1966), 1963b; Chaudhary, 1979a
<i>Prasiola</i> ? sp.	7—8		
<i>Schizomeris leibleinii</i> Kütz.	14 15 15 и 30 28 5		
<i>Sphaeroplea annulina</i> (Roth) Ag.	5 4, 5, 6, 7, 8 12 12—13 16	10	
<i>S. annulina</i> var. <i>crassisepta</i> Heinr.	16		
<i>Spongomorpha lanosa</i> Kütz.		12	
<i>S. lanosa</i> (=uncialis Kütz.)	6	?30	
<i>Ulothrix flacca</i> (Dillw.) Thur.	4 9	18	
(=U. <i>pseudoflacca</i> Wille)	5		
<i>U. oscillarina</i>	5		
<i>U. rorida</i>	5		
<i>U. subtilissima</i> Rabenh.	14		
<i>U. variabilis</i> Kütz.	7—8		
<i>U. zonata</i> Kütz.	4 ~8 10		
<i>Ulothrix</i> sp.	12—14		
<i>Uronema barlowii</i> Pringsh.	18		
<i>U. confervicolum</i> Lagerh.	16		
<i>U. gigas</i> Visch.	12 18		
<i>U. terrestre</i> Mitra	5 12 16		

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Uronema</i> sp.	16		Godward, 1966
<i>Urospora mirabilis</i>	~4		Jorde, 1933
<i>U. vancouveriana</i> (Tild.) Setch. et Gardn.	9		Hanic, 1965 (in: Kapraun, 1993)
<i>U. wormskioldii</i> (Mert. in Horn.) Rosenv.	12		Там же
Плоп. Ulvales			
<i>Blidingia marginata</i> (J. Ag.) Dang.	8		Kapraun, Bailey, 1992
<i>B. minima</i> (Naeg. ex Kütz.) Kylin	8		Там же
<i>Enteromorpha clathrata</i> (Roth) Grev.	10		Kapraun, 1970; Kapraun, Bailey, 1992
<i>E. compressa</i> L.	10		Carter, 1926 (in: Sarma, 1960)
<i>E. compressa</i> (L.) Grev.		18	Chaudhary, 1979b
<i>E. compressa</i> var. A	10	20	Ramanathan, 1936
<i>E. compressa</i> var. B	9		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1970
<i>E. compressa</i> (L.) Grev. var. <i>lingulata</i> (J. Ag.) Hauck.	10	20	Там же
<i>E. flexuosa</i> (Wulf. ex Roth) J. Ag. ssp. <i>flexuosa</i> Blid. (=E. <i>lingulata</i> J. Ag.) (=E. <i>intermedia</i> Blid.)	10		Ramanathan, 1939
<i>E. flexuosa</i> ssp. <i>linziformis</i> Blid. (=E. <i>flexuosa</i> (Wulf. ex Roth) Ag.)		16	Kapraun, 1970
<i>E. intermedia</i>	9		Sarma, 1970
<i>E. linza</i> L.	10		Sarma, Suryanarayana, 1967
<i>E. linza</i> (L.) J. Ag.		24—25	Kapraun, 1970
<i>E. prolifera</i> (O. Müll.) J. Ag. (=E. <i>salina</i> Kütz.)	~16		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>E. ramulosa</i> (J. Sm.) Hook.	10		Levan, Levring, 1942 (in: Delay, 1953)
<i>E. ramulosa</i>	~12		Kapraun, Flynn, 1973; Kapraun, Bailey, 1992
<i>Enteromorpha</i> sp.	16		Nilzeke, 1957 (in: Yabu, 1975)
<i>Gayralia oxysperma</i> (Kütz.) (=Monostroma <i>oxyspermum</i> (Kütz.) Doty) (=Ulvaria <i>oxysperma</i> (Kütz.) Blid.)	8—10		Kapraun, 1970; Kapraun, Bailey, 1992
<i>Monostroma angicavum</i> Kjellm.	~8	20	Kapraun, 1970
<i>M. fuscum</i> (Post. et Rupr.) Wittr.	9	20	Там же
<i>M. grevillei</i> (Thur.) Wittr.	~8		Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1970
<i>M. grevillei</i> (Thur.) Wittr. var. <i>vahllei</i> (J. Ag.) Rosenv.	~8		Sarma, 1958a Tatewaki, 1972
			Kapraun, 1993
			Tatewaki, 1972
			Dube, 1967
			Jónsson, 1968
			Carter, 1926

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>M. groenlandicum</i> J. Ag.	~12		Tatewaki, 1972
<i>M. latissimum</i> (Kütz.) Wittr.	10		Carter, 1926
<i>M. obscurum</i> (Kütz.) J. Ag. var. <i>splendens</i> (Rupr.) Rosenv. (= <i>M. fuscum</i> (Post. et Rupr.) Wittr. var. <i>splendens</i> (Rupr.) Rosenv.)	9		Tatewaki, 1972
<i>M. undulatum</i> Wittr.	~13		Там же
<i>M. zostericola</i> Tild.	10		* *
<i>Ulva curvata</i> (Kütz.) De Toni	10—12	20—24	Rhyne, 1973
<i>U. curvata</i>	12		Kapraun, Bailey, 1992
<i>U. fasciata</i> Delile	10		Sarma, Chaudhary, 1975a; Kapraun, Bailey, 1992
	10	20	Kapraun, 1970
<i>U. lactuca</i> L.	13	26	Föyn, 1929, 1934b
<i>U. lactuca</i>	10		Carter, 1926; Sarma, 1958b (in: Godward, 1966), 1960
		~25	Levan, Levring, 1942 (in: Delay, 1953)
	10	20	Sarma, 1964c (in: Sarma, Chaudhary, 1975a)
<i>U. lactuca</i> var. <i>crispa</i> Dang. (= <i>Enteromorpha flabellata</i> Dang.)	5		Gayral, 1967
<i>U. linza</i>		?—24—25	Levan, Levring, 1942 (in: Nordby, 1974)
	10		Kapraun, Flynn, 1973
<i>U. mutabilis</i> Föyn	8 или 9		Hoxmark, Nordby, 1974 (in: Nordby, 1974); Nordby, 1974
<i>U. mutabilis</i> Sl.	13	26	Linskens, Vennegoor, 1967—1968
	13		Föyn, 1959
<i>U. pertusa</i> Kjellm.	13		Yabu, Tokida, 1960
<i>U. pertusa</i>	9	18	Yabu, Park, 1968 (in: Yabu, 1975)
<i>U. rigida</i> Ag. (= <i>U. lactuca</i> L. var. <i>rigida</i> (Ag.) Le Jolis)	10		Kapraun, 1970
<i>U. thuretii</i>	13		Föyn, 1958
<i>Ulvaria obscura</i> (Kütz.) Gayral var. <i>blyttii</i> (Aresch.) Blid.	9		Dube, 1967
Пор. Chaetophorales			
<i>Acrochaete repens</i> Pringsh.	13		Kermarrec, 1970
<i>Bolbocoleon piliferum</i> Pringsh.	8		Moestrup, 1969
<i>Caespitella pascheri</i>	11, 13		Kermarrec, 1970
	9		Abbas, Godward, 1965 (in: Godward, 1966); Abbas, 1966 (in: Chowdary, 1967b)
<i>Cephaleuros virescens</i>	32		Chowdary, 1960
<i>Chaetophora attenuata</i> Hazen	6		Sinha, Das, 1965 (1966); Sarma, Shashikala, 1980a
<i>Ch. elegans</i> (Roth) Ag.	7, 9		Там же
	8		Sinha, Das, 1965 (1966)
	12		Godward, 1966

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. incrassata</i> (Huds.) Hazen	11 12, 13		Abbas, Godward, 1964 Kostrun, 1944
<i>Ch. pisiformis</i> (Roth) Ag.	8		Sarma, Shashikala, 1980a
<i>Coleochaete nitellarum</i>	42		Selby (in: Godward, 1966)
<i>C. scutata</i> Bréb.	32, 34, 36 36, 42		Allen, 1905 Selby (in: Godward, 1966)
<i>Draparnaldia acuta</i>	13 26		Godward, 1966 Carroll, Deason, 1969
<i>D. glomerata</i> (Vauch.) Ag.	13		Там же
<i>D. glomerata</i> Bory	8		Ferguson, 1932
<i>D. plumosa</i> (Vauch.) Ag.	13 14		Carroll, Deason, 1969 Sarma, 1958b (in: Abbas, Godward, 1964); Abbas, Godward, 1964
	?14		Sarma, 1964a
<i>Draparnaldia</i> sp.	13		Carroll, Deason, 1969
<i>Draparnaldiopsis indica</i> Bharadwaja	4	8	Singh, 1945
<i>Entocladia viridis</i> Reinke	8	16±1	O'Kelly, Yarish, 1980
<i>Fritschella tuberosa</i> Iyeng.	4	8	Singh, 1947
<i>Gongrosira</i> sp.	~16		Kostrun, 1944
<i>Microthamnion kützingianum</i> Naeg.	8		Abbas, 1965
<i>M. strictosimum</i>	5		Verma, Prasad, 1989
<i>Phaeophyla dendroides</i> (P. et H. Crouan) Batt.		~15	O'Kelly, Yarish, 1980
<i>Pringsheimella scutata</i> (Reinke) Marshew.	4		Nielsen, Pedersen, 1977
<i>Pseudopringsheimia confluens</i> (Rosenv.) Wille	6		Perrot, 1969
<i>Stigeoclonium aestivale</i> (Hazen) Coll.	9		Chowdary, 1967c
	10		Sarma, Shashikala, 1980a
<i>S. amoenum</i> Kütz.	5	10	Singh, 1954b
<i>S. amoenum</i>	11—16		Godward, 1942
<i>S. amoenum</i> (incl. <i>S. helveticum</i> var. <i>minus</i>)	12		Abbas, Godward, 1964
<i>S. amoenum</i> var. <i>amoenum</i> (Kütz.) Islam	12		Abbas, Godward, 1965 (in: Chowdary, 1967b); Chowdary, 1967c
<i>S. elongatum</i> (Hass.) Kütz.	10		Там же
<i>S. farctum</i> Berth.	5		Singh, 1954b
	8		Abbas, Godward, 1964
<i>S. fasciculare</i> Kütz.	7		Chowdary, 1967c
<i>S. flagelliferum</i> Kütz.	11		Abbas, 1965
<i>S. helveticum</i> Visch.	5		Sarma, Shashikala, 1980a
	12		Simons, Been, 1987
<i>S. helveticum</i> var. <i>majus</i>	20		Godward, 1966
<i>S. helveticum</i> var. <i>minus</i> Visch.	12		Abbas, Godward, 1964
<i>S. nanum</i> Kütz.	13		Там же
<i>S. pascheri</i> (Visch.) Cox et Bold	12		Sarma, Shashikala, 1980a
<i>S. stagnatile</i> (Hazen) Coll.	8		Chowdary, 1967c
<i>S. subsecundum</i> Kütz.	14		Sarma, Shashikala, 1980a
<i>S. subspinosum</i>	11	22	Juller, 1937
<i>S. tenue</i> Kütz.	11		Sarma, Shashikala, 1980a
<i>S. ternue</i> (incl. <i>S. nanum</i>)	13		Abbas, Godward, 1964

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>S. variable</i> (Naeg.) Islam	6		Sarma, Shashikala, 1980a
<i>S. variable</i> Naeg.	6		Chowdary, 1967c
	16		Abbas, Godward, 1965 (in: Chowdary, 1967b)
<i>S. variable</i>	16		Godward, 1966
<i>S. ventricosum</i> Hazen	8		Abbas, 1971
<i>Stigeoclonium</i> sp.			
st. 477/3	13		Godward, 1966
st. 477/4	14		Там же
<i>Syncoryne reinkei</i> nov. gen. nov. sp.	4		Nielsen, Pedersen, 1977
<i>Trentepohlia aurea</i> (L.) Martius	16		Suematu, 1960 (in: Sarma, 1964c)
	18		Abbas, Godward, 1964
<i>T. dusenii</i>	18		Chowdary (in: Sarma, 1964c)
<i>T. lagenifera</i> var. <i>africana</i>	4		Там же
<i>T. umbrina</i>	12		* *
<i>Trentepohlia</i> sp.			
st. 1	4		Chowdary, 1960
st. 2	18		Там же
st. 3	24		* *
st. 4	48		* *
Класс CONJUGATOPHYCEAE			
Пор. Mesotaeniales			
<i>Cylindrocystis brebisonii</i> Menegh.	18—20		Kauffmann, 1914
<i>C. brebisonii</i>	~80		King, 1960
<i>Mesotaenium caldariorum</i>	8—10		Czurda, 1937
<i>Netrium digitus</i> (Ehr.) Itz. et Rothe клон C	~30		Kopetzky-Rechtperg, 1932
клон M	~122		King, 1960
клон W	172—182 и 592		Там же
	277		Brandham (in: Godward, 1966)
клон 652/1	592		King, 1953b
<i>N. digitus</i> var. <i>lomellosum</i> (Breb.) Gronbl.	~150 (143—160)		Biebel, 1964
Пор. Desmidiiales			
<i>Closterium acerosum</i> (Schrank) Ehr.	~60		King (in: Godward, 1966), 1960
	>60		Wisselingh, 1912
	130±2		Abhayavardhani, Sarma, 1982
	194		Brandham (in: Godward, 1966)
	220		Fox, 1958 (in: Godward, 1966)
<i>C. cyclicum</i> Lund	62±2		Vedajanani, Sarma, 1978d
<i>C. ehrenbergii</i> Menegh.	>60		Wisselingh, 1912
	60		Brandham (in: Godward, 1966)
	100, 200, 300		Kasai, Ichimura, 1987

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>C. ehrenbergii</i> Menegh.			
st. A	100—106		Kasai, Ichimura, 1984
st. B	97—104		Там же
st. H	105—127		* *
<i>C. lanceolatum</i> f. <i>minor</i>	80±5		Vedajanani, Sarma, 1978d
<i>C. moniliferum</i> (Bory) Ehr.	70±2		Abhayavardhani, Sarma, 1982
			Shashikala, 1979 (in: Abhayavardhani, Sarma, 1982)
	78±2		Dubois-Tylski, 1972
	70±10		King, 1960
	~66		Brandham (in: Godward, 1965)
клон O	95		Там же
клон D	~174		Brandham (in: Godward, 1966), 1965a
<i>C. siliqua</i> W. et G. West	86		Brandham, 1965a
<i>Cosmarium botrytis</i> Menegh.	20	~42	King, 1953b
<i>C. botrytis</i>	26		King, 1953a, 1953b
	18		Karsten, 1918
	>30		King, 1953b
	~94		King (in: Sarma, 1964c)
клон I	26		Там же
клон II	16		* *
клон III	~94		King, 1960
клон A	18		King (in: Godward, 1966), 1960
клон B	26		Там же
клон C	~94		Brandham (in: Godward, 1966)
клон R1	20	42	Там же
клон E1	20		Brandham, Godward, 1965d
клон D4	21		Там же
клон L3	24		* *
<i>C. botrytis</i> var. <i>botrytis</i>		40	Brandham, Godward, 1965d
<i>C. botrytis</i> var. <i>tumidum</i>		60—70	Там же
<i>C. contractum</i>	24		Nizam (in: Godward, 1966)
<i>C. cucumis</i> (Corda) Ralfs	44, 52		King, 1953b (in: Godward, 1966), 1960
<i>C. difficile</i>	~38		Brandham (in: Godward, 1966)
<i>C. hammeri</i> Reinch	48±1		Abhayavardhani, Sarma, 1982
<i>C. impressulum</i>	14		Nizam (in: Godward, 1966)
<i>C. margaritifera</i> (Turp.) Menegh.	18		Там же
<i>C. praemorsum</i>	~64		King, 1953b
<i>C. pseudoconnatum</i>	16		Nizam (in: Godward, 1966)
	39		Brandham (in: Godward, 1966)
<i>C. subtumidum</i> Nordst.			
st. 612/12	10		Nizam (in: Godward, 1966)
st. 612/11	12		Там же
st. 612/8a	20		* *
	24		King, 1953b, 1960
st. 612/8b	24		King (in: Sarma, 1964)
<i>C. suburgidum</i> f. <i>minor</i> Schmidle	28		Abhayavardhani, Sarma, 1982

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>C. tetraophthalmum</i>	39		Brandham (in: Godward, 1966)
<i>C. turpinii</i>			Nizam (in: Godward, 1966)
st. 612/14a	24		Там же
st. 612/14b	12		Tschermak-Woess, Hasi-
<i>C. undulatum</i> var. <i>crenulatum</i>	32±2		tschka-Jenschke, 1958a
<i>Desmidium aptogonum</i> Bréb.	8		Abhayavardhani, Sarma, 1982
<i>D. cylindricum</i>	33		Brandham (in: Godward, 1966)
<i>D. swartzii</i>	~28		King, 1960
<i>Euastrum cornubiense</i> f. <i>major</i>	14, 22		Vedajanani, Sarma, 1978d
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (Sm.) Bréb.	~12		Acton, 1916
	~112		King, 1953b, 1960
<i>H. dissiliens</i> f. <i>minor</i>	15	30	Potthoff, 1927
<i>Micrasterias americana</i> (Ehr.) Ralfs			Kasprik, 1972
st. K 1483	93 (91—95)		Там же
st. M 139	~135		» »
st. M 116	~205		Brandham (in: Godward, 1966)
<i>M. americana</i>	96±3		
<i>M. americana</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>boldtii</i> Gutw.			Kasprik, 1972
st. M 114	88		Там же
	(86—90)		» »
<i>M. americana</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>westii</i> (Roll) Krieg.			Neuenstein, 1914
st. M 76	135		Waris, 1950
	(134—136)		Kasprik, 1972
<i>M. amoena</i>	8—12		Там же
<i>M. angulosa</i>	60—64		» »
<i>M. brachyptera</i> Lund			» »
st. M 65	98		Vedajanani, Sarma, 1978d
<i>M. conferta</i> Lund			Kasprik, 1972
st. M 110	39		Там же
<i>M. crux-melitensis</i> (Ehr.) Hass.			» »
st. M 128	~100		» »
st. M 72	~110		» »
st. M 98	~110		» »
	(107—113)		
<i>M. crux-melitensis</i> f. <i>minor</i>	62±2		
<i>M. denticulata</i> Bréb.			Kasprik, 1972
st. M 208	82		
	(79—82)		Там же
<i>M. denticulata</i> Bréb. var. <i>angulosa</i> (Hantz.) W. et G. West			» »
st. M 50	82		» »
	(79—82)		
st. M 216	82		
	(79—82)		
st. M 230	82		
	(79—82)		
<i>M. denticulata</i> Bréb. var. <i>notata</i> Nordst.	35—40		Saraswathi, 1946 (in: Delay, 1953)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>M. fimbriata</i> Ralfs			Kasprik, 1972
st. M 41	96		
	(93—97)		Там же
st. M 81	96		
	(93—97)		» »
st. M 797	96		
	(93—97)		» »
<i>M. fimbriata</i> Ralfs var. <i>spinosa</i> Biss.			» »
st. M 178	79		
	(78—80)		» »
st. M 123	97		
	(95—98)		
<i>M. furcata</i> Ralfs			» »
st. M 162	108		
	(105—108)		» »
st. M 179	~108		
<i>M. furcata</i> (Ralfs) var. <i>gracillima</i> Sm.			» »
st. M 144	~106		
<i>M. laticeps</i> Nordst.			» »
st. M 126	114±5		
st. M 121	119		
	(119—121)		
<i>M. muricata</i> (Bail.) Ralfs			» »
st. M 125	41		
	(40—42)		
<i>M. papillifera</i> Bréb.			» »
st. MK 678	49		
	(49—50)		» »
st. M 67	50		
	(50—52)		» »
st. M 71	51		
	(51—52)		» »
st. M 89	51		
	(51—52)		» »
st. M 211	52		
st. M 232	52		
st. M 233	52		
	(51—52)		» »
st. M 182	76		
	(76—80)		
<i>M. pinnatifida</i> (Kütz.) Ralfs			» »
st. M 99	~100		
<i>M. radiosa</i> Ralfs			» »
st. M 122	24		
	(23—26)		» »
st. M 154	24		
	(23—26)		
<i>M. rotata</i>	~172		King, 1960
	~200		Waris, 1950 (in: Kallio, 1951), 1958
<i>M. rotata</i> (Grev.) Ralfs			Kasprik, 1972
st. K 829	159		
	(156—162)		

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>M. rotata</i> (Grev.) Ralls st. M 137	159 (156—162)		Там же
st. M 26	~226		* *
st. M 78	~229		* *
st. M 93	~229		* *
st. M 1	229 (226—230)		* *
st. M 212	~235		* *
st. M 53	~238		* *
<i>M. swainei</i> Hast. st. M 138	26		* *
<i>M. tetraptera</i> W. et G. West var. <i>taylori</i> Krieg. st. M 195	48 (48—50)		* *
<i>M. thomasiana</i>	34—37 34—38 39, 40, 46, 70, 75		Waris, 1958 Waris, 1950 Kasprik, 1973
st. M 8,32,77,117,207,236	39		Kasprik, 1972
st. M 68	39 (38—39)		Там же
st. M/D1-77	40		* *
st. M/D4-77	46		* *
st. M/D6	70		* *
st. M/D5-207	75 (74—76)		* *
<i>M. thomasiana</i> var. <i>notata</i> (Nordst.) Gronbl.	40		Blackburn, Tyler, 1981
<i>M. thomasiana</i> var. <i>notata</i> st. M 33	39 >60		Kasprik, 1972 Kallio, 1951
<i>M. torreyi</i> Bail. st. M 127	85 (83—85)		Kasprik, 1972
<i>M. truncata</i> (Corda) Bréb. st. M 18	~180		Там же
<i>Penium digitus</i>	32		Магитт, 1925
<i>Pleurotaenium coronatum</i>	145, 147	292	Ling, Tyler, 1976
<i>P. ehrenbergii</i>	53	106	Там же
<i>P. mamillatum</i>	53	106	* *
<i>P. minutum</i>	24		Nizam (in: Godward, 1966)
<i>P. trabecula</i> (Ehr.) Naeg.	104		King, 1953a, 1953b, 1960
<i>Sphaerozoma vertebratum</i>	~20		King, 1960
<i>Spondylosium ellipticum</i> W. et G. West	12		Vedajanani, Sarma, 1978d
<i>S. papillosum</i>	9		Brandham (in: Godward, 1966)
<i>S. pulchellum</i>	~18		King, 1960
<i>Staurostrum gracile</i>	~14		Там же
<i>S. orbiculare</i>	42		Nizam (in: Godward, 1966)
<i>S. tohopekaligense</i>	103±5		Brandham (in: Godward, 1966)
<i>Triploceras gracile</i> Bailey	28±1		Ichimura, Kasai, 1989

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
Пор. Gonatozygales			
<i>Gonatozygon kinahanii</i>	60		Brandham (in: Godward, 1966)
<i>G. monotaenium</i>	~34		King, 1960
Пор. Zygnematales			
<i>Mougeotia nummuloides</i>	32		Prasad, 1958 (in: Godward, 1966); Prasad, Godward, 1962 (in: Sarma, 1964b)
<i>M. viridis</i>	51 51±2		Prasad (in: Godward, 1966) Prasad, Godward, 1962 (in: Sarma, 1964c)
<i>Mougeotia</i> sp.	~12 12		Cholnoky, 1932c Peterschilka, 1922
st. VAC 73	24		Vedajanani, Sarma, 1978d
st. VB 72	39±1		Там же
st. M 73	45±1		* *
st. V1	39±1		Sarma, Vedajanani, 1973
st. W10 (Wray)	35—45		Prasad (in: Godward, 1966)
st. WX-Z (Wray)	~40		Там же
st. W5E (Wray)	46		* *
st. WX11 (Flatford Mill)	82		* *
st. M1 (Cambridge Cult. Coll.)	92		* *
st. M V1 (Dytchleys)	~94		* *
<i>Sirogonium inflatum</i>	8		Abhayavardhani, Sarma, 1981
<i>S. melanosporum</i> (Randh.) Transeau	6		Hoshaw, Wacr, 1967
	8		Harada, 1981; Harada, Yamagishi, 1981
<i>S. phaeosporum</i> Skuja	10		Rao, Vedyavati, 1985
<i>S. pseudofloridanum</i> (?) st. 704	100±2		Wells, Hoshaw, 1971
<i>S. reticulatum</i>	50±2		Abhayavardhani, Sarma, 1981
<i>S. sticticum</i> (?) st. 703	60±2		Wells, Hoshaw, 1971
st. 706	48±2		Там же
st. 707	49±2		* *
	52		Harada, 1981; Harada, Yamagishi, 1981
st. 708	48±2		Wells, Hoshaw, 1971
st. 711	53±2		Там же
st. 712	53±2		* *
st. 714	54±2		* *
<i>S. tenuius</i> (?) st. 705	53±2		Wells, Hoshaw, 1971
<i>Spirogyra anomala</i>	14		Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. azygospora</i>	12		Vedajanani, Sarma, 1978a; Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. bellis</i> Hass.	14		Merriman, 1916
<i>S. britannica</i> Godward	10		Godward, 1956; Newnham (in: Godward, 1966)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>S. calospora</i> Cl.	9	18	Tröndle, 1911
<i>S. columbiana</i> Czurda	24		Doraiswami, 1946 (in: Vedajanani, Sarma, 1978a)
<i>S. communis</i> (Hass.) Kütz.	12		Wang et al., 1986
<i>S. communis</i> (Hass.) Kütz. (sp. complex)	12, 18		Hoshaw et al., 1985
<i>S. condensata</i> (Vauch.) Kütz.	~20		Wisselingh, 1921
<i>S. crassa</i> (Kütz.) Czurda	12		Geitler, 1930a; Godward, 1950a, 1961; Newnham (in: Godward, 1966)
	12—13		Moll, 1893; Wisselingh, 1898
	14 и более		Merriman, 1913
<i>S. crassoidea</i>	14		Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. cylindrica</i> Czurda	2		Tatuno, Iiyama, 1971
<i>S. dubia</i> Kütz.	5		Merriman, 1916
	~12		Wisselingh, 1921
	(10—11)		
<i>S. ellipsozona</i> Transeau	52		Newnham (in: Godward, 1966); Godward, Newnham, 1965
<i>S. ellipsozona</i> (?) Transeau	70		Godward, 1950a
<i>S. fluviatilis</i>	24		Tatuno, Iiyama, 1971
<i>S. fragilis</i> Jao	18		Wang et al., 1986
<i>S. fuellibornei</i> Schmidle	12		Doraiswami, 1946 (in: Delay, 1953)
<i>S. ghosei</i>	6		Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. grossii</i>	24		Там же
<i>S. hyalina</i>	18		* *
<i>S. jugalis</i> Kütz.	14	28	Karsten, 1908
<i>S. lambertiana</i>	24		Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. longata</i> (Vauch.) Kütz.	4		Хмелевский, 1890—1891
	10—12	20—22	Tröndle, 1911
<i>S. majuscula</i> (Kütz.) Czurda	32		Newnham (in: Godward, 1966); Godward, Newnham, 1965
<i>S. "majuscula"</i> (Kütz.) Czurda	~34—36		Geitler, 1935b
<i>S. maxima</i> (Hass.) Kütz.	5, 6, 8, 12, 13		Hoshaw et al., 1987
<i>S. minuticrassoidea</i>	14		Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. mirabilis</i> (Hass.) Kütz.	8		Czurda, 1937
<i>S. neglecta</i> (Hass.) Kütz.	12	24	Tröndle, 1911
	18		Newnham (in: Godward, 1966); Godward, Newnham, 1965
<i>S. nitida</i>	12		Berghs, 1906 (in: Wisselingh, 1921)
	92±2		Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. oblata</i>	~70		Godward, 1950a, 1966
<i>S. paradoxa</i>	12		Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. paraguayensis</i> Borge	8		Doraiswami, 1946 (in: Godward, 1966)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>S. peipingensis</i> Jao	4		Tatuno, Iiyama, 1971
<i>S. polytaeniata</i>	12		Strasburger, 1888
<i>S. porticalis</i> (Müll.) Cl.	50		Newnham (in: Godward, 1966); Godward, Newnham, 1965
<i>S. pratensis</i> Transeau	11—15		Allen (in: Godward, 1966)
	26—30		Там же
	56—60		* *
<i>S. punctulata</i> Jao	16		Newnham (in: Godward, 1966); Godward, Newnham, 1965
<i>S. setiformis</i> (Roth) Kütz.	4		Tatuno, Iiyama, 1971
	6		Wisselingh, 1900a
<i>S. setiformis</i>	<12		Geitler, 1930a
	~10		Ueda, 1956
<i>S. singularis</i> Nordst.	24		Wang et al., 1986
<i>S. subaequa</i>	~24		Mitkewitsch, 1898
<i>S. sub-echinata</i> Godward	4		Godward, 1956
<i>S. sub-margaritata</i> Godward	38		Godward, 1956; Newnham (in: Godward, 1966)
<i>S. teodorescii</i>	2		Tatuno, Iiyama, 1971
<i>S. ternata</i>	4		Merriman, 1916
<i>S. triformis</i> Wisselingh	6		Godward, 1950a
	6 и 12		Wisselingh, 1900a
<i>S. variformis</i>	12		Abhayavardhani, Sarma, 1983
<i>S. weberi</i>	2		Tatuno, Iiyama, 1971
<i>Spirogyra</i> sp.	6		Doraiswami, 1946 (in: Godward, 1966)
	24		Suematsu, 1936; Doraiswami, 1946 (in: Godward, 1966)
	>32		Geitler, 1930a
	84		Godward, 1966
st. DC	12		Newnham (in: Godward, 1966)
st. VS 72—1	12		Vedajanani, Sarma, 1978a
st. VT 75	14		Там же
st. WBC 76	16		* *
st. BLB 73	24		* *
st. VS 73	24		* *
st. VS 72—2	24		* *
st. G 73—1	46		* *
st. VS 75—4	49±1		* *
st. VBG 72—1	53±1		* *
st. VS 75—1	56±1		* *
st. VBG 72—2	57±1		* *
st. VS 75—2	61±1		* *
st. VS 75—3	62±2		* *
st. G 73—2	76		* *
st. VRG 80	2		Abhayavardhani, Sarma, 1983
st. VBM 80—1	6		Там же
st. VIT 80	8		* *
st. VEC 79—1	9		* *
st. HOB 79	10		* *

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Spirogyra</i> sp.			
st. VBM 80—2	10		Там же
st. VBG 78	12		» »
st. VSB 79	12		» »
st. VBG 79	22		» »
st. VS 79	46±1		» »
st. PG 80	52±1		» »
st. VBM 79	54±1		» »
st. VEC 79-2	72±2		» »
st. V2	12		Sarma, Vedajanani, 1973
st. V4	24		Там же
st. V1	53±1		» »
st. V3	57±1		» »
st. X	12 или 14		Geitler, 1935a
<i>Zygnema circumcarinatum</i>	19		Prasad (in: Godward, 1966)
<i>Z. cruciatum</i>	43		Там же
<i>Z. cylindricum</i>	70		» »
<i>Z. cylindrospermum</i>	42		Prasad (in: Bodward, 1966); Prasad, Godward, 1966 (in: Vadajanani, 1978b)
<i>Z. fanicum</i> Li	46		Harada, Yamagishi, 1980
<i>Z. insigne</i>			
st. B	43±1		Vedajanani, Sarma, 1978b
	48		Там же
<i>Z. normanii</i> Taft	46		Harada, Yamagishi, 1980
<i>Z. peliosporum</i>	28		Prasad (in: Godward, 1966)
<i>Z. stellinum</i> Kirchn.	12—14	25—28	Курсанов, 1911b
<i>Z. stellinum</i>	12		Dangeard, 1909
<i>Z. stellinum</i> f. <i>vaucheri</i>	14		Курсанов, 1911b
<i>Z. sub-cylindrospermum</i> Prasad	37		Prasad (in: Godward, 1966)
<i>Z. sub-tenuis</i> Prasad	40		Там же
<i>Z. verrucopunctatum</i> Prasad	39		» »
<i>Zygnema</i> sp.	15—20 или 30—40 30—40		Merriman, 1906
			Escoyez, 1907 (in: Wisselingh, 1914)
st. HA 1519	14		Harada, Yamagishi, 1980
st. HA 1278	24		Там же
st. HA 1652	28		» »
st. HA 1607	40		» »
st. HA 1281	82		» »
st. VS 72	19±1		Vedajanani, Sarma, 1978d
st. VS 73-2	33±1		Там же
st. VS 75	35±1		» »
st. VB 73-1	35—38		» »
st. VEC 73	37±1		» »
st. M 73	38		» »
st. V4	19—20		Sarma, Vedajanani, 1973
st. V3	33±1		Там же
st. V2	35—38		» »
st. V1	48		» »
st. WA-4N (Grasmere)	25		Prasad (in: Godward, 1966)
st. W 11 (Coniston)	16—20		Там же
st. WA-4B (Grasmere)	28		» »
st. W 6-A	29—30		» »
st. W7 (Wray)	43		» »
st. B10 (Ogwen)	44		» »

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Zygnema</i> sp.			
st. Z6 (Golding's Hill)	46		Там же
st. Z5 (Millport)	82		» »
st. "Malham"	72		» »
<i>Zygnemopsis godwardense</i> sp. nov.	36		Patel, Ashok, 1971
<i>Z. quadrata</i> Jao	36		Harada, Yamagishi, 1976
Класс SIPHONOPHYCEAE			
Пор. Siphonales			
<i>Bryopsidella neglecta</i>	8		Rietema, 1975
<i>Bryopsis flanaganii</i>	11		Harper, Pienaar, 1985
<i>B. hypnoides</i> Lamour. (Фран- ция)	6	12	Kermarrec, 1980
	8		Neumann, 1969a
(Индия)		12	Chowdary et al., 1982
(Германия)		16	Neumann, 1969a
(США)	10		Kapraun, Shipley, 1990
<i>B. pennata</i> Lamour.	7		Chowdary et al., 1982
	8		Kapraun, Shipley, 1990
<i>B. plumosa</i> (Huds.) Ag. (Италия)	4	8	Zinnecker, 1935
(Нидерланды, Австрия)		8	Schussnig, 1932
(Франция)	7	14	Kermarrec, 1980
(Индия)		14	Chowdary et al., 1982
	8		Rietema, 1975
?	10		Kapraun, Shipley, 1990
<i>Caulerpa prolifera</i>	5	10	Schussnig, 1939a
	10	20	Kapraun, Martin, 1987;
			Kapraun et al., 1988
<i>Codium decorticatum</i> (Wood.) Howe	20	40	Schussnig, 1950
<i>C. dwarkense</i> Boerg.	10	20	Singh, Chowdary, 1982
<i>C. elongatum</i>	20	40	Schussnig, 1932
		40	Puiseux-Dao, 1966
<i>C. fragile</i> ssp. <i>tomentosoides</i>	10		Kapraun, Martin, 1987
<i>C. intertextum</i> Coll. et Harv.		20	Kapraun et al., 1988
<i>C. isthmocladium</i> Vickers	9	18	Kapraun, Martin, 1987
<i>C. taylori</i> Silva		20	Kapraun et al., 1988
<i>C. tomentosum</i> Stackh.	10	20	Williams, 1925
		20	Puiseux-Dao, 1966
<i>Derbesia marina</i>	8		Neumann, 1967
	8	16	Neumann, 1969b
<i>D. neglecta</i>	8	16	Rietema, 1972
<i>D. tenuissima</i> (De Notaris) P. et H. Crouan		16	Neumann, 1967, 1969b
<i>Halicystis boergesenii</i> Iyeng. et Ramanathan	6		Singh, Chowdary, 1974a
<i>Trichosolen mucronata</i> (Boerg.) Taylor	8	16	Chowdary, Singh, 1969
Пор. Dasycladales			
<i>Acetabularia calyculus</i> Quoit et Gaimard		24	Singh, 1973 (in: Kapraun, 1993)
<i>A. calyculus</i>		~20	Shihira-Ishikawa, Kuroiwa, 1984

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>A. mediterranea</i>	10	20	Schulze, 1939
<i>A. moebii</i> Solm-Laub.		8, 10 20—24	Puiseux-Dao, 1966 Spring et al., 1978 (in: Kapraun, 1993)
<i>A. ryukyuensis</i> Okam. et Yamada	~20	18	Kapraun, 1993 Yabu, Shihira-Ishikawa, 1981
<i>A. wetsteinii</i>	~10 12	24?	Satô, 1959 Schulze, 1939
<i>Batophora oerstedii</i>		16	Puiseux-Dao, 1966
<i>Cymopolia barbata</i> (L.) Harv.		14	Werz, 1953
<i>Halichoryne wrightii</i> Harv.	3		Yabu, 1986
<i>Neomeris annulata</i>		20	Chowdary, Singh, 1984a
Пор. Siphonocladales			
<i>Anadyomene stellata</i> (Wulf.) Ag.	8		Enomoto, Hirose, 1970 (in: Kapraun, 1993)
<i>A. wrightii</i>	12—15	25—30	Enomoto, Hirose, 1970
<i>Boergesenia forbesii</i> (Harv.) Feldmann	?15—18		Valet (in: Puiseux-Dao, 1966)
(с южн. побережья Индии)	14—16		Beutlich et al., 1990
(с зап. побережья Индии)	?18 ?36		Singh, Chowdary, 1975
<i>Boodlea composita</i> (Harv. et Hook.) Brand		24	Chowdary, 1970
		22—25	Bodenbender et al., 1988
	12	24	Kapraun, Nguyen (in: Kapraun, 1993)
<i>B. struveoides</i> Howe	12		Chowdary, 1970 (in: Kapraun, 1993)
<i>Chaetomorpha aerea</i> Kütz.	12		Kornmann, 1968; Patel, 1971b
	12	24	Patel, 1972; Hinson, Kapraun, 1991
	18	36	Sinha, 1958b (in: Patel, 1972)
		12	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
		18	Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>Ch. aerea</i> (Dillw.) Kütz.	~10	~20	Hartmann, 1929
<i>Ch. aerea</i>	10—12	20—24	Köhler, 1956
<i>Ch. antennina</i> (Bory) Kütz.	18, 24		Hinson, Kapraun, 1991
<i>Ch. antennina</i>	17—18		Bodenbender, Schnetter, 1990
<i>Ch. brachygona</i> Harv.	12	24	Hinson, Kapraun, 1991
<i>Ch. linoides</i> (Ag.) Kütz.		24	Gajaria, Patel, 1980
<i>Ch. linum</i> Kütz.	12 36	24	Hinson, Kapraun, 1991 Sinha, 1958a, 1958b (in: Sarma, 1964c); Patel, 1971b
(прикрепленная)		18	Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
(свободная)		36	Там же
(св. и прикрепл.)		36	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
<i>Ch. melagonium</i> Kütz.	12	12, 24	Там же

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. melagonium</i> Kütz.	12	24	Patel, 1972; Bodenbender, Schnetter, 1990
	18		Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
	18	36	Sinha, 1958b (in: Patel, 1972)
<i>Ch. moniligera</i>	12	24	Yabu, 1967a (in: Yabu, 1975)
<i>Ch. serea</i>	~10		Satô, 1959
<i>Ch. tortuosa</i>	11		Kornmann, 1972; Godward, 1966
<i>Chamaedoris auriculata</i> Boerg.		24	Chowdary, 1970
<i>Cladophora aegagropila</i> (L.) Rabenh.	12		Sinha, 1958a
<i>C. albida</i> Kütz.	12		Wik (in: Söderström, 1963)
	12	24	Wik-Sjöstedt, 1970
		24	Patel (in: Godward, 1966)
	12, 18	24	Kapraun, Gargiulo, 1987a
<i>C. alpina</i>	24		Geitler, 1936b
<i>C. callicoma</i> Kütz.	12	24	Chaudhary, 1978; Shyam, 1980
<i>C. clavuligera</i>	12		Verma, 1982
<i>C. clevigera</i>	11	22	Balakrishnan, 1961 (in: Chaudhary, 1978)
<i>C. conchopheria</i> Sakai	10—12	20—24	Wang, Sakai, 1986
<i>C. conferta</i> P. et H. Crouan ex Maze et Schramm	12		Kapraun, Gargiulo, 1987b
<i>C. crispata</i>		24	Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>C. cristallina</i>	12	24	Schussnig, 1939b
<i>C. dalmatica</i>	12	24	Föyn, 1934a
	24, 30, 36		Kapraun, Gargiulo, 1987a
<i>C. expansa</i> Kütz.	12	24	Patel (in: Godward, 1966)
<i>C. flaccida</i>	12		Satô, 1959
		24	Schussnig, 1931
<i>C. flavescens</i> Kütz.	12	24	Higgins, 1930, 1931
<i>C. flexicaulis</i> Kütz.	4—5	9	Schussnig, 1932
	12, 13, 14		Satô, 1959
	12	24	Geitler, 1936b
<i>C. flexuosa</i> (Grift.) Harv.	12	24	Sinha, 1958b (in: Godward, 1966), 1963b; Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
	12, 18	24	Wik-Sjöstedt, 1970
<i>C. fracta</i>	12		Geitler, 1936b
<i>C. fracta</i> var. <i>flavescens</i>		24	Verma, 1982
<i>C. fracta</i> var. <i>normalis</i>	12		Geitler, 1936b (in: Godward, 1966)
		24	Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>C. glaucescens</i>	12	24	Wik-Sjöstedt, 1970
		22	Wik (in: Söderström, 1963)
<i>C. glomerata</i> (L.) Kütz.	12	24	Sinha, Noor, 1967 (in: Shyam, 1980)
	18, 24		Wik-Sjöstedt, 1970
	30		Schussnig, 1928a
	(31, 34)		

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>C. glomerata</i> (L.) Kütz.	48 48, 96, 144	96 48, 96	Schussnig, 1944—1948 Schussnig, 1951, 1954a Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
		64	List, 1930
		68	T'Serclaes, 1922 (in: List, 1930)
		72	Geitler, 1936b
	48, 72, 96		Sinha, 1967 (in: Shyam, 1980)
<i>C. glomerata</i>	15—16		Курсанов, 1911a (in: Tischler, 1922)
	>30		Němec, 1910 (in: List, 1930)
<i>C. glomerata</i> f. <i>callicoma</i>		48	Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>C. glomerata</i> f. <i>genuina</i>		72	Там же
<i>C. glomerata</i> subforma <i>kützingeriana</i>		48	* *
<i>C. glomerata</i> var. <i>fasciculata</i> f. <i>fasciculata</i>	12		Sinha, Noor, 1967 (in: Chaudhary, 1978)
	12	24	Sinha, Noor, 1967 (in: Shyam, 1980)
<i>C. gracilis</i> Kütz.	12	24	Schussnig, 1938a, 1939b; Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
	13	24	Föyn, 1929 (in: Godward, 1966)
<i>C. hamosa</i> Kütz.	6	12	Wik-Sjöstedt, 1970
<i>C. hirta</i> Kütz.		24	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
<i>C. hutchinsiae</i> Harv.	6	12	Wik-Sjöstedt, 1970
	12		Sinha, 1958a, 1958b (in: Sarma, 1960)
	12	24	Sinha, 1965
<i>C. hutchinsiae</i> (Dillw.) Kütz.		24	Patel, 1961 (in: Kapraun, 1993)
<i>C. hutchinsiae</i> var. <i>distans</i> Kütz.		24	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
<i>C. laetevirens</i>	12	24	Patel (in: Söderström, 1963); Wik-Sjöstedt, 1970
	12		Kapraun, Gargiulo, 1987b
	~30		Föyn, 1929
<i>C. macallana</i> Harv.		12	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
<i>C. neesiorum</i> Ag.		~30	Föyn, 1929
<i>C. neesiorum</i> Kütz.		18	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
<i>C. oblitterata</i> Söderström	12		Wik (in: Söderström, 1963)
	12, 18, 36	24	Wik-Sjöstedt, 1970
<i>C. opaca</i> Sakai	10—12	20—24	Wang, Sakai, 1986
<i>C. pellucida</i> Kütz.	~18		Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
		36	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
	~16	~33	Föyn, 1929
<i>C. prolifera</i> (Roth) Kütz.	12		Kapraun, Gargiulo, 1987b

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>C. refracta</i> Aresch.	12		Sinha, 1965
<i>C. repens</i> (?)	4—5	8	Schussnig, 1929
			Schussnig, 1931
<i>C. rivularis</i>	24		Geitler, 1936b
<i>C. ruchingeri</i>	12	24	Kapraun, Gargiulo, 1987a
<i>C. rupestris</i> Kütz.	12	24	Patel (in: Söderström, 1963); Wik-Sjöstedt, 1970
		12, 24	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
		24	Sinha, 1958b (in: Godward, 1966)
<i>C. rupestris</i> (L.) Kütz.	6	12	Jönsson, Perrot, 1967
	12		Jönsson, Chesnoy, 1971
<i>C. rupestris</i> var. <i>distorta</i> Harv.	12	24	Patel, 1961 (in: Godward, 1966)
<i>C. sericea</i> Kütz.		12, 24	Там же; Sinha, 1967
<i>C. sericea</i> var. <i>biflagellata</i>	12		Wik-Sjöstedt, 1970
<i>C. sericea</i> var. <i>sericea</i>	12, 18	24	Там же
<i>C. suhriana</i> Kütz.	6, 7		Schussnig, 1929
	6, 7	12	Schussnig, 1930a, 1931
	12	24	Föyn, 1934a; Geitler, 1936b
<i>C. trichotoma</i> (Ag.) Kütz.	12, 18	24	Wik-Sjöstedt, 1970
	18	36	
<i>C. uberrime</i>	6		Sinha, Ahmad, 1971 (in: Chaudhary, 1978)
		24	Verma, 1982
<i>C. utriculosa</i> Kütz.		~30	Föyn, 1929
<i>C. utriculosa</i>	12	24	Schussnig, 1939b
<i>C. vagabunda</i> (L.) Hoek.	18, 24, 30		Kapraun, Gargiulo, 1987a
<i>Cladophora</i> sp. II	±24		Geitler, 1936b
<i>Cladophora</i> sp. III	24		Там же
<i>Cladophora</i> sp. IV	~36		* *
<i>Cladophora</i> sp. V	±24		* *
<i>Cladophora</i> sp. N 43	7		Schussnig, 1928b
<i>Cladophora</i> sp. N 60	24		Там же
<i>Cladophoropsis macromeres</i> Taylor	16		Kapraun, Nguyen (in: Kapraun, 1993)
<i>C. membranacea</i> (Ag.) Boerg.	16	32	Chowdary, Singh, 1984b
			Kapraun, Breden, 1988
<i>C. sundanensis</i> Reinb.	32		Chowdary, Singh, 1984b
<i>C. zollingeri</i> (Kütz.) Boerg.	32		Там же
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	24		Singh, Chowdary, 1974b
<i>D. intermedia</i> var. <i>solida</i>	14		Там же
<i>Lola lubrica</i>		20	Jönsson, 1962
<i>Microdictyon tenuis</i> (Ag.) Dcne.	16—18	32—36	Iyengar, Rhamanathan, 1941; Singh, 1973 (in: Kapraun, 1993)
<i>M. tenuis</i>		32—36	Puiseux-Dao (in: Godward, 1966)
<i>Pithophora kewensis</i> Wittr.	~30		Geitler, 1936b
		24	Patel, 1961 (in: Godward, 1966), 1971a
<i>P. oedogonia</i> Wittr.		24	Patel, 1961 (in: Godward, 1966); Noor, 1968a (in: Del Grosso, 1984)
<i>P. pragensis</i> Šula		24	Del Grosso, 1984

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Rhizoclonium casparyi</i> Havr. <i>Rh. hieroglyphicum</i> Kütz.	24 ~30 24	48 24	Verma, 1986a Peterschilka, 1924 Geitler, 1936b Sinha, 1958b (in: Godward, 1966); Venkataraman, Natarajan, 1959 (in: Sarma, 1960) Patel, 1961 (in: Godward, 1966) Sinha, 1958a, 1958b (in: Sarma, 1964c) Sinha, 1958b (in: Godward, 1966); Patel, 1961 (in: Godward, 1966) Verma, 1986a Там же Sinha, 1958a, 1958b (in: Sarma, 1960); Patel, 1961 (in: Godward, 1966); Godward, 1966; Verma, 1986b Miyaji, 1992 Verma, 1986b Sinha, 1958a, 1958b (in: Sarma, 1964c) Perrot, 1965 Patel, 1961 (in: Godward, 1966); Sinha, 1958b (in: Godward, 1966) Sinha, 1958a, 1958b (in: Sarma, 1964c) Miyaji, 1992 Sinha, 1958b (in: Godward, 1966); Patel (in: Godward, 1966) 1966) Geitler, 1936b Там же Jónsson, Puiseux-Dao, 1959 Puiseux-Dao (in: Godward, 1966) Kapraun, Nguyen (in: Kapraun, 1993) Bodenbender, Schnetter, 1990 Singh et al., 1981 Beutlich et al., 1990 Schechner-Fries, 1934 Schussnig, 1932 Beutlich et al., 1990 Schussnig, 1938b Borden, Stein, 1969a; Singn et al., 1981 Chowdary, Singh, 1984b
<i>Rh. hookeri</i>	18		
<i>Rh. implexum</i> Kütz.		24	
<i>Rh. profundum</i> Brand. <i>Rh. riparium</i> Harv.	12 36 18	36	
<i>Rh. riparium</i> var. <i>validum</i> <i>Rh. sulfuratum</i>	24 33-36 36,72 48		
<i>Rh. tortuosum</i> Kütz.	10 11	20 22	
<i>Rh. validum</i> Kister	24 22-24	24	
<i>Rhizoclonium</i> sp. IV <i>Rhizoclonium</i> sp. (Mi) <i>Siphonocladus pusillus</i>	24 ~30 8	16 16	
<i>S. tropicus</i> (P. et H. Crouan in Maze et Schramm) Ag. <i>Struvea anastomosans</i> (Harv.) Piccone <i>Valonia aegagarophylla</i> Ag. <i>V. fastigiata</i> (Harv.) Ag. <i>V. utricularis</i> (Roth) Ag.		16 24 36 32-38 16 16 22-28 28 32	
<i>Valoniopsis pachynema</i> (Martens) Boerg.	20, 40		

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
EUGLENOPHYTA			
Пор. Euglenales			
<i>Astasia dangeardii</i>	12		Satô, 1959
<i>A. klebsii</i> Lemm.	18		Leedale, 1958b
<i>A. margaritifera</i> Schmarda	~15		Dangeard, 1901b
<i>Colacium mucronatum</i> Bourr. et Chadev.	35		Leedale, 1958b
<i>Distigma proteus</i>	16		Satô, 1959
<i>Euglena acus</i> Ehr.			
st. A	29		
st. B	100±5		Chaudhary, Prasad, 1986b
<i>E. agilis</i>	~14		Satô, 1959
<i>E. caudata</i> Hübner	38±1		Chaudhary, Prasad, 1986b
<i>E. charkowiensis</i> Swir.	52		Там же
<i>E. deses</i> Ehr.	84		* *
<i>E. flava</i>	~40		Dangeard, 1901b
<i>E. gaumei</i> All. et Lef.	34		Chaudhary, Prasad, 1986b
<i>E. geniculata</i> (Duj.) Schmitz	25—35		Dangeard, 1901b
<i>E. gracilis</i> Klebs	14		Baker, 1926 (in: Leedale, 1958b)
	45		Leedale, 1958b
	95		Sarma, Shashikala, 1980b
<i>E. leucops</i>	22—25		Satô, 1959
<i>E. limnophylla</i> Lemm.	16		Sarma, Shashikala, 1980b
	25		Chaudhary, Prasad, 1986b
<i>E. pisciformis</i> Klebs	12—15		Dangeard, 1901b
<i>E. polymorpha</i> Dang.	72		Chaudhary, Prasad, 1986b
<i>E. proxima</i>	50		Dangeard, 1901b
<i>E. pusilla</i> var. <i>longa</i> Playf.	30		Chaudhary, Prasad, 1986b
<i>E. sanguinea</i> Ehr.	172		Там же
<i>E. sociabilis</i> Dang.	90		* *
<i>E. spirogyra</i> Ehr.	60		* *
	86		Leedale, 1958b; Leedale et al., 1965
<i>E. spirogyra</i> var. <i>fusca</i>	185±5		Sarma, Shashikala, 1980b
<i>E. splendens</i>	35—40		Dangeard, 1901b
<i>E. tripteris</i> Klebs	48±3		Chaudhary, Prasad, 1986b
<i>E. velata</i> Klebs	190		Там же
<i>E. viridis</i> Ehr.	~30		Dangeard, 1901b
	42		Leedale, 1958b
	78		Chaudhary, Prasad, 1986b
	100		Tschenzoff, 1916
<i>Eutreptia lanowii</i>	90		Leedale, 1958b
<i>E. pertyi</i> Pringsh. (=lanowii)	90		Leedale (in: Godward, 1966)
<i>E. viridis</i> Ehr.	44		Leedale, 1958b
<i>Hyalophacus ocellatus</i> Prings.	92		Там же
<i>Lepocinclis marssonii</i> Lemm. em Conr.	33±3		Prasad, Chaudhary, 1987
<i>L. ovum</i> (Ehr.) Lemm.	48±2		Там же
<i>L. ovum</i> var. <i>buetschlii</i> (Conr.) Huber-Pest.	34		Leedale, 1958b
<i>L. ovum</i> var. <i>globular</i> Petry	94±8		Prasad, Chaudhary, 1987
<i>L. texta</i> (Duj.) Lemm.	212±5		Там же

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Menoidium cultellus</i> Pringsh.	15		Leedale, 1958b
<i>Phacus pusillus</i> Lamm.	42		Там же
<i>Ph. pyrum</i> (Ehr.) Stein	30—40		Dangeard, 1901b
<i>Trachelomonas bulla</i> (Stein) Defl.	25		Leedale, 1958b
<i>T. curta</i> Dacunha em Defl.	32±2		Chaudhary, Prasad, 1986a
<i>T. dybowskii</i> Drez.	96±5		Там же
<i>T. grandis</i> Singh	40—60		Leedale, 1958b
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein em Defl.	84±4		Chaudhary, Prasad, 1986a
<i>T. lagenella</i> Stein	15—20		Dangeard, 1901b
<i>T. oblonga</i> Lemm.	60±3		Chaudhary, Prasad, 1986a
<i>T. punctata</i> Kuff. et Conr.	20±1		Там же
<i>T. reticulata</i> Klebs	~30		Dangeard, 1901b
<i>T. rotunda</i> Swir. em Defl.	28±5		Chaudhary, Prasad, 1986a
<i>T. scabra</i> Playf.	46±2		Там же
<i>T. volvocina</i> Ehr.	~15		Dangeard, 1901a
	23±2		Chaudhary, Prasad, 1986a
Пор. Peranematales			
<i>Anisonema viride</i>	~30		Satô, 1959
<i>Entosiphon sulcatus</i>	20±2		Там же
<i>Peranema trichophorum</i> (Ehr.) Stein	6		Hartmann, Chagas, 1910
	22		(in: Tischler, 1922)
	177		Satô, 1959
			Leedale, 1958b
CHAROPHYTA			
Пор. Charales			
<i>Chara aculeata</i> Kütz. s.l.	28		Guerlesquin, 1963
<i>Ch. aculeata</i>	28		Пешков и др., 1974
<i>Ch. aculeata</i> Kütz. ssp. <i>intermedia</i> (A. Br.) R. Cor.	28		Guerlesquin, 1963, 1967
<i>Ch. aculeata</i> Kütz. ssp. <i>polyacantha</i> (A. Br.) R. Cor.	28		Там же
<i>Ch. aspera</i> (Deth.) ex Willd.	12		Ernst, 1918
(= <i>Ch. globularis</i> var. <i>aspera</i> (Deth. ex Willd.) R.D.W.)	14 (20, 26, 28)		Guerlesquin, 1964
	14		Guerlesquin, 1961b, 1963, 1967; Gillet, 1959; Corillion, Guerlesquin, 1969; Hotchkiss (in: Tindall, Sawa, 1964); Proctor, 1971
<i>Ch. aspera</i>	12		Lindenbein, 1927
	14 (21)		Ravanko, 1988
<i>Ch. aspera</i> var. <i>capillata</i> A. Br.	14		Guerlesquin, 1967
<i>Ch. aspera</i> <i>mota</i>	12		Lindenbein, 1927
<i>Ch. australis</i> R. Brown (= <i>Protochara australis</i> Woms. et Ophel)	14		McDonald, Hotchkiss, 1955; Proctor, 1971
<i>Ch. australis</i> ssp. <i>australis</i>	14		McDonald, Hotchkiss, 1955
<i>Ch. australis</i> ssp. <i>estipulodica</i> (= <i>Protochara australis</i>)	14		Там же
<i>Ch. baltica</i> Bruz.	28		Guerlesquin, 1961b, 1963, 1967

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. benthamii</i> A. Br.	14 ~38		Sarma, Khan, 1965b Sasaki, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>Ch. brachypus</i> A. Br. (= <i>Ch. setosa</i> f. <i>setosa</i> (Klein ex Willd.) R.D.W.)	28		Sarma, Khan, 1965b; Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Subramanian, 1983
<i>Ch. braunii</i> Gm.	14		Sasaki, 1961 (in: Guerlesquin, 1967); Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967); Sarma, Khan, 1965b, 1965c; Ramjee, Sarma, 1971; Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Subramanian, 1983
<i>Ch. braunii</i>	7		Noor, Mukherjee, 1977 (in: Bhatnagar, 1983); Sinha, Verma, 1969 (in: Bhatnagar, 1983)
	14		Tindall, Sawa, 1964; Proctor, 1970; Sarma, Tripathi, 1976a, 1976b; Пешков и др., 1974
<i>Ch. braunii</i> f. <i>coromandelina</i>	7, 14		Chatterjee, 1976a
<i>Ch. braunii</i> f. <i>kurzii</i>	28		Там же
<i>Ch. braunii</i> f. <i>novi-mexicana</i>	42		Bhatnagar, 1988a
<i>Ch. braunii</i> f. <i>oahuensis</i>	35		Sinha, Verma, 1970
<i>Ch. braunii</i> f. <i>scheinitzii</i>	14		Chatterjee, 1976a
<i>Ch. buckleyi</i> G. Allen	28		Tindall et al., 1965 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>Ch. canescens</i> Lois	28		Мирсаидов, 1971
<i>Ch. canescens</i>	12		Ernst, 1917
	18		Strasburger, 1908
	28		Tindall, Sawa, 1964; Пешков и др., 1974
<i>Ch. capensis</i> Meyer ex Kütz. (= <i>Ch. globularis</i> f. <i>capensis</i> (Meyer ex Kütz.) R.D.W.)	28		Bhatnagar, Johri, 1987 (in: Bhatnagar, 1989a)
<i>Ch. ceratophylla</i>	14		Telenżyński, 1929
<i>Ch. chrysospora</i> J. Gr. et Steph. (= <i>Ch. globularis</i> var. <i>virgata</i> f. <i>chrysospora</i> (J. Gr. et Steph.) R.D.W.)	28		Ramjee, Sarma, 1971
<i>Ch. cienegaensis</i> Tindall	14		Proctor et al., 1971
<i>Ch. connesens</i>	18		Strasburger, 1908 (in: Prasad, Verma, 1985)
<i>Ch. connivens</i> Salzm. ex A. Br.	14		Gillet, 1959; Guerlesquin, 1961b, 1963, 1967, 1977; Corillion, Guerlesquin, 1969; Proctor, 1971
<i>Ch. connivens</i> Salzm. (= <i>Ch. globularis</i> f. <i>connivens</i> (Salzm. ex A. Br.) R.D.W.)	28		Bhatnagar, Johri, 1987 (in: Bhatnagar, 1989a)
<i>Ch. contraria</i> A. Br. ex Kütz.	16 28 (42)		Geitler, 1948a
	28		Hotchkiss, 1958 (in: Guerlesquin, 1967)
			Hasitschka-Jenschke, 1960a; Cocucci, 1961; Sarma, Khan, 1965b; Guerlesquin, 1967; Ramjee, Bhatnagar, 1978b

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. contraria</i> A. Br. ex Kütz.	26—30		Guerlesquin, 1965
<i>Ch. contraria</i>	14, 28, 42		Grant, Proctor, 1970
	24		Lindenbein, 1927 (in: Prasad, Verma, 1985)
	~26		Telenzyński, 1929; Geitler, 1948a
	28		Hotchkiss, 1963; Пешков и др., 1974
<i>Ch. contraria</i> var. <i>hispidula</i>	~30		Lindenbein, 1927
<i>Ch. contraria</i> Kütz. var. <i>hispidula</i> A. Br.	40		Telenzyński, 1929
<i>Ch. corallina</i> Klein ex Willd. em R.D.W. (= <i>Ch. australis</i> R. Brown em R.D.W.)	~24		Schmucker, 1927
<i>Ch. corallina</i> Willd.	40—50		Geitler, 1948a
	14		Hotchkiss, 1965; Wood, 1965; Proctor, 1971
	~42		Sasaki (in: Guerlesquin, 1967)
	42		Sarma, Khan, 1965b, 1965c; Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Subramanian, 1983
<i>Ch. coronata</i> Ziz.	~40		Karling, 1926
<i>Ch. coronata</i>	14		Karling, 1928
<i>Ch. crinita</i> Wallr.	12	24	Ernst, 1918
<i>Ch. crinita</i>	24		Lindenbein, 1927
	12		Ernst, 1917 (in: Tischler, 1922), 1918
	18		Strasburger, 1908
<i>Ch. crinita</i> var. <i>bivalens</i> (parthenog.)	24		Ernst, 1917, 1918 (in: Tischler, 1922)
<i>Ch. delicatula</i> (Ag.) A. Br.	14		Sarma, Khan, 1965b; Khan, Sarma, 1967a; Ramjee, Bhatnagar, 1978b
<i>Ch. delicatula</i> (Ag.) A. Br. (= <i>Ch. globularis</i> var. <i>virgata</i> (Kütz.) R.D.W.)	28		Bhatnagar, 1989a
<i>Ch. delicatula</i>	24		Lindenbein, 1927
	40		Karling, 1928
	42		Tindall, Sawa, 1964
<i>Ch. dominii</i> Vilh.	42		Мирсаидов, 1971; Пешков и др., 1974
<i>Ch. erythrogyna</i> Griff. (= <i>Ch. fibrosa</i> f. <i>erythrogyna</i>)	14		Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Subramanian, 1983
	28		Sinha, Noor, 1971
<i>Ch. evoluta</i> T. Allen	56		Hotchkiss (in: Tindall, Sawa, 1964)
<i>Ch. eu-vulgaris</i> (A. Br.) Lanev.	13, 15, 16		Guerlesquin, 1963
	9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 28		Guerlesquin, 1965
<i>Ch. fibrosa</i> Ag. ex Bruz.	14		Sarma, Khan, 1965a, 1965b, 1965c (in: Labh, Verma, 1986), 1966 (in: Labh, Verma, 1986), 1967a, 1967b (in: Labh, Verma, 1986)
	14, 28, 42		Sarma, Ramjee, 1971a

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. fibrosa</i> (Ag.) R.D.W. (= <i>C. gymnopitys</i> A. Br.)	14		Sinha, Noor, 1971; Subramanian, 1983
<i>Ch. fibrosa</i> Ag. ex Bruz. em R.D.W.	28		Wood, 1965
<i>Ch. fibrosa</i> f. <i>erythrogyna</i> (Griff.) R.D.W. (= <i>Ch. erythrogyna</i> Griff.)	14		Subramanian, 1983
	28		Sinha, Noor, 1971
<i>Ch. fibrosa</i> var. <i>fibrosa</i> f. <i>curtissii</i> (T. Allen ex Rob.) em R.D.W.	14		Labh, Verma, 1986
<i>Ch. fibrosa</i> var. <i>fibrosa</i> f. <i>fibrosa</i> (T. Allen ex Rob.) em R.D.W.	42, 63		Там же
<i>Ch. fibrosa</i> var. <i>fibrosa</i> f. <i>keukensis</i>	42		Bandyopadhyay, Chatterjee, 1989
<i>Ch. fibrosa</i> var. <i>hydropitys</i> Reich em R.D.W.	14		Khan, Sarma, 1967a (in: Labh, Verma, 1986); Noor, 1969 (in: Labh, Verma, 1986), 1970; Sinha, Verma, 1970 (in: Labh, Verma, 1986)
	8		Noor, Mukherjee, (in: Labh, Verma, 1986)
<i>Ch. fibrosa</i> var. <i>hydropitys</i> f. <i>hydropitys</i> (Reich em R.D.W.)	14		Labh, Verma, 1986
<i>Ch. fibrosa</i> var. <i>hydropitys</i> f. <i>schneckii</i>	28		Там же
<i>Ch. fischeri</i> (= <i>Ch. globularis</i> var. <i>virgata</i> f. <i>fischeri</i> (Mig.) R.D.W.)	14		Ahmad, Sinha, 1973 (in: Bhatnagar, 1989a); Пешков и др., 1974
<i>Ch. flacida</i> A. Br. (= <i>Ch. fibrosa</i> f. <i>fibrosa</i> (Ag. ex Bruz.) R.D.W.)	14		Sarma, Khan, 1965b
	28		Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Subramanian, 1983
<i>Ch. foetida</i>	14		Geitler, 1948a
	16		Oehlkers, 1916
	18		Lindenbein, 1927
	16—18		Goetz, 1899
	~18		Schottländer, 1893
<i>Ch. foliolosa</i> Mohl. ex Willd. (= <i>C. sejuncta</i> A. Br.)	14		Proctor et al., 1971
<i>Ch. fragifera</i> Dur.	14		Gillet, 1959; Corillion, Guerlesquin, 1966, 1969; Proctor, 1971
	30		Cazalas, 1930 (in: Satô, 1959)
<i>Ch. fragilis</i> Desv. (= <i>Ch. globularis</i> var. <i>virgata</i> f. <i>virgata</i> R.D.W.)	~16		Goncalves da Cunha, 1942
	24		Debski, 1897, 1898
	28		Hotchkiss, 1958 (in: Guerlesquin, 1967); Sasaki, 1961 (in: Guerlesquin, 1967); Sarma, Khan, 1965b, 1965c; Мирсаидов, 1971
	32		Corillion, Guerlesquin, 1972
	42		Ravanko, 1986; Bhatnagar, 1989a
<i>Ch. fragilis</i> Desv. (<i>Ch. globularis</i> Thuill., <i>Ch. delicatula</i> Ag.)	24, 32		Gillet, 1960

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. fragilis</i> Desv. (= <i>Ch. globularis</i> Thuill.)	24, 32 (16, 18, ~20, 24, 28, 32)		Guerlesquin, 1967
<i>Ch. fragilis</i> (?)	32 16 18 ~20 24 28 40		Gillet, 1959 Riker, 1921 Strasburger, 1908 Geitler, 1948a Oehlkers, 1916; Lindenbein, 1927; Telenzyński, 1929 Пешков и др., 1974 Karling, 1926 (in: Prasad, Verma, 1985) Bhatnagar, 1989a Lindenbein, 1927
<i>Ch. fragilis</i> f. <i>elegans</i>	24		Там же
<i>Ch. fragilis</i> f. <i>gracilis</i>	24		Ernst, 1918
<i>Ch. galioides</i> DC (= <i>Ch. globularis</i> var. <i>aspera</i> f. <i>galioides</i> (DC) R.D.W.)	12 14		Guerlesquin, 1961b, 1963, 1967, 1977 (in: Bhatnagar, 1989a) Proctor, 1971
<i>Ch. globularis</i> Thuill.	42		Gillet, 1959 (in: Prasad, Verma, 1985); Corillion, 1969
<i>Ch. globularis</i> Thuill. (= <i>Ch. fragilis</i> Desv.)	32		Guerlesquin, 1969 Ravanko, 1986
<i>Ch. globularis</i>	42 14 24 28		Sarma, Ramjee, 1971a; Sarma, Tripathi, 1976a, 1976b Debski, 1897; Oehlkers, 1916; Lindenbein, 1927; Telenzyński, 1929 Tindall, Sawa, 1964; Sarma, Khan, 1965b (in: Guerlesquin, 1967); Khan, Sarma, 1967a Ramjee, Sarma, 1971
<i>Ch. globularis</i> var. <i>leptosperma</i> f. <i>leptosperma</i> R.D.W. (= <i>Ch. leptosperma</i> A. Br.)	28		
<i>Ch. globularis</i> var. <i>virgata</i> (Kütz.) R.D.W. (= <i>Ch. virgata</i> Kütz.)	14		Khan, Sarma, 1967a; Ramjee, Sarma, 1971; Sinha, Noor, 1971; Chatterjee, 1975 (in: Bhatnagar, 1989a) Khan, Sarma, 1967a
<i>Ch. globularis</i> var. <i>virgata</i> Kütz. (= <i>Ch. delicatula</i> A. Br.)	28 14		Khan, Sarma, 1967a; Bhatnagar, 1989a
<i>Ch. globularis</i> var. <i>virgata</i> f. <i>brabata</i> (Gant.) J. Gr. et Bull.-Webst. (= <i>Ch. delicatula</i> (Ag.) A. Br.)	21		Bhatnagar, Johri, 1987 (in: Bhatnagar, 1989a)
<i>Ch. gymnopitys</i> A. Br. (= <i>Ch. fibrosa</i> Ag. ex Bruz.)	14		Sarma, Khan, 1965b; Sinha, Noor, 1971
<i>Ch. gymnopitys</i>	42 28 37		Proctor, 1971 Пешков и др., 1974 Chennaveeraiah, Bharati, 1974 (in: Bhatnagar, 1983)
<i>Ch. haitensis</i> Turp.	56 (42)		Proctor et al., 1971
<i>Ch. hispida</i> L.	24—26 ~28		Delay, 1953 Guerlesquin, 1961b

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. hispida</i>	36 28—56		Lindenbein, 1927 Ravanko, 1988
<i>Ch. hispida</i> L. ssp. <i>eu-hispida</i> (L.) R. Cor.	~28 28		Guerlesquin, 1961b, 1964 Guerlesquin, 1967
<i>Ch. hispida</i> var. <i>longibracteata</i> (Kütz. in Reich) H. et J. Gr.	14		Rodrigues, 1944—1945 (in: Corillion, 1975)
<i>Ch. hydropitys</i> Reich	8		Noor, Mukherjee, 1975 (in: Bhatnagar, 1983)
<i>Ch. hydropitys</i> var. <i>indica major</i> A. Br. (= <i>Ch. fibrosa</i> var. <i>hydropitys</i> (Reich) R.D.W.)	14		Sarma, Khan, 1965b; Subramanian, 1983
<i>Ch. imperfecta</i> A. Br.	14		Ramjee, Bhatnagar, 1978b
<i>Ch. jubata</i>	~40		Guerlesquin, 1963, 1967; Proctor, 1971
<i>Ch. kenoyeri</i> Howe	14 28		Telenzyński, 1929 Proctor et al., 1971 Prescott, 1951
<i>Ch. kenoyeri</i> st. X-030	14		Proctor, 1965; McCracken et al., 1966
<i>Ch. leiopitys</i> Wheld. (= <i>Ch. globularis</i> var. <i>virgata</i> f. <i>leiopitys</i> (Wheld.) R.D.W.)	14		Khan, Sarma, 1967a (in: Bhatnagar, 1989a)
<i>Ch. leptopitys</i> A. Br.	14, 21, 42		Hotchkiss, 1964
<i>Ch. leptosperma</i> A. Br. (= <i>Ch. globularis</i> var. <i>leptosperma</i> R.D.W.)	14 28		Ahmad, Sinha, 1973 (in: Bhatnagar, 1989a) Chatterjee (in: Bhatnagar, 1989a); Tindall, Sawa, 1964
<i>Ch. locuples</i>	28		Пешков и др., 1974
<i>Ch. martiana</i> A. Br. ex Wallm.	28		Proctor et al., 1971
<i>Ch. mauretanica</i> G. Feldm.	14		Guerlesquin, 1961b, 1967
<i>Ch. nuda</i>	19		Schottländer, 1893
<i>Ch. oedophylla</i> G. Feldm.	14		Guerlesquin, 1961b, 1967
<i>Ch. pressii</i> A. Br.	14		Proctor, 1971
<i>Ch. pseudobrachypus</i> J. Gr. et Steph.	28		Sarma, Khan, 1965b
<i>Ch. rabenhorstii</i> (A. Br.) Lenev.	14		Guerlesquin, 1964
<i>Ch. rusbyana</i> Howe	14		Proctor et al., 1971
<i>Ch. rusbyana</i>	14		Proctor, 1965; McCracken, et al., 1966
<i>Ch. schaffneri</i>	28		Пешков и др., 1974
<i>Ch. sejuncta</i> A. Br.	14		Hotchkiss, 1958 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>Ch. sejuncta</i>	14 14, 28		Hotchkiss, 1963 Proctor, 1965; McCracken et al., 1966
<i>Ch. sejuncta</i> var. <i>subglomerata</i>	14		Hotchkiss, 1958 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>Ch. setosa</i> Klein ex Willd.	14 28		Ramjee, Sarma, 1971 Sarma, Khan, 1965b
<i>Ch. setosa</i>	14, 27 14 28		Prasad, Verma, 1985 Sarma, Ramjee, 1971a Khan, Sarma, 1967a; Sarma, Tripathi, 1976b
<i>Ch. strigosa</i> A. Br. (= <i>Ch. globularis</i> var. <i>aspera</i> f. <i>strigosa</i> (A. Br.) R.D.W.)	28		Ahmad, Sinha, 1973 (in: Bhatnagar, 1989a)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. tomentosa</i> L.	14		Guerlesquin, 1963, 1967; Ravanko, 1988
<i>Ch. verrucosa</i> (?)	16		Riker, 1921
<i>Ch. vulgaris</i> L. (= <i>Ch. foetida</i> A. Br.)	14		Rodrigues, 1944—1945; Geitler, 1948a (in: Guerlesquin, 1967); Ramjee, Sarma, 1971
	28		Delay, 1949; Moutschen, Dahmen, 1956; Sarma, Khan, 1965b; Ramjee, Bhatnagar, 1978b
<i>Ch. vulgaris</i> L. (= <i>Ch. foetida</i> A. Br.) ad var. <i>refracta</i> Kütz.	14, 28		Gillet, 1959, 1960
<i>Ch. vulgaris</i>	14		Guerlesquin, 1961b
	16		Hotchkiss, 1963; Sarma, Ramjee, 1971b; Proctor, 1971; Пешков и др., 1974
	18		Oehlkers, 1916 (in: Prasad, Verma, 1985)
	19		Lindenbein, 1927 (in: Prasad, Verma, 1985)
	28		Schottländer, 1893 (in: Prasad, Verma, 1985)
	36		Khan, Sarma, 1967a; Proctor, 1971; Sarma, Tripathi, 1976b
<i>Ch. vulgaris</i> L. f. <i>contraria</i> (Kütz.) R.D.W. (= <i>Ch. contraria</i> Kütz.)	28		Lindenbein, 1927 (in: Prasad, Verma, 1985)
<i>Ch. vulgaris</i> var. <i>inconnexa</i> f. <i>hippelliana</i>	28		Corillion, Guerlesquin, 1969, 1972
<i>Ch. vulgaris</i> L. var. <i>longibracteata</i> Kütz.	14		Ray, Chatterjee, 1986
	~16		Rodrigues, 1944—1945 (in: Guerlesquin, 1967); Mendes, 1946
<i>Ch. vulgaris</i> var. <i>papillata</i>	18		Goncalves da Cunha, 1942
<i>Ch. vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i> f. <i>atrovirens</i> (Lowe) H. et J. Gr. em R.D.W.	35		Guerlesquin, 1967 (in: Prasad, Verma, 1985)
<i>Ch. vulgaris</i> L. ssp. <i>crassicaulis</i> (A. Br.) Lanev.	~14		Noor, Mukherjee, 1977
	14		
	14		
	(16, 18)		
<i>Ch. vulgaris</i> L. ssp. <i>crassicaulis</i> (A. Br.) Lanev. var. <i>gymnophylla</i>	12, 13, 14, 15, 16, 17		Guerlesquin, 1965
<i>Ch. vulgaris</i> L. ssp. <i>eu-vulgaris</i> (A. Br.) Lanev.	14		Guerlesquin, 1963
<i>Ch. vulgaris</i> L. ssp. <i>eu-vulgaris</i> (L.) Lanev. (= <i>Ch. foetida</i> A. Br.)	14, 16		Guerlesquin, 1964
	14, 28		Guerlesquin, 1967; Proctor, 1971
<i>Ch. vulgaris</i> L. ssp. <i>eu-vulgaris</i> (A. Br.) Lanev. var. <i>longibracteata</i> Kütz.	14		Rodrigues, 1944—1945; Guerlesquin, 1963
	14, 28		Guerlesquin, 1967

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. vulgaris</i> L. ssp. <i>eu-vulgaris</i> (A. Br.) Lanev. var. <i>papillata</i> Wallr.	14, 16, 18		Guerlesquin, 1964
	14, 28		Guerlesquin, 1967
<i>Ch. vulgaris</i> ssp. <i>eu-vulgaris</i> var. <i>paragymnophylla</i> Mig.	14		Там же
<i>Ch. vulgaris</i> L. ssp. <i>eu-vulgaris</i> (A. Br.) Lanev. var. <i>refracta</i> Kütz.	14		Guerlesquin, 1963, 1967
<i>Ch. vulgaris</i> ssp. <i>foetida</i> A. Br. ad var. <i>refracta</i> Kütz.	14		Guerlesquin, 1961b
<i>Ch. vulgaris</i> ssp. <i>rabenhorstii</i> (A. Br.) Lanev.	14		Guerlesquin, 1967
<i>Ch. vulgaris</i> ssp. <i>squamosa</i> (Desv.) Lanev.	14		Guerlesquin, 1963, 1967
	14 (15, 16, 18, 19)		Guerlesquin, 1965
<i>Ch. zeylanica</i> Klein ex Willd.	28		Sundaralingam, (1946) 1947 (in: Sarma, 1964c); Griffin III, Proctor, 1964; Griffin III, 1965; Sarma, Khan, 1965a; Guerlesquin, 1971; Ramjee, Sarma, 1971; Subramanian, 1983
	42		Griffin III, Proctor, 1964; Griffin III, 1965; Sarma, Khan, 1965a; Ramjee, Bhatnagar, 1978b
?	28, 42		Proctor et al., 1971
	56		Griffin III, Proctor, 1964; Griffin III, 1965; Hotchkiss (in: Griffin III, 1965); Ramjee, Sarma, 1971
<i>Ch. zeylanica</i> Willd.	28		Proctor, 1965; McCracken et al., 1966; Proctor, Wiman, 1971
	28, 42		Sarma, Khan, 1965b
	42		Proctor, 1965; McCracken et al., 1966; Proctor, Wiman, 1971; Ramjee, Bhatnagar, 1978b
	56		Proctor, 1965; Proctor, Wiman, 1971
<i>Ch. zeylanica</i>	28, 42		Khan, Sarma, 1967a; Sarma, Ramjee, 1971a
	42, 56		Proctor, 1965
	70		Hotchkiss, 1963
<i>Ch. zeylanica</i> f. <i>elegans</i> (A. Br. ex T. Allen) R.D.W.	28		Subramanian, 1983
	48		Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Bhatnagar, 1983
<i>Ch. zeylanica</i> var. <i>diaphana</i> R.D.W.	28		Guerlesquin, 1971; Subramanian, 1983
<i>Ch. zeylanica</i> (Klein ex Willd.) R.D.W. var. <i>diaphana</i> (Meyen) R.D.W. f. <i>diaphana</i> R.D.W.	28		Guerlesquin (in: Corillion, Guerlesquin, 1972)
<i>Ch. zeylanica</i> var. <i>sejuncta</i>	14		Hotchkiss, 1958
<i>Ch. zeylanica</i> var. <i>zeylanica</i>	28		Sundaralingam, (1946) 1947

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Ch. zeylanica</i> (Klein ex Willd.) R.D.W. var. <i>zeylanica</i> R.D.W. f. <i>zeylanica</i> R.D.W.	28		Guerlesquin (in: Corillion, Guerlesquin, 1972); Subramanian, 1983
<i>Chara</i> sp.	49 ~40 40 44		Noor, Mukherjee, 1977 Karling, 1926 Geitler, 1948a Hasitschka-Jenschke, 1960a
st. AX1, AX2	14		Sarma, Khan, 1965b
<i>Charopsis braunii</i> Kütz.	12		Corillion et al., 1959
<i>Ch. braunii</i> Kütz. (= <i>Chara</i> <i>coronata</i> Gm.)	12 14		Corillion, Guerlesquin, 1969 Sasaki, 1961 (in: Guerlesquin, 1967); Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967); Sarma, Khan, 1965b (in: Guerlesquin, 1967)
<i>Ch. (=Chara) braunii</i>	14		Hotchkiss, 1963
<i>Lamprothamnium macropogon</i>	28		Hotchkiss, 1963
<i>L. papulosum</i> J. Gr.	24—25, 50		Guerlesquin, 1967
<i>L. papulosum</i>	72		Пенков и др., 1974
<i>L. succinctum</i> (A. Br.) R.D.W.	42		Hotchkiss, 1965
<i>Lamprothamnium alopecuroides</i>	~50		Lindenbein, 1927
<i>Lychnothamnus barbatus</i> (Meyen) Leonh.	14		Sarma, Khan, 1965b
<i>L. barbatus</i>	28		Hotchkiss, 1963
<i>L. barbatus</i> (Meyen) Leonh. f. <i>gigantea</i> f.n.	28		Patel, Jawale, 1985
<i>Nitella acuminata</i> A.Br.	12		Subramanian, 1983
<i>N. acuminata</i> A. Br. ex Wallm.	18		Hotchkiss, 1965
<i>N. acuminata</i> A. Br. ex Wallm. em R.D.W. (= <i>N. acuminata</i> var. <i>bellangeri</i> A. Br. em R.D.W.)	18		Wood, 1965
<i>N. acuminata</i>	9, 18		Tindall, 1970
<i>N. acuminata</i> f. <i>acuminata</i> (A. Br. ex Wallm.) R.D.W.	12		Subramanian, 1983
<i>N. acuminata</i> A. Br. ex Wallm. var. <i>acuminata</i> R.D.W. f. <i>acuminata</i> R.D.W.	12		Guerlesquin (in: Corillion, Guerlesquin, 1972)
<i>N. acuminata</i> A.Br. ex Walm. var. <i>acuminata</i> R.D.W. f. <i>capitulifera</i> (T. Allen) R.D.W.	6, 12		Там же
<i>N. acuminata</i> var. <i>acuminata</i> f. <i>mauritanica</i> R.D.W.	18		Mukherjee, 1978
<i>N. acuminata</i> var. <i>belangari</i> A. Br.	29		Ramjee, Bhatnagar, 1978b
	36		Sarma, Ramjee, 1967 (in: Ramjee, Bhatnagar, 1978c)
<i>N. acuminata</i> var. <i>capitulifera</i>	18		Sasaki, 1961 (in: Guerles- quin, 1967)
<i>N. acuminata</i> A. Br. ex Wallm var. <i>subglomerata</i>	18		Hotchkiss, 1958 (in: Guer- lesquin, 1967); Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. acuminata</i> var. <i>subglomerata</i>	18		Daily, 1958

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>N. annandalei</i> Pal	9		Sarma, Khan, 1965b
<i>N. annandalei</i>	9		Sarma, Khan, 1964
<i>N. axillaris</i> A.Br.	18 36		Sarma, Khan, 1965b Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Bhatnagar, 1983
<i>N. axillaris</i> A. Br. (= <i>N. translucens</i> var. <i>axillaris</i> (A. Br.) R.D.W.)	18		Khan, Sarma, 1967b, 1967c
<i>N. batrachosperma</i> (Reich) A.Br.	18		Sarma, Khan, 1965b
<i>N. batrachosperma</i> A. Br.	18		Walther, 1929 (in: Guerlesquin, 1967); Guerlesquin, 1961b, 1967; Khan (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. bengalensis</i> Kundu	18		Sarma, Khan, 1965b; Subramanian, 1983
<i>N. burmanica</i> Pal	18		Imahori, Kato, 1961 (in: Bhatnagar, 1989b); Sarma, Khan, 1965b; Subramanian, 1983
<i>N. capillaris</i> (Krock.) J. Gr. et Bull.-Webst.	6 10		Guerlesquin, 1964, 1967 Corillion, 1957
<i>N. clavata</i> Kütz. var. <i>dilatata</i> (T. Allen) R.D.W.	18		Hotchkiss (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. confervaceae</i> (Bréb.) A. Br.	18		Walther, 1929 (in: Corillion, 1975)
<i>N. coreana</i> Mor.	18		Sinha, Ahmad, 1973 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. dictyosperma</i> J.Gr.	18		Sarma, Khan, 1964, 1965b; Subramanian, 1983; Chatterjee (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. dualis</i> Nordst.	9		Sarma, Khan, 1965b
<i>N. dualis</i> var. <i>pulchella</i> f. <i>superba</i> R.D.W.	9		Mukherjee, 1978; Bhatnagar, 1983
<i>N. elegans</i> Pal	18		Sarma, Khan, 1965b; Subra- manian, 1983
<i>N. erecta</i> Imah.	28		Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. flagelifera</i> J. Gr. et G.Allen	18 24		Sarma, Khan, 1965b Sinha, Verma, 1970 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. flagelliformis</i> A. Br.	9		Sarma, Khan, 1964, 1965b; Ramjee, Sarma, 1971 (in: Bhatnagar, 1989b); Sarma, Tripathi, 1976a, 1976b; Chatterjee (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. flexilis</i> (L. ex Parte) Ag.	12		Gillet, 1960
<i>N. flexilis</i> Ag.	~12 12		Guerlesquin, 1963 Gillet, 1959; Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967); Sawa, 1965; Guerlesquin, 1967
<i>N. flexilis</i>	6		Griffin III (in: Tindall, Sawa, 1964); Tindall (in: Tindall, Sawa, 1964)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>N. flexilis</i>	12		Lindenbein, 1927; Karling, 1928; Tindall (in: Tindall, Sawa, 1964); Hotchkiss, 1963; Tindall, Sawa, 1964
<i>N. flexilis</i> f. <i>longifolia</i>	12		Kanahori, 1971
<i>N. flexilis</i> var. <i>flexilis</i>	12		Там же
<i>N. furcata</i> (Roxb.) Ag.	18		Sarma, Khan, 1965b; Sinha, Ahmad, 1973 (in: Bhatnagar, 1989b); Bhatnagar, 1983
	24, 48		Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) Ag. em R.D.W.	36		Bhatnagar, 1983
<i>N. furcata</i>	18		Wood, 1965
<i>N. furcata</i> f. <i>furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) R.D.W. (= <i>N. burmanica</i> Pal)	18		Sarma, Tripathi, 1976a, 1976b
<i>N. furcata</i> f. <i>mucronata</i>	18		Wood, 1972 (in: Bhatnagar, 1986b)
<i>N. furcata</i> f. <i>polycarpa</i> (Pal) R.D.W. (= <i>N. polycarpa</i> Pal f. <i>gujratensis</i> Yawale et Patel)	18, 36		Khan, Sarma, 1967b
<i>N. furcata</i> f. <i>roxburghii</i> (A. Br.) R.D.W. (= <i>N. roxburghii</i> A. Br.)	18		Sarma, Ramjee, 1971b
<i>N. furcata</i> var. <i>nicobarica</i> (A. Br.) Zan. (= <i>N. furcata</i> f. <i>nicobarica</i> (A. Br.) R.D.W.)	18		Bhatnagar, 1989b
<i>N. furcata</i> var. <i>sieberi</i> (A. Br.) R.D.W.	18, 36		Sinha, Ahmad, 1973 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) Ag. var. <i>sieberi</i> (A. Br.) R.D.W.	18		Bhatnagar, 1989b
<i>N. furcata</i> var. <i>sieberi</i> f. <i>microcarpa</i> (A. Br.) R.D.W.	18		Ramjee, Sarma, 1971 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. furcata</i> ssp. <i>flagellifera</i> R.D.W. (= <i>N. flagellifera</i> J. Gr. et G. Allen)	18		Wood, 1963
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) Ag. ssp. <i>flagellifera</i> (J. Gr. et G. Allen) R.D.W. f. <i>graciliformis</i> (J. Gr.) R.D.W.	18		Hotchkiss, 1965
<i>N. furcata</i> ssp. <i>flagellifera</i> f. <i>patula</i> J. Gr. ex G. Allen	18		Bhatnagar, 1989b
<i>N. furcata</i> ssp. <i>flagelliformis</i> f. <i>patula</i> (G. Allen) R.D.W.	18		Subramanian, 1983
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) Ag. ssp. <i>furcata</i> R.D.W. var. <i>sieberi</i> (A. Br.) R.D.W. f. <i>glaziovii</i> (Zell. ex Warm.) R.D.W.	12, 14, 18		Guerlesquin (in: Corillion, Guerlesquin, 1972)
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) ssp. <i>furcata</i> R.D.W. var. <i>sieberi</i> (A. Br.) R.D.W. f. <i>sieberi</i> R.D.W.	12, 14, 16, 18		Ramjee, Bhatnagar, 1978c; Bhatnagar, 1989b
<i>N. furcata</i> ssp. <i>mucronata</i> f. <i>dictyosperma</i> R.D.W.	18		Subramanian, 1983

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>N. furcata</i> ssp. <i>mucronata</i> f. <i>mucronata</i> (A. Br.) R.D.W. (= <i>N. mucronata</i> (A. Br.) Mig.)	18		Bhatnagar, 1989b
<i>N. furcata</i> ssp. <i>mucronata</i> f. <i>oligospira</i> (A. Br.) R.D.W.	36		Subramanian, 1983
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) Ag. ssp. <i>mucronata</i> (A. Br.) R.D.W. var. <i>mucronata</i> R.D.W. f. <i>fascicularis</i> (Fil. et G. Allen. ex Fil.) R.D.W. (= <i>N. fascicularis</i> G. Allen ex Fil.)	18, 36		Bhatnagar, 1989b
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) Ag. ssp. <i>mucronata</i> (A. Br.) R.D.W. var. <i>mucronata</i> R.D.W. f. <i>mucronata</i> R.D.W.	14, 16, 18, 20, 24, 26		Guerlesquin (in: Corillion, Guerlesquin, 1972)
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) Ag. ssp. <i>mucronata</i> (A. Br.) R.D.W. var. <i>mucronata</i> R.D.W. f. <i>mucronata</i> R.D.W.	12, 14, 16, 18		Guerlesquin (in: Corillion, Guerlesquin, 1972)
<i>N. furcata</i> (Roxb. ex Bruz.) Ag. ssp. <i>mucronata</i> (A. Br.) R.D.W. var. <i>mucronata</i> R.D.W. f. <i>wrightii</i> (H. et J. Gr.) R.D.W. (= <i>N. pygmaea</i> A. Br.)	12, 14, 16, 18		Guerlesquin (in: Corillion, Guerlesquin, 1972)
<i>N. furcata</i> ssp. <i>mucronata</i> var. <i>ovigalis</i> (J. Gr. et Steph.) R.D.W. (= <i>N. ovigalis</i> J. Gr. et Steph.)	24, 26, 28, 30		Ramjee, Sarma, 1971 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. glaziovii</i> Zell. (= <i>N. furcata</i> var. <i>sieberi</i> f. <i>glaziovii</i> (Zell.) R.D.W.)	18		Sinha, Ahmad, 1973 (in: Bhatnagar, 1989b); Noor, Mukherjee, 1974 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. globulifera</i> Pal	9		Sarma, Khan, 1965b
<i>N. gracilis</i> Ag.	18		Guerlesquin, 1961b, 1967
<i>N. gracilis</i> (Smith) Ag.	18		Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967); Wood, 1962
<i>N. gracilis</i> Smith	34		Karling, 1926
<i>N. gracilis</i>	17		Lindenbein, 1927
<i>N. gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i> var. <i>confervaceae</i> f. <i>donfermis</i> R.D.W.	18		Tindall, Sawa, 1964
<i>N. hotchkissii</i> Tindall	36		Mukherjee, 1978
<i>N. hyalina</i> (DC) Ag.	6		Tindall, 1967
<i>N. hyalina</i> DC	12		Subramanian, 1983
	12, 14		Stewart, 1937
	16		Gillet, 1959
	~18		Walther, 1929 (in: Guerlesquin, 1967)
	18		Guerlesquin, 1963, 1967; Hotchkiss, 1965; Sarma, Khan, 1965b; Corillion, Guerlesquin, 1969; Иенков и др., 1974; Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Bhatnagar, 1983
<i>N. hyalina</i> var. <i>hyalina</i> f. <i>hyalina</i> R.D.W.	15		Mukherjee, 1978

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>N. hyalina</i> f. <i>hyalina</i> (DC) Ag. em R.D.W.	21		Bhatnagar, 1988b
<i>N. inokasiraensis</i>	6		Kasaki, Kahanori (in: Kasaki, 1964), 1967; Kahanori, 1971
<i>N. leptodactyla</i> J. Gr.	18		Sarma, Khan, 1965b
<i>N. megacarpa</i>	18, 36		Tindall, Sawa, 1964
<i>N. megacarpa</i> f. <i>megacarpa</i> T. Allen (= <i>N. furcata</i> ssp. <i>megacarpa</i> f. <i>megacarpa</i> (T. Allen) R.D.W.)	~30		Hotchkiss (in: Wood, Imahori 1965)
<i>N. microcarpa</i> A. Br.	14		Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
	18		Sarma, Khan, 1965b; Ramjee, Bhatnagar, 1978b
<i>N. microcarpa</i> var. <i>papuana</i> Lanev. (= <i>N. furcata</i> var. <i>sieberi</i> f. <i>papuana</i> (Lanev.) R.D.W.)	19		Noor, Mukherjee, 1974 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. microcarpa</i> ssp. <i>megacarpa</i>	18		Hotchkiss, 1963
<i>N. mirabilis</i> Nordst. ex J. Gr.	6		Sarma, Khan, 1965b; Sinha, Noor, 1971; Bhatnagar, 1983
	9		Ramjee, Bhatnagar, 1978a; Bhatnagar, 1983
	18		Khan, Sarma, 1967b (in: Ramjee, Bhatnagar, 1978b)
<i>N. mirabilis</i>	6		Sarma, Khan, 1964
<i>N. morongii</i>	18		Tindall, Sawa, 1964
<i>N. morongii</i> var. <i>speciformis</i> Mor.	18		Sasaki, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. mucronata</i> (A. Br.) Miq.	12		Sinha, Noor, 1967 (in: Bhatnagar, 1989b); Noor, 1968b, 1970 (in: Bhatnagar, 1989b); Sinha, Verma, 1970 (in: Bhatnagar, 1989b)
	18		Gillet, 1959; Sarma, Khan, 1965b; Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Subramanian, 1983; Chatterjee (in: Bhatnagar, 1989b)
	36		Sarma, Ramjee, 1969 (in: Bhatnagar, 1989b); Ramjee, Sarma, 1971
<i>N. oligospira</i> A. Br.	18		Sarma, Khan, 1965b; Khan, Sarma, 1967b (in: Ramjee, Bhatnagar, 1978b); Ramjee, Sarma, 1971 (in: Ramjee, Bhatnagar, 1978b)
	36		Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Subramanian, 1983
<i>N. opaca</i> Ag.	6		Sarma, Khan, 1965b; Khan, Sarma, 1967b
	6, 12		Gillet, 1959
	12		Guerlesquin, 1967
<i>N. opaca</i> Ag. (= <i>Chara flexilis</i> Smith, Ch. <i>opaca</i> Bruz.)	6, 12		Gillet, 1960
<i>N. opaca</i> Ag. (= <i>N. opaca</i> var. <i>attenuata</i> J. Gr.)	6		Sawa, 1965

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>N. opaca</i>	6		Hotchkiss, 1963; Kanahori, 1971
<i>N. patula</i> J. Gr. et G. Allen	18		Sarma, Khan, 1965b; Khan, Sarma, 1967b (in: Ramjee, Bhatnagar, 1978b)
	36		Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Subramanian, 1983
<i>N. polycarpa</i> Pal	18		Sarma, Khan, 1965b; Ramjee, Bhatnagar, 1978b
<i>N. polycarpa</i> f. <i>gujaratensis</i> f. nov.	18		Jawale, Patel, 1985
<i>N. pseudoflabellata</i> A. Br.	18		Sasaki, 1961 (in: Guerlesquin, 1967); Hotchkiss, 1965; Sarma, Khan, 1965b; Wood, 1965
	24		Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. pseudoflabellata</i>	18		Khan, Sarma, 1967b
	27		Sarma, Ramjee, 1971b
	36		Bhatnagar, 1983
<i>N. pseudoflabellata</i> var. <i>elegans</i> R.D.W.	18		Subramanian, 1983
<i>N. pseudoflabellata</i> ssp. <i>pseudoflabellata</i> var. <i>mucosa</i> f. <i>stabilis</i> (Imaho) R.D.W.	21		Noor, Mukherjee, 1977; Mukherjee, 1978
<i>N. pulchella</i> T. Allen	18		Sasaki, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. rigida</i> T. Allen	14		Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. saitoiana</i> T. Allen	18		Imahori, Kato, 1961 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>N. shinii</i> Imah.	28		Там же
<i>N. stuartii</i> A.Br.	15		Sarma, Khan, 1965b
<i>N. superba</i> Pal	9		Sarma, Khan, 1965b; Ramjee, Bhatnagar, 1978b
<i>N. syncarpa</i> (Thuill.) Chev. (= <i>Chara syncarpa</i> Thuill., <i>Nitella syncarpa</i> Chev.)	6		Gillet, 1959, 1960; Corillion, Guerlesquin, 1969
<i>N. syncarpa</i>	12		Strasburger, 1908; Oehlkers, 1916
<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz.	18		Hotchkiss (in: Wood, 1965); Sarma, Khan, 1965b
	24		Ramjee, Bhatnagar, 1978b
<i>N. tenuissima</i>	9		Tindall, Sawa, 1964
	18, 36		Sarma, Ramjee, 1971b
<i>N. tenuissima</i> f. <i>bengalensis</i> R.D.W.	18		Khan, Sarma, 1967b; Subramanian, 1983
	36		Sarma, Ramjee, 1967, 1971b
<i>N. tenuissima</i> f. <i>tenuissima</i> (Desv.) Kütz. em R.D.W.	36		Sarma, Ramjee, 1967
<i>N. tenuissima</i> f. <i>tenuissima</i>	18		Khan, Sarma, 1967b
	36		Sarma, Ramjee, 1971b
<i>N. tenuissima</i> f. <i>transilis</i> (T. Allen) R.D.W.	36		Sarma, Ramjee, 1967b
<i>N. tenuissima</i> f. <i>transilis</i>	18, 36		Sarma, Ramjee, 1971b
<i>N. transilis</i>	18		Tindall, Sawa, 1964

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>N. translucens</i> (Pers.) Ag.	18		Delay, 1953; Gillet, 1959; Sarma, Khan, 1965b; Guerlesquin, 1967; Subramanian, 1983
<i>N. translucens</i>	18		Lindenbein, 1927
<i>N. translucens</i> var. <i>axillaris</i> (A. Br.) R.D.W. (= <i>N. axillaris</i> A. Br.)	12 18		Sinha, Noor, 1971
<i>N. translucens</i> (Pers.) Ag. ssp. <i>translucens</i> R.D.W. var. <i>leptoclada</i> (A. Br.) R.D.W. f. <i>leptoclada</i> R.D.W.	18		Khan, Sarma, 1967b; Bhatnagar, 1983
<i>N. translucens</i> (Pers.) Ag. ssp. <i>translucens</i> R.D.W. var. <i>leptoclada</i> (A. Br.) R.D.W. f. <i>leptoclada</i> R.D.W.	18		Guerlesquin (in: Corillion, Guerlesquin, 1972)
<i>N. tuberculata</i> Kundu	18		Sinha, Noor, 1967 (in: Bhatnagar, 1989b); Noor, 1970 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. tumulosa</i> Lanev. (= <i>N. furcata</i> ssp. <i>megacarpa</i> f. <i>tumulosa</i> (Lanev.) R.D.W.	18		Ramjee, Sarma, 1971 (in: Bhatnagar, 1989b); Sinha, Ahmad, 1973 (in: Bhatnagar, 1989b)
<i>N. wattii</i> J. Gr.	18		Mukherjee, Noor, 1973
<i>Nitelopsis bulbilifera</i>	28, 29	59	Tindall et al., 1965
<i>N. obtusa</i> (Desv.) J. Gr.	7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 18, 20, 14		Guerlesquin, 1965
<i>N. obtusa</i>	14		Guerlesquin, 1963, 1967; Мирсаидов, 1971
<i>N. stelligera</i>	14		Пешков и др., 1974
<i>Protochara australis</i>	14		Satô, 1959
<i>Tolypella boldii</i> Sawa	8		Hotchkiss, 1963
<i>T. canadensis</i> Sawa	8		Sawa, 1973
<i>T. comosa</i> T. Allen	33		Sawa, 1973, 1974 (in: Labh, Verma, 1984)
<i>T. glomerata</i> Leonh.	11 15		Sawa, 1974 (in: Labh, Verma, 1984)
	~20 20 (18—25) 33		Ramjee, Bhatnagar, 1978b; Corillion, Guerlesquin, 1959 (in: Guerlesquin, 1967)
<i>T. hispanica</i> Nordst.	10		Guerlesquin, 1964
	5, 10		Guerlesquin, 1967
<i>T. hispanica</i> var. <i>porteri</i> Daily	11		Sawa, 1974 (in: Labh, Verma, 1984)
<i>T. intertexta</i> T. Allen	11		Corillion, 1955 (in: Guerlesquin, 1967); Guerlesquin, 1967
<i>T. intricata</i> (Trent. ex Roth) Leonh.	11		Corillion, Guerlesquin, 1959 (in: Guerlesquin, 1967); Guerlesquin, 1961a, 1963, 1964, 1967
<i>T. intricata</i> (Trent. ex Roth) Leonh. f. <i>intricata</i> (= <i>intertexta</i>)	12		Guerlesquin, 1965
<i>T. intricata</i> var. <i>intricata</i> f. <i>prolifera</i> (Ziz. ex A. Br.) R.D.W.	11		Hotchkiss, 1966
			Там же
			Sawa, 1974 (in: Labh, Verma, 1984)
			Hotchkiss (in: Wood, Imahori, 1965)
			Sarma, 1968 (Labh, Verma, 1984); Sarma, Ramjee, 1971a, 1971b

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>T. jawalai</i> Labh et Verma	6		Labh, Verma, 1984
<i>T. nidifica</i> (O. Müll.) A. Br.	15 ~42 11		Там же
<i>T. nidifica</i> var. <i>nidifica</i> f. <i>stenhammariana</i> (Wallm.) R.D.W.	11		Lindenbein, 1927
<i>T. nidifica</i> Leonh. var. <i>occidentalis</i> R. Cor.	~25 (23—27)		Labh, Verma, 1984
<i>T. nidifica</i> Leonh. ssp. <i>occidentalis</i> R. Cor.	20 20, ~25 25		Guerlesquin, 1965
<i>T. prolifera</i> Leonh.	~10 10		Guerlesquin, 1963
<i>T. prolifera</i> (Ziz. ex A. Br.) Leonh.	10 11		Guerlesquin, 1967
<i>T. prolifera</i>	9		Guerlesquin, 1964
<i>T. salina</i> R. Cor.	50		Guerlesquin, 1961a
<i>Tolypella</i> sp.	9		Guerlesquin, 1963, 1967
<i>Tolypellopsis stelligera</i>	14		Guerlesquin, 1961a, 1967
DINOPHYTA			
<i>Amphidinium carterae</i> Hulbert	32		Hotchkiss, 1966
?	? 24—36		Hotchkiss, 1963
<i>Amphidinium klebsii</i> Kof. et Sw.	28—34 (32)		Corillion, Guerlesquin, 1959 (in: Guerlesquin, 1967); Corillion, 1960; Comelles, 1985
<i>Amphidinium</i> sp.	25±1		Hotchkiss, 1963
<i>Cachonina niei</i> Loeblich	? 111—112		Telenzyński, 1929
<i>Ceratium hirundinella</i>	264—284 (274)		Dodge, Crawford, 1968 (in: Spector, 1984)
<i>C. tripas</i> var. <i>subsalsa</i>	~200		Sigee, 1986
<i>Crypthecodinium cohnii</i>	? 99—100		Dodge, 1963b
<i>Endodinium chattonii</i>	325		Grassé, Dragesco, 1957
<i>Exuviaella baltica</i> Lohm.	18—22 (20)		Loeblich, 1968 (in: Spector, 1984), 1976
<i>E. mariae-lebouriae</i> Parke et B.	30—34 (32)		Entz, 1921
<i>E. pusilla</i> Schill.	20—25 (24)		Borgert, 1910
<i>Gessnerium tamarensis</i>	144		Kubai, Ris, 1969 (in: Spector, 1984); Allen et al., 1975
<i>Glenodinium aciculiferum</i>	106		Taylor, 1971 (in: Spector, 1984)
<i>G. cunningtonii</i>	170		Dodge, 1963b
<i>G. oculatum</i>	104		Там же
<i>G. pulvisculus</i> Stein	30±5		» »
<i>G. pulvisculus</i>	~30		Dodge, 1963b (in: Spector, 1984)
<i>Gonyaulax polyedra</i>	~100		Shyam, Sarma, 1978 (in: Spector, 1984)
<i>G. polygramma</i>	~100		Там же
<i>G. tamarensis</i> Lebour	134—152 (144)		» »
			Köhler-Wieder, 1937
			Satô, 1959
			Dürr, 1979
			Entz, 1921
			Dodge, 1963b

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Gymnodinium dodgei</i>	195		Sarma, Shyam, 1974 (in: Spector, 1984)
<i>G. indicum</i> Shyam et Sarma	52—60		Shyam, Sarma, 1975, 1978
<i>G. inversum</i>	204		Shyam, Sarma, 1978 (in: Spector, 1984)
<i>G. latitae</i>	90		Там же
<i>G. nagasakiense</i>	117±3		Partensky et al., 1988
<i>G. paradoxum</i>	104		Shyam, Sarma, 1978 (in: Spector, 1984)
<i>G. uberrimum</i>	98		Там же
<i>G. vitiligo</i> Ballantine	~44		Dodge, 1963b
<i>G. zachariasii</i>	64 (128?)		Entz, 1921
<i>Gyrodinium</i> cf. <i>aureolum</i>	117±3		Partensky et al., 1988
<i>G. cohnii</i> Schill.	99		Kubai, Ris, 1969
<i>G. pusillum</i>	95		Shyam, Sarma, 1978 (in: Spector, 1984)
<i>Heterocapsa niei</i>	128		Loeblich et al., 1981 (in: Spector, 1984)
<i>H. pygmaea</i>	64		Там же
<i>Katodinium rotundata</i> (Lohm.) Fott (= <i>Massartia rotundata</i> (Lohm.) Schill.)	64—70 (68)		Dodge, 1963b
<i>Myxodinium pipiens</i>	40		Cachon et al., 1970 (in: Spector, 1984)
<i>Noctiluca scintillaris</i> (= <i>miliaris</i>)	~10		Ishikawa, 1894
<i>Oxyrrhis marina</i> Duj.	~40 (35—42)		Hall, 1924 (1925); Satô, 1959
	~55		Dodge, 1963b
<i>Peridiniopsis polonicum</i>	56		Holt, Pfiester, 1982 (in: Spector, 1984)
<i>Peridinium cinctum</i> (O. Müll.) Ehr.	? 210		Holt, Pfiester, 1982
<i>P. faeroense</i> Paul.	80—100		Fine, Loeblich, 1976
<i>P. inconspicuum</i> Lemm.	? 41		Holt, Pfiester, 1982
<i>P. limbatum</i> (Stokes) Lemm.	? 70		Там же
<i>P. trochoideum</i> (Stein) Lemm.	~44		Dodge, 1963b
	80—100		Fine, Loeblich, 1976
<i>P. trochoideum</i> st. IUC 1017	? 80—90		Fine, Loeblich, 1974
<i>P. volzii</i> Lemm.	? 98		Holt, Pfiester, 1982
<i>P. willei</i> Hutf.-Kaas	? 115		Там же
<i>Prorocentrum balticum</i>	20		Dodge, 1963b (in: Spector, 1984)
<i>P. micans</i> Ehr.	65—69 (68)		Dodge, 1963b
	? 132		Costas, Goyanes, 1987
	100		Herzog, Soyer, 1981 (in: Spector, 1984)
<i>P. minimum</i>	32		Dodge, 1963b (in: Spector, 1984)
<i>P. pusillum</i>	24		Там же
<i>P. triestinum</i> Schill.	20—27 (24)		» »
<i>Ptychodiscus brevis</i>	121		Loper et al., 1980 (in: Spector, 1984)
<i>Scrippsiella sweeneyae</i> st. IUC 1656	? 80—90		Fine, Loeblich, 1974
	80—90		Fine, Loeblich, 1976
<i>S. tinctoria</i> sp. nov.	? 80—100		Indelicato, Loeblich, 1985

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>S. trochoidea</i> (Stein) Loeblich	? 44		Dodge, 1963b
<i>Solenodinium fallax</i>	5		Hollande, 1974 (in: Spector, 1984)
<i>Sphaerodinium cinctum</i>	78		Shyam, Sarma, 1978 (in: Spector, 1984)
<i>Syndinium borgertii</i>	4		Hollande, 1974 (in: Spector, 1984)
<i>S. oikopleurae</i>	7		Там же
<i>S. turbo</i>	5		Loeblich, Loeblich, 1966 (in: Spector, 1984)
<i>Syndinium</i> sp.	10		Chatton, 1920
	5		Chatton, 1921
<i>Woloszynskia hiemale</i>	220		Shyam, Sarma, 1978 (in: Spector, 1984)
<i>W. stoschii</i> Shyam et Sarma	91±3		Shyam, Sarma, 1975, 1978 (in: Spector, 1984)
CRYPTOPHYTA			
<i>Chilomonas paramecium</i>	35±5		Thakur (in: Godward, 1966)
<i>Chroomonas mesostigmatica</i>	24±2		Там же
<i>Ch. salina</i>	42±4		» »
<i>Cryptomonas apendiculata</i>	61±6		» »
<i>C. biplastida</i>	53±3		» »
<i>C. ovata</i> Ehr.	16		Reichardt, 1927
<i>C. ovata</i> var. <i>palustris</i>	86±6		Thakur (in: Godward, 1966)
<i>C. suberosa</i>	34±4		Там же
<i>Cryptomonas</i> sp. nov.	? 42±2		» »
<i>Cryptomonas</i> st. 4	109±5		» »
st. 11	108±11		» »
st. 16	145±5		» »
st. 17	164±4		» »
st. 37	209±7		» »
<i>Cyanophora paradoxa</i>	10		» »
<i>Merodinium</i> sp.	6		Satô, 1959
CHLOROMONADOPHYTA			
<i>Gonyostomum semen</i>	65—75		Heywood, 1974b
<i>Vacuolaria virescens</i>	~20		Poisson, Hollande, 1943; Mignot, 1967; Spencer, 1971
	~30		Fott, 1935
	97±2		Heywood, Godward, 1973
BACILLARIOPHYTA			
Класс CENTROPHYCEAE			
Пор. Pyxidicales			
<i>Stephanopyxis turris</i>	14		Stosch, Drebes, 1964
<i>Triceratium dubium</i> Bright. (= <i>Biddulphia dubia</i> Cl.)	~13—15	~26—30	Subrahmanyam, 1945a

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
Пор. Thalassiosirales			
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.	32—34	~60	Iyengar, Subrahmanyam, 1944 Geitler, 1952f
<i>C. tenuistriata</i>		30—36	
Пор. Melosirales			
<i>Melosira arenaria</i>	15—20		Cholnoky, 1933 Satô, 1959 Erben, 1959 Persidsky, 1935 Stosch, 1950, 1951
<i>M. nummuloides</i>	15—18	30—40	
<i>M. varians</i>	6		
		22—27	
Пор. Biddulphiales			
<i>Biddulphia mobiliensis</i> Bail.		~20	Subrahmanyam, 1945a Peragallo, 1907 Stosch, 1956 Schmidt, 1927a Schmidt, 1927b Satô, 1959; Schmidt, 1933 Schmidt, 1933 (in: Kociolek, Stoermer, 1989) Persidsky, 1929 Stosch et al., 1973 Mantou et al., 1970b Subrahmanyam, 1945a
<i>B. rhombus</i>	4		
<i>B. sinensis</i>	25	50	
	2	4	
		4	
	16—18, 20		
		32—36	
<i>Chaetoceros boreale</i> Bail.	11—12		
<i>Ch. didymum</i> Ehr.	8—10	16—20	
<i>Lithodesmium undulatum</i>	19—20	38—46	
<i>Terepsinoe musica</i> Ehr.	14	~28	
Пор. Coscinodiscales			
<i>Coscinodiscus apiculatus</i> Ehr.		~16	Schmidt, 1931 (in: Kociolek, Stoermer, 1989) ~8 Geitler, 1931 (in: Kociolek, Stoermer, 1989) Там же Hofker, 1928 Satô, 1959 Ikari, 1923
		~8	
<i>C. biconicus</i>		19—24	
<i>C. biconicus</i> var. <i>breemen</i>	8—10	18—20	
	6		
<i>C. subbuliens</i> Jorhens.		12—20	
Класс PENNATOPHYCEAE			
Пор. Araphales			
<i>Centronella reicheltii</i>	6		Krieger, 1927 (in: Kociolek, Stoermer, 1989) Cholnoky, 1927b Там же Geitler, 1928a Satô, 1959 Geitler, 1928a Gemeinhardt, 1926; Geitler, 1928 Roy, Sarma, 1977
<i>Diatoma tenue</i>		16	
<i>D. vulgare</i>		8	
	8		
	~4		
<i>Synedra pulchella</i>		24	
<i>S. ulva</i> (Nitzsch) Ehr.		24	
		23—25	
Пор. Raphales			
<i>Achnanthes inflata</i> (Kütz.) Grun.		~12—16	Subrahmanyam, 1945a

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Achnanthidium brevipes</i> (Ag.) Cl.		16	Gemeinhardt, 1925; Geitler, 1928a
<i>Amphipleura pellucida</i>		18	Geitler, 1952c
<i>Anomoeoneis sculpta</i> Cl.		10—14	Cholnoky, 1928
<i>Brebissonia boeckii</i>		16 (8)	Karsten, 1899
<i>Cocconeis placentula</i>		~28	Geitler, 1928b
	14		Satô, 1959
<i>C. placentula</i> I		28 (42)	Geitler, 1927a
<i>C. placentula</i> II (var. <i>lineata</i> p.p.)		28	Там же
<i>C. placentula</i> III (var. <i>lineata</i> p.p.)		28	» »
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i>	14		Geitler, 1928b
	14—16		Geitler, 1958a
<i>C. placentula</i> var. <i>euglyptoides</i>	14—16		Там же
<i>C. placentula</i> var. <i>klinoraphis</i>	14	28	Geitler, 1927a, 1928b
<i>C. placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehr.) Cl.	14	28	Geitler, 1927a
		~28	Geitler, 1928b
<i>C. placentula</i> var. <i>pseudolineata</i>	~14	~28	Geitler, 1958a
	14—16		Geitler, 1927a
<i>C. placentula</i> var. <i>tenistriata</i>	14—16		Geitler, 1958a
<i>Cymbella aspera</i>	~20		Там же
<i>C. cistula</i>	18		Geitler, 1956
<i>C. lacustris</i>	9—10		Cholnoky, 1933
<i>C. lanceolata</i>	20	40	Cholnoky, 1929b
	20		Geitler, 1927b
<i>C. prostrata</i> ?	18—20		Geitler, 1928b
<i>Denticula tenuis</i>	12—16		Cholnoky, 1929b
<i>Didymosphenia</i> (=Gomphonema) <i>geminata</i>		28—30	Geitler, 1953a
<i>Epithemia zebra</i> var. <i>saxonica</i>	4 (?)		Мейер, 1929 (in: Kociolek, Stoermer, 1989)
			Geitler, 1932 (in: Kociolek, Stoermer, 1989)
<i>Eunotia formica</i> (?)	8—16		Geitler, 1929
<i>Gomphonema geminatum</i>	14—15	28—30	Мейер, 1929
<i>G. olivaceum</i>	18—20		Cholnoky, 1929b
<i>Navicula halophila</i> (Grun.) Cl.	24—26	48—52	Subrahmanyam, 1945b, (1946) 1947 (in: Delay, 1953)
<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kütz.		8	Geitler, 1928a
	4		Satô, 1959
<i>N. radiosa</i>	8		Geitler, 1929
		~16	Geitler, 1951a
<i>N. (=Anomoeoneis) sculpta</i>	7		Satô, 1959
		14	Cholnoky, 1928
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	16	32	Lauterborn, 1896
<i>N. subtilis</i> Grun.	15—17	20—28 (30—34)	Geitler, 1928d
<i>Nitzschiana subtilis</i>	15—17		Geitler, 1928b
<i>Pleurostigma angulatum</i> (Queck.) W. Sm.	~20	~40	Subrahmanyam, 1945a
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	16		Cholnoky, 1927a
<i>Rhopalodia gibba</i>	4	8	Klebahn, 1896
<i>Surirella saxonica</i>	64—65	128—130	Karsten, 1912
CHRYSTOPHYTA			
<i>Antophysa vagatans</i>	~8—10		Dangeard, 1910 (in: Tischler, 1922)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Cricosphaera carterae</i> (Braar. et Fagerl.) Braar.	21±1	42±2	Rayns, 1962
<i>Monas vulgaris</i> (=vivipara)	~8		Dangeard, 1910 (in: Tischler, 1922)
<i>Ochromonas granularis</i>	2		Doflein, 1918, 1919 (in: Tischler, 1922)
<i>Ochrosphaera neapolitana</i>	6		Satô, 1959
<i>Stichogloea olivacea</i> Chod.	7		Norris, 1977
XANTHOPHYTA			
<i>Vaucheria geminata</i>	5		Mundie, 1929
	~7		Gross, 1937
<i>V. sessilis</i>	7—10		Hanatschek, 1932
<i>V. terrestris</i>	~10		Курсанов, 1911a
PHAEOPHYTA			
Пор. Tilopteridales			
<i>Adenocystis utricularis</i> (Bory) Skottsb.	23±4	47±5	Müller, 1984
<i>Asperococcus fistulosa</i> (Huds.) Hook.	8	16	Knight, 1929—1930
	8	16	Blackler (in: Godward, 1966)
<i>Climacosorus mediterraneus</i>	~16		Nygren, 1987
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i> (Huds.) Grev.	18		Abe, 1940
	8		Saga, 1986
<i>Haplospora globosa</i> Kjellm.	12	24	Dammann, 1930 (in: Cole, 1967b)
	28—30		Nienburg, 1923
<i>Hecatonema foecundum</i> (Stromf.) Lois.	20	40	Loiseaux, 1967 (in: Peters, 1984)
<i>H. streblonematoides</i> (Setch. et Gardn.) Lois.	13—20	36—42	Loiseaux, 1970 (in: Peters, 1984)
<i>Isthmoplea sphaerophora</i> (Carm.) Kjellm.	4		Jónsson, 1977
	8		Pedersen, 1975
	8	16	Knight, 1929—1930
		24	Rueness, 1974
<i>Litosiphon pusillus</i>		~20	Nygren, 1979
<i>Myriotrichia claraeformis</i> Harv.	8	16	Knight, 1929—1930
<i>Phloeospora brachiata</i> Born.	10		Mathias, 1935a
<i>Pilayella littoralis</i> Kjellm.	9—10	~20	Knight, 1923
	9—10		Russell, 1961 (in: Cole, 1967b)
	12	24	Dammann, 1930 (in: Cole, 1967b)
		24	Russell, 1971 (in: Ruess, 1974)
<i>P. littoralis</i> f. <i>rupicola</i>		24	Nygren, 1979
<i>Pogotrichum yezoense</i>	8—10		Sakai, Saga, 1981
<i>Punctaria plantaginea</i> (Roth) Grev.	8	16	Knight, 1929—1930
<i>Stictyosiphon adriaticus</i> Kütz.	13	26	Caram, 1965 (in: Fiore, 1977)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>S. subsimplex</i> Holden	13	~22	Fiore, 1977
<i>S. tortilis</i> (Rupr.) Reinke	~26	40, 44, 45	Naylor, 1958a
<i>Striaria attenuata</i> Grev.	10	20—22	Caram, 1964
	10		Caram, 1965 (in: Nygren, 1979)
	10	~20	Caram, 1965 (in: Cole, 1967b)
	30		Nygren, 1979
Пор. Ectocarpales			
<i>Acrothrix pacifica</i> Okam. et Yamada	8—14	14—19	Ajisaka, 1979
<i>Ascocyclus magnusii</i> Sauv.		~36	Loiseaux, 1964b
<i>A. sphaerophorus</i> Sauv.	~20	~40	Там же
<i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harv.	8		Satô, 1959
		16	Knight, 1929—1930
<i>E. fasciculatus</i> var. <i>refractus</i> (Kütz.) Ardiss.	29—38	46—73	Müller, 1972
<i>E. indicus</i> (?)	16		Satô, 1959
<i>E. litoralis</i>	12		Там же
<i>E. penicillatus</i> (Ag.) Kjellm.	8		" "
	8	16	Knight, 1929—1930
<i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.	8	16	Knight, 1929—1930; May, 1939 (in: Cole, 1967b)
	8—9	~16	Papenfuss, 1935
	18—31	38—58	Müller, 1966
<i>E. tomentosus</i> (=Spongonema tomentosum (Huds.) Kütz.)	8	16	Satô, 1959
<i>E. velutinum</i> (=Herponema velutium (Grev.) J. Ag.)	8	16	Knight, 1929—1930
<i>E. virescens</i> Thur. (=Giffordia mitchellae (Harv.) Hamel)	~10		Там же
<i>Elachista fucicola</i> (Vell.) Aresch.	~9, 10		Svedelius, 1928, 1929 (in: Cole, 1967b)
	~12	~24	Blackler, Katpitia, 1963
			Koeman, Cortel-Breeman, 1976
<i>E. stellaris</i> Aresch.	10—12		Müller, Schmidt, 1988
<i>E. stellaris</i>	3—4	6—8	Wanders et al., 1972
<i>Eudesme virescens</i> (Carm.) J. Ag.	10	20	Cole, 1967a
	10—12		Kawai, 1986
<i>Farlowiella onusta</i> (Kütz.) Korn.	13	26	Caram, 1965 (in: Fiore, 1977); Fiore, 1977
<i>Hapterophycus canaliculatus</i> Setch. et Gardn.	~12	~24	Hollenberg, 1941
<i>Herponema velutinum</i> (Grev.) Ag.	8	16	Blackler (in: Godward, 1966)
<i>Myriogloea chilensis</i> (Mont.) Llaña	10—13		Peters, Müller, 1986
<i>M. sciurus</i> (Harv.) Kuck.	~8—9	~16, 18	Parke, 1933
<i>Myrionema feldmannii</i>		36—40	Loiseaux, 1964a
<i>Notheia anomala</i> Harv. et Bail.	12—15	20—24, 26—30	Nizamuddin, Womersley, 1960
<i>Papenfussiella callitricha</i> (Rosenv.) Kylin	19±3	32±6	Peters, 1984
<i>Sauvageangloia griffithsiana</i> (Grev.) Hamel	10	20	Caram, 1961
	10	~20	Caram, 1965 (in: Cole, 1967b)
<i>Spermatocnus paradoxus</i>	20±2	41±4	Müller, 1981 (in: Peters, 1984)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Sphaerotrichia divaricata</i> (Ag.) Kylin	14—18		Peters et al., 1987
Пор. Scytosiphonales			
<i>Colpomenia bullosa</i> Yamada	~18		Nakamura, Tatewaki, 1975
<i>Endarachne binghamiae</i> J. Ag.	20—22		Там же
<i>Heterochordaria abietina</i> (Rupr.) Setch. et Gardn.	~20	~40	Abe, 1936
<i>Petalonia fascia</i> (O. Müll.) Kuntze	~20—24		Nakamura, Tatewaki, 1975
		? 22	Caram, 1965 (in: Cole, 1967b)
		? 24	Cole, 1967b
<i>P. zosterifolia</i> (Reinke) Kuntze	22		Kapraun, Boone, 1987
	~21—22		Nakamura, Tatewaki, 1975
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngb.) Ag.	22		Kapraun, Boone, 1987
<i>S. lomentaria</i> (Lyngb.) Link	22—24		Там же
			Nakamura, Tatewaki, 1975
Пор. Desmarestiales			
<i>Arthrocladia villosa</i> f. <i>australis</i> (Kütz.) Hauck.	23—27		Müller, Meel, 1982
<i>Desmarestia viridis</i>	~22		Abe, 1938a
	? 44		Satô, 1959
<i>Desmarestia</i> sp.	~23	~46	Ramirez et al., 1986
	(22—28)	(41—49)	
Пор. Sporochnales			
<i>Carpomitra cabreræ</i> (Clem.) Kütz.	~15	~30	Motomura et al., 1985
<i>Sporochnus pedunculatus</i> (Huds.) Ag.	20		Magne, 1953b
	20	40	Magne (in: Cole, 1967b)
Пор. Cutleriales			
<i>Cutleria multifida</i> J. Ag.	22		Satô, 1959
	24	48	Yamanouchi, 1909b, 1912
<i>Zanardinia collaris</i> Crouan	22	44	Yamanouchi, 1913b
Пор. Sphacelariales			
<i>Asteronema australe</i> gen. nov.	16±1	32±2	Delepine, Asensi, 1975
<i>Halopteris filicina</i> Kütz.	16		Mathias, 1935b
	16	32	Knight, 1929—1930;
			Mathias, 1935b (in: Cole, 1967b)
	8	16	Ernst-Schwarzenbach, 1957
			(in: Cole, 1967b)
<i>Sphacelaria bipinnata</i> Sauv.	12—16		Satô, 1959
	~12—16		Clint, 1927
	16	32	Knight, 1929—1930
<i>S. fusca</i> Ag.	? ~20		Zimmermann, 1923
<i>Stypocaulon scoparium</i> (L.) Kütz.	? 20—40		Swingle, 1897

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>S. scoparium</i> (L.) Kütz.	16	32	Higgins, 1931a
<i>S. scoparium</i>	16	32	Knight, 1929—1930
	16, 32		Escoyez, 1909
Пор. Dictyotales			
<i>Dictyopteris divaricata</i> Okam.	16		Inoh, 1936 (in: Tokida, Hirose, 1975); Yabu, 1958b
	32		Kumagae, Inoh, 1966 (in: Tokida, Hirose, 1975)
<i>D. membranacea</i> (Stackh.) Batt.	14—16	26—32	Giraud, 1956 (in: Godward, 1966)
<i>D. prolifera</i> Okam.	32	60—64	Kumagae, 1970 (in: Tokida, Hirose, 1975)
<i>Dictyota dichotoma</i> (Huds.) Lamour.	14—16	26—32	Giraud, 1956 (in: Godward, 1966)
	16	32	Williams, 1904a; Mottier, 1900
	16		Schneffer et al., 1987
	25—30		Yabu et al., 1981a
	32		Yabu, 1958b; Kumagae, Inoh, 1960; Kumagae et al., 1960 (in: Godward, 1966)
<i>D. linearis</i>	16		Schneffer et al., 1987
<i>D. menstrualis</i>	24		Там же
<i>D. pusilla</i>	16		* *
<i>Dictyota</i> sp. ?	16	32	Williams, 1904a, 1904b; Georgevitch, 1918b; Satô, 1959
<i>Padina japonica</i> Yamada	32		Kumagae et al., 1960 (in: Tokida, Hirose, 1975); Kumagae, Inoh, 1960
<i>P. pavonia</i> Lamour.	12	24	Georgevitch, 1918a, 1918b
	~16	32	Carter, 1927
<i>Syringoderma phinneyi</i> Henry et O. Müll.	32±2	65±6	Henry, Müller, 1983
<i>Zonaria farlowii</i> Setch. et Gardn.	12	24	Haupt, 1932
Пор. Laminariales			
<i>Agarum cribosum</i> (Mert.) Bory	22		Yabu, 1964a
<i>Alaria crassifolia</i> Kjellm.	22		Yabu, 1957
	22—28	44—48	Nakahara, 1984
<i>A. esculenta</i> (L.) Grev.	28	56	Evans, 1965
	(25, 26, 27, 29)	(43, 52, 55)	
<i>A. fistulosa</i> Post. et Rupr.	~14	~28	Robinson (in: Cole, 1968)
<i>A. grandifolia</i> J. Ag.	~24		Там же
<i>A. marginata</i> Post. et Rupr.	~14	~28	* *
<i>A. nana</i> Schred.	~14	~28	* *
<i>A. praelonga</i> Kjellm.	22		Yabu, 1964a
<i>A. taeniata</i> Kjellm.	~14	~28	Robinson (in: Cole, 1968)
<i>A. tenuifolia</i> Setch.	~14	~28	Там же
<i>Arthrothamnus bifidus</i> (Gm.) J. Ag.	22		Yabu, Tokida, 1963a

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>Chorda filum</i> (L.) Lamour. (Япония)	~30		Nishibayashi, Inoh, 1961a, 1961b (in: Cole, 1967b)
<i>Ch. filum</i> (L.) Stackh. (Англия)	32, ~60 ~28 (20, 23, (58, 63) 27, 29, 31) ~30 ~30 (28—32) ~20 ~30	~56	Yabu et al., 1992 Evans, 1965 Evans, 1963 Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968) Kylin, 1918 Nishibayashi, Inoh, 1957 (in: Godward, 1966); Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968) Yasui, 1992 Yabu, Sanbonsuga, 1981
<i>Cymathaere japonica</i> Miyabe et Nagai	32, 64 ~33 (28—34)		Ohmori, 1965 (in: Godward, 1966) Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968)
<i>Ecklonia cava</i> Kjellm.	~30 ~30 (29—32) ~30 (30—32)	~59 (57—59)	Ohmori, 1965 (in: Cole 1967b); Ohmori, Inoh, 1965 (in: Cole, 1967b) Ohmori, 1965 (in: Cole, 1967b) Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968)
<i>E. stolonifera</i> Okam.	~31 (29—32) ~31 (29—32) ~30 8	~62	Yabu, Notoya, 1985 Myers, 1928
<i>Egorgia menziesii</i> (Turn.) Aresch.	~15	~30	Hollenberg, 1939
<i>Eisenia arborea</i> Aresch.	~29		Ohmori, 1967 (in: Tokida, Hirose, 1975)
<i>E. bicyclis</i> (Kjellm.) Setch.	~29 (27—29)		Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968)
<i>Kjellmaniella gyrata</i> (Kjellm.) Miyabe	22		Yabu, 1965a
<i>Laminaria angustata</i> Kjellm.	22		Nishibayashi, Inoh, 1956 (in: Godward, 1966); Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968); Funano, 1980
<i>L. angustata</i> var. <i>longissima</i> Miyabe	32 30	~60	Yabu, Yasui, 1991 Yabu, 1965a
<i>L. cloustonii</i> Edmonst.	11		Walker (in: Kemp, Cole, 1961)
<i>L. diabolica</i> Miyabe	22	22	Walker, 1952
<i>L. digitata</i> (Huds.) Lamour.	8 27—31 8, 13, 27—31 31 31 (27, 29, 30, 33)	16 60 62 (56, 61)	Yabu, 1958a Walker, 1954 Naylor, 1956 Naylor, 1958c (in: Sarma, 1964c) Evans, 1963 Evans, 1965

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>L. hyperborea</i> (Gunn.) Foslie	11 31 31 (29,30,32,33,34)	22 62 (55—60)	Walker, 1954 Evans, 1963 Evans, 1965
<i>L. japonica</i> Aresch.	16—22 ~22 22 31 (28—35) 32 22	30—40 44 62 (58—62) ~60	Yabu, 1973 Abe, 1939 Yabu, 1973; Fang et al., 1978 Nakahara, 1984 Yabu, Yasui, 1991 Kaneko, 1972
<i>L. japonica</i> var. <i>ochotensis</i> Okam.	~30		Ohmori, 1967 (in: Tokida, Hirose, 1975)
<i>L. longipedalis</i> Okam.	~30 (28—32)		Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968)
<i>L. ochotensis</i> Miyabe	32	~60	Yabu, Yasui, 1991
<i>L. ochroleuca</i> Pylaie	27—31 31 31 (28,29,30,32,33, 34,35)	62 (60)	Naylor, 1956 Evans, 1963 Evans, 1965
<i>L. religiosa</i> Miyabe	22 30 13 27—31 31 31 (30,32,33,34)	~60 26 62 (53, 58, 60, 66)	Funano, 1983 Yabu, Yasui, 1991 Magne, 1953a Naylor, 1956 Evans, 1963 Evans, 1965
<i>L. yendoana</i> Miyabe	~30 ~30 (27—31)		Ohmori, 1967 (in: Tokida, Hirose, 1975) Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968)
<i>Macrocystis angustifolia</i> Bory	32	64	Yabu, Sanbonsuga, 1985
<i>M. integrifolia</i> Bory (Британская Колумбия) (Канада) (Аляска)	16 14—16 32 30—32 16—18 26—31	32 28—32 64 64 58—62	Walker, 1952 Cole, 1967b Yabu, Sanbonsuga, 1987 Lewis, Neushul, 1994 Там же Kemp, Cole, 1961
<i>M. pyrifera</i>	13	26	McKay, 1933
<i>Nereocystis luetkeana</i> (Mert.) Post. et Rupr.	~30		Evans, 1963
<i>Pterygophora californica</i> Rupr.	31 (24—30, 33)	62 (51—53, 55—57, 59,61,66)	Evans, 1965
<i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightf.) Batt.	24 30		Yotsui, 1982 Migita, 1967 (in: Tokida, Hirose, 1975)
<i>Tinocladia crassa</i>	22		Inoh, Nishibayashi, 1955
<i>Undaria peterseniana</i> (Kjellm.) Okam.	22	44	Inoh, Nishibayashi, 1954 (in: Cole, 1967b)
<i>U. pinnatifida</i> (Harv.) Sur.	22		

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>U. pinnatifida</i> (Harv.) Sur.	~30		Inoh, Nishibayashi, 1960; Migita, 1967 (in: Tokida, Hirose, 1975); Ohmori, 1967 (in: Tokida, Hirose, 1975)
<i>U. undarioides</i> (Yendo) Okam.	30 ~30		Yabu et al., 1988 Nishibayashi, Inoh, 1960a (in: Godward, 1966), 1960b; Ohmori, 1967 (in: Cole, 1968)
	60		Nishibayashi, Inoh, 1960a (in: Cole, 1967b)
Пор. Fucales			
<i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jolis	10—12	20	Farmer, Williams, 1896 (in: Cole, 1967b)
	14—15 32	26—30	Farmer, Williams, 1896 Lewis (in: Godward, 1966)
<i>Bifurcaria rotunda</i> (Huds.) Papenf.	28, 34	64	Giraud, 1956 (in: Godward, 1966)
<i>Caulocystis cephalornithos</i> Aresch.	~32		Nizamuddin, 1964
<i>Coccophora langsdorfii</i> (Turn.) Grev.	32	~60 64	Tahara, 1929 Tomita, 1932
<i>Cystophora intermedia</i> J. Ag.	~30	48—55	Nizamuddin, 1964
<i>C. moniliformis</i> (Esp.) comb. nov.	~16	~48	Там же
<i>C. platylobium</i> (Mert.) J. Ag.	~24	~45	» »
<i>C. polycystidea</i> (Aresch.) J. Ag.		~56	» »
<i>C. retorta</i> (Mert.) J. Ag.		45—50	» »
<i>C. subfarinata</i> (Mert.) J. Ag.		~45	» »
<i>Cystophyllum crassipens</i> (Mert.) J. Ag.		64	Inoh, 1944 (in: Godward, 1966)
<i>C. muricatum</i> (Turn.) J. Ag.	16—32	32—48	Nizamuddin, 1962
<i>C. (=Myagropsis) sisymbrioides</i> (Turn.) J. Ag.	32		Shimotomai, 1928
<i>Cystoseira barbata</i> (Good. et Wood.) Ag.	18—20		Nienburg, 1910
<i>Fucus ceranoides</i> L.	~32 ~32	64 ~64	Evans, 1962b Evans, 1962a (in: Cole, 1967b)
<i>F. distichus</i> ssp. <i>evanescens</i> (Ag.) Powel		44—59	Motomura, 1995
<i>F. evanescens</i> Ag.	32		Inoh, 1935 (in: Abe, 1938a); Yabu, Imai, 1957
<i>F. platycarpus</i>	10—12 14—16	~30	Farmer, Williams, 1896 Strasburger, 1897
<i>F. serratus</i> L.	~16 14—15 32	~32 26—28 64	Там же Farmer, Williams, 1898 Kylin, 1916d; Evans, 1962a (in: Cole, 1967b)
	32 (34)	64 (68)	Evans, 1962b
<i>F. spiralis</i> L.	32±2 ~32	64 (68?) ~64	Там же Evans, 1962a (in: Cole, 1967b)
<i>F. vesiculosus</i> L.	10—12		Farmer, Williams, 1896

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>F. vesiculosus</i> L.	14—15 32 32 ~32	26—30 64 ~64	Farmer, Williams, 1898 Yamanouchi, 1909a; Evans, 1962b Lewis (in: Evans, 1962b) Evans, 1962a (in: Cole, 1967b)
<i>Halidrys siliquosa</i> (L.) Lyngb.	8 28, 30, 34, ~55 8		Elliot, Moss, 1953; Moss, Elliot, 1957 Naylor, 1958b Newton, 1931 (in: Moss, Elliot, 1957)
<i>H. siliquosa</i> var. <i>siliculosus</i> (=var. <i>gracilis</i> Holm. et Batt.=var. <i>minor</i> Stackh.)	14—18		Walker, 1931 (in: Cole, 1967b)
<i>Hesperophycus harveyanus</i> Setch. et Gardn.	24—26		Moss, 1958 (in: Cole, 1967b)
<i>Himanthalia elongata</i> (L.) Gray		56—62 28 28	Naylor, 1957 Gibb, 1937 Farmer, Williams, 1898
<i>H. lorea</i> (L.) Lyngb.			Inoh, Hiroe, 1954b (in: Godward, 1966)
<i>Himanthalia</i> sp.	32		Osborn, 1948
<i>Hizikia fusiformis</i> Okam.	12 4 24 ~22 22	24 8 >30	Yabu, 1972c Там же Subrahmanyam, 1957a Roberts, 1962 (in: Sarma, 1964c)
<i>Hormosira banksii</i> (Turn.) Dcne.		~40 44	Subrahmanyam, 1956 Subrahmanyam, 1957b
<i>Myriodesma integrifolium</i> Harv.			Inoh, 1933 (in: Abe, 1933); Inoh, 1935 (in: Abe, 1938b); Yabu, Imai, 1957; Roberts, 1962 (in: Sarma, 1964c)
<i>M. tuberosum</i> J. Ag.			Hennigan, 1961 (in: Cole, 1967b)
<i>Pelvetia canaliculata</i> Dcne. et Turn.			Naylor, 1958c (in: Sarma, 1964c)
			Abe, 1933
<i>P. wrightii</i> (Harv.) Yendo	32		Satō, 1959
<i>Pelvetiopsis limitata</i> (Setch.) Gardn.	~32	~64	Tahara, Shimotomai, 1926
<i>Sargassum confusum</i> Ag.	16 32 ~30 32 16	~60 32	Kunieda, 1926, 1928 (in: Naylor, 1958b)
<i>S. enerve</i> Ag.			Okabe, 1929, 1930; Inoh, Hiroe, 1954d (in: Godward, 1966); Hiroe, Inoh, 1954
<i>S. horneri</i> Ag.	32	64	Ogawa, 1974
<i>S. micracanthum</i> Yendo	31	64	Inoh, Hiroe, 1954e (in: Godward, 1966); Hiroe, Inoh, 1954 (in: Tokida, Hirose, 1975)
<i>S. patens</i> Ag.			Inoh, Hiroe, 1954a (in: Tokida, Hirose, 1975); Inoh, Hiroe, 1954c (in: Godward, 1966)
<i>S. piluliferum</i> Ag.	32	64	Ogawa, 1974
<i>S. ringgoldianum</i> Harv.	32		

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>S. thunbergii</i> (Mert.) Kuntze	32	64	Ogawa, 1971
<i>S. tortile</i> Ag.	32		Hiroe, Inoh, 1956 (in: Tokida, Hirose, 1975); Naylor, 1958c (in: Sarma, 1964c); Ogawa et al., 1969
RHODOPHYTA			
Пор. Compsopogonales			
<i>Compsopogon coeruleus</i> Mont.	12		Rao, 1966
<i>C. coeruleus</i>	7±1		Nichols, 1964a
Пор. Porphyridiales			
<i>Porphyridium cruentum</i> Naeg.	2		Sommerfeld, Nichols, 1970a
<i>P. purpureum</i> (Bory) Drew et Ross		8—10	Schornstein, Scott, 1982
Пор. Rhodochaetales			
<i>Rhodochaete parvula</i> Thur.	4	8	Magne, 1960b
Пор. Bangiales			
<i>Bangia fuscopurpurea</i> Lyngb.	2		Dangeard, 1927
	3		Sommerfeld, Nichols, 1970b (in: Cole, 1972)
	3, 4	6, 8	Yabu, 1967b (in: Yabu, 1975)
	4		Cole, 1972
	10		Richardson, Dixon, 1968
<i>Boldia erythrosiphon</i> Herndon	8±1		Nichols, 1964b
<i>Porphyra abbotae</i> Krish.	3	6	Mumford, Cole, 1977
<i>P. amplissima</i>	3	6	Kito et al., 1967 (in: Yabu, 1975)
<i>P. atropurpurea</i> (Olivi) De Toni	3		Yabu et al., 1974
<i>P. brumalis</i> Mumford	4		Mumford, 1975; Mumford, Cole, 1977
<i>P. carolinensis</i> Coll. et Cox	4		Kapraun, Freshwater, 1987; Kapraun et al., 1991
<i>P. crispata</i>	3		Yabu, 1971 (in: Yabu, 1975)
<i>P. dentata</i>	3	6	Там же
<i>P. follax</i> sp.nov.	2		Lindstrom, Cole, 1990
<i>P. fucicola</i> Krish.	3 (2)		Mumford, Cole, 1977
<i>P. gardneri</i> (Smith) Hollenb. comb. nov. (= <i>Porphyrella gardneri</i>)	4	8	Hawkes, 1977a, 1977b, 1978
<i>P. kanakaensis</i> Mumford	3		Mumford, Cole, 1977
<i>P. katadai</i>	3		Mumford, 1973
	4	8	Kito, 1966 (in: Yabu, 1975)
	5	10	Yabu, 1972a (in: Yabu, 1975)
<i>P. kinositai</i>	3		Там же
<i>P. kuniedai</i>	2	4	Yabu, 1969a (in: Yabu, 1975)

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>P. lanceolata</i> (Smith et Hollenb.) Smith	3		Mumford, Cole, 1977
<i>P. leucosticta</i> Thur. et Le Jolis	4		Coll, Filho, 1977; Kapraun, Freshwater, 1987; Kapraun et al., 1991
<i>P. linearis</i> Grev.	4	8	Magne, 1952
<i>P. miniata</i> Ag.	3	6	Kito et al., 1971
	3		Mumford, Cole, 1977
<i>P. moriensis</i>	4	8	Kito et al., 1967 (in: Yabu, 1975)
<i>P. nereocystis</i> Anders.		6	Hawkes, 1978
	3		Yabu, 1970; Mumford, Cole, 1977
<i>P. okamurae</i>	4	8	Yabu, 1971
<i>P. onoi</i>	3		Yabu, Tokida, 1963b (in: Yabu, 1975)
	3	6	Yabu, 1972a (in: Yabu, 1975)
<i>P. papenfussii</i> Krish.	3		Conway, Cole, 1973; Mumford, Cole, 1977
<i>P. perforata</i> J.Ag.	2	4	Mumford, Cole, 1977
	3		Lindstrom, Cole, 1990
<i>P. pseudocrassa</i>	3		Kito et al., 1967 (in: Yabu, 1975)
?	3	6	Yabu, 1969a (in: Yabu, 1975)
<i>P. pseudolanceolata</i> Krish.	5		Mumford, Cole, 1977
<i>P. pseudolinearis</i>	4		Kito et al., 1967 (in: Yabu, 1975)
<i>P. purpurea</i> (Roth) Ag.	5	10	Kito et al., 1971; Mitman, Meer, 1994
<i>P. rosenfurtii</i> Coll. et Cox	3		Kapraun, Luster, 1980; Kapraun, Freshwater, 1987; Kapraun et al., 1991
<i>P. sanjuanensis</i> Krish.	3		Mumford, Cole, 1977
<i>P. schizophylla</i> Hollenb.	2	4	Mumford, 1975; Mumford, Cole, 1977
<i>P. seriata</i>	3	6	Yabu, 1969a (in: Yabu, 1975)
<i>P. smithii</i> H. et A.	3		Mumford, Cole, 1977
<i>P. spiralis</i> var. <i>amplifolia</i> Oliveira Filho et Coll.	4		Kapraun, Freshwater, 1987; Kapraun et al., 1991
<i>P. suborbiculata</i>	2		Yabu, 1969a (in: Yabu, 1975)
	3		Yabu, 1971 (in: Yabu, 1975)
<i>P. tasa</i>	3		Yabu, 1972a (in: Yabu, 1975)
<i>P. tenera</i> Kjellm.	3		Ishikawa, 1921
	3	6	Kito, 1968 (in: Yabu, 1975)
	4	8	Fujiyama, Yokouchi, 1955 (in: Yabu, Tokida, 1963b); Fujiyama, 1957 (in: Yabu, 1975)
	5	10	Tseng, Chang, 1954, 1955
<i>P. torta</i> Krish.	3	6	Burzycki, Waaland, 1987
	3		Mumford, 1975; Mumford, Cole, 1977

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>P. umbilicalis</i> (L.) J.Ag.	2, 5 2 4	8	Satô, 1959 Dangeard, 1927 Giraud, Magne, 1968 (in: Kito et al., 1971); Kito et al., 1971; Kapraun, Freshwater, 1987
<i>P. umbilicalis</i> f. <i>linearis</i>	2 4	8	Dangeard, 1927 Kito et al., 1967 (in: Kito et al., 1971)
<i>P. umbilicalis</i> (L.) Kütz. var. <i>laciniata</i> (Lightf.) J.Ag.	4 5	8	Giraud, Magne, 1968 Krishnamurthy, 1959
<i>P. variegata</i> Kjellm.	3		Mumford, Cole, 1977
<i>P. yezoensis</i> Ueda	3	6	Yabu, Tokida, 1963b (in: Yabu, 1975); Migita, 1967 (in: Yabu, 1975); Yabu, 1969a (in: Yabu, 1975); Ma, Miura, 1984
<i>Porphyra</i> sp.	3	6	Kito et al., 1967 (in: Yabu, 1975)
	5	10	Fujiyama, Yokouchi, 1955 (in: Yabu, Tokida, 1963b; Yabu, 1975)
	7	14	Yabu, 1971 (in: Yabu, 1975)
<i>Porphyrella gardneri</i> Smith et Hollenb. (= <i>Porphyra gardneri</i>)	4	8	Там же Hawkes, 1977a
Пор. Nematiales			
<i>Acanthopeltis japonica</i> Okam.	15	30	Kaneko, 1968 (in: Yabu, 1975)
<i>Asparagopsis armata</i> Harv.	10		Svedelius, 1927b (in: Svedelius, 1933)
	~20	30	Magne, 1964c
<i>Audouinella hermannii</i>	6		Hymes, Cole, 1983
<i>Batrachospermum ambiguum</i> Mont.	3	6	Sheath, Cole, 1993
<i>B. cf. atrum</i> (Huds.) Harv.	4		Там же
<i>B. boryanum</i> Sirod.	3 ~9 ~5	~6	* * * * Kumano, 1979 (in: Sheath, Cole, 1993)
<i>B. carpocontortum</i> Sheath et al.	4		Sheath, Cole, 1993
<i>B. crouanianum</i> Sirod.	3 3	~6	Там же * *
<i>B. gelatinosum</i> (L.) DC	5		Kumano, 1979 (in: Sheath, Cole, 1993)
	12		Del Grosso, Pogliani, 1977 (in: Sheath, Cole, 1993)
<i>B. globosporum</i>	4		Sheath, Cole, 1993
<i>B. cf. helminthoideum</i> (Sirod.) Mori	4 (5)		Там же
<i>B. keratophytum</i> Bory	4 (5)		* *
<i>B. louisianae</i> Skuja	~6		* *
<i>B. macrosporum</i> Mont.	4		* *
<i>B. mahabaleshwariensis</i>	7	14	Balakrishnan, Chaugule, 1980
<i>B. moniliforme</i> Roth	~10		Kylin, 1917

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>B. moniliforme</i> Roth	10		Faridi, 1971
<i>B. procarpum</i> var. <i>americanum</i> Sheath et al.	~3		Sheath, Cole, 1993
<i>B. sirodotii</i> Skuja ex Reis.	4		Necchi, Sheath, 1992 (in: Sheath, Cole, 1993)
	5 (6)		Sheath, Cole, 1993
<i>B. sporulans</i> Sirod.	6		Там же
<i>Batrachospermum</i> sp.	~10 ~22		Yoshida, 1959 Drew (in: Godward, 1966)
<i>Bonnemaisonia asparagoides</i> (Woodw.) Ag.	17—18 ~18 ~20 ~18	35—36	Magne, 1960a Svedelius, 1933 Kylin, 1916b Satô, 1959
<i>B. asparagoides</i>	20 (25)	~40	Magne, 1964c
<i>B. hamifera</i> Hariot	8—10		Martin, 1939
<i>Chaetangium saccatum</i> (Lamour.) J. Ag.	~10	~20	Svedelius, 1942
<i>Galaxaura corimbifera</i> Kjellm.	~10	~17	Там же
<i>G. diesingiana</i> Zan.	~10	18—22	* *
<i>G. tenera</i> Kjellm.	4	8	Rao, 1974 (in: Kapraun, Bailey, 1989)
<i>Gelidiella acerosa</i> (Forsk.) J. Feldm. et Hamel		6	Rao, Chowdary, 1991
	6		Kapraun et al., 1994
<i>Gelidium corneum</i>	4—5 5	9—10 10	Dixon, 1955 Dixon, 1955 (in: Magne, 1964c)
<i>G. latifolium</i> (Grev.) Born. et Thur.	4—5 5	9—10 10	Dixon, 1955 Dixon, 1955 (in: Magne, 1964c)
	29±2	20 (~18)	Boillot, 1963 (in: Kapraun, Bailey, 1989)
<i>G. latifolium</i> (Grev.) Born. et Thur. var. <i>luxurians</i> (Crouan) Hamel et J. Feldm.		54±4 ? 30 (25—30)	Maggs, Rica, 1991 Magne, 1964c
<i>G. pusillum</i> (Stackh.) Le Jolis	10	20	Kapraun, Bailey, 1989
<i>G. vagum</i>	7—10		Kaneko, 1966 (in: Yabu, 1975)
<i>Helminthocladia papenfusii</i> Kylin	~10		Martin, 1938 (in: Delay, 1953)
<i>H. senegalensis</i>	8	16	Bodard, 1971
<i>Helminthora divaricata</i> (Ag.) J. Ag.	8—10 8—9		Kylin, 1928 (in: Boillot, 1972)
<i>Lemanea australis</i> Atk.	10	18	Boillot, 1972
<i>L. fluviatilis</i> L.	18—19	18—20	Mullahy, 1952
<i>L. rigida</i> (Sirod.) Hamel	36—38		Thrib, Benson-Evans, 1982
<i>Nemalion helminthoides</i> (Vell.) Batt.	15 (17)	31 (34)	Magne, 1961b
	8	16	Magne, 1961a
<i>N. multifidum</i> (Web. et Mohr) J. Ag.	10 ~8 8	20	Chen et al., 1978
	8		Cleland, 1919
	~8		Lewis, 1912
	8	16	Wolfe, 1904
<i>N. multifidum</i>	~10		Cleland, 1919
<i>Pseudogloiophloa capensis</i> (Setch.) Levr.	15—20		Kylin, 1916c Svedelius, 1956

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>P. confusa</i>	4—5	8—10	Ramus, 1969 (in: Hoek et al., 1972)
<i>Rhodothamniella floridula</i> (Dillw.) J. Feldm.		? 20	Magne, 1964c
<i>Scinaia furcellata</i> (Turn.) Bivona	6	12—15	Boillot, 1972
	7—9	15—17	Magne, 1961b
	~10	~20	Svedelius, 1915
	12—15		Boillot, 1968, 1969 (in: Hoek et al., 1972)
<i>S. turgida</i>	6	12	Boillot, 1972
Пор. Cryptonemiales			
<i>Amphiroa abarrans</i> Yendo	24	48	Segana, 1941 (in: Delay, 1953)
<i>Corallina mediterranea</i>	24		Suneson, 1937
<i>C. officinalis</i> L.	24		Там же
		48	Magne, 1964c
<i>C. officinalis</i> L. var. <i>mediterranea</i>	24	48	Yamanouchi, 1921
<i>C. rubens</i>	24		Suneson, 1937
<i>Dilsea carnosa</i> (Schmidle) Kuntze	26	~50	Magne, 1964c
<i>Dumontia filiformis</i>	~7		Dunn, 1917
<i>D. incrassata</i> (O. Müll.) Lamour.		?22—24	Magne, 1964c
<i>Harveyella mirabilis</i>	6	12	Goff, Cole, 1973
<i>Jania rubens</i> (L.) Lamour.		48	Magne, 1964c
<i>Kallymenia reniformis</i>	10 (15)		Там же
<i>Lithophyllum corallinae</i> (Crouan) Heydrich	16	32	Suneson, 1950
<i>L. lithorale</i> Suneson		~30	Там же
<i>Mastophora lamourouxii</i> Dcne.	24		Suneson, 1945 (in: Delay, 1953)
<i>Meiodiscus spetsbergensis</i> (Kjellm.) gen. et comb. nov.	24		Saunders, McLachlan, 1991
<i>Melobesia farinosa</i> Lamour.	(21—27)		
	~24		Balakrishnan, (1946) 1947 (in: Delay, 1953)
	24	48	Balakrishnan, (1946) 1947 (in: Magne, 1964c)
<i>Peyssonnelia obscura</i> Web. Van Bos. var. <i>bombeyensis</i> Boerg.	23—24	46—48	Rao, 1967
<i>P. squamaria</i> (Gm.) Dcne.		40—46	Magne, 1964c
<i>Rhodophysema elegans</i>	18, 36	36	Saunders et al., 1989
	30—35		South, Whittick, 1976
Пор. Gigartinales			
<i>Actinococcus aggregatus</i> Kütz.	4	8	Gregory, 1930
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Huds.) Fries	4	8	Там же
	4		Rosenvinge, 1931b
<i>Calliblepharis lanceolata</i> (Stackh.) Batt.		? 35 (40)	Magne, 1964c
<i>Chondrus crispus</i> (L.) Lyngb.	30		Там же
<i>Cystoclonium purpurascens</i>	~20	~40	Kylin, 1923
<i>C. purpureum</i> (Huds.) Batt.		50	Austin, 1956, 1957
<i>Furcellaria fastigiata</i> (L.) Lamour.	~16		Grubb, 1925
	~30		Magne, 1964c
	34—35		Austin, 1955

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>F. fastigiata</i> (L.) Lamour.	34	68	Austin, 1957, 1960a, 1960b
<i>Gigartina pistillata</i> (Gm.) Stackh.		? 32	Magne, 1964c
<i>G. stellata</i> Batt.		? 15 (20)	Drew (in: Marshall et al., 1949)
<i>Gracilaria bursa-pastoris</i>	24		Bird, McLachlan, 1982; Bird et al., 1987
<i>G. chorda</i>	24		Yabu, Yamamoto, 1989
<i>G. coronopifolia</i>	24		Bird, McLachlan, 1982
<i>G. foliifera</i> (Forsk.) Boerg. (=G. multipartita)	6—7		Greig-Smith, 1954 (in: Magne, 1964c)
<i>G. foliifera</i>	24		McLachlan et al., 1977; Bird, McLachlan, 1982
<i>G. longa</i> sp. nov.	24		Gargiulo et al., 1987
<i>G. sjoestedtii</i>	24		Zhang, Meer, 1988b
<i>G. tikvahiae</i> sp. nov.*	24		McLachlan et al., 1977; McLachlan, 1979; Bird, McLachlan, 1982
<i>G. vermialophylla</i>	24		Yabu, Yamamoto, 1989
<i>G. verrucosa</i> (Huds.) Papenf. (Англия)	32		Magne, 1964c; Bird et al., 1987; Yabu, Yamamoto, 1988
(Япония, Исландия, Канада)	24		Bird, McLachlan, 1982; Bird et al., 1987; Yabu, Yamamoto, 1988; Yamamoto, Sasaki, 1988
<i>Gracilaria</i> sp.	17±1		Godin et al., 1993
	24		McLachlan et al., 1977; Bird, McLachlan, 1982
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i> Mart.	~4		Gregory, 1930
<i>G. linearis</i> (Turn.) Ag.	~6		Doubt, 1935
<i>G. platyphyllus</i> Gardn.	~8		Там же
<i>Hypnea misciformis</i>	5		Kapraun et al., 1994
<i>Iridaea cordata</i> (Turn.) Bory	4	8	Fralick, Cole, 1973
<i>I. heterocarpa</i> Post. et Rupr.	4	8	Там же
<i>Phyllophora brodiaei</i>	4	8	Claussen, 1929
<i>P. pseudoceranoides</i> (Gm.) Newroth et A.R.A. Taylor	16—18		Newroth, 1972
<i>P. traillii</i> Holm. ex Batt. (=Erythrodermis allenii Batt.)	23	46	Maggs, 1989
<i>P. truncata</i> (Pallas) Newroth et A.R.A. Taylor (=P. brodiaei (Turn.) Endl.)	15—16	~29	Newroth, 1971
<i>Polyides rotundus</i> (Huds.) Grev. (=P. caprinus (Gunn.) Papenf.)	68—72		Rao, 1956 (in: Magne, 1964c)
<i>P. rotundus</i>	~20		Kylin, 1923
<i>Rhodophyllis bifida</i>	~20		Там же
<i>Stenogramme interrupta</i> (Ag.) Mont.		~30	Westbrook, 1928
<i>Sterrocolax decipiens</i> Schmitz		8	Gregory, 1930
<i>Turnerella pennyi</i> (Harv.) Schmitz	18—20	36—40	South et al., 1972

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
Пор. Rhodymeniales			
<i>Chylocladia kaliformis</i>	~20		Kylin, 1923
<i>Halosaccion ramentaceum</i> (L.) J. Ag.	~24 8	48 16, 48 16, 48	Meer, 1981a Jónsson, Chesnoy, 1982 Meer, Chen, 1979 Magne, 1964c
<i>Lomentaria articulata</i> (Huds.) Lyngb.	10		
<i>L. clavellosa</i> (Turn.) Gaillon.	10 22—23	20	Svedelius, 1935, 1937 Magne, 1964c
<i>L. orcadensis</i> (Harv.)	? 10	? 20	Там же
<i>L. rosea</i> (Harv.) Thur.		~20	Svedelius, 1935, 1937
<i>Palmaria palmata</i>	14 21—26 21—23	40—50 38—48	Jónsson, Chesnoy, 1982 Там же * *
<i>Rhodymenia palmata</i> (L.) J. Ag.		? 14	Magne, 1959 (in: Magne, 1964c)
<i>R. palmata</i> (L.) Grev.	14 ~20 21 26 (20—26)		Sparling, 1961 Westbrook, 1928 Austin, 1956 Yabu, 1972b
<i>R. palmata</i> f. <i>mollis</i> Setch. et Gardn.	~14		Sparling, 1961
Пор. Ceramiales			
<i>Acanthophora specifera</i> (Vahl.) Boerg.	32		Cordeiro-Marino et al., 1974
<i>Aglaothamnion byssoides</i> (Arn.) G. Feldm. (= <i>Callithamnion bissoides</i> Arn.)	22—24	~60	Rao, 1967 Maggs (in: L'Hardy-Halos, Maggs, 1991)
<i>A. diaphanum</i> Hardy-Halos	~32		L'Hardy-Halos, Maggs, 1991
<i>A. roseum</i> (Roth) G. Feldm. (= <i>Callithamnion roseum</i> Lyngb.)	39		Harris (in: Magne, 1964c)
<i>Antithamnion cruciatum</i> (Ag.) Naeg.	(?) 90—110		Whittick, Hooper, 1977
<i>A. heterocladum</i> Funk	46±4	86±8	Athanasiadis, 1983
<i>A. plumula</i> (Ellis) Thur.	23	46	Magne, 1964c
<i>A. spirographidis</i>	32—34		Rao, 1960
<i>A. tenuissimum</i>	~32	~64	Rueness, Rueness, 1973
<i>Apoglossum ruscifolium</i>	~20		Kylin, 1923
<i>Callithamnion arbuscula</i> (Dillw.) Lyngb.	28—33		Harris, 1962
<i>C. brachiatum</i> Bonn.	9—10	18—20	Mathias, 1928
<i>C. brodiaei</i> Harv.	28—33		Harris, 1962
<i>C. byssoides</i> Arn. ex Harv.	28—33		Там же
<i>C. corymbosum</i> (Smith) Lyngb.	30	60	Hassinger-Huizinga, 1952 (in: Magne, 1964c)
	28—33		Harris, 1962
<i>C. corymbosum</i>	30		Hassinger-Huizinga, 1952
<i>C. hookeri</i> (Dillw.) Ag.	28—33		Harris, 1962
<i>C. purpurascens</i> (Huds.) Harv.	28—33		Там же
<i>C. roseum</i> (Roth) Lyngb.	39		* *
<i>C. tetragonum</i> (With.) Ag.	9—10 28—33	18—20	Mathias, 1928 Harris, 1962

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>C. tetragonum</i> (With.) Ag. var. <i>brachiatum</i> (Bonn.) J. Ag. (= <i>C. brachiatum</i> Bonn.)	9 (10)	18—20	Mathias, 1927
<i>C. tetricum</i> (Dillw.) Ag.	~25	~50 ? 90—100	Westbrook, 1930 Harris (in: Magne, 1964c)
<i>Caloglossa leprieuri</i> (Mont.) J. Ag.	90—100 ~30	~60	Harris, 1962 Rao, 1967
<i>Ceramium cruciatum</i> Coll. et Harv.		42	Rao et al., 1978
<i>C. deslongchampii</i>	20	40	Satô, 1959 Dammann, 1930
<i>C. fastigiatum</i> Harv.	28	56	Yabu et al., 1981a
<i>C. fimbriatum</i> Setch. et Gardn.		42	Rao, Sundari, 1977; Rao et al., 1978
<i>C. gracillimum</i> (Kütz.) Griff. et Harv. var. <i>byssoides</i> (Harv.) Mazoyer		64—114	Sundari, Rao, 1977; Rao et al., 1978
<i>C. japonicum</i>	~30		Notoya, Yabu, 1979
<i>C. kondoi</i>	12—15		Там же
<i>C. rubrum</i> (Huds.) Ag.	6—8 ? 8		Grubb, 1925 Petersen, 1928
		~64	Magne, 1964c
<i>C. rubrium</i>	34 ~16		Austin, 1956 Satô, 1959
<i>Chondria armata</i> (Kütz.) Okam. var. <i>plumosa</i> Boerg.		50—55	Rao, 1967
<i>Ch. crassicaulis</i> Harv.	20	40	Yabu, Kawamura, 1959
<i>Ch. dasyphylla</i> (Wood.) Ag.	~25	~50	Westbrook, 1928, 1935
<i>Ch. dasyphylla</i>	~20, ~25		Satô, 1959
<i>Ch. tenuissima</i> Ag.	~25	~50	Westbrook, 1935
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Huds.) Silva	30		Austin, 1956
<i>Dasya arbuscula</i> Ag.		~40	Westbrook, 1935
<i>D. elegans</i>	~20	~40	Rosenberg, 1933
<i>Delesseria sanguinea</i> (Huds.) Kylin	20	40	Svedelius, 1911, 1912, 1914c
	31		Austin, 1956; Magne, 1964c
<i>Griffithsia bornetiana</i>	~7	14	Lewis, 1909
<i>G. corallina</i> (Lighf.) Ag.	~10 (13—14)		Grubb, 1925
	20	40	Kylin, 1916a
<i>G. globulifera</i> Harv. (= <i>G. bor-netiana</i> Farl.)	7	11 (14)	Harris, 1962
<i>Halurus equisetifolius</i> Kütz.	~10		Grubb, 1925
<i>Heterosiphonia plumosa</i> (Ellis) Batt.	? 44		Magne, 1964c
<i>Hypoglossum woodwardii</i> Kütz.	~20		Kylin, 1923 (in: Magne, 1964c)
<i>Laurencia arbuscula</i> Sonder	29		Cordeiro-Marino et al., 1983
<i>L. catarinensis</i> sp. nov.	28		Cordeiro-Marino, Fujii, 1985
<i>L. hybrida</i> (DC) Lenorm. ex Duby	31		Austin, 1956
<i>L. hybrida</i> Lenorm.	~20	~40	Westbrook, 1935
<i>L. intricata</i> Lamour.	30		Yabu, 1991
<i>L. nipponica</i>	28		Yabu, 1978
<i>L. obtusa</i> var. <i>majuscula</i> Harv.	20	40	Yabu, Kawamura, 1959

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>L. okamuræ</i> Yamada	32		Yabu, 1985
<i>L. papillosa</i> Harv.	20	40	Yabu, Kawamura, 1959
	26		Cordeiro-Marino et al., 1974
<i>L. pinnata</i> Yamada	32		Yabu, 1985
<i>L. pinnatifida</i> (Gm.) Lamour.	~20	~40	Kylin, 1923; Westbrook, 1928, 1935
<i>L. pinnatifida</i> (Huds.) Lamour.	29	58	Austin, 1956
	29		Magne, 1964c
	~20		Grubb, 1925
	(15-16)		
<i>L. undulata</i> Yamada	30		Yabu, 1985
<i>Membranoptera alata</i> (Huds.) Stackh.	32		Austin, 1956
<i>Nitophyllum laceratum</i> Grev.	~8		Grubb, 1925
<i>N. punctatum</i> (Stackh.) Grev.	~20	40	Svedelius, 1914a
<i>Odonthalia floccosa</i>	5	10	Goff, Cole, 1973
<i>Phycodrys sinuosa</i>	20		Kylin, 1923
<i>Platythamnion yezoense</i> Inagaku	~30	~60	Notoya, Yabu, 1981
<i>Plumaria elegans</i> (Bonn.) Schmitz	~29		Magne, 1964c
	31, 62, 93		Drew, 1939, 1944 (in: Delay, 1953)
<i>Polysiphonia brodiaei</i> (Dillw.) Grev.	29 (31)		Magne, 1964c
<i>P. denudata</i>	30		Kapraun, 1978
<i>P. elongata</i> (Huds.) Harv.	36		Austin, 1959 (in: Kapraun, 1978)
	37		Austin, 1956; Rao, 1960
<i>P. ferulacea</i>	27		Kapraun, 1978
	27, 30	54—60	Kapraun, 1977
<i>P. harveyi</i> var. <i>arctina</i>	32		Kapraun, 1978
<i>P. harveyi</i> var. <i>olneyi</i>	28		Там же
<i>P. japonica</i>	20	40	Yabu, Kawamura, 1959
<i>P. lanosa</i> (L.) Tandy	26		Austin, 1959 (in: Kapraun, 1978)
	27		Austin, 1956; Rao, 1960
<i>P. nigrescens</i> (Smith) Grev.	~20	~40	Kylin, 1923
	30	60	Austin, 1956
	30		Austin, 1959 (in: Kapraun, 1978)
<i>P. platycarpa</i> Boerg.	~26	52	Iyengar, Balakrishnan, 1950
<i>P. violacea</i> Grev. (= <i>P. flexicaulis</i>)		16	Ravanko, 1989
	20	40	Yamanouchi, 1906a, 1906b
	20		Rao, 1960
<i>Pterothamnion crispum</i>	24		Athanasiadis, 1985
<i>Ptilota pectinata</i>	16		Satô, 1959
	~34		Yabu, 1979
<i>P. pectinata</i> f. <i>litoralis</i>	~32		Там же
<i>Rhodomela confervoides</i> (Huds.) Silva	32		Austin, 1956; Magne, 1964c
<i>R. subfusca</i> Ag.	~20	~40	Westbrook, 1935
<i>R. virgata</i> Kjellm.	~20	~40	Kylin, 1914
<i>Scagelia</i> sp.	32—38	57—68	Athanasiadis, Rueness, 1992
<i>Sorella repens</i> (Okam.) Hollenb.	30	60	Yabu et al., 1981a
<i>Spermathamnion roseolum</i>	20		Satô, 1959

Водоросль	Число хромосом		Литературный источник
	(n)	(2n)	
<i>S. snyderæ</i> Farl.	32	64	Drew, 1937
	96		
	128		
<i>S. turneri</i> (Mert.) Aresch.	15, 30		Feldmann, 1952
	45—50,		
	60, 90,		
	120		
	30, 60,		Drew, 1934, 1943
	45—50,		
	90, 120		
<i>Warangelia penicillata</i>	28		Magne, 1964c

ЛИТЕРАТУРА

- Бетина М. И., Саламаха О. В., Тихомирова Л. А. Ультратонкое строение нормально растущих и регенерирующих клеток *Acetabularia mediterranea* // Онтогенез. 1976. Т. 7, № 3. С. 278—282.
- (Герасимов И. И.) Gerassimoff J. J. Über ein Verfahren kernlose Zellen zu erhalten // Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1897. Т. 11. Р. 477—480.
- (Герасимов И. И.) Gerassimoff U. U. Über die Grösse des Zellkerns // Beih. Bot. Centralbl. 1905. Bd 18, № 1. S. 45—118.
- (Голенкин М.) Golenkin M. Algologische Mitteilungen. (Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina* und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen) // Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. (N.S.). 1899. Т. 13. Р. 343—361.
- Догадина Т. В. О несостоятельности выделения группы водорослей *Eustigmatophyta* // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 4. С. 508—513.
- Догадина Т. В. О путях эволюции и родственных связях в пределах желтозеленых водорослей (*Xanthophyta*) // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 4. С. 462—469.
- Клюева Т. С., Ченцов Ю. С., Поляков В. Ю. Электронномикроскопическое изучение ядер *Euglena gracilis* // Цитология. 1978. Т. 20, № 2. С. 987—991.
- (Коршиков А. А.) Korschikoff A. A. Contributions à l'étude des algues de la Russie // Trav. St. Biol. Borodinskaja. 1917. № 4. Р. 239—260.
- (Курсанов Л.) Kurssanow L. Über die Teilung der Kerne bei *Vaucheria* // Biol. Ztschr. (Mosc.). 1911a. Bd 2, № 1. S. 13—26.
- (Курсанов Л.) Kurssanow L. Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema* // Flora (N.F.). 1911b. Bd 4 (104), № 1. S. 65—84.
- Курсанов Л. И., Шемаханова Н. М. К вопросу о смене ядерных фаз у зеленых водорослей. 1. Цикл развития *Chlorochytrium lemnae* Cohn. // Рус. арх. протистол. 1927. № 1—4. С. 131—146.
- Магитт М. Кариокinesis у *Penium* // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1925. Т. 10, № 1—2. С. 177—182.
- Мирсаидов Т. И. Число хромосом у некоторых видов харовых водорослей Узбекистана // Узб. биол. журн. 1971. № 6. С. 259—260.
- (Мейер К. И.) Meyer K. I. Über die Auxosporenbildung bei *Gomphonema germinatum* // Arch. Protistenkd. 1929. Bd 66, № 3. S. 421—435.
- (Мейер К. И.) Meyer K. I. Entwicklungsgeschichte der *Sphaeroplea annulina* Ag. // Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1906. Т. 20. Р. 302—307.
- Мэзия Д. Митоз и физиология клеточного деления. М., 1963. 427 с.
- Овчинникова Л. П., Суханова К. М. Содержание ДНК и гистонов в ядрах *Euglena gracilis* в норме и при адаптации к экстремальным факторам среды (цитофотометрические исследования) // Цитология. 1976. Т. 18, № 4. С. 482—489.
- Овчинникова Л. П., Суханова К. М., Ривель Т. Г., Власова Т. Д. Цитофотометрическое исследование ядерной ДНК и гистонов у *Euglena gracilis* и *Astasia longa* // Кариология и генетика простейших. Л., 1976. С. 151—158.
- Пешков М. А., Родионова Г. Б. Кариологическая характеристика размножения *Chlorella vulgaris* // Докл. АН СССР. 1964. Т. 154, № 4. С. 967—969.
- Пешков М. А., Мирсаидов Т. И., Тихомирова Л. А. Исследование хромосомных чисел и приближенных кариотипов некоторых харовых водорослей Узбекистана // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 5. С. 672—681.
- (Попова А. Ф., Ситник К. М., Кордюм Е. И., Мелешко Г. И., Сычев В. Н., Левинских М. А.) Popova A. F., Sytnik K. M., Kordyum E. I., Meleshko G. I., Sychev V. N., Levinskykh M. A. Ultrastructural and growth indices of *Chlorella* culture // Adv. Space Res. 1989. V. 9, № 11. P. 79—82.
- Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I—V // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 12. С. 1997—2001; 1972. Т. 57, № 1. С. 69—74; 1980. Т. 65, № 1. С. 60—65; 1982. Т. 67, № 2. С. 907—912; 1983. Т. 68, № 2. С. 147—151.
- Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1594—1597.
- Седова Т. В. Типы митоза и закономерности их распределения в различных классах зеленых водорослей (*Chlorophyta*) // Ботан. журн. 1990а. Т. 75, № 4. С. 470—479.
- Седова Т. В. Особенности поведения ядра и пиреноида у *Zygnema* (*Conjugatophyceae*, *Chlorophyta*) во время деления // Ботан. журн. 1990б. Т. 75, № 5. С. 593—603.
- Седова Т. В. Особенности митоза у *Microspora stagnorum* (*Chlorophyta*) // Ботан. журн. 1990в. Т. 75, № 8. С. 1082—1086.
- Седова Т. В. Морфологические особенности ядер *Spirogyra*, *Mougeotia* и *Sirogonium* (*Zygnematales*, *Conjugatophyceae*) // Новости систематики низших растений. 1990г. Т. 27. С. 21—34.
- Седова Т. В. Структурные типы ядер у улотриковых водорослей (*Chlorophyta*, *Ulotrichophyceae*) // Новости систематики низших растений. 1990д. Т. 27. С. 34—40.
- Седова Т. В. Типы митоза и закономерности их распределения в различных отделах водорослей // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 1. С. 33—41.
- Хмельевский В. Ф. Материалы к морфологии и физиологии полового процесса у низших растений // Тр. О-ва испыт. природы Харьков. ун-та. 1890—1891. Т. 25. С. 25—31.
- Цолова М. Митотичный процесс при *Dunaliella salina* // Изв. Ин-та физиол. раст. «Методий Попов». 1966. Т. 15. С. 289—295.
- ?
- Abbas A. Cultural and cytotaxonomic studies in *Chaetophorales* and two additional genera // Ph. D. Thesis. 1963.
- Abbas A. Observation on cytology of *Stigeoclonium flagelliferum* Kütz. and *Microthamnion kutzingianum* Naeg. // Phycos. 1965. V. 4, № 1. P. 14—16.
- Abbas A. Contributions to the karyology of *Chaetophorales* 1. *Caespitella pascheri* // Viscerh. 53th Indian Sci. Congr. Assoc. Sec. IV (Bot.). 1966. P. 73.
- Abbas A. Cytology of *Stigeoclonium ventricosum* Hazen // Bull. Iraq Natur. Hist. Mus. 1971. V. 5, № 1. P. 27—29.
- Abbas A., Godward M. B. E. Cytology in relation to taxonomy in *Chaetophorales* // J. Linn. Soc. Bot. 1964. V. 58, № 5. P. 499—507.
- Abbas A., Godward M. B. E. Cytological effects of gibberellic acid (gibberellin A3) on *Draparnaldia plumosa* (Vauch.) Ag. // Curr. Sci. (India). 1965. V. 34, № 24. P. 699.
- Abe K. Mitosen in Antheridium von *Sargassum confusum* Ag. // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1933. V. 8, № 3. P. 259—262.
- Abe K. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Heterochordaria*, *Scytosiphon* und *Sorocarpus* // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1935a. V. 9, № 4. P. 329—337.
- Abe K. Kopulation der Schwärmer aus unilokulärem Sporangium von *Heterochordaria abietina* // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1935b. V. 10, № 3. P. 287—290.
- Abe K. Kernphasenwechsel von *Heterochordaria abietina* // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1936. V. 11, № 2. P. 239—241.
- Abe K. Entwicklung der Fortpflanzungsorgane und Keimungsgeschichte von *Desmarestia viridis* (Müll.) Lamour. // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1938a. V. 12, № 3. P. 475—482.
- Abe K. Über die Befruchtung und die ihr folgende erste Kernteilung bei *Sargassum* // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1938b. V. 13, № 3. P. 253—257.

- Abe K. Mitosen im Sporangium von *Laminaria japonica* Aresch. // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1939. V. 14, № 4. P. 227—330.
- Abe K. Meiotische Teilung von *Dictyosiphon foeniculaceus* // Sci. Rep. Tôhoku Univ. (Ser. 4, Biol.). 1940. V. 15, № 3. P. 317—320.
- Abhayavardhani P., Sarma Y. S. R. K. Karyological studies on two taxa of *Sirogonium* Kütz. (*Conjugales, Chlorophyceae*) // Caryologia. 1981. V. 34, № 3. P. 351—356.
- Abhayavardhani P., Sarma Y. S. R. K. Karyological studies on some desmid taxa (*Conjugales, Chlorophyceae*) // Phycologia. 1982. V. 21, № 2. P. 131—136.
- Abhayavardhani P., Sarma Y. S. R. K. Cytological and cytotaxonomical studies on the genus *Spirogyra* Link (*Conjugales, Chlorophyceae*) // Cytologia. 1983. V. 48, № 3. P. 467—482.
- Acton E. Studies on nuclear division in desmids: *Hyalotheca dissiliens* (Sm.) Bréb. // Ann. Bot. 1916. V. 30, № 119. P. 379—382.
- Aghajanian J. G., Hommersand M. H. Growth and differentiation of axial and lateral filaments in *Batrachospermum sirodotii* (Rhodophyta) // J. Phycol. 1980. V. 16, № 1. P. 15—28.
- Ahmad S., Sinha J. P. Chromosome numbers in some taxa of *Chara* // Proc. Indian Sci. Congr. 1973. P. 302.
- Ajisaka T. The life history of *Acrothrix pacifica* Okamura et Yamada (*Phaeophyta, Chordariales*) in culture // Jap. J. Phycol. 1979. V. 27, № 2. P. 75—81.
- Akhaury K. D. N. Cultural, cytotaxonomic studies and effect of mutagenic chemicals some freshwater green algae (*Chlorophyceae*) of Ranchi (Bihar) // Ph. D. Thesis. 1971.
- Akins V. A cytological study of *Carteria crucifera* // Bull. Torrey Bot. Club. 1941. V. 68, № 7. P. 429—445.
- Allen C. E. Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1905. Bd 23, № 7. S. 285—292.
- Allen J. R., Roberts T. M., Loeblich A. R., III. Characterization of the DNA from the dinoflagellate *Cryptocodinium cohnii* and implications for nuclear organization // Cell. 1975. V. 6, № 1. P. 161—169.
- Askenasy E. Über die Entwicklung von *Pediastrum* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1888. Bd 6, № 3. S. 127—138.
- Athanasiadis A. The life history of *Antithamnion heterocladium* (Rhodophyta, *Ceramiales*) in culture // Bot. Mar. 1983. V. 26, № 4. P. 153—157.
- Athanasiadis A. The taxonomic recognition of *Pterothamnion crispum* (Rhodophyta, *Ceramiales*), with a survey of the carposporophyte position in genera of the *Antithamniae* // Br. Phycol. J. 1985. V. 20, № 4. P. 381—389.
- Athanasiadis A., Rueness J. Biosystematic studies of the genus *Scagelia* (Rhodophyta, *Ceramiales*) from Scandinavia: genetic variation, life histories and chromosome number // Phycologia. 1992. V. 31, № 1. P. 1—15.
- Atkinson A. W., Jr., Gunning B. E. S., John P. C. L., McCullough W. Centrioles and microtubules in *Chlorella* // Nature (London). 1971. V. 234, № 44. P. 24—25.
- Austin A. P. Meiosis in *Furcellaria fastigiata* (L.) Lamour. // Nature (London). 1955. V. 175, № 4464. P. 905.
- Austin A. P. Chromosome counts in the *Rhodophyceae* // Nature (London). 1956. V. 178, № 4529. P. 370—371.
- Austin A. P. Studies in the autecology and cytology of *Furcellaria fastigiata* (L.) Lamour. // Br. Phycol. Bull. 1957. V. 1, № 5. P. 16—17.
- Austin A. P. Iron-alum aceto-carmin staining for chromosomes and other anatomical features of *Rhodophyceae* // Stain Technol. 1959. V. 34, № 1. P. 69—75.
- Austin A. P. Life history and reproduction of *Furcellaria fastigiata* (L.) Lam. 1—2 // Ann. Bot. (N.S.). 1960a. V. 24, № 94. P. 257—274; 1960b. V. 24, № 95. P. 296—310.
- Austin A. P., Pringle J. D. Mitotic index in selected red algae in situ // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1968. V. 48, № 3. P. 609—635.
- Baker W. B. Studies in the life history of *Euglena*. I. *E. agilis* Carter // Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. 1926. V. 51, № 4. P. 321—362.
- Balakrishnan M. S. The morphology and cytology of *Melobesia farinosa* Lamour. // J. Indian Bot. Soc. (1946) 1947. V. Iyengar Commem. P. 305—319.
- Balakrishnan M. S. A cytotaxonomical investigation of Indian members of the *Cladophoraceae* // J. Indian Bot. Soc. 1961. V. Agharkar Commem. P. 34—40.

- Balakrishnan M. S., Chaugule B. B. Cytology and life history of *Batrachospermum mahabaleshwariensis* Balakrishnan et Chaugule // Cryptog. Algol. 1980. V. 1, № 2. P. 83—97.
- Bandyopadhyay S., Chatterjee P. *Chara fibrosa* var. *fibrosa* f. *keukensis* — a new record for India and its chromosome number // Phykos. 1989. V. 1—2, № 1—2. P. 178—180.
- Banerjee S. N., Horsley R. J. Cytological studies in the haploid male and female strains of *Oedogonium cardiacum* // Bot. Mag. Tokyo. 1971. V. 84, № 994. P. 270—273.
- Barlow S. B., Cattolico R. A. Mitosis and cytokinesis in the *Prasinophyceae*. I. *Mantoniella squamata* (Manton and Parke) Desikachary // Amer. J. Bot. 1981. V. 68, № 5. P. 606—615.
- Barlow S. B., Triemer R. E. The mitotic apparatus in the dinoflagellate *Amphidinium carterae* // Protoplasma. 1988. V. 145, № 1. P. 16—26.
- Bartlett R. B., South G. R. Observation on the life-history of *Bryopsis hypnoides* Lamour. from Newfoundland: a new variation in culture // Acta Bot. Neerl. 1973. V. 22, № 1. P. 1—5.
- Bech-Hansen C. W., Fowke L. C. Mitosis in *Mougeotia* sp. // Can. J. Bot. 1972. V. 50, № 9. P. 1811—1816.
- Bělař K. Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie // Ergeb. Fortsch. Zool. 1926. S. 235—654.
- Belcher J. H., Swale E. M. F. Observations on *Pteromonas tenuis* sp. nov. and *P. angulosa* (Carter) Lemm. (*Chlorophyceae, Volvocales*) by light and electron microscopy // Nova Hedwigia. 1967. V. 13. P. 353—359.
- Belcher J. H., Swale E. M. F. The microanatomy of *Phaeaster pascheri* Scherffel (*Chrysophyceae*) // Br. Phycol. J. 1971. V. 6, № 2. P. 157—169.
- Belcher J. H., Swale E. M. F. Some features of the microanatomy of *Chrysococcus cordiformis* Naumann // Br. Phycol. J. 1972. V. 7, № 1. P. 53—59.
- Berger S., Herth W., Franke W. W., Falk H., Spring H., Schweiger H. G. Morphology of the nucleo-cytoplasmic interactions during the development of *Acetabularia* cells. II. The generative phase // Protoplasma. 1975. V. 84, № 2. P. 223—257.
- Berger-Peřrot Y. Recherches sur l'*Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret (Chlorophycée, Ulotrichale) des côtes de Bretagne. I. Morphologie, cytologie, caryologie et reproduction de la variété *geniculata* (Jónsson) Berger-Peřrot // Cryptog. Algol. 1980. V. 1, № 4. P. 327—354.
- Berghs O. Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra* // Cellule. 1906. T. 23, № 1. P. 53—86.
- Berkaloff C. Les cellules méristématiques d'*Himantalia lorea* (L.) S. F. Gray. Étude au microscope électronique // J. Microsc. 1963. T. 2, № 2. P. 213—228.
- Berkaloff C., Rousseau B. Ultrastructure of male gametogenesis in *Fucus serratus* (*Phaeophyceae*) // J. Phycol. 1979. V. 15, № 2. P. 163—173.
- Berliner E. Flagellaten-Studien // Arch. Protistenkd. 1909. Bd 15, № 3. S. 297—326.
- Bernstein E. O. Physiology of an obligate photoautotroph (*Chlamydomonas moewusii*). II. The effect of light-dark cycles on cell division // Exp. Cell. Res. 1966. V. 41, № 2. P. 307—315.
- Bertaux O., Frayssinet C., Valensia R. Évolution ultrastructurale du noyau et du nucléole de *Euglena gracilis* L. au cours du cycle cellulaire // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1976. T. 282, № 13. P. 1293—1296.
- Beutlich A., Borstelmann B., Reddemann R., Speckenbach K., Schnetter R. Notes on the life histories of *Boergesenia* and *Valonia* (*Siphonocladales, Chlorophyta*) // Hydrobiologia. 1990. № 204—205. P. 425—434.
- Bhatnagar S. K. Cytotaxonomy of Charophytes of Rohilkhand division and effect of different chemicals on selected taxa // Ph. D. Thesis. 1981.
- Bhatnagar S. K. The concept of basic chromosome number in *Charophyta*. A review // Cryptog. Algol. 1983. V. 4, № 1—2. P. 111—116.
- Bhatnagar S. K. The first cytotaxonomic report in *Chara braunii* f. *novi-mexicana* (div. *Charophyta*) // Curr. Sci. (India). 1988a. V. 57, № 2. P. 89—90.
- Bhatnagar S. K. *Nitella hyalina* f. *hyalina* (DC) Ag., R.D.W.: a new chromosome count and its cytotaxonomy // Curr. Sci. (India). 1988b. V. 57, № 6. P. 343—344.
- Bhatnagar S. K. Cytological perspectives of *Charophyta*. I—II. // Phykos. 1989a. V. 28, № 1—2. P. 156—165; 1989b. V. 28, № 1—2. P. 166—177.

- Bhatnagar S. K., Johri M. Preliminary investigations on cytology and cytotaxonomy of charophytes from Rohilkhand division-11, Bareilly, India // J. Indian Bot. Soc. 1987. V. 66, № 2. P. 196—201.
- Bibby B. T., Dodge J. D. The ultrastructure and cytochemistry of microbodies in dinoflagellates // Planta. 1973. Bd 112, № 1. S. 7—16.
- Biebel P. The sexual cycle of *Netrium digitus* // Amer. J. Bot. 1964. V. 51, № 7. P. 697—704.
- Birchem R., Kochert G. Mitosis and cytokinesis in androgonidia of *Volvox carteri* f. *weismannia* // Protoplasma. 1979a. V. 100, № 1. P. 1—12.
- Birchem R., Kochert G. Development of sperm cells of *Volvox carteri* f. *weismannia* (*Chlorophyceae*) // Phycologia. 1979b. V. 18, № 4. P. 409—419.
- Bird C. J., McLachlan J. Some underutilized taxonomic criteria in *Gracilaria* (*Rhodophyta*, *Gigartinales*) // Bot. Mar. 1982. V. 25, № 12. P. 557—562.
- Bird C. J., Meer J. P. van der, McLachlan J. A comment on *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (*Rhodophyta*, *Gigartinales*) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1987. V. 62, № 4. P. 453—459.
- Blackburn S. I., Tyler P. A. Conjugation, germination and meiosis in *Micrasterias mahabuleshworensis* Hobson (*Desmidiaceae*) // Br. Phycol. J. 1980. V. 15, № 1. P. 83—93.
- Blackburn S. L., Tyler P. A. Sexual reproduction in desmids with special reference to *Micrasterias thomasi* var. *notata* (Nordst.) Grönblad // Br. Phycol. J. 1981. V. 16, № 3. P. 217—229.
- Blackler H., Katpittia A. Observations on the life-history and cytology of *Elachista fucicola* // Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. 1963. V. 39, № 4. P. 392—395.
- Blanko A., Chapman G. B. Ultrastructural features of the marine dinoflagellate *Amphidinium klebsii* (*Dinophyceae*) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1987. V. 106, № 3. P. 201—213.
- Blochmann F. Kleine Mitteilungen über Protozoen // Biol. Centralbl. 1894. Bd 14, № 3. S. 82—91.
- Bodard M. Études morphologique et cytologique d'*Helminthocladia senegalensis* (*Rhodophycées*), Némationale nouvelle à carpotetraspores et haplodiphasique // Phycologia. 1971. V. 10, № 4. P. 361—374.
- Bodenbender S., Schnetter R. Nuclear behavior during the life cycles of *Chaetomorpha*, *Ernodesmis* and *Struvea* (*Ulvophyceae*, *Chlorophyta*) under culture conditions // Cryptog. Bot. 1990. V. 1, № 4. P. 340—354.
- Bodenbender S., Krause U.R., Schnetter R. Notes on life cycles, in Colombian isolates of *Ernodesmis* and *Boodlea* (*Siphonocladales*, *Chlorophyta*) // Cryptog. Algol. 1988. V. 9, № 3. P. 279—287.
- Boillot A. Recherches sur le mode de développement des spores du genre *Gelidium* (*Rhodophycées*, *Gelidiales*) // Rev. Gén. Bot. 1963. T. 70, № 2. P. 130—137.
- Boillot A. Sur l'existence d'un tétrasporophyte dans le cycle de *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona, *Nemalionales* // C. R. Acad. Sci. Paris. 1968. T. 261, № 26. P. 4191—4193.
- Boillot A. Sur le développement des tétraspores et l'édification gamétophyte chez *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona, *Rhodophycées* (*Nemalionales*) // C. R. Acad. Sci. Paris. 1969. T. 268, № 2. P. 273—275.
- Boillot A. Cycle biologique de quelques *Nemalionales* // Botaniste. 1972. V. 55, № 1—4. P. 207—250.
- Bold H. C. The life history and cytology of *Protosiphon botryoides* // Bull. Torrey Bot. Club. 1933. V. 60, № 4. P. 241—299.
- Bold H. C. The morphology of *Chlamydomonas chlamydogama* sp. nov. // Bull. Torrey Bot. Club. 1949. V. 76, № 1. P. 101—108.
- Bold H. C. Cytology of algae // Manual Phycol. 1951. V. 27. P. 203—227.
- Bold H. C., Starr R. C. A new member of the *Phacotaceae* // Bull. Torrey Bot. Club. 1953. V. 80, № 2. P. 178—186.
- Bold H. C., Wynne M. J. Introduction to the algae: structure and reproduction. New Jersey, 1978. 706 p.
- Borden C. A., Stein J. R. Reproduction and early development in *Codium fragile* (Suringar) Hariot: *Chlorophyceae* // Phycologia. 1969a. V. 8, № 1. P. 91—99.
- Borden C. A., Stein J. R. Mitosis and mitotic activity in *Codium fragile* (Suringar) Hariot (*Chlorophyceae*) // Phycologia. 1969b. V. 8, № 3/4. P. 149—156.
- Borgert A. Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten // Arch. Protistenkd. 1910. Bd 20, № 1. S. 1—46.
- Bouck G. B. Fine structure and organelle associations in brown algae // J. Cell Biol. 1965. V. 26, № 2. P. 523—537.
- Bouck G. B., Brown D. L. Microtubule genesis and cell shape in *Ochromonas* // J. Cell Biol. 1970. V. 47, № 1. P. 22a—23a.
- Bouck G. B., Brown D. L. Microtubule biogenesis and cell shape in *Ochromonas* 1. // J. Cell Biol. 1973. V. 56, № 2. P. 340—359.
- Bouligand Y., Puiseux-Dao S., Soyer M. O. Liaisons morphologiquement définies entre chromosomes et membrane nucléaire chez certains péridiniens // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1968a. T. 266, № 12. P. 1287—1289.
- Bouligand Y., Soyer M. O., Puiseux-Dao S. La structure fibrillaire et l'orientation des chromosomes chez les dinoflagellés // Chromosoma. 1968b. V. 24, № 3. P. 251—287.
- Bourrelly P. Recherches sur les Chrysophycées // Rev. Algol., Mém. Hors-ser. 1957. № 1. P. 1—412.
- Bourrelly P. Les algues d'eau douce. Paris, 1966. T. 1. 511 p; 1968. T. 2. 438 p.
- Boyle J. A., Pickett-Heaps J. D., Carnecki D. B. Valve morphogenesis in the pennate diatom *Achnanthes coarctata* // J. Phycol. 1984. V. 20, № 4. P. 563—573.
- Brandham P. E. Polyploidy in desmids // Can. J. Bot. 1965a. V. 43, № 3. P. 405—417.
- Brandham P. E. Some new chromosome counts in the desmids // Br. Phycol. J. 1965b. V. 2, № 5. P. 451—455.
- Brandham P. E., Godward M. B. E. Ultrastructure of the nucleus of the green alga *Closterium ehrenbergii* // J. Roy. Microsc. Soc. 1965a. V. 84, № 4. P. 499—507.
- Brandham P. E., Godward M. B. E. Mitotic peaks and mitotic time in the desmidiaceae // Arch. Mikrobiol. 1965b. Bd 51, № 4. S. 393—398.
- Brandham P. E., Godward M. B. E. The inheritance of mating type in desmids // New Phytol. 1965c. V. 64, № 4. P. 428—435.
- Brandham P. E., Godward M. B. E. Meiosis in *Cosmarium botrytis* // Can. J. Bot. 1965d. V. 43, № 11. P. 1379—1386.
- Bråten T. The ultrastructure of fertilization and zygote formation in the green alga *Ulva mutabilis* Föyn // J. Cell Sci. 1971. V. 9, № 4. P. 621—635.
- Bråten T., Nordby O. Ultrastructure of meiosis and centriole behaviour in *Ulva mutabilis* Föyn // J. Cell Sci. 1973. V. 13, № 1. P. 69—81.
- Braun A. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig, 1850. 169 S.
- Bravo L. Studies on the life history of *Prasiola meridionalis* // Phycologia. 1965. V. 4, № 3. P. 177—194.
- Brawerman G. Nucleic acids. The Biology of Euglena II. New York, London, 1968. P. 97—131.
- Brawley S. H., Quatrano R. S., Wetherbee R. Fine structural studies of the gametes and embryo of *Fucus vesiculosus* L. (*Phaeophyta*). III. Cytokinesis and multicellular embryo // J. Cell Sci. 1977. V. 24, № 2. P. 275—294.
- Brawley S. H., Wetherbee R., Quatrano R. S. Fine-structural studies of the gametes and embryo of *Fucus vesiculosus* L. (*Phaeophyta*). I. Fertilization and pronuclear fusion // J. Cell Sci. 1976. V. 20, № 2. P. 233—254.
- Bristol B. M. On the life history and cytology of *Chlorochytrium grande*, sp. nov. // Ann. Bot. 1917. V. 31, № 121. P. 107—126.
- Broadwater S., Scott J. Fibrous vacuole associated organelles (FVAO's) in the *Florideophyceae*: a new interpretation of the «appareil cinétique» // Phycologia. 1983. V. 22, N 3. P. 225—233.
- Broadwater S., Scott J., Pobiner B. Ultrastructure of meiosis in *Dasya baillouviana* (*Rhodophyta*). I—II // J. Phycol. 1986a. V. 22, № 4. P. 490—500; 1986b. V. 22, № 4. P. 501—512.
- Bronchart R., Demoulin V. Unusual mitosis in the red alga *Porphyridium purpureum* // Nature (London). 1977. V. 268, № 5615. P. 80—81.
- Brooks A. E. The sexual cycle and intercrossing in the genus *Astrephomene* // J. Protozool. 1966. V. 13, № 2. P. 367—375.
- Brown V. E. The cytology and binary fission of *Peranema* // Quart. J. Microsc. Sci. 1930. V. 72. P. 403—419.

- Buffaloe N. A comparative cytological study of four species of *Chlamydomonas* // Bull. Torrey Bot. Club. 1958. V. 85, № 3. P. 157—178.
- Buffaloe N. D. Some effects of colchicine on cells of *Chlamydomonas eugametos* Moewus // Exp. Cell Res. 1959. V. 16, № 2. P. 221—231.
- Burr F. A., West J. A. Light and electron microscope observation on the vegetative and reproductive structures of *Bryopsis hypnoides* // Phycologia. 1970. V. 9, № 1. P. 17—37.
- Burr F. A., West J. A. Comparative ultrastructure of the primary nucleus in *Bryopsis* and *Acetabularia* // J. Phycol. 1971. V. 7, № 2. P. 108—113.
- Burrow E. M. Seaweeds of the British Isles. London, 1991. 238 p.
- Burzycki G. M., Waaland J. R. On the position of meiosis in the life history of *Porphyra torta* (Rhodophyta) // Bot. Mar. 1987. V. 30, № 1. P. 5—10.
- Bütschli O. Protozoa. II Abt. Mastigophora // Bronn H.G. Klassen und Ordnungen des Thier. Leipzig, 1885. S. 865—1088.
- Bütschli O. Über die sogenannten Centrialkörper der Zelle und ihre Bedeutung // Verh. Natur. Med. Veriens Heidelberg N. F. 1891. Bd 4. S. 535—538.
- Cáceres E. J., Robinson D. G. Ultrastructural studies on *Sphaeroplea annulina* (Chlorophyceae). I—II // J. Phycol. 1980. V. 16, № 3. P. 313—320; 1981. V. 17, № 2. P. 173—180.
- Cachon J., Cachon M. Observations on the mitosis and on the chromosome evolution during the life cycle of *Oodinium*, a parasitic dinoflagellate // Chromosoma. 1977. V. 60, № 3. P. 237—251.
- Cachon J., Cachon M., Bouquaheux F. *Myxodinium pipiens* gen. nov., sp. nov., péridinien parasite d'*Halosphaera* // Phycologia. 1970. V. 8, № 2. P. 157—164.
- Cachon J., Cachon M., Salvano P. The nuclear division of *Oxyrrhis marina*: an example of the role played by the nuclear envelope in chromosome segregation // Arch. Protistenkd. 1979. Bd 122, № 1/2. S. 43—54.
- Cann J. P., Pennick N. C. The fine structure of *Chlamydomonas bullosa* Butcher // Arch. Protistenkd. 1982. Bd 125, № 1—4. S. 241—248.
- Caram B. Sur l'alternance de générations et de phases cytologiques chez le *Sauvageangloia griffithsiana* (Greville) Hamel. // C. R. Acad. Sci., Paris. 1961. T. 252, № 4. P. 594—596.
- Caram B. Sur la sexualité et l'alternance de générations d'une phéophycée: le *Striaria attenuata* // C. R. Acad. Sci., Paris (Gr. 11). 1964. T. 259, № 15. P. 2495—2497.
- Caram B. Recherches sur la reproduction et la cycle sexué de quelques phéophycées // Vie et Milieu. 1965. T. 16, № 1A. P. 21—221.
- Caram B. Le cycle de reproduction des phéophycées — phéosporées et ses modifications // Soc. Bot. Fr. Mém. 1972. P. 151—160.
- Carefoot J. R. Sexual reproduction and intercrossing in *Volvulina steinii* // J. Phycol. 1966. V. 2, № 4. P. 150—156.
- Carroll J. W., Deason T. Some chromosome number of *Draparnaldia* // J. Phycol. 1969. V. 5, № 1. P. 48—53.
- Carter N. The cytology of the *Cladophoraceae* // Ann. Bot. 1919. V. 33, № 132. P. 467—478.
- Carter N. Studies on the chloroplasts of desmids. IV // Ann. Bot. 1920. V. 34, № 139. P. 305—319.
- Carter N. An investigation into the cytology and biology of the *Ulvaceae* // Ann. Bot. 1926. V. 40, № 159. P. 665—689.
- Carter P. W. The life-history of *Padina pavonia*. I. The structure and cytology of the tetrasporangial plant // Ann. Bot. 1927. V. 41, № 161. P. 139—159.
- Cavalier-Smith T. The kingdom Chromista: origin and systematics // Progr. Phycol. Res. 1986. V. 4. P. 309—349.
- Cave M. S., Pocock M. A. Caryological studies in the *Volvocaceae* // Amer. J. Bot. 1951. V. 38, № 10. P. 800—811.
- Cave M. S., Pocock M. A. The variable chromosome number in the *Astrephomene gubernaculifera* // Amer. J. Bot. 1956. V. 43, № 2. P. 122—134.
- Cazalas R. Sur l'évolution du vacuome des *Chara* et *Nitella* dans ses relations avec les mouvements cytoplasmiques // Botaniste. 1930. T. 21, № 3—4. P. 75—79.
- Cetta C. M., Anderson D. M. Cell cycle studies of the dinoflagellates *Gonyaulax polyedra* Stein and *Gyrodinium uncatenum* Hulburt during asexual and sexual reproduction // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. V. 135, № 1. P. 69—83.
- Chambers T. C., Mercer F. V. Comparative physiology of *Chara australis*. II // Austral. J. Biol. Sci. 1964. V. 17, № 2. P. 372—387.
- Chan K.-Y. Comparative nuclear cytology of *Coelastrum* // Can. J. Bot. 1974. V. 52, № 11. P. 2365—2368.
- Chan K.-Y., Wong S. L. L., Wong M. H. Observations on *Chaetomorpha brachygona* Harv. (Chlorophyta, Cladophorales). 1. Ultrastructure of the vegetative cells // Phycologia. 1979. V. 17, № 4. P. 419—429.
- Chapman V. J. The *Siphonocladales* // Bull. Torrey Bot. Club. 1954. V. 81, № 1. P. 76—82.
- Chapman V. J. The *Chlorophyta* // Oceanogr. Mar. Biol. Rev. 1964. V. 2. P. 193—228.
- Chatterjee P. Some additions to the *Charophytes* of West Bengal // Bull. Bot. Soc. Bengal, India. 1975. V. 29, № 2. P. 105—109.
- Chatterjee P. Cytotaxonomical studies of West Bengal *Charophyta*: karyotype analysis in *Chara braunii* // Hydrobiologia. 1976a. V. 49, № 2. P. 171—174.
- Chatterjee P. Cytotaxonomic studies on *Chara socotrensensis* Nordst. in Kuhn. f. *nuda* (Pal) R. D. W. from West Bengal, India // Cytologia. 1976b. V. 41, № 6. P. 659—663.
- Chatton E. Les péridinien parasites. Morphologie, reproduction, éthologie // Arch. Zool. Exp. Gén. 1920. T. 59. P. 1—475.
- Chatton M. E. Sur un mécanisme cinétique nouveau: la mitose syndinienne chez les péridinien parasites plasmodiaux // C. R. Acad. Sci., Paris. 1921. T. 173, № 11. P. 859—862.
- Chaudhary B. R. Meiotic chromosome number in *Cladophora callicoma* Kütz. // Israel J. Bot. 1978. V. 27, № 3—4. P. 212—216.
- Chaudhary B. R. Some observations on the morphology, reproduction and cytology of genus *Uronema* Lagerh. (Ulotrichales, Chlorophyceae) // Phycologia. 1979a. V. 78, № 3. P. 299—302.
- Chaudhary B. R. Nuclear cytology of *Enteromorpha compressa* (L.) Grev. from Indian waters // Bot. Mar. 1979b. V. 22, № 5. P. 229—231.
- Chaudhary B. R., Agrawal S. B. Some observations on a new cytotype of *Eudorina elegans* Ehr. (Volvocales) // Microbios Lett. 1980. V. 13, № 50. P. 75—78.
- Chaudhary B. R., Prasad R. N. Contributions to the karyology of euglenoid flagellates. III—IV // J. Indian Bot. Soc. 1986a. V. 65, № 4. P. 369—372; Cytologia. 1986b. V. 51, № 4. P. 723—729.
- Chaudhary B. R., Sarma Y. S. R. K. Observations on certain aspects of reproduction and karyology of *Hormidium rivulare* Kütz. and *Klebsormidium flaccidum* (Kütz.) Silva et al. // J. Indian Bot. Soc. 1978. V. 37, № 2. P. 185—191.
- Chen L. C. M., Tdelste T., Bird C., Yabu H. A culture and cytological study of the life history of *Nemalion helminthoides* (Rhodophyta, Nemaliales) // Proc. Nova Scotian Inst. Sci. 1978. V. 28, № 3—4. P. 191—199.
- Chennaveeraiah M. S., Bharati S. G. Morphological and cytological observations on *Chara gymnopitys* A.Br. // Cytologia. 1974. V. 39, № 3. P. 443—451.
- Cholnoky B. Über die Auxosporenbildung von *Rhoicosphenia curvata* (Kg.) Grun. // Arch. Protistenkd. 1927a. Bd 60, № 1. S. 8—33.
- Cholnoky B. Über Kern- und Zellteilung des *Diatoma vulgare* Bory // Ungar. Bot. Blätt. 1927b. Bd 26, № 1. S. 69—94.
- Cholnoky B. Über die Auxosporenbildung der *Anomoeoneis sculptata* (E.) Cl. // Arch. Protistenkd. 1928. Bd 63, № 1—2. S. 23—57.
- Cholnoky B. Über Bau und Entwicklung des *Stigeoclonium tenue* (Ag.) Kütz. // Arch. Hydrobiol. 1929a. Bd 20. S. 323—337.
- Cholnoky B. Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung // Arch. Protistenkd. 1929b. Bd 68, № 3. S. 471—502.
- Cholnoky B. Planogonidien- und Gametenbildung bei *Ulothrix variabilis* Kütz. // Belh. Bot. Centralbl. 1932a. Bd 49, № 1. S. 221—238.
- Cholnoky B. Beiträge zur Kenntnis der Karyologie von *Microspora stagnorum* // Ztschr. Zellforsch. Mikrosk. Anatom. 1932b. Bd 16, № 3. S. 707—722.
- Cholnoky B. Vergleichende Studien über Kern- und Zellteilung der fadenbildenden Conjugaten // Arch. Protistenkd. 1932c. Bd 78, № 3. S. 522—542.
- Cholnoky B. Beiträge zur Kenntnis der Karyologie der Diatomeen // Arch. Protistenkd. 1933. Bd 80, № 2. S. 321—348.
- Cholnoky B. Über Bau und Entwicklung der Alge *Chaetopeltis orbicularis* // Österr. Bot. Ztschr. 1934. Bd 83, № 3. S. 187—213.

- Chowdary Y. B. K. Cytology of *Trentepohlia* and *Cephaleuros* // Proc. Symp. Algal. New Delhi, 1959. 1960. P. 65—69.
- Chowdary Y. B. K. Observations on the cytology of *Cylindrocapsa scytonemoides* Randhawa // Cytologia. 1963. V. 28, № 4. P. 360—364.
- Chowdary Y. B. K. A cytological race of *Uronema terrestre* Mitra // J. Indian Bot. Soc. 1964a. V. 43, № 2. P. 249—252.
- Chowdary J. B. K. Cytology of *Oedogonium terrestris* Randhawa // J. Indian Bot. Soc. 1964b. V. 43, № 2. P. 253—256.
- Chowdary Y. B. K. A cytological study of *Schizomeris leibleinii* Kütz. // Rev. Algal. 1967a. V. 8, № 4. P. 302—306.
- Chowdary Y. B. K. Cytological observations on some chlorococcoid green algae // Caryologia. 1967b. V. 20, № 3. P. 233—238.
- Chowdary Y. B. K. The chromosome number of some species of the genus *Stigeoclonium* Kütz. // Cytologia. 1967c. V. 32. P. 174—179.
- Chowdary Y. B. K. Cytological observations on two siphonaceous marine algae // Bot. Mar. 1970. V. 13, № 1. P. 3—5.
- Chowdary Y. B. K. Further observations on cytological races in *Schizomeris leibleinii* Kütz. // Phykos. 1973. V. 12, № 1—2. P. 5—7.
- Chowdary Y. B. K., Mathew T. Cytological observations on some members of *Oocystaceae* // Phykos. 1982. V. 21, № 1—2. P. 1—9.
- Chowdary Y. B. K., Singh S. J. On the cytology of *Trichosolen mucronata* (Boergs.) Taylor (= *Pseudobryopsis mucronata* Boergs.) // Phykos. 1969. V. 8, № 1—2. P. 28—30.
- Chowdary Y. B. K., Singh S. J. Observations on the cytology of *Neomeris annulata* Dickie // Phykos. 1984a. V. 23, № 1—2. P. 171—177.
- Chowdary Y. B. K., Singh S. J. Karyological studies on *Valoniopsis* Boergs. and *Cladophoropsis* Boergs., from Indian coast // Phykos. 1984b. V. 23, № 1—2. P. 178—184.
- Chowdary Y. B. K., Singh S., Jose G. On the cytology *Bryopsis* Lamouroux from Indian coast // Phykos. 1982. V. 21, № 1—2. P. 32—39.
- Christensen T. Alger. Botanik, 2. Systematisk Botanik, 2. Copenhagen, 1962. 178 p.; 1966. 190 p.
- Christensen T. Algae. A taxonomic survey, 2. Copenhagen, 1980. 216 p.
- Chunosoff L., Hirshfield H. I. Nuclear structure and mitosis in the dinoflagellate *Gonyaulax monilata* // J. Protozool. 1967. V. 14, № 2. P. 157—163.
- Chunosoff L., Hirshfield H. I. The effects of chloramphenicol and actinomycin D on the nucleus of the dinoflagellate *Gonyaulax monilata* // J. Gen. Microbiol. 1968. V. 58, № 2. P. 281—283.
- Claussen H. Zur Entwicklungsgeschichte von *Phyllophora brodiaei* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1929. Bd 47, № 9. S. 544—547.
- Clayton M. N. The morphology, anatomy and life history of a complanate form of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonales, Phaeophyta) from Southern Australia // Mar. Biol. (Berlin). 1982. Bd 38, № 2. S. 201—208.
- Clayton M. N., Beakes G. W. Effects of fixatives on the ultrastructure of physodes in vegetative cells of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae, Phaeophyta) // J. Phycol. 1983. V. 19, № 1. P. 4—16.
- Cleland R. E. The cytology and life-history of *Nemalion multifidum* Ag. // Ann. Bot. 1919. V. 33, № 131. P. 323—351.
- Clint H. B. The life-history and cytology of *Sphacelaria bipinnata* Sauv. // Publ. Hartley Bot. Lab. Univ. Liverpool. 1927. № 3. P. 5—23.
- Cocucci A. E. Chromosomas gaméticos de *Chara contraria* A. Br. (Characeae) // Kurtziana. 1961. T. 1. P. 303—304.
- Cole K. The cytology of *Eudesme virescens* (Carm.) J. Ag. I. Meiosis and chromosome number // Can. J. Bot. 1967a. V. 45, № 5. P. 665—673.
- Cole K. Chromosome number in the *Phaeophyceae* // Can. J. Genet. Cytol. 1967b. V. 9, № 3. P. 519—530.
- Cole K. Additional chromosome number in the *Phaeophyceae* // Can. J. Genet. Cytol. 1968. V. 10, № 3. P. 670—672.
- Cole K. The cytology of *Eudesme virescens* (Carm.) J. Ag. II. Ultrastructure of cortical cell // Phycologia. 1969. V. 8, № 1. P. 101—108.
- Cole K. Observation on the life history of *Bangia fuscopurpurea* // Mém. Soc. Bot. Fr. 1972. P. 231—236.
- Cole K. M. Chromosomes // Biology of the red algae. Cambridge, 1990. P. 73—101.
- Cole K., Akitobi S. The life cycle of *Prasiola meridionalis* Setchell et Gardner // Can. J. Bot. 1963. V. 41, № 5. P. 661—668.
- Cole K., Lin S. C. The cytology of *Leathesia difformis*. I. Fine structure of vegetative cells in field and cultured material // Syesis. 1968. V. 1, № 1. P. 103—119.
- Cole K., Sheath R. G. Ultrastructural changes in major organelles during spermatial differentiations in *Bangia* (Rhodophyta) // Protoplasma. 1980. V. 102, № 3/4. P. 253—279.
- Cole G. T., Wynne M. J. Nuclear pore arrangement and structure of the Golgi complex in *Ochromonas danica* (Chrysophyceae) // Cytobios. 1973. V. 8, № 31. P. 161—173.
- Cole K. M., Hymes B. J., Sheath R. G. Karyotypes and reproductive seasonality of the genus *Bangia* (Rhodophyta) in British Columbia, Canada // J. Phycol. 1983. V. 19, № 2. P. 136—145.
- Coleman A. W. Sexual isolation in *Pandorina morum* // J. Protozool. 1959. V. 6, № 2. P. 249—264.
- Coleman A. W., Zollner J. Cytogenetic polymorphism within the species *Pandorina morum* Bory de St. Vincent (Volvocaceae) // Arch. Protistenkd. 1977. Bd 119, № 3. S. 224—232.
- Coll J., Filho E. C. Nuclear state of reproductive cells of *Porphyra leucosticta* Thuret in Le Jolis (Rhodophyta, Bangiales) // Phycologia. 1977. V. 16, № 3. P. 227—229.
- Comelles M. *Tolypella salina* Corillion, Charoficea nueva para Espana // Ann. Jard. Bot. Madrid. 1985. V. 42, № 2. P. 293—298.
- Comings D. E., Okada T. A. Association of chromatin fibers with the annuli of the nuclear membrane // Exp. Cell Res. 1970. V. 62, № 3. P. 293—302.
- Conard A. Sur l'association temporaire de la caryotine et de la substance nucléolaire au cours des phénomènes de division chez les *Degagnya* et les *Spirogyra* // C. R. Soc. Biol., Paris. 1933. T. 113, № 1. P. 93—96.
- Conway E., Cole K. Observations on an unusual form of reproduction in *Porphyra* (Rhodophyceae, Bangiales) // Phycologia. 1973. V. 12, № 3/4. P. 213—225.
- Cordeiro-Marino M., Fujii M. T. *Laurencia catarinensis* (Rhodomelaceae, Rhodophyta), a new species from Ilha de Santa Caarina, Brazil. // Revta Brasil. Bot. 1985. V. 8, № 1. P. 47—53.
- Cordeiro-Marino M., Fujii M. T., Yamagishi-Tomita N. Morphological and cytological studies on Brazilian *Laurencia*. I. *L. arbuscula* Sonder (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Rickia 1983. V. 10, № 1. P. 29—39.
- Cordeiro-Marino M., Yamagishi-Tomita N., Yabu H. Nuclear divisions in the tetrasporangium of *Acanthophora specifera* (Vahl) Boergesen and *Laurencia papillosa* (Forsk.) Greville // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1974. V. 25, № 2. P. 79—81.
- Corillion R. Les Charophycées de France et d'Europe occidentale // Ph. D. Thesis. 1955; Bull. Soc. Sci. Bretagne (Hors-sér.). 1957. T. 32, № 1—2. P. 1—499.
- Corillion R. *Tolypella salina*, sp. nov., Charophycée nouvelle des marais de Croix-de-Vie (Vendée) // Rev. Algal. 1960. V. 5, № 3. P. 198—207.
- Corillion R. Flore des Charophytes (Characées) du Massif Armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale // Flore et végétation du Massif Armoricain. Paris, 1975. T. 4. P. 11—215.
- Corillion R., Guerlesquin M. Premières observation cytotaxonomiques sur le genre *Tolypella* (Charophycées) // Bull. Soc. Et. Sci. d'Angers (N.S.). 1959. T. 2, № 89. P. 167—179.
- Corillion R., Guerlesquin M. Nouvelles observations sur *Chara fragifera* Du Rien (Charophycées). Interprétations taxonomiques // Bull. Mayenne-Sci., Paris. 1966. P. 49—57.
- Corillion R., Guerlesquin M. Les Charophycées de la Brenne // Bull. Soc. Bot. Fr. 1969. T. 116, 97-e Sess. extraordinaire. P. 81—102.
- Corillion R., Guerlesquin M. Recherches sur les Charophycées d'Afrique occidentale (Systematique, Phytogeographie et Ecologie, Cytologie) // Bull. Soc. Sci. Bretagne (Hors-sér.). 1972. T. 47, № 1. P. 1—169.

- Corillion R., Gillet C., Guerlesquin M. Critères cytologiques et écologiques en faveur du maintien d'un genre *Charopsis* chez les Charophycées // Bull. Soc. Sci. Bretagne (Hors.-sér.). 1959. T. 34, № 1/2. P. 65—73.
- Coss R. A. Mitosis in *Chlamydomonas reinhardtii*: basal bodies and the mitotic apparatus // J. Cell Biol. 1974. V. 63, № 1. P. 325—329.
- Coss R. A., Pickett-Heaps J. D. Gametogenesis in the green alga *Oedogonium cardiacum*. II. Spermiogenesis // Protoplasma. 1974. V. 81, № 2—3. P. 297—311.
- Costas E., Goyanes V. J. Ultrastructure and division behaviour of dinoflagellate chromosomes // Chromosoma. 1987. V. 95, № 6. P. 435—441.
- Cox E. Phytoflagellates. N. Y.; Amsterdam; Oxford. 1980. V. 2. 473 p.
- Cox E. Observation on the morphology and vegetative cell division of the diatom *Donkinia recta* // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1981. V. 34, № 4. P. 497—500.
- Crawford R. The protoplasmic ultrastructure of the vegetative cell of *Melosira varians* C. A. Ag. // J. Phycol. 1973. V. 9, № 1. P. 50—61.
- Crawley J. C. W. The fine structure of *Acetabularia mediterranea* // Exp. Cell Res. 1963. V. 32, № 2. P. 368—378.
- Crawley J. C. W. The fine structure of isolated *Acetabularia* nuclei // Planta. 1965. Bd 65, № 3. S. 205—217.
- Czurda V. Über ein bisher wenig beobachtetes Gebilde und andere Erscheinungen im Kerne von *Spirogyra* (*setiformis* Kütz.). (Zur Cytologie der Gattung *Spirogyra*. II) // Arch. Protistenkd. 1922. Bd 45, № 2. S. 163—199.
- Czurda V. Conjugatae // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1937. Bd 6/2 B, Abt. II. S. 1—154.
- Daily F. K. Some observation on the occurrence and distribution of the *Characeae* of Indiana // Indiana Acad. Sci. 1958. V. 68, № 1. P. 95—107.
- Dammann H. Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen // Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgol., N. F.). 1930. Bd 18, № 4. S. 1—37.
- Dangeard P. A. Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou l'histoire d'une cellule // Botaniste. 1898. № 2—6. P. 65—240.
- Dangeard P. A. Observations sur le développement du *Pandorina morum* // Botaniste. 1900a. № 7. P. 192—211.
- Dangeard P. A. Étude comparative de la zoospore et du spermatozoïde // Botaniste. 1900b. № 7. P. 269—272.
- Dangeard P. A. Étude sur la structure de la cellule et ses fonction le *Polytoma uvella* // Botaniste. 1901a. № 8. P. 5—58.
- Dangeard P. A. Recherches sur les Eugliniens // Botaniste. 1901b. № 8. P. 97—357.
- Dangeard P. A. Sur les phénomènes de fécondation chez les *Zygnema* // C. R. Acad. Sci., Paris. 1909. T. 148, № 21. P. 1406—1407.
- Dangeard P. A. Études sur le développement et la structure des organismes inférieures // Botaniste. 1910. T. 11, № 1. P. 1—311.
- Dangeard P. A. Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra* // Botaniste. 1927. T. 18, № 1—6. P. 183—244.
- Dangeard P. A. Mémoire sur la famille des pérudinies // Botaniste. 1938. T. 29, № 1—4. P. 3—182.
- Dangeard P. A. Nouvelles observations sur la *Vacuolaria virescens* Clenk. // Botaniste. 1939. T. 29, № 5—6. P. 311—334.
- Das R. N. The cytological studies on three species of *Oedogonium* Link, from Ranchi (Bihar) // J. Indian Bot. Soc. 1971. V. 50, № 2. P. 175—179.
- Davies J. M., Ferrier N. C., Johnston C. S. The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapteron of *Laminaria* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1973. V. 53, № 2. P. 237—246.
- Davis B. M. Kerntheilung in der Tetrasporenmutterzelle bei *Corallina officinalis* L. var. *mediterranea* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1898. Bd 16, № 8. S. 266—272.
- Davis B. M. Spore formation in *Derbesia* // Ann. Bot. 1908. V. 22, № 85. P. 1—20.
- Davis P. H., Haywood V. H. Principles of angiosperm taxonomy. Edinburgh, London, 1963. 257 p.
- Dawson A. E. E. Studies in the *Fucales* of New Zealand 2. Observations on the female frond of *Carpophyllum flexuosum* (Esp.) Grev. // New. Phytol. 1940. V. 39, № 2. P. 283—302.
- Dawson P. A. Observations on the structure of some forms of *Gomphonema parvulum* Kütz. II. The internal organization // J. Phycol. 1973. V. 9, № 2. P. 165—175.
- Deason T. R., Darden W. H. The male initial and mitosis in *Volvox* // Contributions in Phycology. Kansas, 1971. P. 67—79.
- Deason T. R., Floyd G. L. Comparative ultrastructure of three species of *Chlorosarcina* (*Chlorosarcinaceae*, *Chlorophyta*) // J. Phycol. 1987. V. 23, № 1. P. 187—195.
- Deason T. R., O'Kelly C. J. Mitosis and cleavage during zoosporogenesis in several coccoid green algae // J. Phycol. 1979. V. 15, № 4. P. 371—378.
- Deason T. R., Schnepf E. Fine structure of *Nautococcus mammilatus* (*Chlorococcales*, *Chlorophyceae*), a coccoid alga with tomentose cell wall // J. Phycol. 1977. V. 13, № 3. P. 218—224.
- Deason T. R., Butler G. L., Rhyne C. *Rhodella reticulata* sp. nov., a new coccoid rhodophycean alga (*Porphyridiales*) // J. Phycol. 1983. V. 19, № 1. P. 104—111.
- Deason T. R., Ryals P., O'Kelly J., Bullock K. Fine structure of mitosis and cleavage in *Friedmannia israelensis* (*Chlorophyceae*, *Chlorosarcinaceae*) // J. Phycol. 1979. V. 15, № 4. P. 452—457.
- Debski B. Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis* // Jahrb. Wiss. Bot. 1897. Bd 30, № 2—3. S. 227—248.
- Debski B. Weitere Beobachtungen an *Chara fragilis* Desv. // Jahrb. Wiss. Bot. 1898. Bd 32, № 4. S. 635—668.
- Delay C. Observations cytologiques sur les Characées. I. L'évolution du noyau pendant la spermiogénèse de *Chara vulgaris* L. // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1949. T. 11, № 3—4. P. 315—332.
- Delay C. Nombres chromosomiques chez les Cryptogames (des 1938 à 1953) // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1953. T. 14, № 2. P. 59—108.
- Delay C., Carpentier S. Action de la colchicine sur *Chara vulgaris* L. 1. Action sur les filaments spermatogènes // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1955. T. 16, 3—4. P. 415—484.
- Delepine R., Asensi A. *Asteronema* nov. gen. nouveau genre de phéophycée Australe // Bull. Soc. Bot. Fr. 1975. T. 122, № 7—8. P. 295—304.
- Del Grosso T. Karyological study on *Pithophora pragensis* Sula // Caryologia. 1984. V. 37, № 3. P. 249—251.
- Del Grosso F., Pogliani M. Studio cariologia in *Batrachospermum* Roth // Inform. Bot. Ital. 1977. V. 13, № 1. P. 36—37.
- Desikachary T. V. Taxonomy of algae // Mem. Indian Bot. Soc. 1958. V. 1, № 1. P. 52—62.
- Dixon P. S. Nuclear observations of two British species of *Gelidium* // Br. Phycol. Bull. 1955. V. 1, № 2. P. 4.
- Dixon P. S. The *Rhodophyceae* // The chromosomes of the algae. London, 1966. P. 168—204.
- Dodge J. D. The nucleus and nuclear division in the *Dinophyceae* // Arch. Protistenkd. 1963a. Bd 106, № 3. S. 442—452.
- Dodge J. D. Chromosome number in some marine dinoflagellates // Bot. Mar. 1963b. V. 5, № 4. P. 121—127.
- Dodge J. D. Chromosome structure in the *Dinophyceae*: the spiral chromonema // Arch. Mikrobiol. 1963c. Bd 45, № 1. S. 46—57.
- Dodge J. D. Chromosome structure in the *Dinophyceae*. II. Cytochemical studies // Arch. Mikrobiol. 1964a. Bd 47, № 1. S. 66—80.
- Dodge J. D. Nuclear division in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* // J. Gen. Microbiol. 1964b. V. 36, № 2. P. 269—276.
- Dodge J. D. Chromosome structure in the dinoflagellates and the problem of the mesocaryotic cell // Abstr. Int. Congr. Protozool., ser. Excerpta Medica. 1965. P. 264—265.
- Dodge J. D. The *Dinophyceae* // The chromosomes of the algae. London, 1966. P. 96—115.
- Dodge J. D. Fine structure of the *Pyrrophyta* // Bot. Rev. 1971a. V. 37, № 4. P. 481—508.
- Dodge J. D. A dinoflagellate with both a mesokaryotic and a eukaryotic nucleus. I. Fine structure of the nuclei // Protoplasma. 1971b. V. 73, № 2. P. 145—157.
- Dodge J. D. The fine structure of algal cells. London, New York, 1973. 245 p.
- Dodge J. D., Bibby B. T. The *Prorocentrales* (*Dinophyceae*) I. A comparative account of fine structure in the genera *Prorocentrum* and *Exuviaella* // J. Linn. Soc. Bot. 1973. V. 67, № 2. P. 175—187.

- Dodge J. D., Crawford R. M. Fine structure of the dinoflagellate *Amphidinium carteri* Hulbert // Protistology. 1968. V. 4, № 3. P. 231—242.
- Dodge J. D., Crawford R. M. The fine structure of *Gymnodinium fuscum* (Dinophyceae) // New Phytol. 1969. V. 68, № 3. P. 613—618.
- Dodge J. D., Crawford R. M. The morphology and fine structure of *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae) // J. Phycol. 1970. V. 6, № 2. P. 137—149.
- Dodge J. D., Crawford R. M. Fine structure of the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*. I. The general structure of the cell // Protistology. 1971. V. 7, № 2. P. 295—303.
- Doflein F. *Polytomella agilis* // Zool. Anzeig. 1916. Bd 47. S. 273—282.
- Doflein F. Beiträge zur Kenntnis von Bau und Teilung der Protozoenkerne. 1. Die Kernteilung von *Polytomella agilis* Ar. 2. Die Zell- und Kernteilung bei *Ochromonas granularis* n. sp. // Zool. Anzeig. 1918. Bd 49. S. 289—306.
- Doflein F. Studien zur Naturgeschichte der Protozoen X. Über *Polytomella agilis* Arago, nebst Bemerkungen über die Kernteilung bei den Protozoen und Stoffwechsel der Zuckerflagellaten // Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontog. Tiere. 1919. Bd 41. S. 1—112.
- Doraiswami S. On the morphology and cytology of *Eudorina indica* Iyengar // J. Indian Bot. Soc. 1940. V. 19, № 2. P. 113—139.
- Doraiswami S. Nuclear division in *Spirogyra* // J. Indian Bot. Soc. 1946. V. 25, № 1. P. 19—36.
- Doubt D. G. Notes on two species of *Gymnogongrus* // Amer. J. Bot. 1935. V. 22, № 3. P. 294—310.
- Drawert H., Mix M. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. III, IV, XI // Flora. 1961a. Bd 150, № 2/3. S. 185—190; Ztschr. Naturforsch. 1961b. Bd 16B. S. 546—551; Portugal. Acta Biol. (Ser. A). 1963. T. 7, № 1. P. 17—28.
- Drew K. M. Contributions to the cytology of *Spermothamnion turneri* (Mert.) Aresch. I. The diploid generation // Ann. Bot. 1934. V. 48, № 191. P. 549—573.
- Drew K. M. *Spermothamnion snyderae* Farlow, a floridean alga bearing polysporangia // Ann. Bot. (N.S.). 1937. V. 1, № 3. P. 463—476.
- Drew K. M. An investigation of *Plumaria elegans* (Bonnem.) Schmitz with special reference to triploid plants bearing parasporangia // Ann. Bot. (N.S.). 1939. V. 3, № 10. P. 347—367.
- Drew K. M. Contribution to the cytology of *Spermothamnion turneri* (Mert.) Aresch. II. The haploid and triploid generations // Ann. Bot. (N. S.). 1943. V. 7, № 25. P. 23—30.
- Drew K. M. Nuclear and somatic phases in the Florideae // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1944. V. 19. P. 105—120.
- Drew K. M. Life histories in the algae with special reference to the Chlorophyta, Phaeophyta and Rhodophyta // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1955. V. 30. P. 343—390.
- Drum R.W., Pankratz H. S. Fine structure of diatom centrosome // Science. 1963. V. 142, № 3588. P. 61—63.
- Dube M. A. On the life history of *Monostroma fuscum* (Postels et Ruprecht) Wittr. // J. Phycol. 1967. V. 3, № 1. P. 64—73.
- Dubois-Tylski T. Le cycle de *Closterium moniliferum* in vitro // Mém. Soc. Bot. Fr. 1972. P. 183—200.
- Dubois-Tylski T. Evolution ultrastructurale de la zygospore du *Closterium moniliferum* (Bory) Ehr. // Rev. Algol. 1978. V. 13, № 2. P. 211—224.
- Dunn L. C. Nucleus and cytoplasm as vehicles of heredity // Amer. Natural. 1917. V. 51, № 605. P. 286—300.
- Dürr G. Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Panzer von Dinoflagellaten. I. *Gonyaulax polyedra* // Arch. Protistenkd. 1979. Bd 122, № 1/2. S. 55—87.
- Eckhardt R., Schnetter R. Failure of karyogamy after gamete mating in *Derbesia tenuissima* (Chlorophyceae) // Naturwissenschaften. 1984. Bd 71, № 4. S. 140—641.
- Edgar L. A. Fine structure of *Caloneis amphisbaena* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. 1980. V. 16, № 1. P. 62—72.
- Elliott A. M. Morphology and life history of *Haematococcus pluviales* // Arch. Protistenkd. 1934. Bd 82, № 2. S. 250—272.
- Elliot E., Moss B. Incidence of meiosis in the life-cycle of *Halidrys siliquosa* Lyngb. // Nature (London). 1953. V. 171, № 4347. P. 357—369.
- Enomoto S., Hirose H. On the life-history of *Anadyomene wrightii* with special reference to the reproduction, development and cytological sequences // Bot. Mag. Tokyo. 1970. V. 83, № 986. P. 270—288.
- Entz G. Cytologische Beobachtungen an *Polytoma uvella* // Vorl. Mitt. Verh. Dt. Zool. Ges. 1913. Bd 23. S. 249—252.
- Entz G. Über mitotische Teilung von *Polytoma uvella* // Arch. Protistenkd. 1918. Bd 38, № 3. S. 324—354.
- Entz G. Über die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella* // Arch. Protistenkd. 1921. Bd 43, № 2. S. 415—430.
- Erben K. Untersuchungen über Auxosporenentwicklung und Meioseauslösung an *Melosira nummuloides* (Dillw.) C. A. Agardh. // Arch. Protistenkd. 1959. Bd 104, № 1. S. 165—210.
- Ernst A. Über Pseudj-Hermaphroditismus und andere Missbildungen der Oogonien von *Nitella syncarpa* (Thuill.) Kütz. // Flora. 1901. Bd 88, № 1. S. 1—36.
- Ernst A. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis // Ztschr. Ind. Vererb. 1917. Bd 17, № 3. S. 203—250.
- Ernst A. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, 1918. 211 S.
- Ernst-Schwarzenbach M. Zur Kenntnis der Fortpflanzungsmoder der Braunalge *Halopteris filicina* (Gratel) Kütz. // Publ. Star. Zool. Napoli. 1957. V. 29, № 3. S. 347—388.
- Escocoyez E. Le noyau et la caryocinèse chez le *Zygnema* // Cellule. 1907. T. 24, № 2. P. 355—367.
- Escocoyez E. Caryocinèse centrosome et kinoplasma dans le *Stypocaulon scoparium* // Cellule. 1909. T. 25, № 1. P. 181—201.
- Ettl H. *Xanthophyceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, New York, 1978. Bd 3, Teil I. 530 S.
- Ettl H. *Chlorophyta* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1983. Bd 9. 807 S.
- Ettl H., Manton I. Die feinere Struktur von *Pedinomonas minor* Korschikoff // Nova Hedwigia. 1964. V. 3, № 3. P. 423—451.
- Evans L. V. A modified acetocarmine squash technique for the *Fucaceae* // Br. Phycol. Bull. 1962a. V. 2, № 3. P. 185—188.
- Evans L. V. Cytological studies in the genus *Fucus* // Ann. Bot. (N.S.). 1962b. V. 26, № 103. P. 345—360.
- Evans L. V. A large chromosome in the laminarian nucleus // Nature (London). 1963. V. 198, № 4876. P. 215.
- Evans L. V. Cytological studies in the *Laminariales* // Ann. Bot. (N.S.). 1965. V. 29, № 116. P. 541—562.
- Evans L. V. The *Phaeophyceae* I // The chromosomes of the algae. London, 1966. P. 122—148.
- Evans L. V. Electron microscopical observation on a new red algal unicell, *Rhodella maculata* gen. nov., sp. nov. // Br. Phycol. J. 1970. V. 5, № 1. P. 1—13.
- Evans L. V., Christie A. O. Studies on the shipfouling alga *Enteromorpha*. I. Aspects of the fine structure and biochemistry of swimming and newly settled zoospores // Ann. Bot. (N.S.). 1970. V. 34, № 135. P. 451—466.
- Fagerberg W. R., Dawes C. J. An electron microscopic study of the sporophytic and gametophytic plants of *Padina vickersiae* Hoyt // J. Phycol. 1973. V. 9, № 2. P. 199—204.
- Fairchild D. G. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei *Valonia utriculatus* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1894. Bd 12. S. 331—338.
- Fang T. C., Tai C. H., Ou Y. C., Tsuei C. C., Chen T. C. Some genetic observations on the monoploid breeding of *Laminaria japonica* // Sci. Sinica. 1978. V. 21, № 4. P. 401—408.
- Faridi M. A. F. Occurrence of meiosis in *Batrachospermum moniliforme* // Biologia. 1971. V. 17, № 2. P. 113—114.
- Farmer D. B., Williams J. L. On fertilisation and the segmentation of the spore in *Fucus* // Ann. Bot. 1896. V. 10, № 39. P. 479—487.
- Farmer J. B., Williams J. L. Contributions to our knowledge of *Fucaceae*: their life-history and cytology // Phyl. Trans. Roy. Soc. London (Ser. B). 1898. V. 190. P. 623—645.
- Feldmann J. Sur l'existence d'une alternance de générations entre l'*Halicystis parvula* Schmitz et le *Derbesia tenuissima* (De Not.) Crn. // C. R. Acad. Sci., Paris. 1950. T. 230, № 3. P. 322—323.

- Feldmann J. Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1952. T. 13, № 1/2. P. 1—49.
- Ferguson J. M. On the mitotic division of *Draparnaldia glomerata* // Ann. Bot. 1932. V. 46, № 183. P. 703—710.
- Fine K. E., Loeblich A. R., III. A composition of *Scrippsiella sweeneyae* (IUC 1656) and *Peridinium trochoideum* (IUC 1017) // J. Phycol. 1974. V. 10, Suppl. P. 13—14.
- Fine K. E., Loeblich A. R., III. Similarity of the dinoflagellates *Peridinium trochoideum*, *P. faeroense* and *Scrippsiella sweeneyae* as determined by chromosome number, cell division studies and scanning electron microscopy // Proc. Biol. Soc. Wash. 1976. V. 89, № 21. P. 275—287.
- Fiore J. Life history and taxonomy of *Stictyosiphon subsimplex* Holden (Phaeophyta, Dictyosiphonales) and *Farlowiella onusta* (Kützinger) Kornmann in Kuckuck (Phaeophyta, Ectocarpales) // Phycologia. 1977. V. 16, № 3. P. 301—311.
- Floyd G. L. Mitosis and cytokinesis in *Asteromonas gracilis* a wall-less green monad // J. Phycol. 1978. V. 14, № 4. P. 440—445.
- Floyd G. L., Stewart K. D., Mattox K. R. Comparative cytology of *Ulothrix* and *Stigeoclonium* // J. Phycol. 1972a. V. 8, № 1. P. 68—81.
- Floyd G. L., Stewart K. D., Mattox K. R. Cellular organization, mitosis and cytokinesis in the ulotrichalean alga, *Klebsormidium* // J. Phycol. 1972b. V. 8, № 2. P. 176—183.
- Forbes M. A., Hallam N. D. Embryogenesis and substratum adhesion in the brown alga *Hormosira banksii* (Turner) Decaisne // Br. Phycol. J. 1979. V. 14, № 1. P. 69—81.
- Fott B. Über der inneren Bau von *Vacuolaria viridis* (Dangeard) Senn. // Arch. Protistenkd. 1935. Bd 84, № 3. S. 242—250.
- Fott B. Algenkunde. Jena, 1971. 581 S.
- Fott B. The phylogeny of eucaryotic algae // Taxon. 1974. № 23. P. 446—461.
- Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Spirogyra*. I. Mitosis // J. Phycol. 1969. V. 5, № 3. P. 240—259.
- Fox J. E. Meiosis in *Closterium* // News Bull. Phycol. Soc. Amer. 1958. V. 11, № 1. P. 35—63.
- Föyn B. Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. IV. Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1929. Bd 47, № 7. S. 495—506.
- Föyn B. Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora suhrana* Kütz. // Arch. Protistenkd. 1934a. Bd 83, № 1. S. 1—56.
- Föyn B. Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophyceen *Ulva lactuca* L. // Arch. Protistenkd. 1934b. Bd 83, № 1. S. 154—177.
- Föyn B. Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Ulva mutabilis* (N. S.) // Arch. Protistenkd. 1958. Bd 102, № 3/4. S. 473—480.
- Föyn B. Geschlechtskontrollierte Vererbung bei der marinen Grünalge *Ulva mutabilis* // Arch. Protistenkd. 1959. Bd 104, № 2. S. 236—253.
- Fralick J. E., Cole K. Cytological observations of two species of *Iridaea* (Rhodophyceae, Gigartinales) // Syesis. 1973. V. 6, № 3. P. 271—272.
- Franke W. W., Berger S., Falk H., Spring H., Scheer U., Herth W., Trendelenburg M. F., Schweiger H. G. Morphology of nucleo-cytoplasmic interactions during the development of *Acetabularia* cells. I. The vegetative phase // Protoplasma. 1974. V. 82, № 3. P. 249—285.
- Franker C. K. Some properties of DNA from zooxanthellae harbored by an anemone *Anthopleurae gantissima* // J. Phycol. 1970. V. 6, № 3. P. 299—305.
- Friedmann I. Structure, life-history and sex determination of *Prasiola stipitata* Suhr // Ann. Bot. (N.S.). 1959a. V. 23, № 92. P. 571—594.
- Fritsch F. E. The structure and reproduction of the algae. I. Cambridge, 1935. 791 p.
- Fritz L., Triemer R. E. An ultrastructural study of mitosis in a marine dinoflagellate: *Prorocentrum minimum* // J. Protozool. 1983. V. 30, № 3. P. 437—444.
- Fritz L., Anderson D. M., Triemer R. E. Ultrastructural aspects of sexual reproduction in the red tide dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* // J. Phycol. 1989. V. 25, № 1. P. 95—107.
- Fulton C. Centrioles // Origin and continuity of cell organelles. Hamburg, 1971. S. 170—221.
- Fujiyama T. On the life-history of *Prasiola japonica* Yatabe // J. Fac. Fish. Animal. Husband. Hiroshima Univ. 1955. V. 1, № 1. P. 15—47.
- Fujiyama T. Cytological studies on the crown-gall disease of *Porphyra tenera* Kjellm. // Suisangaku-Shusei Tokyo Univ. Press. 1957. P. 829—840.
- Fujiyama T., Yokouchi Y. Cytological studies on *Porphyra*. III // Rep. Ann. Meet. Jap. Soc. Sci. Frish. 1955. 257 p.
- Funano T. Crossing experiments between several species of *Laminaria* in Hokkaido // J. Hokkaido Fish. Exp. Stat. 1980. V. 37, № 2. P. 181—207.
- Funano T. The ecology of *Laminaria religiosa* Miyabe. 1. The life history and the alternation of nuclear phases of *Laminaria religiosa* and the physiological ecology of gametophytes and the embryonal sporophytes // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stat. 1983. V. 25, № 1. P. 61—109.
- Gaffal K. P., Wolf K. W., Schneider G. J. Morphometric and chronobiological studies on the dynamics of the nuclear envelope and the nucleolus during mitosis of the colorless phytoflagellate *Polytoma papillatum* // Protoplasma. 1983. V. 118, № 1. P. 19—35.
- Gaillard J., L'Hardy-Halos M. T., Pellegrini L. Morphogenèse du *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Phaeophyta). II. Ontogenèse du thalle et cytologie ultrastructurale des différents types de cellules // Phycologia. 1986. V. 25, № 3. P. 340—357.
- Gajaria S. C., Patel R. J. Taxonomical and karyological studies of freshwater *Cladophorales* of Gujarat // J. Indian Bot. Soc. 1980. V. 59, Suppl. P. 5.
- Galatis B., Katsaros Chr., Mitrakos K. Ultrastructure of the mitotic apparatus in *Dictyota dichotoma* Lamour. // Rapp. Comm. Int. Mer. Medit. 1973. V. 22, № 1. P. 53—54.
- Galatis B., Katsaros C., Mitrakos K. Fine structure of vegetative cells of *Sphacelaria tribuloides* Menegh. (Phaeophyceae, Sphacellariales) with special reference to some unusual proliferations of the plasmalemma // Phycologia. 1977. V. 16, № 2. P. 139—151.
- Gansen P., Boloukhere-Presburg M. Ultrastructure de l'algue unicellulaire *Acetabularia mediterranea* // J. Microsc. 1965. T. 4, № 3. P. 347—362.
- Gargiulo G. M., Masi F., Tripodi G. Structure and reproduction of *Gracilaria longa* sp. nov. (Rhodophyta, Gigartinales) from the Mediterranean sea // G. Bot. Ital. 1987. V. 121, № 5—6. P. 247—257.
- Gavrila L. Cytogenetical investigations in mesokaryotic algae. I. The nuclear division, chromosomes and the tentative karyotype // Caryologia. 1977. V. 30, № 3. P. 273—287.
- Gayral P. Mise au point sur les Ulvacées (Chlorophycées) particulièrement sur les résultats de leur en laboratoire // Botaniste. 1967. V. 50, № 3. P. 205—251.
- Geitler L. Somatische Teilung, Reduktionsteilung, Kopulation und Parthenogenese bei *Cocconeis placentula* // Arch. Protistenkd. 1927a. Bd 59, № 3. S. 506—549.
- Geitler L. Die Reduktionsteilung und Kopulation von *Cymbella lanceolata* // Arch. Protistenkd. 1927b. Bd 53, № 3. S. 465—507.
- Geitler L. Neue cytologische Arbeiten über Diatomeen (Ein Sammelreferat) // Arch. Protistenkd. 1928a. Bd 64, № 3. S. 495—506.
- Geitler L. Neue Untersuchungen über die Sexualität der pennaten Diatomeen // Biol. Centralbl. 1928b. Bd 48, № 10. S. 648—663.
- Geitler L. Autogamie bei *Amphora* // Österr. Bot. Ztschr. 1928c. Bd 77, № 1. S. 81—91.
- Geitler L. Kopulation und Geschlechtsverteilung bei einer *Nitzschia*-Art // Arch. Protistenkd. 1928d. Bd 61, № 3. S. 419—442.
- Geitler L. Über den Bau der Kerne zweier Diatomeen // Arch. Protistenkd. 1929. Bd 68, № 3. S. 625—636.
- Geitler L. Über die Kernteilung von *Spirogyra* // Arch. Protistenkd. 1930a. Bd 71, № 1. S. 79—100.
- Geitler L. Über Apomixis bei *Mougeotia* // Arch. Protistenkd. 1930b. Bd 70, № 2. P. 307—312.
- Geitler L. Der Kernphasenwechsel der Diatomeen mit einem Anhang: Die Kernteilung von *Hydrosera* // Beih. Bot. Centralbl. 1931. Bd 48, № 1. S. 1—14.
- Geitler L. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen) // Arch. Protistenkd. 1932. Bd 78, № 1. S. 1—226.
- Geitler L. Grundriss der Cytology. Berlin, 1934. 339 S.

Geitler L. Neue Untersuchungen über die Mitose von *Spirogyra* // Arch. Protistenkd. 1935a. Bd 85, № 1. S. 10—19.

Geitler L. Untersuchungen über den Kernbau von *Spirogyra* mittels Feulgens Nuklealfärbung // Ber. Dt. Bot. Ges. 1935b. Bd 53, № 2. S. 270—275.

Geitler L. Der Teilungsrhythmus in den spermatogenen Fäden von *Nitella mucronata* // Jarb. Wiss. Bot. 1936a. Bd 82, № 1. S. 31—44.

Geitler L. Vergleichende Untersuchungen über den feineren Kern- und Chromosomenbau der Cladophoraceen // Planta. 1936b. Bd 25, № 4. S. 530—578.

Geitler L. Die Entstehung der polyploiden Somakerne der *Heteropteren* durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung // Chromosoma. 1939. V. 1, № 1. P. 20—26.

Geitler L. Über die Teilungsrhythmen in den spermatogenen Fäden der Characeen // Österr. Bot. Ztschr. 1948a. Bd 95, № 2. S. 147—162.

Geitler L. Zur Kenntnis der Rassenbildung und des Kopulationsverhaltens der Diatomee *Cocconeis placentula* und ihres Epiphytismus // Bot. Notiser. 1948b. № 1. S. 84—92.

Geitler L. Der Bau des Zellkerns von *Navicula radiosa* und verwandten Arten und die präanaphasische Trennung von Tochtercentromeren // Österr. Bot. Ztschr. 1951a. Bd 98, № 1. S. 206—214.

Geitler L. Kopulation und Formwechsel von *Eunotia arcus* // Österr. Bot. Ztschr. 1951b. Bd 98, № 3. S. 292—337.

Geitler L. Die Auxosporenbildung von *Rhoicosphenia curvata* // Österr. Bot. Ztschr. 1952a. Bd 99, № 1. S. 78—88.

Geitler L. Untersuchungen über Kopulation und Auxosporenbildung pennater Diatomeen. I—V // Österr. Bot. Ztschr. 1952b. Bd 99, № 2—3. S. 376—384; 1952c. Bd 99, № 2—3. S. 385—395; 1952d. Bd 99, № 4. S. 469—482; 1952e. Bd 99, № 5. S. 598—605.

Geitler L. Oogamie, Mitose, Meiose und metagame Teilung bei der zentrischen Diatomee *Cyclotella* // Österr. Bot. Ztschr. 1952f. Bd 99, № 4. S. 506—520.

Geitler L. Allogamie und Autogamie bei der Diatomee *Denticula tenuis* und der Geschlechtsbestimmung der Diatomeen // Österr. Bot. Ztschr. 1953a. Bd 100, № 3. S. 331—352.

Geitler L. Das Auftreten zweier obligater metagamer Mitosen ohne Zellteilung während der Bildung der Erstlingschalen bei den Diatomeen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1953b. Bd 66, № 6. S. 222—227.

Geitler L. Automixis, Geschlechtsbestimmung und Pyknose von Gonenkernen bei *Cymbella aspera* // Planta. 1956. Bd 47, № 4. S. 359—373.

Geitler L. Über die Paarung bei *Navicula seminulum* und die Ausprägung der Geschlechtsmerkmale bei pennaten Diatomeen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1957a. Bd 70, № 1. S. 45—48.

Geitler L. Die sexuelle Fortpflanzung der pennaten Diatomeen // Biol. Rev. 1957b. V. 32, № 3. P. 261—295.

Geitler L. Fortpflanzungsbiologische Eigentümlichkeiten von *Cocconeis* und Vorarbeiten zu einer systematischen Gliederung von *Cocconeis placentula* nebst Beobachtungen an Bastarden // Österr. Bot. Ztschr. 1958a. Bd 105, № 4. S. 350—379.

Geitler L. Selektive Paarung und gegenseitige Beeinflussung der Kopulationspartner bei der Diatomee *Cocconeis* // Planta. 1958b. Bd 51, № 5. S. 584—599.

Gemeinhardt K. Zur Zytologie der Gattung *Achnanthydium* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1925. Bd 43, № 10. S. 544—550.

Gemeinhardt K. Die Gattung *Synedra* in systematischer, cytologischer und ökologischer Beziehung // Pflanzenforschung. 1926. № 1. S. 1—88.

Genevès L., Neuville D., Daste P. Organisation generale des protoplastes, pendant l'auxosporulation d'une diatomée pennale: le *Stauroneis costaudii* Neuville, Daste, Genevès // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1977. T. 285, № 4. P. 459—462.

Georgevitch P. Génération asexuée du *Padina pavonia* Lamour. // C. R. Acad. Sci., Paris. 1918a. T. 167, № 15. P. 536—537.

Georgevitch P. Étude de la génération sexuée d'une algue brune // C. R. Acad. Sci., Paris. 1918b. T. 167, № 17. P. 595—597.

Gibb D. C. Observations on *Himanthalia lorea* (L.) Lyngb. // J. Linn. Soc. Bot. 1937. V. 51, № 337. P. 11—21.

Giesbrecht P. Über das "Supercoiling"-System der Chromosomen von Bakterien und Flagellaten und seine Beziehungen zu Nucleolus und Kerngrundsubstanz // Centralbl. Bacteriol. (Abt. I, Orig.). 1961. Bd 183, № 1. S. 1—44.

Giesbrecht P. Vergleichende Untersuchungen an den Chromosomen des Dinoflagellaten *Amphidinium elegans* und denen der Bakterien // Centralbl. Bacteriol. (Abt. I, Orig.). 1962. Bd 187, № 3. S. 452—498.

Gillet C. Nombres chromosomiques de plusieurs espèces de charophycées (genera *Nitella* et *Chara*) // Rev. Cytol. Biol. Veg. 1959. T. 20, № 3. P. 229—234.

Gillet C. Les charophycées de l'Ardenne et des régions voisines // Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 1960. T. 92, № 1—2. P. 197—228.

Gillott M. A., Gibbs S. P. The cryptomonad nucleomorph: its ultrastructure and evolutionary significance // J. Phycol. 1980. V. 16, № 4. P. 558—568.

Giraud G. Recherches sur l'action de substances mitoclasiques sur quelques algues marines // Rev. Gén. Bot. 1956. T. 73, № 747. P. 202—236.

Giraud A., Magne F. La place de la méiose dans le cycle de développement de *Porphyra umbilicalis* // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1968. T. 267, № 9. P. 586—588.

Girbardi M., Hadrich S. Ultrastruktur der Pilzkernes. III. Genese des kern-assoziierten Organells (NAO—«KCE») // Ztschr. Allg. Mikrobiol. 1975. Bd 15, № 2. S. 157—173.

Godin J., Destombe C., Meggs C. A. Unusual chromosome number of *Gracilaria verrucosa* (*Gracilariales*, *Rhodophyta*) in the Cape Gris-Nez area, Northern France // Phycologia. 1993. V. 32, № 4. P. 291—294.

Godlewski M., Olszewska M. J. Comparison of the duration of the cell cycle in successive generation of synchronously dividing antheridial filaments of *Chara vulgaris* L. as measured with ³H thymidine // Acta Soc. Bot. Polon. 1973. V. 42, № 1. P. 121—131.

Godward M. B. E. Life-cycle of *Stigeoclonium amoenum* Kütz. // New Phytol. 1942. V. 41, № 4. P. 293—301.

Godward M. B. E. On the nucleolus and nucleolar-organizing chromosomes of *Spirogyra* // Ann. Bot. (N.S.). 1950a. V. 14, № 53. P. 39—54.

Godward M. B. E. Somatic chromosomes of *Conjugales* // Nature (London). 1950b. V. 165, № 4199. P. 653.

Godward M. B. E. Geitler's nucleolar substance in *Spirogyra* // Ann. Bot. (N. S.). 1953. V. 17, № 67. P. 403—418.

Godward M. B. E. The "diffuse" centromere or polycentric chromosomes in *Spirogyra* // Ann. Bot. (N.S.). 1954. V. 18, № 70. P. 143—156.

Godward M. B. E. Cytotaxonomy of *Spirogyra*. I. *S. sub-margaritata*, *S. sub-echinata* and *S. britannica* // J. Linn. Soc. Bot. 1956. V. 55, № 361. P. 532—546.

Godward M. B. E. Meiosis in *Spirogyra crassa* // Heredity. 1961. V. 16, № 1. P. 53—62.

Godward M. B. E. The chromosomes of the algae. London, 1966. 212 p.

Godward M. B. E., Jordan E. G. Electron microscopy of the nucleolus of *Spirogyra britannica* and *S. ellipsospora* // J. Roy. Microsc. Soc. 1965. V. 84, № 3. P. 347—360.

Godward M. B. E., Newnham R. E. Cytotaxonomy of *Spirogyra*. II. *S. neglecta* (Hass.) Kütz., *S. punctulata* Jao, *S. majuscula* (Kütz.) Czurda emend., *S. ellipsospora* Transeau, *S. porticalis* (Müller) Cleve // J. Linn. Soc. Bot. 1965. V. 59, № 377. P. 99—108.

Godward M. B. E., Beth K., Pacey J. Nuclear division in the cyst and white spot nuclei preceding cyst formation in *Acetabularia wettsteinii* // Protoplasma. 1979. V. 101, № 1—2. P. 37—46.

Goetz G. Über die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen // Bot. Ztg. 1899. Bd 57, № 1. S. 1—13.

Goff L., Cole K. The biology of *Harveyella mirabilis* (*Cryptonemiales*, *Rhodophyceae*). I. Cytological investigations of *Harveyella mirabilis* and its host, *Odonthalia floccosa* // Phycologia. 1973. V. 12, № 3—4. P. 237—245.

Goff L., Coleman A. W. A novel pattern of apical cell polyploidy, sequential polyploidy reduction and intercellular nuclear transfer in the red alga *Polysiphonia* // Amer. J. Bot. 1986. V. 73, № 8. P. 1109—1130.

Goff L., Coleman A. W. The solution to the cytological paradox of isomorphy // J. Cell Biol. 1987. V. 104, № 3. P. 739—748.

Goldstein M. Speciation and mating behavior in *Eudorina* // J. Protozool. 1964. V. 11, № 3. P. 317—344.

- Goncalves da Cunha A. Contribuicao para o estudo dos Charófitos portugueses // Trab. Inst. Bot. Lisboa. 1942. T. 6. P. 1—134.
- Gori P. The ultrastructure of the female gamete in *Halimeda tuna* (Chlorophyceae) // Caryologia. 1979. V. 32, № 4. P. 463—465.
- Grant M. C., Proctor V. W. Reproductive isolation in *Chara* // J. Phycol. 1970. V. 6, Suppl. P. 4.
- Grassé P.-P., Dragesco J. L'ultrastructure du chromosome des péridinies et ses conséquences génétiques // C. R. Acad. Sci., Paris. 1957. T. 245, № 25. P. 2447—2452.
- Graves I. B., Hanzely I., Jr., Frelease R. N. The occurrence and fine structural characterization of microbodies in *Euglena gracilis* // Protoplasma. 1971. V. 72, № 1. P. 141—152.
- Green J. C., Hori T. The fine structure of mitosis in *Pavlova* (Prymnesiophyceae) // Can. J. Bot. 1988. V. 66, № 8. P. 1497—1509.
- Green J. C., Hori T., Course P. A. An ultrastructural study of mitosis in *Chrysochromylin chiton* (Prymnesiophyceae) // Phycologia. 1989. V. 28, № 3. P. 318—330.
- Gregory B. D. New light on the so-called parasitism of *Actinococcus aggregatus* Kütz. and *Sterrocolax decipiens* Schmitz // Ann. Bot. 1930. V. 44, № 175. P. 767—769.
- Greig-Smith E. Cytological observations on *Gracilaria multipartita* // Br. Phycol. Bull. 1954. V. 1, № 2. P. 4—5.
- Grell K. G., Schwalbach G. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Chromosomen der Dinoflagellaten // Chromosoma. 1965. V. 17, № 3. P. 230—240.
- Grell K. G., Wohlfarth-Bottermann K. E. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Dinoflagellaten *Amphidinium elegans* n. sp. // Ztschr. Zellforsch. 1957. Bd 47, № 1. S. 7—17.
- Gremling G. Sur la division cellulaire chez *Microspora amoena* Kütz. // Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 1939. T. 72, № 1. P. 49—62.
- Griffin D. G., III. The taxonomy of *Chara zeylanica* Klein ex Willd. // Manuscript. dactylographie. 1965. 103 p.
- Griffin D. G., III, Proctor V. W. A population study of *Chara zeylanica* in Texas, Oklahoma and New Mexico // Amer. J. Bot. 1964. V. 51, № 2. P. 120—124.
- Griggs R. F. The development and cytology of *Rhodochytrium* // Bot. Gaz. 1912. V. 53, № 2. P. 127—173.
- Gross C. The cytology of *Vaucheria* // Bull. Torrey Bot. Club. 1937. V. 64, № 1. P. 1—15.
- Gross I. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten III. Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix* // Arch. Protistenkd. 1931. Bd 73, № 2. S. 206—234.
- Grubb V. The male organs of the *Florideae* // J. Linn. Soc. Bot. 1925. V. 47, № 314. P. 177—255.
- Guerlesquin M. Observations sur le *Tolypella prolifera* von Leonh. (Charophycées) de la Vallée de la Loire // Bull. Soc. Bot. Fr. 1961a. T. 108, № 7—8. P. 274—280.
- Guerlesquin M. Contribution à l'étude chromosomique des charophycées d'Europe occidentale et d'Afrique du Nord. I—II // Rev. Génér. Bot. 1961b. T. 68, № 805. P. 360—372; 1963. T. 70, № 829. P. 355—370.
- Guerlesquin M. Contribution à l'étude chromosomique des charophycées d'Italie Peninsulaire // Rev. Génér. Bot. 1964. T. 71, № 842. P. 283—292.
- Guerlesquin M. Sur quelques cas de variabilité naturelle du stock chromosomique haploïde dans les spermatocystes des genres *Tolypella*, *Nitellopsis* et *Chara* (Charophycées) // Bull. Soc. Ét. Sci. Anjou, 1962—1964 (N.S.). 1965. № 92—94. P. 53—59.
- Guerlesquin M. Recherches caryotypiques et cytotaxonomiques sur les Charophycées d'Europe occidentale et d'Afrique du Nord // Bull. Soc. Sci. Bretagne (Hors.-ser.). 1967. T. 41. 265 p.
- Guerlesquin M. Recherches sur *Chara zeylanica* Klein ex Willd. (Charophycées) d'Afrique occidentale // Rev. Algol. 1971. V. 10, № 3. P. 231—247.
- Guerlesquin M. Observations chromosomiques sur les Characees du sud Tunisien // Bull. Soc. Phycol. 1977. V. 22. P. 60.
- Guerlesquin M. Nombres chromosomiques et ploidie chez les charophytes // Cryptog. Algol. 1984. T. 5, № 2—3. P. 115—126.
- Haapala O. K., Soyer M. O. Structure of dinoflagellate chromosomes // Nature (London). 1973. V. 244. P. 195—197.
- Haapala O. K., Soyer M. O. Organization of chromosome fibrils in *Euglena gracilis* // Hereditas. 1975. V. 80, № 2. P. 185—194.
- Hall R. P. Morphology and binary fission of *Menoidium incurvum* (Fres.) Klebs // Univ. Calif. Publ. Zool. 1923. V. 20, № 3. P. 447—476.
- Hall R. P. Binary fission in *Oxyrrhis marina* Dujardin // Univ. Calif. Publ. Zool. 1924 (1925). V. 26, № 16. P. 281—324.
- Hall R. P., Powell W. N. Morphology and binary fission of *Peranema trichophorum* (Ehrbg.) Stein // Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. 1928. V. 54, № 1. P. 36—64.
- Haller G., Kellenberger E., Rouiller C. Étude au microscope électronique des plasmas contenant de l'acide desoxyribonucléique // J. Microsc. 1964. T. 3, № 6. P. 627—641.
- Hallet J. N., Guinel F., Lecoco F. M. Variations de l'activité mitotique au cours d'un cycle journalier et évolution du contenu en DNA nucléaire dans les territoires méristématiques et différenciés du *Fucus spiralis* Linne (Fucales, Phaeophyceae) // Phycologia. 1983. V. 22, № 3. P. 325—336.
- Hämmerling J. Entwicklung und Formbildungsvermögen von *Acetabularia mediterranea* (Vorl. Mitt.). I // Biol. Centralbl. 1931. Bd 51, № 11. S. 633—647.
- Hanatschek J. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. X. Der Phasenwechsel bei der Gattung *Vaucheria* // Arch. Protistenkd. 1932. Bd 78, № 3. S. 497—513.
- Harada A. Cytological studies on *Sirogonium* (Chlorophyceae). I. Mitosis in *S. sticticum* and *S. melanosporum* // Jap. J. Phycol. 1981. V. 29, № 1. P. 23—29.
- Harada A., Yamagishi T. Cytological studies on *Zygnemopsis quadrata* Jao // Gen. Ed. Rev. Coll. Agric. Veterin. Med., Nihon Univ. 1976. V. 12. P. 41—49.
- Harada A., Yamagishi T. Cytological studies on *Zygnema* (Chlorophyceae). 1. Mitosis // Jap. J. Phycol. 1980. V. 28, № 4. P. 233—239.
- Harada A., Yamagishi T. Cytological studies on *Sirogonium* (Chlorophyceae). 2. Meiosis in *S. melanosporum* and *S. sticticum* // Jap. J. Phycol. 1981. V. 29, № 3. P. 157—162.
- Harada A., Yamagishi T. Mitosis in *Spirogyra* (Chlorophyceae) // Jap. J. Phycol. 1984a. V. 32, № 1. P. 1—9.
- Harada A., Yamagishi T. Meiosis in *Spirogyra* (Chlorophyceae) // Jap. J. Phycol. 1984b. V. 32, № 1. P. 10—18.
- Harper I. S., Pienaar R. N. Life history and cytological studies in *Bryopsis flanaganii* (Bryopsidales, Chlorophyceae) from the Natal Coast. // South Afric. J. Bot. 1985. V. 51, № 6. P. 401—407.
- Harris R. E. Contribution to the taxonomy of *Callithamnion* Lyngbye emend. Naegeli // Bot. Notiser. 1962. Bd 115, № 1. S. 18—28.
- Harris D. O., Starr R. C. Life history and physiology of reproduction of *Platydorina caudata* Kofoid // Arch. Protistenkd. 1969. Bd 111, № 1. S. 138—155.
- Harris P., Bajer A. Fine structure studies on mitosis in endosperm metaphase of *Haemanthus katherinae* Bak. // Chromosoma. 1965. V. 16. P. 624.
- Hartmann M. Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena, 1911. 215 S.
- Hartmann M. Die Kernteilung von *Chlorogonium elongatum* Dang. // Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin. 1916. S. 347—351.
- Hartmann M. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung) der Phytomonaden: (Volvocales). Programm der Untersuchungen. I, III // Arch. Protistenkd. 1918. Bd 39, № 1. S. 1—33; 1921. Bd 43, № 2. S. 223—286.
- Hartmann M. Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. III. Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1929. Bd. 47, № 7. S. 485—494.
- Hartmann M. Beiträge zur Sexualitätstheorie mit besonderer Berücksichtigung neuer Ergebnisse von Fr. Moewus // Sitz.-Ber. Preuss. Akad. Wiss. Phys.-Math. Kl. 1934. Bd 20. S. 379—400.
- Hartmann M., Chagas C. Flagellaten Studien // Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 1910. Bd 3. S. 64—124.
- Hasitschka-Jenschke G. Beitrag zur Kariologie von Characeen // Österr. Bot. Ztschr. 1960a. Bd 107, № 2. S. 228—240.

- Hasitschka-Jenschke G. Vergleichende Untersuchungen an haploiden und durch Colchicineinwirkung diploid gewordenen Stämmen von *Oedogonium cardiacum* // Österr. Bot. Ztschr. 1960b. Bd 107, № 2. S. 194—211.
- Hassinger-Huizinga H. Generationswechsel und Geschlechtsbestimmung bei *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb. // Arch. Protistenkd. 1952. Bd 98, № 1. S. 91—124.
- Haupt A. W. Structure and development of *Zonaria farlowii* // Amer. J. Bot. 1932. V. 19, № 3. P. 239—254.
- Hawkes M. W. A field, culture and cytological study of *Porphyra gardneri* (Smith et Hollenberg) comb. nov. (*Porphyrella gardneri* Smith et Hollenberg), (Bangiales, Rhodophyta) // Phycologia. 1977a. V. 16, № 4. P. 457—469.
- Hawkes M. W. A field, culture and cytological study of *Porphyrella gardneri* Smith et Hollenberg (Bangiales) // J. Phycol. 1977b. V. 13, № 2, Suppl. P. 28.
- Hawkes M. W. Sexual reproduction in *Porphyra gardneri* (Smith et Hollenberg) Hawkes (Bangiales, Rhodophyta) // Phycologia. 1978. V. 17, № 3. P. 329—353.
- Hawkins A. F., Leedale G. F. Zoospore structure and colony formation in *Pediastrum* spp. and *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh. // Ann. Bot. (N.S.). 1971. V. 35, № 139. P. 201—211.
- Hay E. D. Structure and function of the nucleolus in developing cells // Nucleus. 1968. V. 1. P. 1—79.
- Hayhome B. A., Whitten D. J., Harkins K. R., Pfister L. A. Intraspecific variation in the dinoflagellate *Peridinium volzii* // J. Phycol. 1987. V. 23, № 4. P. 573—580.
- Heath J. B. Variant mitoses in lower eukaryotes: indicators of the evolution of mitosis // Int. Rev. Cytol. 1980. V. 64, № 1. P. 1—80.
- Heimke J. W., Starr R. C. The sexual process in several heterogamous *Chlamydomonas* strains in the subgenus *Pleiochloris* // Arch. Protistenkd. 1979. Bd 122, № 1/2. S. 20—42.
- Hennigan C. A cytomorphological study of *Pelvetiopsis limitata* (Setchell) Gardner // M. Sc. Thesis. 1961.
- Henningsen K. Chromosome numbers in five species of *Oedogonium* // Phycologia. 1963. V. 3, № 1. P. 29—36.
- Henry E. C., Müller D. G. Studies on the life history of *Syringoderma phinneyi* sp. nov. (*Phaeophyceae*) // Phycologia. 1983. V. 22, № 4. P. 387—393.
- Hepler P. K., Wolzniak S. M. Membranes in the mitotic apparatus: their structure and function // Int. Rev. Cytol. 1984. V. 90. P. 169—237.
- Herzog M., Soyer M.-O. Distinctive features of dinoflagellate chromatin. Absence of nucleosomes in a primitive species of *Prorocentrum micans* E. // Eur. J. Cell Biol. 1981. V. 23, № 1. P. 295—302.
- Herzog M., Soyer M.-O. A high level of thymine replacement by 5-hydroxymethyluracil in nuclear DNA of the primitive dinoflagellate *Prorocentrum micans* E. // Eur. J. Cell Biol. 1982. V. 27, № 2. P. 151—155.
- Heywood P. Nutritional studies on the *Chloromonadophyceae*: *Vacuolaria virescens* and *Gonyostomum semen* // J. Phycol. 1973a. V. 9, № 2. P. 156—159.
- Heywood P. Intracisternal microtubules and flagellar hairs of *Gonyostomum semen* (Ehrenb.) Diesing // Br. Phycol. J. 1973b. V. 8, № 1. P. 43—46.
- Heywood P. Observations on the nuclear cytology of *Vacuolaria virescens* // Br. Phycol. J. 1973c. V. 8, № 2. P. 211—220.
- Heywood P. Ultrastructure of mitosis in *Vacuolaria virescens* // J. Phycol. 1973d. V. 9, Suppl. P. 15.
- Heywood P. Occurrence of microbodies in Chloromonadophycean algae // Arch. Mikrobiol. 1974a. Bd 99, № 2. S. 265—269.
- Heywood P. Observations on interphase and mitotic nuclei of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing // Br. Phycol. J. 1974b. V. 9, № 3. P. 220—229.
- Heywood P. Ultrastructural characterization of the interphase nucleus of *Gonyostomum semen* // Cytobios. 1976. V. 17, № 66. P. 79—86.
- Heywood P. Ultrastructure of mitosis in the chloromonadophycean alga *Vacuolaria virescens* // J. Cell Sci. 1978. V. 31, № 1. P. 37—51.
- Heywood P. Chloromonads // Phytoflagellates. Ed. E. R. Cox. 1980. New York; Amsterdam; Oxford. V. 2. P. 351—379.
- Heywood P., Godward M. B. E. Centromeric organization in the chloromonadophycean alga *Vacuolaria virescens* // Chromosoma. 1972. V. 39, № 3. P. 333—339.
- Heywood P., Godward M. B. E. Chromosome number and morphology in *Vacuolaria virescens* (*Chloromonadophyceae*) // Ann. Bot. (N. S.). 1973. V. 37, № 151. P. 423—425.
- Heywood P., Godward M. B. E. Mitosis in the alga *Vacuolaria virescens* // Amer. J. Bot. 1974. V. 61, № 4. P. 331—338.
- Hibberd D. J. Observations on the cytology and ultrastructure of *Ochromonas tuberculatus* sp. nov. (*Crysophyceae*) with special reference to the discobolousysts // Br. Phycol. J. 1970. V. 5, № 2. P. 119—143.
- Hibberd D. J. The ultrastructure and taxonomy of the *Chrysophyceae* and *Prymnesiophyceae* (*Haptophyceae*): a survey with some new observations on the ultrastructure of the *Chrysophyceae* // J. Linn. Soc. Bot. 1976. V. 72, № 1. P. 55—80.
- Hibberd D. J. The cytology and ultrastructure of *Chrysonebula holmesii* Lund (*Chrysophyceae*) with special reference to the flagellar apparatus // Br. Phycol. J. 1977. V. 12, № 4. P. 369—383.
- Hibberd D. J., Leedale G. F. *Eustigmatophyceae* — a new algal class with unique organization of the motile cell // Nature (London). 1970. V. 225, № 5234. P. 758—760.
- Hibberd D. J., Leedale G. F. Observations on the cytology and ultrastructure of the new algae class, *Eustigmatophyceae* // Ann. Bot. (N.S.). 1972. V. 36, № 144. P. 49—71.
- Higgins E. M. Reduction division in a species of *Cladophora* // Ann. Bot. 1930. V. 44, № 175. P. 587—592.
- Higgins E. M. A cytological investigation of *Stypocaulon scoparium* (L.) Kütz. with especial reference to the unilocular sporangia // Ann. Bot. 1931a. V. 45, № 178. P. 345—353.
- Higgins E. M. Note on the life-history of *Cladophora flavescens* Kütz. // Ann. Bot. 1931b. V. 45, № 179. P. 533—534.
- Hill D. R. A., Wetherbee R. The structure and taxonomy of *Rhinomonas pauca* gen. et sp. nov. (*Cryptophyceae*) // Phycologia. 1988. V. 27, № 3. P. 355—365.
- Hinson T. K., Kapraun D. F. Karyology and nuclear DNA quantification of four species of *Chaetomorpha* (*Cladophorales*, *Chlorophyta*) from the western Atlantic // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1991. Bd 45, № 3. S. 273—285.
- Hiroe M., Inoh S. Cytological studies on the fucaceous plants. IV—VI // Bot. Mag. Tokyo. 1954. V. 67, № 793—794. P. 190—192; Biol. J. Okayama Univ. 1954b. V. 2, № 1. P. 1—6; Kromosomo. 1956. V. 27—28, № 7. P. 942—947.
- Hoek C., Cortel-Breeman A. M., Rietema H., Wanders J. B. W. L'interprétation des données obtenues, par des cultures unialgales, sur les cycles évolutifs des algues. Quelques exemples tirés des recherches conduites au laboratoire de Groningue // Mém. Soc. Bot. Fr. 1972. P. 45—56.
- Hoek C., Stam W. T., Olsen J. L. The emergence of a new chlorophytan system and Dr. Kornmann's contribution thereto // Helgol. Meeresunters. 1988. Bd 42, № 4. S. 339—383.
- Hoffman L. R. Chromosome studies in the genus *Oedogonium* // Phycol. Soc. Amer. New Bull. 1961a. V. 14, № 1. P. 3—10.
- Hoffman L. R. Studies of the morphology, cytology and reproduction of *Oedogonium* and *Oedocladium* // Ph. D. Thesis. 1961b.
- Hoffman L. R. Cytological studies of *Oedogonium*. I, II // Amer. J. Bot. 1965. V. 52, № 2. P. 173—181; 1967. V. 54, № 3. P. 271—281.
- Hoffman L. R. Observations on the fine structure of *Oedogonium*. VII. The oogonium prior to fertilization // Contributions in Phycology. Kansas, 1971. P. 93—106.
- Hoffman L. R. Male gametes of *Atractomorpha echinata* Hoffman (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1984. V. 20, № 4. P. 573—584.
- Hofker J. Die Teilung, Mikrosporen- und Auxosporenbildung von *Coscinodiscus biconicus* V. Breeman // Ann. Protistol. 1928. Bd 1, № 4. S. 167—194.
- Hollande A. Étude cytologique et biologique de quelques flagellés libres. *Volvocales*, *Cryptomonadines*, *Eugleniens*, *Protomastigines* // Arch. Zool. Exp. Gen. 1942. T. 83, № 1. P. 1—268.
- Hollande A. Classe de *Cryptomonadines* // Traité Zool. 1952. T. 1, № 1. P. 285—308.

- Hollande A. Étude comparée de la mitose syndinienne et de celle des Peridiniens libres et des Hypemastigines. Infrastructure et cycle évolutif des Syndiniales parasites de Radiolaires // Protistology. 1974. V. 10, № 5. P. 413—451.
- Hollenberg G. J. Culture studies of marine algae. I, II // Amer. J. Bot. 1939. V. 26, № 1. P. 34—41; 1941. V. 28, № 8. P. 676—683.
- Holm-Hansen O. Algae: amounts of DNA and organic carbon in single cells // Science. 1969. V. 163, № 3862. P. 87—88.
- Holt J. R., Pfister L. A. A technique for counting chromosomes of armored dinoflagellates and chromosome number of six freshwater dinoflagellate species // Amer. J. Bot. 1982. V. 69, № 7. P. 1165—1168.
- Hoops H. J., Floyd G. L. Mitosis, cytokinesis and colony formation in the colonial green alga *Astrephomene gubernaculifera* // Br. Phycol. J. 1982. V. 17, № 3. P. 297—310.
- Hopkins A., McBride G. E. The life history of *Coleochaete scutata* (Chlorophyceae) studied by a feulgen microspectrophotometric analysis of the DNA cycle // J. Phycol. 1976. V. 12, № 1. P. 29—35.
- Hori T. Ultrastructural studies on nuclear division during gametogenesis in *Caulerpa* (Chlorophyceae) // Jap. J. Phycol. 1981. V. 29, № 3. P. 163—170.
- Hori T., Chihara M. Light and electron microscope observations on the developmental sequence of *Prasinocladus marinus* (class Prasinophyceae) // Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku (Sec.B). 1974a. V. 15, № 235. P. 265—271.
- Hori T., Chihara M. Studies on the fine structure of *Prasinocladus ascus* (Prasinophyceae) // Phycologia. 1974b. V. 13, № 3. P. 307—315.
- Hori T., Enomoto S. Electron microscope observations on the nuclear division in *Valonia ventricosa* (Chlorophyceae, Siphonocladales) // Phycologia. 1978a. V. 17, № 2. P. 133—142.
- Hori T., Enomoto S. Developmental cytology of *Dictyosphaeria cavernosa*. II. Nuclear division during zooid formation // Bot. Mar. 1978b. V. 21, № 8. P. 477—481.
- Hori T., Green J. C. The ultrastructural changes during mitosis in *Imantonia rotunda* Reynolds (Prymnesiophyceae) // Bot. Mar. 1985a. V. 28, № 2. P. 67—78.
- Hori T., Green J. C. The ultrastructure of mitosis in *Isochrysis galbana* Parke (Prymnesiophyceae) // Protoplasma. 1985b. V. 125, № 2. P. 140—151.
- Hori T., Inouye I. The ultrastructure of mitosis in *Cricosphaera roscoffensis* var. *haptonemofera* (Prymnesiophyceae) // Protoplasma. 1981. V. 106, № 1/2. P. 121—135.
- Hori T., Norris R. E., Chihara M. Studies on the ultrastructure and taxonomy of the genus *Tetraselmis* (Prasinophyceae). I, II // Bot. Mag. Tokyo. 1982. V. 95, № 1037. P. 49—61; 1983. V. 96, № 1043. P. 385—392.
- Hoshaw R. W., Waer R. D. Polycentric chromosomes in *Sirogonium melanosporum* // Can. J. Bot. 1967. V. 45, № 7. P. 1169—1171.
- Hoshaw R. W., Wang J. C., McCourt R. M., Hull H. M. Ploidal changes in clonal cultures of *Spirogyra communis* and implications for species definition // Amer. J. Bot. 1985. V. 72, № 7. P. 1005—1012.
- Hoshaw R. W., Wells C. V., McCourt R. M. A polyploid species complex in *Spirogyra maxima* (Chlorophyta, Zygnemataceae), a species with large chromosomes // J. Phycol. 1987. V. 23, № 2. P. 267—273.
- Hotchkiss A. T. Some chromosome numbers in Kentucky *Characeae* // Trans. Kentucky Acad. Sci. 1958. V. 19, № 1—2. P. 38—48.
- Hotchkiss A. T. A first report of chromosome number in the genus *Lychnothamnus* (Rupr.) Leonh. and comparisons with the other Charophyte genera // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1963. V. 88, pt 3, № 403. P. 368—372.
- Hotchkiss A. T. Chromosome numbers and relationships in *Chara leptopitusa* A.Br. // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1964. V. 89, pt 2, № 405. P. 191—198.
- Hotchkiss A. T. Chromosome numbers in *Characeae* from the South Pacific // Pacif. Sci. 1965. V. 19, № 1. P. 31—37.
- Hotchkiss A. T. A new and revised base chromosome number for the genus *Tolypella* // Bull. Torrey Bot. Club. 1966. V. 93, № 6. P. 426—432.
- Hovasse R. Quelques données cytologiques nouvelles sur *Eudorina illinoisensis* Kofoid. Contribution à l'étude des Volvocales // Bull. Biol. Fr. Belg. 1937. T. 71, № 2. P. 220—237.
- Hovasse R. Contribution à l'étude des chloromonades: *Gonyostomum semen* Diesing // Arch. Zool. Exp. Gén. 1945. T. 84, № 3. P. 239—269.
- Howard A., Horsley R. J. Effects of x-radiation on cell division in *Oedogonium* (Abstr.) // Radiat. Res. 1958. V. 9, № 2. P. 131.
- Howard A., Horsley R. J. Filamentous green algae for radiobiological study // Int. J. Rad. Biol. 1960. V. 2, № 3. P. 319—330.
- Hoxmark R. C., Nordby P. Haploid meiosis as a regular phenomenon in the life cycle of *Ulva mutabilis* Föyn // Hereditas. 1974. V. 76. P. 239—250.
- Hudson P., Waaland J. Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in the multinucleate green alga *Acrosiphonia* // J. Cell Biol. 1974. V. 62, № 2. P. 274—297.
- Hustedte M. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über den Generationswechsel zwischen *Darbesia neglecta* Berth. und *Bryopsis halymeniae* Berth. // Bot. Mar. 1964. Bd 6, № 2. S. 134—142.
- Hyams J., Chasey D. Aspects of the flagellar apparatus and associated microtubules in a marine alga // Exp. Cell Res. 1974. V. 84, № 2. P. 381—387.
- Hymes B. J., Cole K. M. The cytology of *Audouinella hermannii* (Rhodophyta, Florideophyceae). I. Vegetative and hair cells // Can. J. Bot. 1983. V. 61, № 12. P. 3366—3376.
- Ichimura T., Kasai F. Life cycles of homothallic and heterothallic clones of *Triploceras gracile* Bailey (Desmidiaceae, Chlorophyta) // Phycologia. 1989. V. 28, № 2. P. 212—221.
- Ikari I. On the nuclear and cell division of a planktonic diatom *Coscinodiscus subbuliens* Jörgensen // Bot. Mag. Tokyo. 1923. V. 37, № 433—444. P. 96—108.
- Imahori K., Kato T. Notes on chromosome numbers of charophytes in Fukui prefecture, Japan. I // Sci. Rep. Osaka Univ. Jap. 1961. V. 10, № 1. P. 39—48.
- Indelicato S. R., Loeblich A. R., III. A description of the marine dinoflagellate *Scrippsiella tinctoria* sp. nov. // Jap. J. Phycol. 1985. V. 32, № 2. P. 127—134.
- Inoh S. Embryogenesis in *Pelvetia wrightii* (Harv.) Yendo (Preliminary Note) // Rep. Muroran Inst. Phycol. 1933. № 1. P. 1—17.
- Inoh S. Embryological studies on *Pelvetia wrightii* Yendo and *Fucus evanescens* Ag. // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. 5). 1935. № 1. P. 9—23.
- Inoh S. On tetraspore formation and its germination in *Dictyopteris divaricata* Okam., with special referend to the mode of rhizoid formation // Sci. Rep. Inst. Algal. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1936. V. 1. P. 213—219.
- Inoh S. Embryological studies on *Turbinaria* and *Cystophyllum* // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. 5). 1944. № 2. P. 199—214.
- Inoh S., Hiroe M. Cytological studies on the fucaceous plants. I—V // Kromosomo. 1954a. V. 21, № 5. P. 760—763; 1954b. V. 21, № 5. P. 764—766; 1954c. V. 21, № 5. P. 767—769; Bot. Mag. Tokyo. 1954d. V. 47, № 2. P. 190—192; Biol. J. Okayama Univ. 1954e. V. 2, № 1. P. 217—225.
- Inoh S., Nishibayashi T. On the mitosis in the sporangium of *Undaria pinnatifida* (Harv.) Sur. // Biol. J. Okayama Univ. 1954. V. 1, № 3. P. 217—225.
- Inoh S., Nishibayashi T. On the mitosis in the sporangium of *Undaria pinnatifida* (Harv.) Sur. // Kromosomo. 1955. V. 22—24, № 6. P. 788—793.
- Inoh S., Nishibayashi T. On the mitosis in the sporangium of *Undaria pinnatifida* (Harv.) Sur. // Kromosomo. 1960. V. 44—45, № 7. P. 1498—1499.
- Ishikawa C. Studies of reproductive elements II. *Noctiluca milearis*, its division and spore formation // J. Coll. Sci. Imp. Univ. Jap. 1894. V. 6. P. 297.
- Ishikawa M. Cytological studies on *Porphyra tenera* Kjellm. I // Bot. Mag. Tokyo. 1921. V. 35, № 419. P. 206—218.
- Iwamura T. Change of nucleic acid content in *Chlorella* cells during the course of their life-cycle // J. Bioch. 1955. V. 42, № 4. P. 575—589.
- Iyengar M. O. P., Balakrishnan M. S. Morphology and cytology of *Polysiphonia platycarpa* Boergesen // Proc. Indian Acad. Sci. (sect. B). 1950. V. 31, № 3. P. 135—161.
- Iyengar M. O. P., Ramanathan K. R. On the life-history and cytology of *Microdictyon tenuius* (Ag.) Decsne. // J. Indian Bot. Soc. 1941. V. 20, № 2. P. 157—159.
- Iyengar M. O. P., Subrahmanyam R. On reduction division and auxospore formation in *Cyclotella meneghiniana* Kütz. // J. Indian Bot. Soc. 1944. V. 23, № 4. P. 125—152.

Jacobson B., Lee T. Macromolecular synthesis and delayed mitotic death due to radiation and drugs in *Chlamydomonas* and *Chlorella* // Radiat. Res. 1967. V. 31, № 3. P. 368—381.

Jameson A. P. A new phytoflagellate (*Parapolytoma sature* n. g., n. sp.) and its method of nuclear division // Arch. Protistenkd. 1914. Bd 33, № 1. S. 21—45.

Jawale A. K., Patel R. J. Morphology and cytology of *Nitella polycarpa* Pal forma *gujaratensis* f. nov. from India // J. Indian Bot. Soc. 1985. V. 64, № 4. P. 317—322.

Joffe R. Observations sur la fecondation des Bangiacées // Bull. Soc. Bot. Fr. 1896. T. 43. P. 10—17.

Johnson D. F. Morphology and life history of *Colacium vesiculosum* Ehr. // Arch. Protistenkd. 1934. Bd 83, № 2. S. 241—263.

Johnson U. G., Porter K. R. Fine structure of cell division in *Chlamydomonas reinhardtii*. Basal bodies and microtubules // J. Cell Biol. 1968. V. 38, № 2. P. 403—425.

Johow F. R. Die Zellkerne von *Chara foetida* // Bot. Ztschr. 1881. Bd 39, № 45—46. S. 729—753.

Jollos V. Dinoflagellatenstudien // Arch. Protistenkd. 1910. Bd 19, № 2. S. 178—206.

Jónsson S. Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques) // Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Vég. (Ser. 12). 1962. T. 3. P. 25—230.

Jónsson S. Sur le cycle ontogénique et chromosomique du *Monostroma greville* (Thurn.) Wittr. de Roscoff // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1968. T. 267, № 7. P. 402—405.

Jónsson S. La cycle évolutif de l'*Acrosiphonia sonderi* (Kütz.) Kornm. d'Islande et l'origine de ses races asexuées // Rev. Gén. Bot. 1969. T. 76, № 2. P. 267—286.

Jónsson S. Localization de la méiose dans le cycle de l'*Acrosiphonia spinescens* (Kuetz.) Kjellm. (*Acrosiphoniaceae*) // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1970. T. 271, № 14. P. 1859—1861.

Jónsson S. Existence d'une race haploïde agame dans le complexe polyploïde intraspécifique de l'*Isthmoplea sphaerophora* (Carm.) Kjellm., phéophycée // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1977. T. 284, № 6. P. 433—435.

Jónsson S., Chesnoy L. Méiose et sporogénèse chez le *Cladophora rupestris* (L.) Kütz. // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1971. T. 272, № 13. P. 1754—1756.

Jónsson S., Chesnoy L. Étude du cycle chromosomique de l'*Halosaccion ramentaceum* (*Rhodophyta, Palmaliales*) d'Islande // Cryptog. Algol. 1982. V. 3, № 4. P. 273—278.

Jónsson S., Perrot J. Le cycle de reproduction du *Cladophora rupestris* (L.) Kütz. (*Cladophoracées*) // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1967. T. 264, № 23. P. 2628—2631.

Jónsson S., Puiseux-Dao S. Observations morphologiques et caryologiques relatives à la reproduction chez le *Siphonocladus pusillus* (Kütz.) Hauck, *Siphonocladacées*, en culture // C. R. Acad. Sci., Paris. 1959. T. 249, № 15. P. 1383—1385.

Jordan E. G., Godward M. B. E. Some observations on the nucleolus in *Spirogyra* // J. Cell Sci. 1969. V. 4, № 1. P. 3—15.

Jorde I. Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Urospora* Aresch. und *Codiolum* A. Braun // Nyt. Mag. Naturvidensk. 1933. Bd 73. S. 1—20.

Juller E. Der Generations- und Phasenwechsel bei *Stigeoclonium subspinosum*. XIII. Beitrag zur Entwicklungsgechichte der Protophyten // Arch. Protistenkd. 1937. Bd 89, № 1. S. 55—93.

Kaiser O. Über Kerntheilungen der Characeen // Bot. Ztg. 1896. Bd 54, № 4. S. 61—79.

Kallio P. The significance of nuclear quantity in the genus *Micrasterias* // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1951. V. 24, № 2. P. 1—122.

Kanahori T. Cytotaxonomical research on the *Characeae*: karyotype of the section *Nitella* of the genus *Nitella* // Bot. Mag. Tokyo. 1971. V. 84, № 995. P. 327—334.

Kaneko T. Morphological and developmental studies in *Gelidiales*. I, II // Bull. Jap. Soc. Phycol. 1966. V. 14, № 1. P. 63—70; Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1968. V. 19, № 5. P. 165—172.

Kaneko T. Sporogenesis in *Laminaria japonica* var. *ochotensis* Okamura // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. St. 1972. V. 14, № 1. P. 45—53.

Kapraun D. F. Field and cultural studies of *Ulva* and *Enteromorpha* in the vicinity of Port Aransas, Texas // Contrib. Mar. Sci. 1970. V. 15. P. 205—285.

Kapraun D. F. Asexual propagules in the life history of *Polysiphonia ferulacea* (*Rhodophyta, Ceramiales*) // Phycologia. 1977. V. 16, № 4. P. 417—426.

Kapraun D. F. A cytological study of varietal forms in *Polysiphonia harveyi* and *P. ferulacea* (*Rhodophyta, Ceramiales*) // Phycologia. 1978. V. 17, № 2. P. 152—156.

Kapraun D. F. Karyology of marine green algae // Phycologia. 1993. V. 32, № 1. P. 1—21.

Kapraun D. F., Bailey J. C. Karyology and nuclear DNA content of *Gelidium pusillum* (*Gelidiales, Rhodophyta*) from North Carolina USA // Jap. J. Phycol. 1989. V. 37, № 3. P. 201—207.

Kapraun D. F., Bailey J. C. Karyology and cytophotometric estimation of nuclear DNA variation in seven species of *Ulvales* (*Chlorophyta*) // Jap. J. Phycol. 1992. V. 40, № 1. P. 13—24.

Kapraun D. F., Boone P. W. Karyological studies of three species of *Scytosiphonaceae* (*Phaeophyta*) from coastal North Carolina // J. Phycol. 1987. V. 23, № 2. P. 318—322.

Kapraun D. F., Breden P. C. Karyological studies of *Cladophoropsis* (*Siphonocladales, Chlorophyta*) from Bermuda // Bot. Mar. 1988. V. 31, № 6. P. 515—520.

Kapraun D. F., Flynn E. H. Culture studies of *Enteromorpha linza* (L.) J. Ag. and *Ulvaria oxysperma* (Kütz.) Bliding (*Chlorophyceae, Ulvales*) from Central America // Phycologia. 1973. V. 12, № 3/4. P. 145—152.

Kapraun D. F., Freshwater D. W. Karyological studies of five species of *Porphyra* (*Bangiales, Rhodophyta*) from the North Atlantic and Mediterranean // Phycologia. 1987. V. 21, № 1. P. 82—87.

Kapraun D. F., Gargiulo G. M. Karyological studies of four *Cladophora* (*Cladophorales, Chlorophyta*) species from coastal North Carolina // G. Bot. Ital. 1987a. V. 121, № 1—2. P. 1—26.

Kapraun D. F., Gargiulo G. M. Karyological studies of three species of *Cladophora* (*Cladophorales, Chlorophyta*) from Bermuda // G. Bot. Ital. 1987b. V. 121, № 3. P. 165—176.

Kapraun D. F., Luster D. G. Field and culture studies of *Porphyra rosengurtii* Coll et Cox (*Rhodophyta, Bangiales*) from North Carolina // Bot. Mar. 1980. V. 23, № 4. P. 449—457.

Kapraun D. F., Martin D. J. Karyological studies of three species of *Codium* (*Codiales, Chlorophyta*) from coastal North Carolina // Phycologia. 1987. V. 26, № 2. P. 228—234.

Kapraun D. F., Shipley M. J. Karyology and DNA quantification in *Bryopsis* (*Chlorophyta*) from North Carolina USA // Phycologia. 1990. V. 29, № 4. P. 443—453.

Kapraun D. F., Bailey J. C., Dutcher J. A. Nuclear genome characterization of the carrageenophyte *Hypnea musciformis* (*Rhodophyta*) // J. Appl. Phycol. 1994. V. 6, № 1. P. 7—12.

Kapraun D. F., Gargiulo M. G., Tripodi G. Nuclear DNA and karyotype variation in species of *Codium* (*Codiales, Chlorophyta*) from the North Atlantic // Phycologia. 1988. V. 27, № 2. P. 273—282.

Kapraun D. F., Hinson T. K., Lemus A. J. Karyology and cytophotometric estimation of inter- and intraspecific nuclear DNA variation in four species of *Porphyra* (*Rhodophyta*) // Phycologia. 1991. V. 30, № 5. P. 458—466.

Kapraun D. F., Ganzon-Forbes E., Bird K. T., Trono G., Breden C. Karyology and agar analysis of the agarophyte *Gelidiella acerosa* (Forsskal) Feldmann et Hamel from the Philippines // J. Appl. Phycol. 1994. V. 6, № 5—6. P. 545—550.

Karling J. S. Nuclear and cell division in *Nitella* and *Chara* // Bull. Torrey Bot. Club. 1926. V. 53, № 6. P. 319—379.

Karling J. S. Nuclear and cell division in the antheridial filaments of the *Characeae* // Bull. Torrey Bot. Club. 1928. V. 55, № 1. P. 11—39.

Karsten G. Die Diatomeen der Kieler Bucht // Wiss. Meeresunters. (N.F.). 1899. Bd 4. S. 17—205.

Karsten G. Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis* Kütz. // Flora. 1908. Bd 1, № 99. S. 1—11.

Karsten G. Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica* // Ztschr. Bot. 1912. Bd 4. S. 417—426.

Karsten G. Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilung // Ztschr. Bot. 1918. Bd 10. S. 1—20.

Kasai F., Ichimura T. Zygospor germination and meiosis in *Closterium ehrenbergii* Meneghini (Conjugatophyceae) // Phycologia. 1983. V. 22, № 3. P. 267—275.

Kasai F., Ichimura T. Meiotic anomalies in intergroup crosses between closely related mating groups of *Closterium ehrenbergii* Meneghini (Conjugatophyceae) // Phycologia. 1984. V. 23, № 4. P. 508—510.

Kasai F., Ichimura T. Stable diploids from infragroup zygosporangia of *Closterium ehrenbergii* Menegh. (Conjugatophyceae) // J. Phycol. 1987. V. 23, № 2. P. 344—351.

Kasaki H. The Charophyta from the lakes of Japan // J. Hattori Bot. Lab. Bryol. Jap. 1964. № 27. P. 217—314.

Kasaki H., Kanahori T. Karyotype of *Nitella inokasiraensis* // Kromosomo. 1967. V. 69—70, № 11. P. 2267—2270.

Kasprik W. Untersuchungen zur Karyologie der Desmidiaceen-Gattung *Micrasterias* Ag. Hamburg, 1972. 151 S.

Kasprik W. Beiträge zur Karyologie der Desmidiaceen-Gattung *Micrasterias* Ag. // Beih. Nova Hedwigia. 1973. Bd 42, № 1. S. 115—137.

Kater J. Morphology and life history of *Polytomella citri* sp. n. // Biol. Bull. Woods Hole. 1925. V. 49. P. 213—234.

Kater J. Morphology and division of *Chlamydomonas* with reference to the phylogeny of the flagellate neuromotor system // Univ. Calif. Publ. Zool. 1929. V. 33, № 7. P. 125—158.

Katsaros C., Galatis B. Ultrastructural studies on zoosporogenesis of *Halopteris filicina* (Sphacelariales, Phaeophyta) // Phycologia. 1986. V. 25, № 3. P. 358—370.

Katsaros C., Galatis B., Mitrakos K. Fine structural studies on the interphase and dividing apical cells of *Sphacelaria tribuloides* (Phaeophyta) // J. Phycol. 1983. V. 19, № 1. P. 16—30.

Kauffmann H. Über den Entwicklungsgang von *Cylindrocystis* // Ztschr. Bot. 1914. Bd 6. S. 712—774.

Kawai H. On the life-history of Japanese alga *Eudesme virescens* (Carm.) J. Ag. (Phaeophyceae, Chordariales) in culture // Jap. J. Phycol. 1986. V. 34, № 3. P. 203—208.

Kemp L., Cole K. Chromosomal alternation of generations in *Nereocystis luetkeana* (Mertens) Postels and Ruprecht // Can. J. Bot. 1961. V. 39, № 7. P. 1711—1724.

Kemp C. L., Wentworth J. W. Ultraviolet radiation studies on the colonial alga *Eudorina elegans* // Can. J. Microbiol. 1971. V. 17, № 11. P. 1417—1424.

Kenten J. Die Kernteilung von *Euglena viridis* Ehrenb. // Ztschr. Wiss. Zool. 1895. Bd 60. S. 215—235.

Kermarrec A. A propos d'une éventuelle parenté de deux chlorophycées marines: *Acrochaete repens* et *Bulbocoleon piliferum* (Chaetophoracées—Ulotrichales) // Cah. Biol. Mar. 1970. T. 11, № 4. P. 485—490.

Kermarrec A. Sur la place de la méiose dans le cycle de deux chlorophycées marines *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Ag. et *Bryopsis hypnoides* Lamour. (Codiales) // Cah. Biol. Mar. 1980. T. 21, № 4. P. 143—166.

Khan M. Pattern of distribution and speciation in haploid Charophyta // Abstr. 1st Int. Phycol. Congr. St. John's, Aug. 8th—14th. 1982.

Khan M., Sarma Y. S. R. K. Studies on cytotaxonomy of Indian Chlorophyta. I, II // Phykos. 1967a. V. 6, № 1—2. P. 38—47; 1967b. V. 6, № 1—2. P. 48—61.

Khan M., Sarma Y. S. R. K. Some observations on the cytology of Indian Charophyta // Phykos. 1967c. V. 6, № 1—2. P. 62—75.

Khan M., Sarma Y. S. R. K. Cytogeographic study of Charophyta with particular reference to India (from recent advance in cryptogamic botany) // Cryptogamic Botany. Ed. D.C. Bharadwaj. 1981—1982. P. 20—230.

Khan M., Sarma Y. S. R. K. Cytogeography and cytosystematics of Charophyta // Systematics of Green Algae. London; Orlando, 1984. 345 p.

Kiermayer O. Untersuchungen über die Morphogenese und Zellwandbildung bei *Micrasterias denticulata* Bréb. // Protoplasma. 1964. Bd 59, № 1. S. 76—132.

Kiermayer O. The distribution of microtubules in differentiating cell of *Micrasterias denticulata* Bréb // Planta. 1968. Bd 83, № 3. S. 223—236.

Kiermayer O. Elektronenmikroskopische Untersuchungen zum Problem der Cytomorphogenese von *Micrasterias denticulata* Bréb. // Protoplasma. 1970. Bd 69, № 1. S. 97—132.

Kiermayer O. Elektronenmikroskopischer Nachweis spezieller cytoplasmatischer Vesikel bei *Micrasterias denticulata* Bréb. // Planta. 1971. Bd 96, № 1. S. 74—81.

Kiermayer O., Hepler P. K. Hemmung der Kernmigration von Jochalgen (*Micrasterias*) durch Ioprophyl-N-penolcarbanat // Naturwissenschaften. 1970. Bd 57, № 5. S. 252.

King G. C. "Diffuse centromere" and other cytological observations on two desmids // Nature (London). 1953a. V. 171, № 4343. P. 181.

King G. C. Chromosome number in the desmids // Nature (London). 1953b. V. 172, № 4378. P. 592—593.

King G. C. The nucleoli and related structures in the desmids // New Phytol. 1959. V. 58, № 1. P. 20—28.

King G. C. The cytology of the desmids: the chromosomes // New Phytol. 1960. V. 59, № 1. P. 65—72.

Kito H. Cytological studies of several species of *Porphyra*. I—III // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1966. V. 1, № 6. P. 206—208; Bull. Tôhoku Reg. Fish. Res. Lab. 1968. V. 28. P. 137—138.

Kito H. Cytological observations on the conchocelis-phase in three species of *Porphyra* // Bull. Tôhoku Reg. Fish. Res. Lab. 1974. V. 33. P. 101—117.

Kito H. Cytological studies on genus *Porphyra* // Bull. Tôhoku Reg. Fish. Res. Lab. 1978. V. 39. P. 29—84.

Kito H., Ogata E., McLachlan J. Cytological observations on three species of *Porphyra* from the Atlantic // Bot. Mag. Tokyo. 1971. V. 84, № 993. P. 141—149.

Kito H., Yabu H., Tokida J. The number of chromosomes in some species of *Porphyra* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1967. V. 18, № 2. P. 59—62.

Klebahn H. Studien über Zygoten I. Keimung von *Closterium* und *Cosmarium* // Jahrb. Wiss. Bot. 1891. Bd 22. S. 415—417.

Klebahn H. Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba* // Jahrb. Wiss. Bot. 1896. Bd 27. S. 29.

Kloppstech K., Schweiger H. G. 80-S ribosomes from *Acetabularia* // Bloch. Biophys. Acta. 1973. № 324. P. 365—374.

Kloppstech K., Schweiger H. G. 80-S ribosomes in *Acetabularia major*. Distribution and transport within the cell // Protoplasma. 1975. Bd 83, № 1. S. 27—40.

Klut M. E., Antia N. J., Bisalputra T. Some properties of a fluoride-resistant mutant of the marine dinoflagellate *Amphidinium carterae* // Phycologia. 1984. V. 23, № 3. P. 310—320.

Knight M. Studies in the *Ectocarpaceae*. I, II // Trans. Roy. Soc. Edinb. 1923. V. 53, pt 2, № 17. P. 343—360; 1929—1930. V. 56, pt 2, № 15. P. 307—322.

Kociolek J. P., Stoermer E. F. Chromosome number in diatoms: a review // Diatom. Res. 1989. V. 4, № 1. P. 47—54.

Koeman R. P. T., Cortel-Breeman A. M. Observation on the life history of *Elachista fucicola* (Vell.) Aresch. (Phaeophyceae) in culture // Phycologia. 1976. V. 15, № 2. P. 107—117.

Köhler K. Entwicklungsgeschichte, Geschlechtsbestimmung und Befruchtung bei *Chaetomorpha* // Arch. Protistenkd. 1956. Bd 101, № 3. S. 224—268.

Köhler-Wieder R. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung der Peridineen // Österr. Bot. Ztschr. 1937. Bd 86, № 3. S. 198—221.

Kolbe R. W. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebietes // Pflanzenforschung. 1927. № 7. S. 1—146.

Koop H. U. Über der Ort der Meiose bei *Acetabularia mediterranea* // Protoplasma. 1975. V. 85, № 1. P. 109—114.

Koop H. U. The life cycle of *Acetabularia* (Dasycladales, Chlorophyceae): a compilation of evidence for meiosis in primary nucleus // Protoplasma. 1979. V. 100, № 3. P. 353—366.

Kopetzky-Rechtperg O. Die Nucleolen im Kern der Desmidiaceen // Beih. Bot. Centralbl. 1932. Bd 49, № 1. S. 686—702.

Kornmann P. Zur Entwicklungsgeschichte von *Derbesia* und *Halicystis* // Planta. 1938. Bd 28, № 4. S. 464—470.

- Kornmann P. Zur Analyse des Wachstums und des Aufbaus von *Acrosiphonia* // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1965. Bd 12, № 2. S. 219—238.
- Kornmann P. Das Wachstum einer *Chaetomorpha* Art von List/Sylt. // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1968. Bd 18, № 2. S. 194—207.
- Kornmann P. Ein Beitrag zur Taxonomie der Gattung *Chaetomorpha* (Cladophorales, Chlorophyta) // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1972. Bd 23, № 1. S. 1—31.
- Koshizaka M. Cytological observations on *Cladophora speciosa* Sakai // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1978. V. 29, № 3. P. 322—323.
- Kostrun G. Entwicklung der Keimlinge und Polaritätsverhalten bei Chlorophyceen // Winer Bot. Ztschr. 1944. Bd 93, № 3/4. S. 172—221.
- Kretschmer H. Beiträge zur Cytologie von *Oedogonium* // Arch. Protistenkd. 1930. Bd 71, № 1. S. 101—138.
- Krichenbauer H. Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Euglena* und *Phacus* // Arch. Protistenkd. 1937. Bd 90, № 1. S. 88—123.
- Krieger W. Zur Biologie des Fluplanktons. Untersuchungen über das Potamoplankton des Havelgebietes // Pflanzenforschung. 1927. № 10. S. 153—160.
- Krieger W. Die Desmidiaceen // Kryptogamen-Flora. Leipzig, 1933/1937. Bd 13, Abt. 1, L. 1. S. 3—172.
- Krishnamurthy V. V. Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *lanciniata* (Lightf.) J. Ag. // Ann. Bot. (N.S.). 1959. V. 23, № 89. P. 147—176.
- Krishnamurthy V. A revision of the species of the algal genus *Porphyra* occurring on the Pacific Coast of North America // Pacif. Sci. 1972. V. 26, № 1. P. 24—49.
- Krishnamurthy V. Chromosome numbers in *Porphyra* C. Agardh // Phykos. 1984. V. 23, № 2. P. 185—190.
- Kristiansen J. The fine structure of the zoospores of *Urospora penicilliformis*, with special reference to the flagellar apparatus // Br. Phycol. J. 1974. V. 9, № 2. P. 201—213.
- Kristiansen J., Walne P. Fine structure of photokinetic systems in *Dinobryon cylindricum* var. *alpinum* (Chrysophyceae) // Br. Phycol. J. 1977. V. 12, № 4. P. 329—341.
- Krupp J. M., Lang N. J. Cell division and filament formation in the desmid *Bambusina brebissonii* (Chlorophyta) // J. Phycol. 1985a. V. 21, № 1. P. 16—25.
- Krupp J. M., Lang N. J. Cell division and the role of the primary wall in the filamentous desmid *Onychonema laeve* (Chlorophyta) // J. Phycol. 1985b. V. 21, № 2. P. 316—322.
- Kubai D. F. The evolution of the mitotic spindle // Int. Rev. Cytol. 1975. V. 43. P. 167—227.
- Kubai D. F., Ris H. Division in the dinoflagellate *Gyrodinium cohnii* (Schiller). A new type of nuclear reproduction // J. Cell Biol. 1969. V. 40, № 2. P. 508—528.
- Kugrens P., West J. A. Synaptonemal complexes in red algae // J. Phycol. 1972a. V. 8, № 2. P. 187—191.
- Kugrens P., West J. A. Ultrastructure of tetrasporogenesis in the parasitic red alga *Levringiella gardneri* (Setchell) Kylin // J. Phycol. 1972b. V. 8, № 3. P. 370—383.
- Kumagai N. Morphogenesis in *Dictyotales*. VIII. Tetraspore formation of *Dictyopteris prolifera* (Okam.) Okam. // Bull. Jap. Soc. Phycol. 1970. V. 18, № 2. P. 53—55.
- Kumagai N., Inoh S. Morphogenesis in *Dictyotales*. II, V // Kromosomo. 1960. V. 46/47, № 7. P. 1521—1530; Bull. Jap. Soc. Phycol. 1966. V. 14, № 1. P. 1—7.
- Kumagai N., Inoh S., Nishibayashi T. Morphogenesis in *Dictyotales*. II. On the meiosis of the tetraspore mother-cell in *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux and *Padina japonica* Yamada // Biol. J. Okayama Univ. 1960. V. 6, № 1. P. 91—102.
- Kumano S. Studies on the taxonomy and phylogenetic relationships of the *Batrachospermaceae* of Japan and Malaysia // Ph. D. Thesis. 1979.
- Kunieda H. On the mitosis and fertilization in *Sargassum horneri* Ag. // Bot. Mag. Tokyo. 1926. V. 40, № 478. P. 545—550.
- Kunieda H. On the development of the sexual organs and embryogeny in *Sargassum horneri* Ag. // J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo. 1928. V. 9, № 5. P. 383—396.
- Kwiatkowska M., Maszewski J. Changes in the content of condensed chromatin during the cell cycle in antheridial filaments of *Chara vulgaris* L. as related to DNA synthesis. 3H-actinomycin P binding and RNA polymerase activity // Protoplasma. 1979. V. 98, № 4. P. 363—367.
- Kwiatkowska M., Maszewski J. Ultrastructure of nuclei and nucleole of the cell cycle blocking and prior to mitotic reactivation // Biol. Cell. 1980. V. 39, № 2. P. 151—154.
- Kylin H. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Rodomela virgata* Kjellm. // Svensk. Bot. Tidskr. 1914. Bd 8, № 1. S. 33—70.
- Kylin H. Die Entwicklungsgeschichte von *Griffithsia corallina* (Lightf.) Ag. // Ztschr. Bot. 1916a. Bd 8. S. 97—123.
- Kylin H. Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) Ag. nebst einigen Worten über den Generationswechsel der Algen // Ztschr. Bot. 1916b. Bd 8. S. 545—586.
- Kylin H. Über die Refruchtung und Reduktionsteilung bei *Nemalion multifidum* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1916c. Bd 34, № 4. S. 257—271.
- Kylin H. Über den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1916d. Bd 34, № 3. S. 194—201.
- Kylin H. Über die Entwicklungsgeschichte von *Batrachospermum moniliforme* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1917. Bd 35, № 3. S. 155—164.
- Kylin H. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen // Svensk. Bot. Tidskr. 1918. Bd 12, № 1. S. 1—64.
- Kylin H. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen // Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. 1923. Bd 63, № 11. S. 1—139.
- Kylin H. Entwicklungsgeschichte Florideenstudien // Lunds Univ. Arsskr. (N.S.). 1928. Bd 24, № 4. S. 1—127.
- Labh L., Verma B. N. Cytological studies in three species of *Tolypella* // Cytologia. 1984. V. 49, № 4. P. 717—723.
- Labh L., Verma B. N. New counts for *Chara fibrosa* complex // Cytologia. 1986. V. 51, № 1. P. 185—191.
- La Claire J. W. Light and electron microscopic studies of growth and reproduction in *Cutleria* (Phaeophyta). III. Nuclear division in the trichothallic meristem of *C. cylindrica* // Phycologia. 1982. V. 21, № 3. P. 273—287.
- La Claire J. W., West J. A. Light and electron microscopic studies of growth and reproduction in *Cutleria* (Phaeophyta). II. Gametogenesis in the male plant of *C. hancockii* // Protoplasma. 1979. V. 101, № 2. P. 247—267.
- Lauterborn R. Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig, 1896. S. 1—165.
- Leadbeater B. S. C. A fine structural study of *Olisthodiscus luteus* Carter // Br. Phycol. J. 1969. V. 4, № 1. P. 3—17.
- Leadbeater B., Dodge J. D. An electron microscope study of nuclear and cell division in a dinoflagellate // Arch. Microbiol. 1967. V. 57, № 3. P. 239—254.
- Lee R. E., Fultz S. Ultrastructure of the conchocelis-stage of the marine red alga *Porphyra leucosticta* // J. Phycol. 1970. V. 6, № 1. P. 22—28.
- Leedale G. F. Nuclear structure and mitosis in the *Euglenineae* // Arch. Mikrobiol. 1958a. Bd 32, № 1. S. 32—64.
- Leedale G. F. Mitosis and chromosome number in the *Euglenineae* (Flagellata) // Nature (London). 1958b. V. 181, № 4607. P. 502—503.
- Leedale G. F. Periodicity of mitosis and cell division in the *Euglenineae* // Biol. Bull. 1959a. V. 116, № 1. P. 162—174.
- Leedale G. F. The time-scale of mitosis in the *Euglenineae* // Arch. Mikrobiol. 1959b. Bd 32, № 2. S. 352—360.
- Leedale G. F. The evidence for a meiotic process in the *Euglenineae* // Arch. Mikrobiol. 1962. Bd 42, № 3. S. 237—245.
- Leedale G. F. The biology of *Euglena*. The nucleus in *Euglena*. New York; London, 1968. S. 185—242.
- Leedale G. F. Phylogenetic aspects of nuclear cytology in the algae // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1970. V. 175. P. 429—453.
- Leedale G. F. Preliminary observations on nuclear cytology and ultrastructure in carbon-starved streptomycin-bleached *Euglena gracilis* // Colloq. Int. CNRS. 1975. № 240. P. 285—290.
- Leedale G. F. Special cytology: morphology and morphogenesis of eukaryotic algal cells // Progr. Bot. 1980. V. 42. P. 25—36.
- Leedale G. F., Buetow D. E. Observations on cytolysome formation and other cytological phenomena in carbon-starved *Euglena gracilis* // J. Microsc. Biol. Cell. 1976. T. 25. P. 149—154.

- Manton I. Some new evidence on the physical nature of plant nuclei from intra-specific polyploids // Proc. Roy. Soc., London (Ser.B). 1935. V. 118, № 811. P. 522—547.
- Manton I. Observations with electron microscope on *Synura caroliniana* Whitford // Proc. Leeds Phil. Soc. 1955. V. 6. P. 306—316.
- Manton I. Observations on the fine structure of the zoospore and young germling of *Stigeoclonium* // J. Exp. Bot. 1964a. V. 15, № 44. P. 399—411.
- Manton I. Observations with the electron microscope on the division cycle in the flagellate *Prymnesium parvum* Carter // J. Roy. Microsc. Soc. 1964b. V. 83, № 3. P. 317—325.
- Manton I., Clarke B. Observations with the electron microscope on the internal structure of the spermatozoid of *Fucus* // J. Exp. Bot. 1956. V. 7, № 2. P. 416—432.
- Manton I., Friedmann I. Gametes, fertilization and zygote development in *Prasiola stipitata* Suhr. II. Electron microscopy // Nova Hedwigia. 1959. № 1. P. 443—462.
- Manton I., Kowalik K., Stosch H. A. Observations on the fine structure and development of the spindle at mitosis and meiosis in a marine centric diatom (*Lithodesmium undulatum*) I—IV // J. Microsc. 1969a. V. 89, № 2. P. 295—320; J. Cell Sci. 1969b. V. 5, № 2. P. 271—298; 1970a. V. 6, № 1. P. 131—157; 1970b. V. 7, № 3. P. 407—444.
- Manton I., Parke M. Further observations on small green flagellates with special reference to possible relatives of *Chromulina pusilla* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1960. V. 39, № 2. P. 275—287.
- Marano F. Étude ultrastructurale de la division chez *Dunaliella* // J. Microsc. Biol. Cell. 1976. V. 25, № 2. P. 279—282.
- Marchant H. J. Mitosis, cytokinesis and colony formation in *Pediastrum boryanum* // Ann. Bot. (N.S.). 1974a. V. 38, № 157. P. 883—888.
- Marchant H. J. Mitosis, cytokinesis and colony formation in the green alga *Sorastrum* // J. Phycol. 1974b. V. 10, № 1. P. 107—120.
- Marchant H. J. Cell division and colony formation in the green alga *Coelastrum* (*Chlorococcales*) // J. Phycol. 1977. V. 13, № 2. P. 102—110.
- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D. Ultrastructure and differentiation of *Hydrodictyon reticulatum* I. Mitosis in the coenobium // Aust. J. Biol. Sci. 1970. V. 23, № 6. P. 1173—1186.
- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D. Mitosis and cytokinesis in *Coleochaete scutata* // J. Phycol. 1973. V. 9, № 4. P. 461—471.
- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D., Jacobs K. An ultrastructural study of zoosporogenesis and the mature zoospore of *Klebsormidium flaccidum* // Cytobios. 1973. V. 8, № 29—30. P. 95—107.
- Markey D. R., Wilce R. T. The ultrastructure of reproduction in the brown alga *Pylaiella littoralis*. I—III // Protoplasma. 1975. V. 85, № 2. P. 219—241; 1976a. V. 88, № 2—4. P. 147—173; 1976b. V. 88, № 2—4. P. 175—186.
- Marshall S. M., Newton L., Orr A. P. A study of certain British seaweeds and their utilisation in the preparation of agar. London, 1949. 184 p.
- Martin M. T. Some South African *Rhodophyceae*. I. *Helminthocladia papenfussii* Kylin // Amer. J. Bot. 1938. V. 25, № 3. P. 234—244.
- Martin M. T. The structure and reproduction of *Chaetangium saccatum* (Lamour.) J. Ag. II. Female plants // J. Linn. Soc. Bot. 1939. V. 52, № 342. P. 115—144.
- Maschlanka H. Zytologische Untersuchungen an Algen aus der Familie der Dasycladaceen // Naturwissenschaften. 1943. Bd 31, № 45/46. S. 548—549.
- Massalski A., Leedale G. F. Cytology and ultrastructure of the *Xanthophyceae*. I. Comparative morphology of the zoospores of *Bumilleria sicula* Borzi and *Tribonema vulgare* Pascher // Br. Phycol. J. 1969. V. 4, № 2. P. 159—180.
- Masuda H., Cande W. Z. The role of tubulin polymerization during spindle elongation in vitro // Cell. 1987. V. 49, № 2. P. 193—202.
- Mathew T., Chowdary Y. B. K. On the karyology of some chlorococcoid green algae // Phykos. 1982a. V. 21, № 1—2. P. 10—18.
- Mathew T., Chowdary Y. B. K. Comparative nuclear cytology of *Scenedesmus* // Phykos. 1982b. V. 21, № 1—2. P. 19—27.
- Mathias W. T. The cytology of *Callithamnion* // Rep. Br. Assoc. 1927. P. 380—385.
- Mathias W. T. The cytology of *Callithamnion brachiatum* Bonnem. (*Callithamnion harveyanum* J. Ag. in Linn. XV) // Publ. Hartley Bot. Lab. Univ. Liverpool. 1928. № 5. P. 5—27.
- Mathias W. T. The life-history and cytology of *Phloeospora brachiata* Born. // Publ. Hartley Bot. Lab. Univ. Liverpool. 1935a. № 13. P. 3—23.
- Mathias W. T. *Halopteris filicina* Kütz. The cytology of the reproductive organs // Publ. Hartley Bot. Lab. Univ. Liverpool. 1935b. № 13. P. 25—28.
- Matthys-Rochon E. Evolution d'un dinoflagellé libre au cours d'un cycle cellulaire // Biol. Cell. 1979. V. 35, № 2. P. 313—320.
- Mattox K. R., Bold H. C. Phycological studies. III. The taxonomy of certain Ulotrichacean algae // Univ. Texas Publ. 1962. № 6222. P. 1—67.
- Mattox K. R., Stewart K. D. Cytological characterization of the *Ulvaceae* // J. Phycol. 1973. V. 9, Suppl. P. 6.
- Mattox K. R., Stewart K. D. A comparative study of cell division in *Trichosarcina polymorpha* and *Pseudendoclonium basiliense* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1974. V. 10, № 4. P. 447—456.
- Mattox K. R., Stewart K. D. Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastix angulata* and its bearing on the origin of the *Chlorophyceae* // Amer. J. Bot. 1977. V. 64, № 8. P. 931—945.
- Mattox K. R., Stewart K. D., Floyd G. L. The cytology and classification of *Schizomeris leibleinii* (*Chlorophyceae*). I. The vegetative thallus // Phycologia. 1974. V. 13, № 1. P. 63—69.
- May V. *Ectocarpus confervoides* (Roth) Le Jol. // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1939. V. 64, № 5—6. P. 537—554.
- McAllister F. Nuclear division in *Tetraspora lubrica* // Ann. Bot. 1913. V. 27, № 118. P. 681—696.
- McAllister F. The formation of the achromatic figure in *Spirogyra setiformis* // Amer. J. Bot. 1931. V. 18, № 10. P. 838—853.
- McArthur D. M., Moss B. L. Ultrastructural studies of vegetative cells, mitosis and cell division in *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link // Br. Phycol. J. 1978. V. 13, № 3. P. 255—267.
- McBride D. L., Cole K. Ultrastructural characteristics of the vegetative cell of *Smithora naiadum* (*Rhodophyta*) // Phycologia. 1969. V. 8, № 3/4. P. 177—186.
- McBride D. L., Cole K. Ultrastructural observations on germinating monospores in *Smithora naiadum* (*Rhodophyceae*, *Bangiophycidae*) // Phycologia. 1972. V. 11, № 2. P. 181—191.
- McCracken M. D., Proctor V. W., Hotchkiss A. T. Attempted hybridization between monoecious and dioecious clones of *Chara* // Amer. J. Bot. 1966. V. 53, № 9. P. 937—940.
- McDonald K. The ultrastructure of mitosis in the marine red alga *Membranoptera platyphylla* // J. Phycol. 1972. V. 8, № 2. P. 156—166.
- McDonald K. L., Pickett-Heaps J. D. Ultrastructure and differentiation in *Cladophora glomerata*. I. Cell division // Amer. J. Bot. 1976. V. 63, № 6. P. 592—601.
- McDonald M. B., Hotchkiss A. T. An estipulodic form of *Chara australis* R. Br. (= *Protochara australis* Woms. and Ophel) // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1955. V. 80, № 3. P. 274—284.
- McKay H. H. The life-history of *Pterygophora californica* Ruprecht // Univ. Calif. Publ. Bot. 1933. V. 17, № 6. P. 111—148.
- McLachlan J. *Gracilaria tikvahiae* sp. nov. (*Rhodophyta*, *Gigartinales*, *Gracilariaceae*) from the northwestern Atlantic // Phycologia. 1979. V. 18, № 1. P. 19—23.
- McLachlan J., Meer J. P. van der, Bird N. L. Chromosome numbers of *Gracilaria foliifera* and *Gracilaria* sp. (*Rhodophyta*) and attempted hybridizations // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1977. V. 57, № 4. P. 1137—1141.
- McVittie A., Davies D. R. The location of the mendelian linkage groups in *Chlamydomonas reinhardtii* // Mol. Gen. Genetics. 1971. V. 112, № 3. P. 225—228.
- Meer J. P., van der. A contribution towards elucidating the life history of *Palmaria palmata* (*Rhodymenia palmata*) // Can. J. Bot. 1976. V. 54, № 10. P. 2903—2906.
- Meer J. P., van der. The life history of *Halosaccion ramentaceum* // Can. J. Bot. 1981a. V. 59, № 4. P. 433—436.
- Meer J. P., van der. Genetics of *Gracilaria tikvahiae* (*Rhodophyceae*). VII. Further observations on mitotic recombination and the construction of polyploids // Can. J. Bot. 1981b. V. 59, № 7. P. 787—792.

- Leedale G. F., Meeuse B. J. D., Pringsheim E. G. Structure and physiology of *Euglena spirogyra*. I, II // Arch. Mikrobiol. 1965a. Bd 50, № 1. S. 68—102.
- Lembi C. A. A rhizoplast in *Carteria radiosa* (Chlorophyceae) // J. Phycol. 1975. V. 11, № 2. P. 219—221.
- Levan A., Leving T. Some experiments on c-mitotic reaction with *Chlorophyceae* and *Phaeophyceae* // Hereditas. 1942. V. 28. P. 400—408.
- Levine R. P., Folsome C. E. The nuclear cycle in *Chlamydomonas reinhardtii* // Ztschr. Vererb. 1959. Bd 90, № 2. S. 215—222.
- Lewis J. F. The life history of *Griffithsia bornetiana* // Ann. Bot. 1909. V. 23, № 92. P. 639—690.
- Lewis J. F. The germination of the spore of *Nemalion multifidum* // Science (N. S.). 1912. V. 35. P. 154—159.
- Lewis R. J., Neushul M. Northern and southern hemisphere hybrids of *Macrocystis* (Phaeophyceae) // J. Phycol. 1994. V. 30, № 2. P. 346—353.
- L'Hardy-Halos M. T., Maggs C. A. A novel life in *Aglaothamnion diaphanum* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from Brittany and the British Isles // Phycologia. 1991. V. 30, № 5. P. 467—479.
- Lichtlé C., Dubacq J. P. Lipid modifications related to encystment and encystment of *Cryptomonas rufescens* Skuja (Cryptophyceae) // J. Phycol. 1984. V. 20, № 1. P. 8—12.
- Liddle L., Neushul M. Reproduction in *Zonaria farlowii*. II. Cytology and ultrastructure // J. Phycol. 1969. V. 5, № 1. P. 4—12.
- Liddle L., Berger S., Schweiger H. G. Ultrastructure during development of the nucleus of *Batophora oerstedii* (Chlorophyta, Dasycladaceae) // J. Phycol. 1976. V. 12, № 3. P. 261—272.
- Lind E. M. A contribution to the life-history and cytology of two species of *Ulothrix* // Ann. Bot. 1932. V. 46, № 183. P. 711—725.
- Lindenbein W. Beitrag zur Cytologie der Charales // Planta. 1927. Bd 4, № 4. S. 437—466.
- Lindstrom S. C., Cole K. M. *Porphyra fallax*, a new species of Rhodophyta from British Columbia and northern Washington // Jap. J. Phycol. 1990. V. 38, № 4. P. 371—376.
- Ling H. U., Tyler P. A. Meiosis, polyploidy and taxonomy of the *Pleurotaenium mamillatum* complex (Desmidiaceae) // Br. Phycol. J. 1976. V. 11, № 4. P. 315—330.
- Linsbauer K. Über eigenartige Zellkerne in Chara-Rhizoiden // Österr. Bot. Ztschr. 1927. Bd 76, № 2. S. 190—197.
- Linskens H. F., Vennegoor C. J. G. M. Mitose und meiose im Sporophyt von *Ulva mutabilis* // Portugal. Acta Biol. (Ser. A). 1967—1968. T. 10, № 1—2. P. 89—94.
- Lippert B. E. Sexual reproduction in *Closterium moniliferum* and *Closterium ehrenbergii* // J. Phycol. 1967. V. 3, № 2. P. 182—198.
- List H. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. VI. Die Entwicklungsgeschichte von *Cladophora glomerata* Kütz. // Arch. Protistenkd. 1930. Bd 72, № 3. S. 453—481.
- Livolant F., Bouligand Y. New observations on the twisted arrangement of dinoflagellate chromosomes // Chromosoma. 1978. V. 68, № 1. P. 21—44.
- Livolant F., Bouligand Y. Double helical arrangement of spread dinoflagellate chromosomes // Chromosoma. 1980. V. 80, № 1. P. 97—118.
- Loeblich A. R., III. A new marine dinoflagellate genus *Cachonina* in axenic culture from the Salton Sea, California, with remarks on the genus *Peridinium* // Proc. Biol. Soc. Wash. 1968. V. 81, № 1. P. 91—96.
- Loeblich A. R., III. Dinoflagellate evolution: speculation and evidence // J. Protozool. 1976. V. 23, № 1. P. 13—18.
- Loeblich A. R., Jr., Loeblich A. R., III. Index to the genera, subgenera and sections of the *Pyrrophyta* // Stud. Trop. Oceanogr. 1966. V. 3, № 1. P. 1—94.
- Loeblich A. R., III, Schmidt R. J., Sherley J. L. Scanning electron microscopy of *Heterocapsa pygmaea* sp. nov., and evidence for polyploidy as a speciation mechanism in dinoflagellates // J. Plankton Res. 1981. V. 3, № 1. P. 67—79.
- Loefer J. B. Morphology and binary fusion of *Heteronema acus* (Ehrbg.) Stein // Arch. Protistenkd. 1931. Bd 74, № 4. S. 449—470.
- Lofthouse P. F., Capon B. Ultrastructural changes accompanying mitosporogenesis in *Ectocarpus parvus* // Protoplasma. 1975. V. 84, № 1—2. P. 83—99.
- Loiseaux S. Sur une nouvelle espèce de *Myrionema* des environs de Roscoff et son cycle // C. R. Acad. Sci., Paris (Gr.11). 1964a. T. 258, № 8. P. 2383—2385.
- Loiseaux S. Sur l'hétéroblastie et le cycle de deux *Ascocyclis* de la région de Roscoff // C. R. Acad. Sci., Paris (Gr.11). 1964b. T. 259, № 17. P. 2903—2905.
- Loiseaux S. Recherches sur les cycles de développement des Myrionématacées (Phéophycées). I—II. Hécatonématacées et Myrionématacées // Rev. Gén. Bot. 1967. T. 74, № 5. P. 529—578.
- Loiseaux S. Notes on several *Myrionemataceae* from California using culture studies // J. Phycol. 1970. V. 6, № 3. P. 248—260.
- Lokhorst G. M., Star W. Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in *Klebsormidium mucosum* nov. comb., formerly *Ulothrix verrucosa* (Chlorophyta) // J. Phycol. 1985. V. 21, № 3. P. 466—476.
- Lokhorst G. M., Star W. Mitosis and cytokinesis in *Tribonema regulare* (Tribophyceae, Chrysophyta) // Protoplasma. 1988. V. 145, № 1. P. 7—15.
- Lokhorst G. M., Bakker M. E., Star W. Ultrastructure of *Draparnaldia glomerata* (Chaetophorales, Chlorophyceae). II. Mitosis and cytokinesis // Nordic J. Bot. 1984. V. 4, № 4. P. 553—562.
- Loper C. L., Steidinger K. A., Walker L. M. A simple spread technique for unarmored dinoflagellates and implications of polyploidy in algal cultures // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1980. V. 99, № 3. P. 343—346.
- Loppes R., Matagne R. Complementation at the arg-7 locus in *Chlamydomonas reinhardtii* // Hereditas. 1972. V. 28, № 2. P. 239—251.
- Lorenzen H., Ruppel K. C. Versuche zur Gliederung des Entwicklungsverlaufs der *Chlorella*-Zelle // Planta. 1960. Bd 54, № 4. S. 394—403.
- Lovlie A., Bråten T. On mitosis in the multinuclear alga *Ulva mutabilis* Föyn // J. Cell Sci. 1970. V. 6, № 1. P. 109—129.
- Lutman B. F. The cell structure of *Closterium ehrenbergii* and *Closterium moniliferum* // Bot. Gaz. 1910. V. 49, № 3. P. 241—254.
- Ma J. H., Miura A. Observation nuclear division in conhosporas and its germling of *Porphyra yezcensis* Ueda // Jap. J. Phycol. 1984. V. 32, № 4. P. 373—378.
- Maggs C. A. *Erythrodermis allenii* Batters in the life history of *Phyllophora trailii* Holmes ex Batters (Phyllophoraceae, Rhodophyta) // Phycologia. 1989. V. 28, № 3. P. 305—317.
- Maggs C. A., Rica J. M. A karyological demonstration of meiosis in *Gelidium latifolium* (Gelidiaceae, Rhodophyta) from Ireland // Phycologia. 1991. V. 30, № 6. P. 487—494.
- Magne F. La structure du noyau et le cycle nucléaire chez le *Porphyra linearis* Greville // C. R. Acad. Sci., Paris. 1952. T. 234, № 3. P. 986—988.
- Magne F. Méiose et nombre chromosomique chez les *Laminariaceae* (Laminariales, Phaeophyceae) // C. R. Acad. Sci., Paris. 1953a. T. 236, № 5. P. 515—517.
- Magne F. La méiose chez le *Sporochneus pedunculatus* C. A. Agardh. (Sporochneales, Phéophycée) // C. R. Acad. Sci., Paris. 1953b. T. 236, № 16. P. 1596—1598.
- Magne F. Sur le cycle nucléaire du *Rhodomenia palmata* (L.) J. Agardh // Bull. Soc. Phycol. Fr. 1959. T. 5, № 1. P. 12—14.
- Magne F. Sur le lieu de la méiose chez le *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) C. Ag. // C. R. Acad. Sci., Paris. 1960a. T. 250, № 15. P. 2742—2744.
- Magne F. Sur l'existence d'une reproduction sexuée chez le *Rhodochaete parvula* Thuret // C. R. Acad. Sci., Paris. 1960b. T. 251, № 15. P. 1554—1555.
- Magne F. Sur le cycle cytologique du *Nemalion helminthoides* (Vellay) Batters // C. R. Acad. Sci., Paris. 1961a. T. 252, № 1. P. 157—159.
- Magne F. Sur la caryologie de deux Rhodophycées considérées jusqu'ici comme à cycle cytologique entièrement haplophasique // C. R. Acad. Sci., Paris. 1961b. T. 252, № 25. P. 4023—4024.
- Magne F. Caryologie chez les Floridées // Ed. St. Biol. Roscoff. 1964a. P. 461—671.
- Magne F. La mitose calliblepharidienne de certaines Rhodophycées // C. R. Acad. Sci., Paris (Gr. 11). 1964b. T. 259, № 21. P. 3811—3812.
- Magne F. Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées) // Cah. Biol. Mar. 1964c. T. 5, № 5. P. 461—673.
- Maguire M. P. Mitotic and meiotic behavior of the chromosomes of the octet strain of *Chlamydomonas reinhardtii* // Genetica. 1976. V. 46, № 4. P. 479—502.
- Mainx F. Untersuchungen über Ernährung und Zellteilung bei *Eremosphaera viridis* De Bary // Arch. Protistenkd. 1927. Bd 57, № 1. S. 1—13.

- Meer J. P., van der, Chen L. C. M. Evidence of sexual reproduction in the red algae *Palmaria palmata* and *Halosaccion ramentaceum* // Can. J. Bot. 1979. V. 57, № 24. P. 2452—2459.
- Meindl U. Cytoskeletal control of nuclear migration and anchoring in developing cells of *Micrasterias denticulata* and the change caused by the anti-microtubular herbicide amiprofos-methyl // Protoplasma. 1983. V. 118, № 1. P. 75—90.
- Melkonian M. Structure and significance of cruciate flagellar root systems in green algae: comparative investigations in species of *Chlorosarcinopsis* (*Chlorosarcinales*) // Pl. Syst. Evol. 1978. V. 130, № 3—4. P. 265—292.
- Melkonian M. Structure and significance of cruciate flagellar root systems in green algae: zoospores of *Ulva lactuca* (*Ulvales*, *Chlorophyceae*) // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1979. V. 32, № 4. P. 425—435.
- Mendes E. J. Mitosis in the spermatogenous threads of *Chara vulgaris* L. var. *longibracteata* Kütz. // Portugal. Acta Biol. (Ser. A). 1946. T. 1, № 3. P. 251—264.
- Merriman M. L. Nuclear division in *Zygnema* // Bot. Gaz. 1906. V. 41, № 1. P. 43—53.
- Merriman M. L. Nuclear division in *Spirogyra crassa* // Bot. Gaz. 1913. V. 56, № 4. P. 319—330.
- Merriman M. L. Nuclear division of *Spirogyra*. II. *Spirogyra bellis* // Bot. Gaz. 1916. V. 61, № 2. P. 311—324.
- Merton H. Über den Bau und die Fortpflanzungsweise von *Pleodorina illinoisensis* Kofoid // Ztschr. Wiss. Zool. 1908. Bd 90, № 3. S. 445—478.
- Mesquita J. F., Santos M. F. Études cytologiques sur les algues jaunes (*Chrysophyceae*). I. Ultrastructure de *Chrysocapsa epiphytica* Lund // Bol. Soc. Broter. 1976. T. 50, № 1. P. 63—68.
- Mesquita J. F., Santos M. Ultrastructural study of *Haematococcus lacustris* (Girod.) Rostafinski (*Volvocales*). II. Mitosis and cytokinesis // Cytologia. 1984. V. 49, № 1. P. 229—241.
- Metzner J. A morphological and cytological study of a new form of *Volvax*. I, II // Bull. Torrey Bot. Club. 1945a. V. 72, № 1. P. 86—113; 1945b. V. 72, № 2. P. 121—136.
- Micalef H., Gayral P. Quelques aspects de l'infrastructure des cellules végétatives et des cellules reproductrices d'*Ulva lactuca* L. (*Chlorophyceae*) // J. Microsc. 1972. T. 13, № 3. P. 417—428.
- Migita S. Cytological studies on *Porphyra yezensis* Ueda // Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ. 1967. V. 24. P. 55—64.
- Migita S., Fujita Y. The life history of *Ulva fasciata* Delile (*Chlorophyceae*, *Ulvales*) in culture // Jap. J. Phycol. 1987. V. 35, № 3. P. 226—230.
- Mignot J. P. Structure et ultrastructure de quelques Chloromonadines // Protistology. 1967. V. 3, № 1. P. 5—23.
- Mignot J. P. Compléments à l'étude des Chloromonadines ultrastructure de *Chattonella subsalsa* Biecheler flagellé d'eau Saumâtre // Protistology. 1976. V. 12, № 2. P. 279—293.
- Mignot J. P., Joyon L., Pringsheim E. G. Quelques particularités structurales de *Cyanophora paradoxa* Korsch., protozoaire flagellé // J. Protozool. 1969. V. 16, № 2. P. 138—145.
- Mitman G. G., Meer J. P., van der. Meiosis, blade development and sex determination in *Porphyra purpurea* (*Rhodophyta*) // J. Phycol. 1994. V. 30, № 1. P. 147—159.
- Mitzkewitsch L. Über die Kernteilung bei *Spirogyra* // Flora. 1898. Bd 85, № 2. S. 81—124.
- Miura A., Merrill J. E. Genetic studies and crop improvement of *Porphyra* in Japan // 11th Int. Phycol. Congr., St. John's. 1982. P. 33.
- Miyaji K. The occurrence of *Rhizoclonium riparium* and *R. tortuosum* (*Chlorophyceae*) on the coast of Hokkaido, Japan // Jap. J. Phycol. 1992. V. 40, № 2. P. 167—172.
- Moestrup O. Observations on *Bulbocoleon piliferum*. Formations of hairs, reproduction and chromosome number // Bot. Tidskr. 1969. V. 64, № 2. P. 169—175.
- Moestrup O. The fine structure of mature spermatozoids of *Chara corallina*, with special reference to microtubules and scales // Planta. 1970a. Bd 93, № 3. S. 235—308.
- Moestrup O. On the fine structure of the spermatozoids of *Vaucheria sescuplicaria* and on the later stages in spermatogenesis // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1970b. V. 50, № 2. P. 513—523.
- Moestrup O. Flagellar structure in algae: a review with new observations particularly on the *Chrysophyceae*, *Phaeophyceae* (*Fucophyceae*), *Euglenophyceae* and *Reckertia* // Phycologia. 1982. V. 21, № 4. P. 427—528.
- Moestrup O., Hoffman L. R. A study of the spermatozoids of *Dichotomosiphon tuberosus* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1975. V. 11, № 2. P. 225—235.
- Moestrup O., Thomsen H. A. An ultrastructural study of the flagellate *Pyramimonas orientalis* with particular emphasis on Golgi-apparatus activity and the flagellar apparatus // Protoplasma. 1974. V. 81, № 1. P. 247—269.
- Moewus F. Factorenaustausch, insbesondere der Realisatoren bei *Chlamydomonas*-Kreuzungen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1936. Bd 54, № 1. S. 45—57.
- Moewus F. Die Analyse von 42 erblichen Eigenschaften der *Chlamydomonas eugametos* Gruppe. I—III // Ztschr. Ind. Vererb. 1940. Bd 78, Abst. S. 418—522.
- Moll J. W. Observations on Karyokinesis in *Spirogyra* // Verhand. Koninkl. Akad. Wetenschappen Amsterdam. 1893. Sect. 2, Deel 1, № 9. P. 3—36.
- Molnar K. E., Stewart K. D., Mattox K. R. Cell division in the filamentous *Pleurastrum* and its comparison with the unicellular *Platymonas* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1974. V. 11, № 2. P. 287—296.
- Moore L. B. *Pelvetia fastigiata* // Bot. Gaz. 1928. V. 86, № 4. P. 419—434.
- Moore J., Cantor M., Sheeler P., Kahn W. The ultrastructure of *Polytomella agilis* // J. Protozool. 1970. V. 7, № 4. P. 671—676.
- Mornin L., Francis D. The fine structure of *Nematodinium armatum*, a naked dinoflagellate // J. Microsc. 1967. V. 6, № 6. P. 759—772.
- Moss B. Observations on the development and cytology of *Himantalia elongata* (L.) S. F. Gray. // Br. Phycol. Bull. 1958. V. 1, № 6. P. 31—32.
- Moss B. L., Elliot E. Observations on the cytology of *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb. // Ann. Bot. (N.S.). 1957. V. 21, № 81. P. 143—151.
- Motomura T. Disappearance of centrioles derived from female gametes in zygotes of *Colpomenia bulbosa* (*Phaeophyceae*) // Jap. J. Phycol. 1992. V. 40, № 3. P. 207—214.
- Motomura T. Premature chromosome condensation of the karyogamyblocked sperm pronucleus in the fertilization of *Fucus distichus* (*Fucales*, *Phaeophyceae*) // J. Phycol. 1995. V. 31, № 1. P. 108—113.
- Motomura T., Sakai Y. Ultrastructural studies of gametogenesis in *Laminaria angustata* (*Laminariales*, *Phaeophyta*) regulated by iron concentration in the medium // Phycologia. 1984. V. 23, № 3. P. 331—343.
- Motomura T., Sakai Y. Ultrastructural studies on nuclear division in the sporophyte of *Carpomitra cabreræ* (Clemente) Kütz. (*Phaeophyta*, *Sporochneales*) // Jap. J. Phycol. 1985. V. 33, № 3. P. 199—209.
- Motomura T., Kawaguchi S., Sakai Y. Life history and ultrastructure of *Carpomitra cabreræ* (Clemente) Kütz. (*Phaeophyta*, *Sporochneales*) // Jap. J. Phycol. 1985. V. 33, № 1. P. 21—31.
- Mottier D. M. Nuclear and cell division in *Dictyota dichotoma* // Ann. Bot. 1900. V. 14, № 54. P. 163—192.
- Moutschen J., Dahmen M. Sur les modifications de la spermiogénèse de *Chara vulgaris* L. induites par les rayons X // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1956. T. 17, № 3—4. P. 433—450.
- Moutschen J., Dahmen M., Gillet C. Sur les modifications induites par les hydrazides maléique et isonicotinique dans les anthéridies de *Chara vulgaris* L. // Cellule. 1956. T. 58, № 1. P. 65—78.
- Mughal S., Godward M. B. E. Kinetochore and microtubules in two members of the *Chlorophyceae*, *Cladophora fructa* and *Spirogyra majuscula* // Chromosoma. 1973. V. 44, № 1. P. 213—229.
- Mukherjee S. Polyploid chromosome number in the genus *Nitella* // Curr. Sci. (India). 1978. V. 47, № 11. P. 386.
- Mukherjee S. Cytotaxonomical studies of a terrestrial species of *Oedogonium* viz. *O. pakistanense* Islam and Sarma // Cytologia. 1980. V. 45, № 4. P. 579—582.
- Mukherjee S., Noor M. N. A first report of karyological studies in *Nitella wattii* Groves from India // Sci. Cult. 1973. V. 39, № 10. P. 459—460.
- Mullahy J. H. The morphology and cytology of *Lemanea australis* Atk. // Bull. Torrey Bot. Club. 1952. V. 79, № 6. P. 393—406, 471—484.

- Müller D. G. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel // *Planta*. 1966. Bd 68, № 1. S. 57—68.
- Müller D. G. Life cycle of the brown algae *Ectocarpus fasciculatus* var. *refractus* (Kütz.) Ardis. (*Phaeophyta*, *Ectocarpales*) in culture // *Phycologia*. 1972. V. 11, № 1. P. 11—13.
- Müller D. G. Culture studies on reproduction of *Spermatococcus paradoxus* (*Phaeophyceae*, *Chordariales*) // *J. Phycol.* 1981. V. 17, № 4. P. 384—389.
- Müller D. G. Culture studies on the life history of *Adenocystis utricularis* (*Phaeophyceae*, *Dictyosiphonales*) // *Phycologia*. 1984. V. 23, № 1. P. 87—94.
- Müller D. G., Meel H. Culture studies on the life history of *Arthrocladia villosa* (*Desmarestiales*, *Phaeophyceae*) // *Br. Phycol. J.* 1982. V. 17, № 4. P. 419—425.
- Müller D. G., Schmidt U. U. Culture studies on the life history of *Elachista stellaris* Aresch. (*Phaeophyceae*, *Chordariales*) // *Br. Phycol. J.* 1988. V. 23, № 2. P. 153—158.
- Mumford T. F., Jr. A new species of *Porphyra* from the west coast of North America // *Syesis*. 1973. V. 6, № 3. P. 239—242.
- Mumford T. F., Jr. Observations on the distribution and seasonal occurrence of *Porphyra schizophylla* Hollenberg, *Porphyra torta* Krishnamurthy and *Porphyra brumalis* sp. nov. (*Rhodophyta*, *Bangiales*) // *Syesis*. 1975. V. 8, № 4. P. 321—332.
- Mumford T. F., Jr., Cole K. Chromosome number of fifteen species in the genus *Porphyra* (*Bangiales*, *Rhodophyta*) from the west coast of North America // *Phycologia*. 1977. V. 16, № 4. P. 373—378.
- Mundie J. R. Cytology and life history of *Vaucheria geminata* // *Bot. Gaz.* 1929. V. 87, № 3. P. 397—410.
- Myers M. E. The life-history of the brown alga *Egregia menziesii* // *Univ. Calif. Publ. Bot.* 1928. V. 14, № 6. P. 225—246.
- Nägler K. Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei *Chilomonas paramecium* // *Arch. Protistenkd.* 1912. Bd 25, № 2. S. 295—315.
- Nakahara H. Alternation of generations of some brown algae in unialgal and axenic cultures // *Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 1984. V. 7, № 2. P. 77—194.
- Nakamura Y., Tatewaki M. The life history of some species of the *Scytosiphonales* // *Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 1975. V. 6, № 2. P. 57—93.
- Naylor M. Cytological observations on the three British species of *Laminaria*: a preliminary report // *Ann. Bot. (N.S.)*. 1956. V. 20, № 79. P. 431—437.
- Naylor M. An acetocarmine squash technique for the *Fucales* // *Nature (London)*. 1957. V. 180, № 4575. P. 46.
- Naylor M. Some aspects of the life history and cytology of *Stictyosiphon tortilis* (Rupr.) Reinke // *Acta Adriat.* 1958a. V. 8, № 16. P. 3—22.
- Naylor M. The cytology of *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb. // *Ann. Bot. (N.S.)*. 1958b. V. 22, № 86. P. 205—217.
- Naylor M. Chromosome number in the algae. I. *Phaeophyta* // *Br. Phycol. Bull.* 1958c. V. 6, № 1. P. 34—37.
- Nebel R. S., Tyler S. A., Murphy C. J. A note on the statistical determination of shape of chromatin elements in human spermatid and *Tradescantia* microsporocyte // *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 1960. V. 7, № 3. P. 377—379.
- Necchi O., Jr., Sheath R. G. Karyology of Brazilian species of *Batrachospermum* (*Rhodophyta*, *Batrachospermales*) // *Br. Phycol. J.* 1992. V. 27, № 4. P. 423—427.
- Němec B. Über die Kernteilung bei *Cladophora* // *Bull. Int. Akad. Sci. Bohême*. 1910. Sep. 6. S. 1—15.
- Neuenstein H. Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik // *Arch. Zellforsch.* 1914. Bd 13, № 1. S. 1—91.
- Neumann K. Der Ort der Meiosis und die Sporenbildung bei der siphonalen Grünalge *Derbesia marina* // *Naturwissenschaften*. 1967. Bd 54, № 5. S. 121.
- Neumann K. Protonema mit Riesenkern bei der siphonalen Grünalge *Bryopsis hypnoides* und weitere cytologische Befunde // *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 1969a. Bd 19, № 1. S. 45—57.
- Neumann K. Beitrag zur Cytologie und Entwicklung der siphonalen Grünalge *Derbesia marina* // *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 1969b. Bd 19, № 3. S. 355—375.
- Neumann K. Einkerniges Protonema bei *Bryopsis* und *Pseudobryopsis myura* // *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 1970. Bd 20, № 2. S. 215.
- Neushul M., Dahl A. L. Zonation in the apical cell of *Zonaria* // *Amer. J. Bot.* 1972a. V. 59, № 4. P. 393—400.
- Neushul M., Dahl A. L. Ultrastructural studies of brown algal nuclei // *Amer. J. Bot.* 1972b. V. 59, № 4. P. 401—410.
- Newroth P. R. Studies on life histories in the *Phylloporaceae* I, II // *Phycologia*. 1971. V. 10, № 4. P. 345—354; 1972. V. 11, № 2. P. 99—107.
- Newton L. Handbook of the British seaweeds // *Trustees Br. Museum (Nat. Hist.)*. London, 1931. 478 p.
- Nichols H. W. Culture and developmental morphology of *Compsopogon coeruleus* // *Amer. J. Bot.* 1964a. V. 51, № 2. P. 180—188.
- Nichols H. W. Developmental morphology and cytology of *Boldia erythrosiphon* // *Amer. J. Bot.* 1964b. V. 51, № 6. P. 653—659.
- Nielsen R., Pedersen P. M. Separation of *Syncoryne reinkei* nov. gen., nov. sp. from *Pringsheimiella scutata* (*Chlorophyceae*, *Chaetophoraceae*) // *Phycologia*. 1977. V. 16, № 4. P. 411—416.
- Nienburg W. Die Oogonentwicklung bei *Cystoeira* und *Sargassum* // *Flora (N. F., D.)*. 1910. Bd 101, № 2. S. 167—180.
- Nienburg W. Zur Entwicklungsgeschichte der Helgoländer *Haplospora* // *Ber. Dt. Bot. Ges.* 1923. Bd 41, № 5. S. 211—217.
- Niizeki S. Cytological study of swarmer formation in *Enteromorpha linza* // *Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ.* 1957. V. 8, № 1. P. 45—51.
- Nilshamar M., Walles B. Electron microscope studies on cell differentiation in synchronized cultures of the green alga *Scenedesmus* // *Protoplasma*. 1974. V. 79, № 3—4. P. 317—332.
- Nishibayashi T., Inoh S. Morphogenetical studies in the *Laminariales*. I, II, V, VI // *Biol. J. Okayama Univ.* 1956. V. 2, № 4. P. 147—158; 1957. V. 3, № 3. P. 169—181; 1960a. V. 6, № 3—4. P. 83—90; 1961a. V. 7, № 3—4. P. 126—132. ?
- Nishibayashi T., Inoh S. The formation of zoospores in *Undaria undarioides* (Yendo) Okamura // *Bot. Mag. Tokyo*. 1960b. V. 73, № 869—870. P. 494—496.
- Nishibayashi T., Inoh S. The formation of zoospores in *Chorda filum* (L.) Lamour. // *Bot. Mag. Tokyo*. 1961b. V. 74, № 874. P. 195—197.
- Nizamuddin M. Studies on *Cystophyllum muricatum* (Turner) J. Ag., 1848 // *New Phytol.* 1962. V. 61, № 3. P. 233—243.
- Nizamuddin M. The anatomy and life history of *Cystophora*, *Acrocarpia* and *Caulocystis* (*Fucales*) // *Bot. Mar.* 1964. V. 7, № 1—4. P. 42—63.
- Nizamuddin M., Womersley H. B. S. Structure and systematic position of the Australian brown alga, *Notheia anomala* // *Nature (London)*. 1960. V. 187, № 4738. P. 673—674.
- Noor M. N. A new record on the cytology of *Pithophora oedogonia* Wittrock from India // *Phykos*. 1968a. V. 7, № 1—2. P. 58—61.
- Noor M. N. A new record of chromosome number of *Nitella mucronata* (Br.) Miquel from India // *Sci. Cult.* 1968b. V. 34, № 5. P. 214—215.
- Noor M. N. A preliminary report on chromosome number of some Indian *Characeae* // *Proc. Indian Sci. Congr. New Delhi*, 1969. P. 387.
- Noor M. N. A preliminary report on chromosome number of some Indian *Characeae* // *J. Ranchi Univ.* 1970. V. 6—7, № 3. P. 232—239.
- Noor M. N., Mukherjee S. An investigation into the karyology of *Nitella superba* from India // *Proc. 2nd Int. Symp. Tax. Algae (Madras Univ., India)*. 1974. P. 28.
- Noor M. N., Mukherjee S. On the aneuploid chromosome number in *Chara hydrophytes* from India // *Cytologia*. 1975. V. 40, № 3—4. P. 803—807.
- Noor M. N., Mukherjee S. Some new records of chromosome number in Indian *Charophyta* // *Cytologia*. 1977. V. 42, № 2. P. 227—232.
- Nordby O. Light microscopy of meiotic zoosporogenesis and mitotic gametogenesis in *Ulva mutabilis* Föyn // *J. Cell Sci.* 1974. V. 5, № 2. P. 443—455.
- Nordby O., Hoxmark R. C. Changes in cellular parameters during synchronous meiosis in *Ulva mutabilis* Föyn // *Exp. Cell Res.* 1972. V. 75, № 9. P. 321—328.
- Noro T., Nozawa K. Ultrastructure of a red tide chloromonadophyte alga, *Chattonella* sp., from Kagoshima Bay, Japan // *Jap. J. Phycol.* 1981. V. 29, № 2. P. 73—78.

- Norris R. E. Flagellate cells in the life-history of *Stichogloea* (Crysophyceae) // Phycologia. 1977. V. 16, № 1. P. 75—78.
- Norris R. E., Pearson B. R. Fine structure of *Pyramimonas parkeae* sp. nov. (Chlorophyta, Prasinophyceae) // Arch. Protistenkd. 1975. Bd 117, № 1/2. S. 192—213.
- Northcote D. H. The organization of the endoplasmic reticulum, the Golgi bodies and microtubules during cell division and subsequent growth // Plant Cell Organelles. London; New York, 1968. P. 179—197.
- Notoya M., Yabu H. Cultivation and cytology *Ceramium japonicum* Okamura and *C. kondoi* Yendo (Ceramiales, Rhodophyta) // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1979. V. 30, № 2. P. 129—132.
- Notoya M., Yabu H. *Platythamnion yezoense* Inagaki (Rhodophyta, Ceramiales) in culture // Jap. J. Phycol. 1981. V. 29, № 1. P. 39—46.
- Nygren S. Life histories and chromosome number in some *Phaeophyceae* from Sweden // Bot. Mar. 1979. V. 22, № 6. P. 371—373.
- Nygren S. Life history and systematic position of the rare brown alga *Climacosorus mediterraneus* // Nordic J. Bot. 1987. V. 7, № 2. P. 229—232.
- Oakley B. R. Mitotic spindle formation in *Cryptomonas* and *Chroomonas* (Cryptophyceae) // Protoplasma. 1978. V. 95, № 4. P. 333—346.
- Oakley B. R., Bisalputra T. Mitosis and cell division in *Cryptomonas* (Cryptophyceae) // Can. J. Bot. 1977. V. 55, № 22. P. 2789—2800.
- Oakley B. R., Dodge J. D. Mitosis in the *Cryptophyceae* // Nature (London). 1973. V. 244, № 5417. P. 521—522.
- Oakley B. R., Dodge J. D. Kinetochores associated with the nuclear envelope in the mitosis of a dinoflagellate // J. Cell Biol. 1974. V. 63, № 1. P. 322—325.
- Oakley B. R., Dodge J. D. The ultrastructure of mitosis in *Chroomonas salina* (Cryptophyceae) // Protoplasma. 1976a. V. 88, № 2. P. 241—254.
- Oakley B. R., Dodge J. D. Mitosis and cytokinesis in the dinoflagellate *Amphidinium carterae* // Cytobios. 1976b. V. 17, № 65. P. 35—46.
- Oakley B. R., Dodge J. D. Evidence for a double-helically coiled toroidal chromonema in the dinoflagellate chromosome // Chromosoma. 1979. V. 70, № 3. P. 277—291.
- Oakley B. R., Heath I. B. The arrangement of microtubules in serially sectioned spindles of the alga *Cryptomonas* // J. Cell. Sci. 1978. V. 31, № 1. P. 53—70.
- O'Donnel E. H. J. Nucleolus and chromosomes in *Euglena gracilis* // Cytologia. 1965. V. 30, № 2. P. 118—154.
- Oehlkers F. Beitrag zur Kenntnis der Kernteilungen bei den Characeen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1916. Bd 34, № 4. S. 223—227.
- Ogawa H. Cytological observations of *Sargassum thunbergii* (Mert.) O. Kuntze // Rec. Ocean. Works Jap. 1971. V. 11, № 1. P. 15—25.
- Ogawa H. On the antheridium development of *Sargassum micracanthum* and *S. ringgoldianum* // Mar. Biol. (Berlin). 1974. Bd 27, № 1. S. 21—26.
- Ogawa H., Inoh S., Ohmori T. Meiosis in the oogonium of *Sargassum tortile* C. Ag. // Bot. Mag. Tokyo. 1969. V. 82, № 968. P. 45—52.
- Ohashi H. Cytological study of *Oedogonium* // Bot. Gaz. 1930. V. 90, № 2. P. 177—197.
- Ohgai M., Fujiyama T., Kobe H. On the life history of *Ulothrix* sp. (Chlorophyceae) // Jap. J. Phycol. 1982. V. 30, № 3. P. 219—224.
- Ohmori T. Morphogenetical studies on *Laminariales*. VIII. The formation of zoospores in *Ecklonia stolonifera* Okamura and *Ecklonia cava* Kjellman // Biol. J. Okayama Univ. 1965. V. 11, № 1—2. P. 1—18.
- Ohmori T. Morphological studies on *Laminariales* // Biol. J. Okayama Univ. 1967. V. 13, № 1. P. 23—84.
- Ohmori T., Inoh S. Formation of zoospores in *Ecklonia cava* Kjellm. // Kromosomo. 1965. V. 62, № 10. P. 2035—2040.
- Okabe S. Meiosis im Oogonium von *Sargassum horneri* (Turn.) Ag. // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1929. V. 4, № 4. P. 661—669.
- Okabe S. Mitosen im keimenden Embryo von *Sargassum horneri* (Turn.) Ag. // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1930. V. 5, № 4. P. 757—762.
- O'Kelly C. J., Yarish C. Observations on marine *Chaetophoraceae* (Chlorophyta). I. Sporangial ontogeny in the type species of *Entocladia* and *Phaeophila* // J. Phycol. 1980. V. 16, № 5. P. 549—558.
- Oliveira L., Fitch R. Morphometric analysis of the cytological changes occurring in *Vaucheria longicaulis* var. *macounii* Blum (Tribophyceae) during aplanospore germination // J. Submicrosc. Cytol. Pathol. 1988. V. 20, № 2. P. 397—406.
- Osborn J. E. M. The structure and life history of *Hormosira banksii* (Turner) Decaisne // Trans. Roy. Soc. Edinb. 1948. V. 77, № 1. P. 47—71.
- Ott D. W., Brown R. M., Jr. Light and electron microscope observations on mitosis in *Vaucheria litorea* Hofman ex C. Ag. // Br. Phycol. J. 1972. V. 7, № 3. P. 361—374.
- Ott D. W., Brown R. M., Jr. Developmental cytology of the genus *Vaucheria*. I, II // Br. Phycol. J. 1974a. V. 9, № 2. P. 111—126; 1974b. V. 9, № 4. P. 333—351.
- Overton E. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Volvox* // Bot. Centralbl. 1889. Bd 39. S. 65—277.
- Pal B. P., Kundu B. C., Sundaralingam V. S., Venkataraman G. S. *Charophyta*. New Delhi, 1962. 152 p.
- Palik P. Kernteilung bei *Hydrodictyon utriculatum* Roth // Index Horti. Bot. Univ. Budapest. 1944—1949. V. 7. P. 150—172.
- Palik P. *Sphaeroplea*-Studien // Acta Biol. Acad. Sci. Hungar. 1950. V. 1, № 1—4. P. 329—361.
- Papenfuss G. F. Alternation of generations in *Ectocarpus siliculosus* // Bot. Gaz. 1935. V. 96, № 3. P. 421—446.
- Parke M. A contribution to knowledge of the *Mesogloiaceae* and associated families // Publ. Hartley Bot. Lab. Univ. Liverpool. 1933. № 9. P. 5—43.
- Parke M., Manton I. Preliminary observations on the fine structure of *Prasinocladus marinus* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1965. V. 45, № 2. P. 525—536.
- Parker K. E., Horsley R. J. The ultraviolet radiosensitivity of *Oedogonium cardiacum* cells at various stages of the cell cycle // Radiat. Bot. 1972. V. 12, № 4. P. 239—248.
- Partensky F., Vaulot D., Coute A., Sournia A. Morphological and nuclear analysis of the bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium* cf. *aureolum* and *Gymnodinium nagasakiense* // J. Phycol. 1988. V. 24, № 3. P. 408—415.
- Pascher A. Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1916. Bd 34, № 7. S. 440—447.
- Patel R. J. A cytological and taxonomic study of British *Cladophorales* // Ph. D. Thesis. 1961.
- Patel R. J. Cytotaxonomical studies on *Pithophora kewensis* Wittr. // Phykos. 1971a. V. 10, № 1—2. P. 18—23.
- Patel R. J. Cytotaxonomical studies of British marine species of *Chaetomorpha*. I, II // Phykos. 1971b. V. 10, № 1—2. P. 127—136; 1972. V. 11, № 1—2. P. 17—22.
- Patel R. J. Morphology, reproduction and cytology of *Volvox prolificus* Iyengar from Gujarat—India // J. Indian Bot. Soc. 1978. V. 57, № 1. P. 28—31.
- Patel R. J., Ashok K. C. K. Morphological and cytological studies in *Zygnemopsis godwardense* sp. nov. // Phykos. 1971. V. 10, № 1—2. P. 12—17.
- Patel R. J., Jawale A. K. A new form of *Lychnothamnus barbatus* (Meyen) Leonh. f. *gigantea* f. nova from Gujarat, India // J. Indian Bot. Soc. 1985. V. 64, № 4. P. 323—327.
- Pearson B. R., Norris R. E. Fine structure of cell division in *Pyramimonas parkeae* Norris and Pearson (Chlorophyta, Prasinophyceae) // J. Phycol. 1975. V. 11, № 1. P. 113—124.
- Pedersen P. Culture studies on marine algae from West Greenland. I. Chromosomal information relating to the life history of *Isthmoplea sphaerophora* (Phaeophyceae, Dictyosiphonales) // Br. Phycol. J. 1975. V. 10, № 2. P. 165—168.
- Penn A. B. K. Die Cytologie der Zellteilung von *Dunaliella* Teodoresco // Arch. Protistenkd. 1938. Bd 90, № 1. S. 162—164.
- Peragallo H. Sur la division cellulaire du *Biddulphia mobiliensis* // Bull. St. Biol. d'Arcachon. 1907. T. 10, № 1. P. 1—28.
- Perrot Y. Sur le cycle de reproduction d'une *Cladophoraceae* marine de la région de Roscoff: *Lola implexa* (Harvey) // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1965. T. 261, № 7. P. 503—506.
- Perrot Y. Sur le cycle ontogénique et chromosomique du *Pseudopringsheimia confluens* (Resenv.) Wille // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1969. T. 268, № 4. P. 279—282.

- Persidsky B. M. The development of the auxospores in the group of the Centricae (*Bacillariaceae*). Moscow, 1929. 10 p.
- Persidsky B. M. The sexual process in *Melosira varians* // Beih. Bot. Centralbl. 1935. Bd 53 (A), № 1. S. 122—132.
- Peterfi L. S., Manton I. Observations with the electron microscope on *Asteromonas gracilis* Artari emend. (*Stephanoptera gracilis* (Artari) Wisl.), with some comparative observations on *Dunaliella* sp. // Br. Phycol. Bull. 1968. V. 3, № 3. P. 423—440.
- Peters A. F. Observations on the life history of *Papenfussiella callitricha* (*Phaeophyceae*, *Chordariales*) in culture // J. Phycol. 1984. V. 20, № 3. P. 409—414.
- Peters A. F., Müller D. G. Culture studies on the life history of *Myriogloea chilensis* Müller D. G. // Bot. Mar. 1986. V. 29, № 1. P. 43—48.
- Peters A. F., Novacek I., Müller D., McLachlan J. Culture studies on reproduction of *Sphaerotrichia divaricata* (*Chordariales*, *Phaeophyceae*) // Phycologia. 1987. V. 26, № 4. P. 457—468.
- Peterschilka F. Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia* // Arch. Protistenkd. 1922. Bd 45, № 2. S. 153—162.
- Peterschilka F. Über die Kernteilung und die Vielkernigkeit und über die Beziehungen zwischen Epiphytismus und Kernzahl bei *Rhizoclonium hieroglyphicum* Kütz. (Zur Cytologie der Chlorophyten. III.) // Arch. Protistenkd. 1924. Bd 47, № 3. S. 325—349.
- Petersen H. E. Nogle lagtagelser over cellekernerne hos *Ceramium* (Roth) Lundbye // Dansk. Bot. Ark. 1928. V. 5, № 10. P. 1—5.
- Peterson S. P., Berns M. W. The centriolar complex // Int. Rev. Cytol. 1980. V. 64, № 1. P. 81—106.
- Peyrière M. Intrastucture cytoplasmique du tétrasporocyste de *Griffithsia flosculosa* (*Rhodophycée*, *Ceramiacée*) pendant la prophase méiotique // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1969. T. 269, № 24. P. 2332—2334.
- Peyrière M. Étude infrastructurale des spermatocystes de *Griffithsia flosculosa* (*Rhodophyceae*) // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D.). 1971. T. 273, № 22. P. 2071—2074.
- Peyrière M. Étude infrastructurale des spermatocystes et spermatoides de différentes *Rhodophycées* floridées // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D.). 1974. T. 278, № 8. P. 1019—1022.
- Pfiester L. A. Sexual reproduction of *Peridinium cinctum* f. *ovoplanum* (*Dinophyceae*) // J. Phycol. 1975. V. 11, № 3. P. 259—265.
- Pfiester L. A. Sexual reproduction of *Peridinium willei* (*Dinophyceae*) // J. Phycol. 1976. V. 12, № 3. P. 234—238.
- Pfiester L. A. Sexual reproduction of *Peridinium gatunense* (*Dinophyceae*) // J. Phycol. 1977. V. 13, № 1. P. 92—95.
- Phillips D., Scott J. Ultrastructure of cell division and reproductive differentiation of male plants in the *Florideophyceae* (*Rhodophyta*). Mitosis in *Dasya baillouviana* // Protoplasma. 1981. V. 106, № 3/4. P. 329—341.
- Pickett-Heaps J. D. Ultrastructure and differentiation in *Chara* sp. I, II, VI // Aust. J. Biol. Sci. 1967a. V. 20, № 3. P. 539—551; 1967b. V. 20, № 5. P. 883—894; 1968. V. 21, № 4. P. 655—690.
- Pickett-Heaps J. D. The evolution of the mitotic apparatus: an attempt at comparative ultrastructural cytology in dividing plant cells // Cytobios. 1969. V. 1, № 3. P. 257—280.
- Pickett-Heaps J. D. The behavior of the nucleolus during mitosis in plants // Cytobios. 1970a. V. 6, № 1. P. 69—78.
- Pickett-Heaps J. D. Mitosis and autospore formation in the green alga *Kirchneriella lunaris* // Protoplasma. 1970b. V. 70, № 3—4. P. 325—347.
- Pickett-Heaps J. D. Reproduction by zoospores in *Oedogonium*. I. Zoosporogenesis // Protoplasma. 1971. V. 72, № 2—3. P. 275—314.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Cosmarium botrytis* // J. Phycol. 1972a. V. 8, № 4. P. 343—360.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Tetraëdron* // Ann. Bot. (N. S.). 1972b. V. 36, № 147. P. 693—701.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Klebsormidium subtilissimum* (formerly *Ulothrix subtilissima*) and its possible phylogenetic significance // Cytobios. 1972c. V. 6, № 23. P. 167—183.
- Pickett-Heaps J. D. Variation in mitosis and cytokinesis in plant cells: its significance in the phylogeny and evolution of ultrastructural systems // Cytobios. 1972d. V. 5, № 17. P. 59—77.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Cyanophora paradoxa* // New Phytol. 1972e. V. 71, № 7. P. 561—567.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Bulbochaete*. I. Division utilizing the wall rings // J. Phycol. 1973a. V. 9, № 4. P. 408—420.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Tetraspora* // Ann. Bot. 1973b. V. 37, № 153. P. 1017—1025.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division and wall structure in *Microspora* // New Phytol. 1973c. V. 72, № 2. P. 347—355.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Bulbochaete*. II. Hair cell formation // J. Phycol. 1974a. V. 10, № 2. P. 148—164.
- Pickett-Heaps J. D. The evolution of mitosis and the eukaryotic condition // BioSystems. 1974b. V. 6, № 1. P. 37—48.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Stichococcus* // Br. Phycol. J. 1974c. V. 9, № 1. P. 63—73.
- Pickett-Heaps J. D. Green algae: structure, reproduction and evolution in selected genera. Massachusetts, 1975a. 606 p.
- Pickett-Heaps J. D. Structural and phylogenetic aspects of microtubular systems in gametes and zoospores of certain green algae // Biol. J. Linn. Soc. 1975b. V. 7, № 1 (Suppl.). P. 37—44.
- Pickett-Heaps J. D. Aspects of spindle evolution // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1975c. V. 253. P. 352—361.
- Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Raphidonema longiseta* // Arch. Protistenkd. 1976. Bd 118, № 3. S. 209—214.
- Pickett-Heaps J. D. Valve morphogenesis and the microtubule center in three species of the diatom *Nitzschia* // J. Phycol. 1983. V. 19, № 3. P. 269—281.
- Pickett-Heaps J. D., Fowke L. C. Cell division in *Oedogonium*. I, II // Aust. J. Biol. Sci. 1969. V. 22, № 4. P. 857—894; 1970a. V. 23, № 1. P. 71—92.
- Pickett-Heaps J. D., Fowke L. C. Mitosis, cytokinesis and cell elongation in the desmid, *Closterium littorale* // J. Phycol. 1970b. V. 6, № 2. P. 189—215.
- Pickett-Heaps J. D., Kowalski S. E. Valve morphogenesis and the microtubule center of the diatom *Hantzschia amphioxys* // Eur. J. Cell Biol. 1981. V. 25, № 2. P. 150—170.
- Pickett-Heaps J. D., McDonald K. L. *Cylindrocapsa*: cell division and phylogenetic affinities // New Phytol. 1975. V. 74, № 2. P. 235—241.
- Pickett-Heaps J. D., Northcote D. H. Organization of microtubules and endoplasmic reticulum during mitosis and cytokinesis in wheat meristems // J. Cell Sci. 1966. V. 1, № 1. P. 109—120.
- Pickett-Heaps J. D., Ott D. W. Ultrastructural morphology and cell division in *Pedinomonas* // Cytobios. 1974. V. 11, № 1. P. 41—58.
- Pickett-Heaps J. D., Stachelin L. A. The ultrastructure of *Scenedesmus* (*Chlorophyceae*). II. Cell division and colony formation // J. Phycol. 1975. V. 11, № 2. P. 186—202.
- Pickett-Heaps J. D., McDonald K. L., Tippit D. H. Cell division in the pennate diatom *Diatoma vulgare* // Protoplasma. 1975. V. 86, № 1/3. P. 205—242.
- Pickett-Heaps J. D., Tippit D. H., Porter K. R. Rethinking mitosis // Cell. 1982. V. 29, № 4. P. 729—744.
- Pickett-Heaps J. D., Wetherbee R., Hill D. R. A. Cell division and morphogenesis of the labiate process in the centric diatom *Ditylum brightwellii* // Protoplasma. 1988. V. 143, № 2—3. P. 139—149.
- Poisson R., Hollande A. Considerations sur la cytologie, la mitose et les affinités des Chloromonadines. Étude de *Vacuolaria virescens* Cienk // Ann. Sci. Nat. Zool. (Ser. 11). 1943. № 5. P. 147—160.
- Potthoff H. Beiträge zur Kenntnis der Conjugaten. I. Untersuchungen über die *Desmidiaceae* *Hyalotheca dissiliens* Bréb. f. *minor* // Planta. 1927. Bd. 4, № 2. S. 261—283.
- Prasad B. N. Cytology and conjugation in *Zygnema* and *Mougeotia* // Br. Phycol. Bull. 1958. V. 6, № 1. P. 27—28.
- Prasad R. N., Chaudhary B. R. L. Contributions to the karyology of euglenoid flagellates. II. *Lepocinclis* Perty // Cytologia. 1987. V. 52, № 2. P. 357—360.

- Prasad B. N., Godward M. B. E. Cytological studies in the genus *Mougeotia* // Br. Phycol. Bull. 1962. V. 2, № 1. P. 111—115.
- Prasad B. N., Godward M. B. E. Cytological studies in the genus *Zygnema* // Cytologia. 1966. V. 31, № 4. P. 375—391.
- Prasad B. N., Srivastava P. N. Observations on the morphology, cytology and asexual reproduction of *Schizomeris leibleinii* Kütz. // Phycologia. 1963. V. 2, № 4. P. 148—156.
- Prasad B. N., Srivastava P. N. Some observations on *Uronema gigas* Vischer // J. Indian Bot. Soc. 1964. V. 43, № 1. P. 113—120.
- Prasad P. K., Verma B. N. Aneuploid count for *Chara setosa* Klein ex. Wild. // Cytologia. 1985. V. 50, № 2. P. 241—245.
- Prescott G. W. Ecology of Panama Canal Algae // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1951. V. 70, № 1. P. 1—24.
- Printz H. *Chlorophyceae* // Nat. Pflanzenfam. 1927. Bd 3. S. 1—411.
- Priou M. L. Infrastructure des synapses de l'algue rouge *Bornetia secundiflora* (J. Agardh) Thuret // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1969. T. 268, № 17. P. 2177—2178.
- Proctor V. W. Clones to be kept in permanent collection // Manuscript dactylographie. 1965. 20 p.
- Proctor V. W. Taxonomy of *Chara braunii*: an experimental approach // J. Phycol. 1970. V. 6, № 4. P. 317—321.
- Proctor V. W. Taxonomic significance of monoecism and dioecism in the genus *Chara* // Phycologia. 1971. V. 10, № 2/3. P. 299—307.
- Proctor V. W., Wiman F. H. An experimental approach to the systematics of the monoecious-conjoined members of the genus *Chara*, series *Gymnobasalia* // Amer. J. Bot. 1971. V. 58, № 10. P. 885—893.
- Proctor V. W., Griffin D. G., III, Hotchkiss A. T. A synopsis of the genus *Chara*, series *Gymnobasalia* (subsection *Willdenowia* R.D.W.) // Amer. J. Bot. 1971. V. 58, № 10. P. 894—901.
- Proskauer J. On the nuclear cytology of *Hydrodictyon* // Hydrobiologia. 1952. V. 4, № 4. P. 399—408.
- Prowazek S. Kerntheilung und Vermehrung der *Polytoma* // Österr. Bot. Ztschr. 1901. Bd 51, № 2. S. 51—60.
- Pueschel C. M. Ultrastructure of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata* (Rhodophyta) // J. Phycol. 1979. V. 15, № 4. P. 409—424.
- Puiseux-Dao S. *Siphonales* and *Siphonocladales* // The chromosomes of the algae. London, 1966. P. 52—72.
- Puiseux-Dao S. *Acetabularia* and cell biology. London, 1970. 162 p.
- Puiseux-Dao S., Levain N. Étude cytologique d'un *Mougeotia* (Conjugatophycées) // J. Microsc. 1963. T. 2, № 4. P. 461—484.
- Rae P. M. M. The nature and processing of ribosomal ribonucleic acid in a dinoflagellate // J. Cell Biol. 1970. V. 46, № 1. P. 106—113.
- Rae P. M. M. 5-Hydroxymethyluracil in the DNA of a dinoflagellate // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1973. V. 70, № 12. P. 1114—1145.
- Rae P. M. M., Steele R. E. Modified bases in the DNA's of unicellular eukaryotes: an examination of distribution and possible roles, with emphasis on hydroxymethyluracil in dinoflagellates // BioSystems. 1978. V. 10, № 1. P. 37—53.
- Rai U. N., Chowdary Y. B. K. Cytological studies on some chlorococcoid green algae // Cytologia. 1983. V. 48, № 3. P. 543—550.
- Ramanathan K. R. On the cytological evidence for an alternation of generations in *Enteromorpha* // J. Indian Bot. Soc. 1936. V. 15, № 1. P. 55—57.
- Ramanathan K. R. The morphology, cytology and alternation of generations in *Enteromorpha compressa* (L.) Grev. var. *lingulata* (J. Ag.) Hauch. // Ann. Bot. (N.S.). 1939. V. 3, № 10. P. 375—398.
- Ramanathan K. R. *Ulotrichales*. New Delhi, 1964. 188 p.
- Ramirez M. E., Müller D. G., Peters A. F. Life history and taxonomy of two populations of ligulate *Desmarestia* (Phaeophyceae) from Chile // Can. J. Bot. 1986. V. 64, № 12. P. 2948—2954.
- Ramjee B. S. K. Contributions to the systematics, cytology and cytotaxonomy of Indian *Charophyta* // Ph. D. Thesis. 1969.
- Ramjee B. S. K., Bhatnagar S. K. Significance of a new chromosome number in *Nitella mirabilis* Nordst ex. Groves em. R.D.W. // Hydrobiologia. 1978a. V. 57, № 2. P. 99—101.
- Ramjee B. S. K., Bhatnagar S. K. Studies on Charophytes from Rohilkhand division. I. Moradabad: taxonomic enumeration and chromosome counts // Phykos. 1978b. V. 17, № 1—2. P. 87—92.
- Ramjee B. S. K., Bhatnagar S. K. Cytotaxonomic studies on *Nitella furcata* subsp. *flagellifera* f. *patula* Gr. ex Allen and comparison with other taxa of *Nitella furcata* complex // Caryologia. 1978c. V. 31, № 4. P. 457—462.
- Ramjee B. S. K., Sarma Y. S. R. K. Some observations on the morphology and cytology of Indian *Charophyta* // Hydrobiologia. 1971. V. 37, № 2. P. 367—382.
- Ramus J. The development sequence of the marine red alga *Pseudogloiophloea* in culture // Univ. Calif. Publ. Bot. 1969. V. 52, № 1. P. 1—29.
- Rao B. G. S., Sundari M. Some observations on the cytology of *Ceramium fimbriatum* // Curr. Sci. (India). 1977. V. 46, № 3. P. 88—89.
- Rao B. G. S., Vedyavati D. Cytological observations in *Sirogonium phacosporum* Skuja // Phykos. 1985. V. 24, № 1—2. P. 84—87.
- Rao B. G. S., Sundari M., Rao M. U. Chromosome behaviour at meiosis and its bearing on the cytotaxonomy of *Ceratium* species // Bot. Mar. 1978. V. 21, № 2. P. 123—129.
- Rao C. S. P. The life-history and reproduction of *Polyides caprinus* (Gunn.) Papenf. // Ann. Bot. (N. S.). 1956. V. 20, № 78. P. 211—230.
- Rao C. S. P. Cytology of red algae // Proc. Symp. Algal. New Delhi, 1959. 1960. P. 37—45.
- Rao C. S. P. Cytological observations *Compsopogon coeruleus* Mont // Phykos. 1966. V. 5, № 1—2. P. 91—94.
- Rao C. S. P. A contribution to the cytology of some red algae from the west coast of India // Proc. Semin. Sea Salt Plants India. 1967. P. 209—216.
- Rao P. S. Some observations on the cytology of *Gelidiella acerosa* (Forsskål) Feldmann et Hamel // Cytologia. 1974. V. 39, № 4. P. 391—395.
- Rao P. S., Chowdary Y. B. K. Karyology of *Gelidiella acerosa* (Forsskål) Feldmann et Hamel // Cytologia. 1991. V. 56, № 2. P. 187—189.
- Ravanko O. Näkinpartaislevä *Chara globularis* (=C. *fragilis*) ja sen kromosomit // Luonnon tutkija. 1986. V. 90, № 5. P. 254—255.
- Ravanko O. The chromosomes in three *Chara* species (*Charophyta*) in the SW archipelago of Finland // Ann. Bot. Fenn. 1988. V. 25, № 1. P. 85—88.
- Ravanko O. On the life history of *Polysiphonia violacea* (Rhodophyta, *Ceramiales*) in the SW archipelago of Finland // Ann. Bot. Fenn. 1989. V. 26, № 3. P. 291—295.
- Rawlence D. Some aspects of the ultrastructure of *Ascophyllum nodosum* (L.) Ie Jolis (Phaeophyceae, *Fucales*), including observations on cell plate formation // Phycologia. 1973. V. 12, № 1/2. P. 17—28.
- Ray S., Chatterjee P. *Chara vulgaris* var. *vinconnexa* f. *hippelliana*: a new record for India and its karyotype // Curr. Sci. (India). 1986. V. 55, № 8. P. 662—664.
- Rayns D. G. Alternation of generations in a coccolithophorid, *Cricosphaera carterae* (Braarud et Fagerl.) Braarud // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1962. V. 42, № 3. P. 481—484.
- Rayns D. G., Godward M. B. E. Cytology of colonial *Volvocales* of South-Eastern England // Br. Phycol. Bull. 1961. V. 2, № 2. P. 102—110.
- Rayns D. G., Godward M. B. E. A quantitative study of mitosis in *Eudorina elegans* in culture // J. Exp. Bot. 1965. V. 16, № 49. P. 569—580.
- Reich K. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. I. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und Cytologie von *Stigeoclonium* // Arch. Protistenkd. 1926. Bd 53, № 3. S. 435—458.
- Reichardt A. Beiträge zur Cytologie der Protisten (*Gloeodinium montanum*, *Cryptomonas ovata*, *Eremosphaera viridis* und *Kentrosphaera willei*) // Arch. Protistenkd. 1927. Bd 59, № 2. S. 301—338.
- Reichenow E. Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis*, nebst Bemerkungen über andere Flagellaten // Arb. Kaiserl. Gesundheitsamt Berlin. 1909. Bd 33, № 1. S. 1—45.
- Rhyne C. Field and experimental studies on the systematics and ecology of *Ulva curvata* and *Ulva rotundata* // UNC-Sea Grant Publ. 73—09. 1973. 123 p.

Richardson N., Dixon P. S. Life history of *Bangia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb. in culture // Nature (London). 1968. V. 218, № 5140. P. 496—497.

Rietema H. Life history studies in the genus *Bryopsis* (Chlorophyceae). III, IV // Acta Bot. Neerl. 1971a. V. 20, № 2. P. 205—210; 1971b. V. 20, № 3. P. 291—298.

Rietema H. A morphological, developmental and caryological study on the life-history of *Bryopsis halymeniae* (Chlorophyceae) // Neth. J. Sea Res. 1972. V. 5, № 4. P. 445—457.

Rietema H. Comparative investigations on the life histories and reproduction of some species in the siphonous green algal genera *Bryopsis* and *Derbesia*. Groningen, 1975. 130 p.

Riker A. J. Chondriomes in *Chara* // Bull. Torrey Bot. Club. 1921. V. 48, № 5. P. 141—148.

Ris H. Interpretation of ultrastructure in the cell nucleus // Symp. Int. Soc. Cell Biol. New York; London, 1962. V. 1. P. 69—88.

Ris H., Kubai D. F. An unusual mitotic mechanism in the parasitic protozoan *Syndinium* sp. // J. Cell Biol. 1974. V. 60, № 3. P. 702—720.

Rizzo P. J. Analysis of histones from the endosymbiont nucleus of a binucleate dinoflagellate // J. Protozool. 1982. V. 29, № 1. P. 98—103.

Rizzo P. J., Burghardt R. C. Histone-like protein and chromatin structure in the wall-less dinoflagellate *Gymnodinium nelsoni* // BioSystems. 1982. V. 15, № 1. P. 27—34.

Rizzo P. J., Noodén J. D. Isolation and chemical composition of dinoflagellate nuclei // J. Protozool. 1973. V. 20, № 5. P. 666—673.

Rizzo P. J., Noodén L. D. Isolation and partial characterization of dinoflagellate chromatin // Bioch. Biophys. Acta. 1974a. № 349. P. 402—414.

Rizzo P. J., Noodén L. D. Partial characterization of dinoflagellate chromosomal proteins // Bioch. Biophys. Acta. 1974b. № 349. P. 415—427.

Robenek H., Melkonian M. Rhizoplast-membrane associations in the flagellate *Tetraselmis cordiformis* Stein (Chlorophyceae) revealed by freeze-etching and thin sections // Arch. Protistenkd. 1979. Bd 122, № 3/4. S. 340—351.

Roberts K. R. Structure and significance of the cryptomonad flagellar apparatus. I. *Cryptomonas ovata* (Cryptophyta) // J. Phycol. 1984. V. 20, № 4. P. 590—599.

Roberts K. R., Northcote D. H. Structure of the nuclear pore in higher plants // Nature (London). 1970. V. 228, № 5269. P. 385—386.

Roberts K. R., Stewart K. D., Mattox K. R. Structure and absolute configuration of the flagellar apparatus in the isogametes of *Batophora* (Dasycladales, Chlorophyta) // J. Phycol. 1984. V. 20, № 2. P. 183—191.

Roberts M. Chromosome number in the algae: *Phaeophyta*. II // Br. Phycol. Bull. 1962. V. 2, № 3. P. 165—166.

Roberts M. The cytology of the *Phaeophyta* — a review of recent developments, current problems, and techniques // Algae and man. New York, 1964. P. 65—76.

Roberts M. The *Phaeophyceae*. II // The chromosomes of the algae. London, 1966. P. 149—167.

Robinson D. G., Hammerl I. Intranuclear rodlets in *Glaucocystis*: structure, induction and inhibition // Cytobiologie. 1978. V. 16, № 2. P. 199—208.

Rodrigues J. E. Sobre a localizacao da meiose no ciclo da vida das *Characeae* // Bot. Soc. Broteriana. 1944—1945. T. 19, № 5. P. 609—613.

Roos U. P. Mitosis in the cellular slime mold *Polysphondylium violaceum* // J. Cell Biol. 1975. V. 64, № 3. P. 480—491.

Rosenberg T. Studien über Rhodomelaceen und Dasyaceen // Akad. Abhandl. Lund, 1933. 87 p.

Rosenberg M. Formation and division of binucleate giant cell in *Micrasterias americana* (Ehrenb.) Ralfs // New Phytol. 1940. V. 39, № 1. P. 80—85.

Rosenvinge L. K. The marine algae of Denmark. Contributions to their natural history. Part IV. *Rhodophyceae* (*Gigartinales*, *Rhodymeniales*, *Nemastomatales*) // Kbh. Danske Vidensk. Selsk. 1931a. V. 7, № 4. P. 491—630.

Rosenvinge L. K. The reproduction of *Ahnfeltia plicata* // Biol. Medd. Kbh. 1931b. V. 10, № 2. P. 1—29.

Roth W. C., Friedmann E. I. Taxonomic significance of nucleus-microbody associations, segregated nucleoli and other nuclear features in siphonous green algae // J. Phycol. 1980. V. 16, № 3. P. 449—464.

Roth W. C., Friedmann E. I. Persistent macrosegregated nucleoli in the siphonous green algae *Avrainvillea*, *Cladocephalus* and *Blastophysa* and possible implications concerning ribosomal RNA synthesis, nuclear cycles and life histories // Phycologia. 1981. V. 20, № 2. P. 193—198.

Round F. E. The taxonomy of the *Chlorophyta*. II // Br. Phycol. J. 1971. V. 6, № 2. P. 235—264.

Roy K. Recherches sur la structure du noyau quiescent et sur les mitoses somatiques de quelques Fucacees // Rev. Algol. 1938—1939. V. 11, № 1—2. P. 101—188.

Roy P. S., Sarma Y. S. R. K. Report of chromosome number in a diatom *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr. // Acta Bot. Indica. 1977. V. 5, № 2. P. 178—179.

Rueness J. Life history in culture and chromosome number in *Isthmoplea sphaerophora* (Phaeophyceae) from southern Scandinavia // Phycologia. 1974. V. 13, № 4. P. 323—328.

Rueness J., Rueness M. Life history and nuclear phases of *Antithamnion tenuissimum*, with special reference to plants bearing both tetrasporangia and spermatangia // Norw. J. Bot. 1973. V. 20, № 2—3. P. 205—210.

Russell G. The autecology and life history of *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellman // Rep. Challenger Soc. 1961. V. 3, № 13. P. 30—31.

Russell G. Marine algal reproduction in two British estuaries // Vie et Milieu. 1971. V. 22, Suppl. P. 219—232.

Saga N. Regulation of life cycle in epiphytic brown alga *Dictyosiphon foeniculaceus* // Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1986. V. 8, № 1. P. 31—61.

Sager R., Palade G. E. Structure and development of the chloroplast in *Chlamydomonas*. I. The normal green cell // J. Biophys. Bioch. Cytol. 1957. V. 3, № 3. P. 463—487.

Saito M. Studies in the mitosis of *Euglena*. I. On the chromosome cycle of *Euglena viridis* Ehrbg. // J. Protozool. 1961. V. 8, № 3. P. 300—307.

Sakai Y., Saga N. The life cycle of *Pogotrichum yezoense* (Dictyosiphonales, Phaeophyceae) // Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1981. V. 7, № 1. P. 1—15.

Salisbury J. L., Floyd G. L. Calcium induced contraction of the rhizoplast of a quadriflagellated green alga // Science. 1978. V. 202, № 4367. P. 975—977.

Sandgren C. D. An ultrastructural investigation of resting cyst formation in *Dynobryon cylindricum* Imhof (Chrysophyceae, Chrysophyta) // Protistologica. 1980. V. 16, № 3. P. 259—276.

Saraswathi M. R. Nuclear division, cell division and zygoteformation in *Micrasterias denticulata* Bréb. var. *notata* Nordst. // J. Indian Bot. Soc. (1946) 1947. V. Iyengar Commem. P. 279—288.

Sarma Y. S. R. K. Chromosome number in three species of *Uronema* // Nature (London). 1956. V. 177, № 4515. P. 900.

Sarma Y. S. R. K. Chromosome number in some number of the *Ulotrichales* // Nature (London). 1957a. V. 180, № 4575. P. 46—47.

Sarma Y. S. R. K. Effects of colchicine on the green alga *Spaeroplea annulina* (Roth) Ag. // Cytologia. 1957b. V. 22, № 2. P. 113—117.

Sarma Y. S. R. K. Chromosome number in *Ulotrichales* and allied groups // Br. Phycol. Bull. 1958a. V. 1, № 1. P. 22—24.

Sarma Y. S. R. K. Cytological and cultural studies of some members of *Ulotrichales* // Ph. D. Thesis. 1958b.

Sarma Y. S. R. K. Some recent advances in the nuclear cytology of *Chlorophyceae* // Proc. Symp. Algol. New Delhi, 1959. 1960. P. 46—64.

Sarma Y. S. R. K. Some observations on the karyology of *Hydrodictyon reticulatum* Lagh. and the effects of colchicine on the alga // Caryologia. 1962a. V. 15, № 1. P. 131—138.

Sarma Y. S. R. K. Observations on the akinete formation and karyology of *Cylindrocapsa involuta* Reinsch // Hydrobiologia. 1962b. V. 20, № 4. P. 373—376.

Sarma Y. S. R. K. Nuclear cytology of *Sphaeroplea annulina* (Roth) Ag., and its bearing on systematic position of *Sphaeroplea* // Cytologia. 1962c. V. 27, № 1. P. 72—78.

Sarma Y. S. R. K. Contributions to the karyology of the *Ulotrichales*. I—V // Phycologia. 1963a. V. 2, № 4. P. 173—183; Caryologica. 1963b. V. 16, № 2. P. 513—519; Nucleus. 1963c. V. 6, № 1. P. 49—62; Phycos. 1964a. V. 3, № 1, 2. P. 11—14; 1970. V. 9, № 1. P. 29—35.

Sarma Y. S. R. K. Some observations on the morphology and cytology of *Draparnaldia plumosa* (Vauch.) Ag. // Rev. Algol. 1964b. V. 7, № 2. P. 123—128.

- Sarma Y. S. R. K. Cytology in relation to systematics of algae with particular reference to *Chlorophyceae* // Nucleus. 1964c. V. 7, № 2. P. 127—136.
- Sarma Y. S. R. K. Cytology and cytotaxonomy of Indian *Charophyta*. A resume // Nucleus. 1968. V. 11, Suppl. P. 128—137.
- Sarma Y. S. R. K. Chromosome number in algae // Nucleus. 1982. V. 25, № 1. P. 66—108.
- Sarma T. A., Bala V. On the cytology of *Cylindrocapsa geminella* Wolle from Punjab // J. Indian Bot. Soc. 1985. V. 64, № 4. P. 406—407.
- Sarma Y. S. R. K., Chaudhary B. R. An investigation on the cytology of *Ulva fasciata* Delile // Bot. Mar. 1975a. V. 18, № 3. P. 179—181.
- Sarma Y. S. R. K., Chaudhary B. R. On a new cytological race of *Schizomeris leibleinii* Kütz. // Hydrobiologia. 1975b. V. 47, № 2. P. 181—191.
- Sarma Y. S. R. K., Khan M. Chromosome number in some Indian species of *Nitella* // Chromosoma. 1964. V. 15, № 3. P. 246—247.
- Sarma Y. S. R. K., Khan M. Some new observations on the karyology of *Chara zeylanica* Klein. ex. Willd. // Curr. Sci. (India). 1965a. V. 34, № 9. P. 293—294.
- Sarma Y. S. R. K., Khan M. A preliminary report on the survey of chromosome number of Indian *Charophyta* // Nucleus. 1965b. V. 8, № 1. P. 33—38.
- Sarma Y. S. R. K., Khan M. Chromosome number in some Indian species of *Chara* // Phycologia. 1965c. V. 4, № 3. P. 173—176.
- Sarma Y. S. R. K., Khan M. A new form of *Lichnothamnus barbatus* Leonh. f. *iyengarii* f. nov. // Phykos. 1966. V. 5, № 1—2. P. 195—197.
- Sarma Y. S. R. K., Khan M. Some effects of x-ray on the chromosomes of *Nitella fragelliformis* Br. // Nucleus. 1967a. V. 10, № 1. P. 90—93.
- Sarma Y. S. R. K., Khan M. On two new charophytes from India // Hydrobiologia. 1967b. V. 30, № 4. P. 405—410.
- Sarma Y. S. R. K., Ramjee B. S. K. A new chromosome number in *Nitella tenuissima* (Desv.) Kütz. em R. D. W. // Caryologia. 1967. V. 20, № 1. P. 61—63.
- Sarma Y. S. R. K., Ramjee B. S. K. Chromosome number in three taxa of Indian *Charophyta* // J. Cytol. Gen. 1969. V. 4, № 1. P. 32—36.
- Sarma Y. S. R. K., Ramjee B. S. K. Significance of chromosome number in *Charophyta*. A discussion // Caryologia. 1971a. V. 24, № 4. P. 391—401.
- Sarma Y. S. R. K., Ramjee B. S. K. Chromosome number in three taxa of Indian *Charophyta* // J. Cytol. Gen. 1971b. V. 4, № 1. P. 32—36.
- Sarma Y. S. R. K., Shashikala J. Karyological studies on certain taxa of *Stigeoclonium* and *Chaetophora* (*Chaetophorales*, *Chlorophyceae*) // Phycologia. 1980a. V. 19, № 4. P. 253—259.
- Sarma Y. S. R. K., Shashikala J. Karyology of three species *Euglena* // J. Indian Bot. Soc. 1980b. V. 59, № 2. P. 196—201.
- Sarma Y. S. R. K., Shyam R. On certain aspects of mitotic division in *Eudorina elegans* Ehr. // Nucleus. 1973. V. 16, № 2. P. 93—100.
- Sarma Y. S. R. K., Shyam R. On the morphology, reproduction and cytology of two new freshwater dinoflagellates from India // Br. Phycol. J. 1974. V. 9, № 1. P. 21—29.
- Sarma Y. S. R. K., Suryanarayana G. On the occurrence of *Enteromorpha intermedia* Bliding in India and its cytology // Phykos. 1967. V. 6, № 2. P. 100—101.
- Sarma Y. S. R. K., Suryanarayana G. Observations on morphology, reproduction and cytology of *Tetrasporidium javanicum* Moebius from North India // Phycologia. 1969. V. 8, № 3/4. P. 171—175.
- Sarma Y. S. R. K., Tripathi S. N. Effects of chemicals on some members of Indian *Charophyta*. I, II // Caryologia. 1976a. V. 29, № 3. P. 247—262; 1976b. V. 29, № 3. P. 263—276.
- Sarma Y. S. R. K., Vedajanani K. Chromosome number of some Indian *Zygnemataceae* // Curr. Sci. (India). 1973. V. 42, № 22. P. 723—729.
- Sasaki M. Cytological studies on *Charophyta* with special reference to *Stigeoclonium* and *Chaetophora* // Bot. Mag. Tokyo. 1967. V. 80, № 1. P. 1—15.
- Sato D. The protokaryotype and phylogeny in plants // Sci. Pap. Coll. Gen. Ed. Univ. Tokyo. 1959. V. 9, № 2. P. 303—327.
- Saunders G. W., McLachlan J. L. Morphology and reproduction of *Meiodiscus spetsbergensis* (Kjellman) gen. et comb. nov., new genus of *Rhodophysemataceae* (*Rhodophyta*) // Phycologia. 1991. V. 30, № 3. P. 272—286.
- Saunders G. W., Maggs C. A., McLachlan J. L. Life-history variation in *Rhodophysemata elegans* (*Palmeriales*, *Rhodophyta*) from the North Atlantic and crustose *Rhodophysemata* spp. from the North Pacific // Can. J. Bot. 1989. V. 67, № 10. P. 2857—2872.
- Sawa T. Cytotaxonomy of the *Characeae*: karyotype and analysis of *Nitella opaca* and *Nitella flexilis* // Amer. J. Bot. 1965. V. 52, № 9. P. 962—970.
- Sawa T. Two new species of *Tolypella* (*Characeae*) from North America // J. Phycol. 1973. V. 9, № 4. P. 472—482.
- Sawa T. New chromosome number for the genus *Tolypella* // Bull. Torrey Bot. Club. 1974. V. 101, № 1. P. 21—26.
- Schaechter M., DeLamater E. Studies on mitosis and meiosis in *Chlamydomonas* // Trans. N. Y. Acad. Sci. (Ser. II). 1954. V. 16, № 7. P. 371—372.
- Schaechter M., DeLamater E. Mitosis in *Chlamydomonas* // Amer. J. Bot. 1955. V. 42, № 5. P. 417—422.
- Schechner-Fries M. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. XI. Der Phasenwechsel von *Valonia utricularis* (Roth) Ag. // Österr. Bot. Ztschr. 1934. Bd 84, № 4. S. 244—254.
- Schmidt P. Ist die scharfe Trennung zwischen zentrischen und pennaten Diatomeen haltbar? // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 1927a. Bd 17, № 1—2. S. 274—288.
- Schmidt P. Weiteres über die Fortpflanzung der Diatomee *Biddulphia sinensis* // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 1927b. Bd 18, № 3—4. S. 400—414.
- Schmidt P. Beiträge zur Karyologie und Entwicklungsgeschichte der zentrischen Diatomeen // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 1928 (1929). Bd 21, № 1—2. S. 289—334.
- Schmidt P. Die Reduktionsteilung bei der Mikrosporenbildung von *Coscinodiscus apiculatus* Ehrb. // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 1931. Bd 25, № 1—2. S. 68—101.
- Schmidt P. Neue Ergebnisse zur Biologie und Karyologie der *Biddulphia sinensis* Greville // Flora (N. F.). 1933. Bd 28, № 3. S. 235—268.
- Schmitz F. Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophten // Sitz. Niederrhein. Ges. Nat. u. Heilkunde Bonn. 1878. S. 345—349.
- Schmitz F. Über Zellkerne der Tallophyten // Sitz. Niederrhein. Ges. Nat. u. Heilkunde Bonn. 1879. S. 345—376.
- Schmucker T. Über Bildungsanomalien bei *Chara* // Planta. 1927. Bd 4, № 5. S. 780—787.
- Schneider H. Kern- und Kernteilung bei *Ceramium tripos* // Arch. Protistenkd. 1924. Bd 48, № 2. S. 302—315.
- Schnepf E., Deichgräber G. Über die Feinstruktur von *Synura petersenii* unter besonderer Berücksichtigung der Morphogenese ihrer Kieselschuppen // Protoplasma. 1969. V. 68, № 1. P. 85—106.
- Schnepf E., Koch W. Über die Entstehung der pulsierenden Vakuolen von *Vacuolaria virescens* (*Chloromonadophyceae*) aus dem Golgi-Apparat // Arch. Mikrobiol. 1966. Bd 54, № 3. S. 229—236.
- Schnepf E., Deichgräber G., Röderer G., Herth W. The flagellar root apparatus, the microtubular system and associated organelles in the chrysophycean flagellate *Poteriochromonas malhamensis* Peterfi (syn. *Poteriochromonas stipitata* Scherrffell) and *Ochromonas malabaricensis* Pringsheim // Protoplasma. 1977. V. 92, № 1. P. 87—107.
- Schnetter R., Hörnig T., Weber-Peukert G. Taxonomy of some North Atlantic *Dictyota* species (*Phaeophyta*) // Hydrobiologia. 1987. V. 47, № 1/2. P. 151—152, 193—197.
- Schölm H. E. Über tagesperiodische Änderungen der sichtbaren Fläche von Nucleus und Nucleolus einheimischer Süßwasseralgen und ihre Beeinflussbarkeit // Protoplasma. 1968. Bd 66, № 4. S. 323—407.
- Schornstein K. L., Scott J. Ultrastructure of cell division in the unicellular red alga *Porphyridium purpureum* // Can. J. Bot. 1982. V. 60, № 1. P. 85—97.
- Schottländer P. Beiträge zur Kenntniss der Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen // Beitr. Biol. Pflanzen. 1893. Bd 6, № 2. S. 267—304.
- Schötz F., Bathhelt H., Arnold C. G., Schimmer O. Die Architektur und Organization der *Chlamydomonas* Zelle. Ergebnisse der Elektronenmikroskopie von Serienschritten

und der daraus resultierenden dreidimensionalen Rekonstruktion // Protoplasma. 1972. V. 75, № 3. P. 229—254.

Schulte H. Beiträge zur Cytologie von *Vaucheria* D. C. // Protoplasma. 1964. Bd 58, № 2. S. 227—249.

Schulze B. Zur Kenntnis einiger *Volvocales* (*Chlorogonium*, *Haematococcus*, *Stephanosphaera*, *Spondylomoracea* und *Chlorobrachis*) // Arch. Protistenkd. 1927. Bd 58, № 3. S. 508—576.

Schulze K.L. Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia wettsteinii* // Arch. Protistenkd. 1939. Bd 92, № 2. S. 179—225.

Schussnig B. Die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata* // Österr. Bot. Ztschr. 1928a. Bd 77, № 1. S. 62—67.

Schussnig B. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1928b. Bd 46, № 6. S. 481—490.

Schussnig B. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen (II Mitteilung) // Ber. Dt. Bot. Ges. 1929. Bd 47, № 4. S. 266—274.

Schussnig B. Der Chromosomencyclus von *Cladophora suhrana* // Österr. Bot. Ztschr. 1930a. Bd 79, № 3. S. 273—278.

Schussnig B. Die mitotische Kernteilung bei *Ulothrix zonata* Kütz. // Ztsch. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 1930b. Bd 10, № 4. S. 642—650.

Schussnig B. Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (II, III Beitrag) // Österr. Bot. Ztschr. 1930c. Bd 79, № 4. S. 323—332; 1932. Bd 81, № 3. S. 296—298.

Schussnig B. Die somatische und heterotype Kernteilung bei *Cladophora suhrana* Kütz. // Planta. 1931. Bd 13, № 2/3. S. 474—528.

Schussnig B. Der Kernphasenwechsel von *Cladophora gracilis* // Biol. Gener. 1938a. V. 41, № 1. P. 129—144.

Schussnig B. Der Kernphasenwechsel von *Valonia urticularis* (Roth) Ag. // Planta. 1938b. Bd 28, № 1. S. 43—59.

Schussnig B. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Caulerpa prolifera* // Bot. Notiser. 1939a. S. 75—96.

Schussnig B. Zur Heterochromosomen-Frage bei der Gattung *Cladophora* // Österr. Bot. Ztschr. 1939b. Bd 88, № 3. S. 210—217.

Schussnig B. Zur Karyologie von *Cladophora glomerata* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1944—1948. Bd 62, Übergansheft. S. [5].

Schussnig B. Die Gametogenese von *Codium decorticatum* (Woodw.) Howe // Svensk. Bot. Tidskr. 1950. Bd 44, № 1. S. 55—71.

Schussnig B. Der Kernphasenwechsel von *Cladophora glomerata* // Svensk. Bot. Tidskr. 1951. Bd 45, № 4. S. 597—602.

Schussnig B. Handbuch der Protophytenkunde. Jena, 1953. Bd 1. 636 S.; 1960. Bd 2. 1144 S.

Schussnig B. Gonidiogenese, Gametogenese und Meiose bei *Cladophora glomerata* (L.) Kuetzing // Arch. Protistenkd. 1954a. Bd 100, № 2. S. 287—322.

Schussnig B. Nuclear phase alternance and differentiation of species in the genus *Cladophora* // 8th Congr. Int. Bot. (Sect. 17). 1954b. P. 69—73.

Schussnig B. Eine neue Protococcalen-Gattung // Österr. Bot. Ztschr. 1955. Bd 102, № 4/5. S. 444—459.

Schussnig B., Jahoda R. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. III. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Brongniantella hyssoides* (G. et W.) Schm. // Arch. Protistenkd. 1927. Bd 60, № 3. S. 221—267.

Schussnig B., Kothbauer E. Der Phasenwechsel von *Ectocarpus siliculosus* (Nach Untersuchungen an Materialien aus der Adria und aus dem Mittelmeer) // Österr. Bot. Ztschr. 1934. Bd 83, № 2. S. 81—97.

Schwarz E. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. IX. Der Formwechsel von *Ochrosphaera neapolitana* // Arch. Protistenkd. 1932. Bd 77, № 3. S. 434—462.

Schweiger H. G., Berger S., Kloppstech K., Apel K., Schweiger M. Some fine structural and biochemical features of *Acetabularia major* (Chlorophyta, Dasycladaceae) grown in the laboratory // Phycologia. 1974. V. 13, № 1. P. 11—20.

Scott J. L. Mitosis in the freshwater red alga *Batrachospermum ectocarpum* // Protoplasma. 1983. V. 118, № 1. P. 56—70.

Scott J. L. Ultrastructure of cell division in the marine red alga *Ptilota hypnoides* // J. Phycol. 1973a. V. 9, № 1. P. 29—46.

Scott J. L., Bullock K. W. Ultrastructure of cell division in *Cladophora*. Pregametangial cell division in the haploid generation of *Cladophora flexuosa* // Can. J. Bot. 1976. V. 54, № 13. P. 1546—1560.

Scott J. L., Dixon P. S. Ultrastructure of tetrasporogenesis in the marine red alga *Ptilota hypnoides* // J. Phycol. 1973a. V. 9, № 1. P. 29—46.

Scott J. L., Dixon P. S. Ultrastructure of spermatium liberation in the marine red alga *Ptilota densa* // J. Phycol. 1973b. V. 9, № 1. P. 85—91.

Scott J., Bosco C., Schornstein K., Thomas J. Ultrastructure of cell division and reproductive differentiation of male plants in the *Florideophyceae* (Rhodophyta): cell division in *Polysiphonia* // J. Phycol. 1980. V. 16, № 4. P. 507—524.

Scott J., Phillips D., Thomas J. Polar rings are persistent organelles in interphase vegetative cells of *Polysiphonia harveyi* Bailey (Rhodophyta, Ceramiales) // Phycologia. 1981. V. 20, № 4. P. 333—337.

Sears J. R., Wilce R. T. Reproduction and systematics of the marine alga *Derbesia* (Chlorophyceae) in New England // J. Phycol. 1970. V. 6, № 3. P. 381—392.

Segaar P. J., Lokhorst G. M. Cell division in the green alga *Ulothrix palusalsa* (Ulvophyceae, Chlorophyta): a combined immunofluorescence and transmission electron microscopy study // Phycologia. 1987. V. 26, № 1. P. 100—110.

Segana S. Systematic anatomy of the articulated Corallines (III). (Japanese, English summary) // J. Jap. Bot. 1941. V. 17, № 3. P. 164—174.

Shashikala J. Cultural and cytological studies on eukaryotic algae // Ph. D. Thesis. 1979.

Sheath R. G., Cole K. M. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (Batrachospermales, Rhodophyta) in North America. 2. Chromosome number // Phycologia. 1993. V. 32, № 4. P. 304—306.

Sheath R. G., Cole K. M., Hymes B. J. Ultrastructure of polysporogenesis in *Pleonosporium vancouverianum* (Ceramiales, Rhodophyta) // Phycologia. 1987. V. 26, № 1. P. 1—8.

Shen E. Y., F. Microspectrophotometric analysis of nuclear DNA in *Chara zeylanica* // J. Cell Biol. 1967a. V. 35, № 2, pt 1. P. 377—384.

Shen E. Y., F. Amitosis in *Chara* // Cytologia. 1967b. V. 32, № 3—4. P. 481—488.

Shihira-Ishikawa I. Chromosome behavior in the primary nucleus of *Acetabularia calyculus* as revealed by epifluorescence microscopy // Protoplasma. 1984. V. 122, № 1. P. 27—34.

Shihira-Ishikawa I., Kuroiwa T. Morphological transition of the nucleus during the whole life cycle of *Acetabularia calyculus* Qyoy et Gaimard // Jap. J. Phycol. 1984. V. 32, № 2. P. 147—157.

Shimotomai N. Karyokinese im oogonium von *Cystophyllum sisymbrioides* J. Ag. // Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1928. V. 3, № 4. P. 577—579.

Shyam R. Studies on the cytology and systematics of freshwater algae flagellates // Ph. D. Thesis. 1974.

Shyam R. On the life cycle, cytology and taxonomy of *Cladophora callicoma* from India // Amer. J. Bot. 1980. V. 67, № 5. P. 619—624.

Shyam R. Studies on North Indian *Volvocales*. VI. On the life cycle and cytology of a new member of *Phacotaceae* *Dysmorphococcus sarmai* sp. nov. // Can. J. Bot. 1981. V. 59, № 5. P. 726—734.

Shyam R., Sarma Y. S. R. K. *Woloszynskia stoschii* and *Gymnodinium indicum*, two new freshwater dinoflagellates from India: morphology, reproduction and cytology // Plant Syst. Evol. 1975. V. 124, № 3. P. 205—212.

Shyam R., Sarma Y. S. R. K. Effects of colchicine on the cell division of a colonial green algae flagellate *Gonium pectorale* Müller // Caryologia. 1976. V. 29, № 1. P. 27—33.

Shyam R., Sarma Y. Cytology of Indian freshwater *Dinophyceae* // J. Linn. Soc. Bot. 1978. V. 76, № 2. P. 145—159.

Shyam R., Saxena P. N. Morphological and cytological investigations of *Ulothrix zonata* and taxonomy of the related species // Plant. Syst. Evol. 1980. V. 135, № 3—4. P. 151—158.

Sigee D. C. The dinoflagellate chromosome // Adv. Bot. Res. 1986. V. 12. P. 205—264.

Silva E. *Cochlodinium heterolobatum* n. sp.: structure and cytophysiological aspects // J. Protocoll. 1967. V. 14, № 4. P. 743—754.

- Silva M. W. R. N., Burrow E.M. An experimental assessment of the status of the species *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link and *Enteromorpha compressa* (L.) Grev. // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1973. V. 53, № 4. P. 895—904.
- Silverberg B. A. An ultrastructural and cytochemical characterization of microbodies in the green algae // Protoplasma. 1975. V. 83, № 2. P. 269—295.
- Simon-Richard-Breud J. Formation de la crypte flagellaire et évolution de son contenu au cours de la gamétogénèse mâle chez *Bonnemaisonia hamifera* Hariot (Rhodophycée) // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1972. T. 274, № 12. P. 1796—1799.
- Simons J., Been A.P., van. Observations on asexual reproduction in *Stigeoclonium helveticum* Vischer (*Chlorophyta*) with implications for the history // Phycologia. 1987. V. 26, № 3. P. 356—362.
- Singh R. N. Nuclear phases and alternation of generations in *Draparnaldiopsis indica* Bharadwaja // New Phytol. 1945. V. 44, № 2. P. 118—129.
- Singh R. N. Nuclear phases and alternation of generation in *Fritschella tuberosa* Iyeng. // Ann. Bot. (N. S.). 1947. V. 11, № 42. P. 159—164.
- Singh R. N. A comparative study of the life cycle of the genera *Ulothrix*, *Uronema*, *Hormidium* and *Schizomeris* // Rev. Algol. (N. S.). 1954a. V. 1, № 1. P. 42.
- Singh R. N. A comparative study of life cycle of two species (*S. farctum* Berthold and *S. amoenum* Kütz.) of the genus *Stigeoclonium* // Rev. Algol. 1954b. V. 1, № 1. P. 42—50.
- Singh S. Cytology of some marine siphonaceous green algae // Ph. D. Thesis. 1973.
- Singh S., Chowdary Y. B. K. Some observations on the cytology of *Halicystis boergesenii* Iyengar and Ramanathan // Phykos. 1974a. V. 13, № 1. P. 90—93.
- Singh S., Chowdary Y. B. K. On the cytology of two species of *Dictyosphaeria* Decaisne // Bot. Mar. 1974b. V. 17, № 3. P. 161—163.
- Singh S. J., Chowdary Y. B. K. Cytological observations on the material of *Boergesenia forbesii* (Harv.) Feldmann from the south and west coast of India // Hydrobiologia. 1975. V. 47, № 3—4. P. 469—474.
- Singh S., Chowdary Y. B. K. Cytology of *Codium dwarkense* Boergs. // Phykos. 1982. V. 21, № 1—2. P. 28—31.
- Singh S., Jose G., Chowdary Y. B. K. Observations in the cytology of *Valonia ginnani* // Phykos. 1981. V. 20, № 1—2. P. 65—69.
- Sinha J. P. Chromosome number and life-cycles in members of *Cladophorales* // Br. Phycol. Bull. 1958a. V. 6, № 1. P. 24—27.
- Sinha J. P. Cytological and cultural studies of *Cladophorales* and *Oedogoniales* // Ph. D. Thesis. 1958b.
- Sinha J. P. Cytological studies on *Oedogonium cardiacum* Wittrock and one another *Oedogonium* sp. // Cytologia. 1963a. V. 28, № 2. P. 194—200.
- Sinha J. P. Cytotaxonomical studies on *Cladophora flexuosa* (Griff.) Harv., a marine sp. // Cytologia. 1963b. V. 28, № 1. P. 1—11.
- Sinha J. P. Cytotaxonomical studies on *Cladophora hutchinsiae* Harv. and *C. refracta* Aresch., two marine spp. // Cytologia. 1965. V. 30, № 4. P. 375—384.
- Sinha J. P. Cytotaxonomical studies on *Cladophora glomerata*, four freshwater forms // Cytologia. 1967. V. 32, № 5. P. 507—518.
- Sinha J. P., Ahmad S. Cytology and life-history of *Cladophora uberrima* Lambert. from Ranchi // Proc. 58th Indian Sci. Congr. (Bot. Abstr.). 1971. P. 186.
- Sinha J. P., Ahmad S. Karyological studies on three taxa of *Nitella* Ag. from Bihar // J. Bot. Soc. 1973. V. 2, № 1. P. 22—29.
- Sinha J. P., Das R. N. Cytological study of two species of *Charophyta* from Bihar // Phykos. 1965 (1966). V. 4, № 2. P. 72—75.
- Sinha J. P., Noor M. N. Chromosome number in some members of *Chlorophyceae* of Chotanagpur Plateau, India // Phykos. 1967. V. 6, № 2. P. 106—109.
- Sinha J. P., Noor M. N. Studies on the karyology of some members of *Charophyta* of Bihar // Phykos. 1971. V. 10, № 1—2. P. 112—117.
- Sinha J. P., Verma S. A new chromosome count for *Chara braunii* Gmelin // Proc. 56th Indian Sci. Congr. (Bot. Abstr.). 1969. P. 275.
- Sinha J. P., Verma B. N. Cytological analysis of the *Charophytes* of Bihar // Phycologia. 1970. V. 9, № 1. P. 92—99.
- Skoczylas O. Über die Mitose von *Ceratium cornutum* und einigen anderen Peridineen // Arch. Protistenkd. 1958. Bd 103, № 1—2. S. 193—228.
- Slankis T., Gibbs S. P. The fine structure of mitosis and cell division in the chrysophycean alga *Ochromonas danica* // J. Phycol. 1972. V. 8, № 2. P. 243—256.
- Sluiman J. Mitosis and cell division in *Cylindrocapsa geminella* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1985. V. 21, № 4. P. 523—532.
- Sluiman H. J., Reymond O. L. Cell division in the green microalga *Marvania geminata*: semi-exogenous autosporeogenesis, role of coated pit-microtubule complexes, and systematic significance // Acta Bot. Neerl. 1987. V. 36, № 3—4. P. 231—245.
- Sluiman H. J., Roberts K. R., Stewart K. D., Mattox K. R. Comparative cytology and taxonomy of the *Ulvophyceae*. IV. Mitosis and cytokinesis in *Ulothrix* (*Chlorophyta*) // Acta Bot. Neerl. 1983. V. 32, № 4. P. 257—269.
- Smith G. M. Cytological studies in the *Protococcales*. I, III // Ann. Bot. 1916a. V. 30, № 119. P. 459—466; 1918. V. 32, № 128. P. 459—464.
- Smith G. M. The cell structure and zoospore formation in *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. // Ann. Bot. 1916b. V. 30, № 119. P. 467—479.
- Smith G. M. The fresh-water algae of the United States // New York; Toronto; London, 1950. 719 p.
- Smith G. M. Cryptogamic Botany (V. I) // Algae and Fungi. New York, 1955. 659 p.
- Söderström J. Studies in *Cladophora* // Bot. Gothoburgensia. Göteborg, 1963. 148 p.
- Sommerfeld M. R., Nichols H. W. Comparative studies on the genus *Porphyridium* Naeg. // J. Phycol. 1970a. V. 6, № 1. P. 67—78.
- Sommerfeld M. R., Nichols H. W. Developmental and cytological studies of *Bangia fuscopurpurea* in culture // Amer. J. Bot. 1970b. V. 57, № 6. P. 640—648.
- Soriano T., Pikett-Heaps J. D. Directionally controlled spindle disassembly after mitosis in the diatom *Pinnularia* // Eur. J. Cell Biol. 1982. V. 26, № 2. P. 234—243.
- South G. R., Whittick A. Aspects of the life history of *Rhodophysema elegans* (*Rhodophyta*, *Peyssonneliaceae*) // Br. Phycol. J. 1976. V. 11, № 4. P. 349—354.
- South G., Robin D., Hooper R. G., Irvine L. M. The life history of *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz // Br. Phycol. J. 1972. V. 7, № 2. P. 221—233.
- Soyer M. O. Sur l'existence d'un axe chromosomien chez certains dinoflagellés // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1967. T. 265, № 17. P. 1206—1209.
- Soyer M. O. Rapports existant entre chromosomes et membrane nucléaire chez un dinoflagellé parasite du genre *Blastodinium* Chatton // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1969. T. 268, № 19. P. 2082—2084.
- Soyer M. O. Structure du noyau des *Blastodinium* (dinoflagellés parasites). Division et condensation chromatique // Chromosoma. 1971. V. 33, № 1. P. 70—114.
- Soyer M. O. Les ultrastructures nucléaires de la Noctiluque (dinoflagellé libre) au cours de la sporogénèse // Chromosoma. 1972. V. 39, № 3. P. 419—441.
- Soyer M. O. Mise en évidence et rôle des microtubules paranucléaires chez *Prorocentrum micans* E. (dinoflagellé libre) // C. R. Acad. Sci., Paris (Ser. D). 1977. T. 285, № 6. P. 693—696.
- Sparling S. R. A report on the culture of some species of *Halosaccion*, *Rhodymenia* and *Faucheia* // Amer. J. Bot. 1961. V. 48, № 6, pt 1. P. 493—499.
- Spector D. L. Dinoflagellate nuclei // Dinoflagellates. London; Toronto; Montreal; Sydney; Tokyo; Orlando; San Diego; New York, 1984. P. 107—147.
- Spector D. L., Triemer R. E. Chromosome structure and mitosis in the dinoflagellates: an ultrastructural approach to an evolutionary problem // BioSystems. 1981. V. 14, № 3—4. P. 289—298.
- Spector D. L., Pfister L. A., Triemer R. E. Ultrastructure of the dinoflagellate *Peridinium cinctum* f. *ovoplanum*. III. Light and electron microscopic observations on fertilization // Amer. J. Bot. 1981a. V. 68, № 1. P. 34—43.
- Spector D. L., Vasconcelos A. C., Triemer R. E. DNA duplication and chromosome structure in the dinoflagellates // Protoplasma. 1981b. V. 105, № 3—4. P. 185—194.
- Spencer L. B. A study of *Vacuolaria virescens* Cienk. // J. Phycol. 1971. V. 7, № 4. P. 274—279.
- Spring H., Scheer U., Franke W., Treudelenburg M. Lampbrush-type chromosomes in the primary nucleus of the green alga *Acetabularia mediterranea* // Chromosoma. 1975. V. 50, № 1. P. 25—43.
- Spring H., Gierson D., Hemleben V., Stohr M., Krohne G., Stadler J., Franke W. DNA contents and numbers of nuclei and pre-rRNA-genes in nuclei of gametes

- and vegetative cells of *Acetabularia mediterranea* // Exp. Cell Res. 1978. V. 114. No 2. P. 203—215.
- Srivastava S., Sarma Y. S. R. K. Ultramicrograph studies on the genus *Characium* Lam. (Charophyceae, Charophyta) // Phycologia. 1979. V. 18, No 3. P. 228—236.
- Srivastava S., Sarma Y. S. R. K. Cultural and cytological observations on *Cylindrocapsa geminella* Wolle // Phykos. 1981. V. 20, No 1—2. P. 49—52.
- Stacey V., Pienaar R. Cell division in *Hymenomonas carterae* (Braarud et Fagerland) Braarud (Prymnesiophyceae) // Br. Phycol. J. 1980. V. 15, No 4. P. 365—376.
- Starr R. Inheritance of mating type and a lethal factor in *Cosmarium botrytis* var. *subtundum* Wittr. // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1954. V. 40. P. 1060—1063.
- Steidinger K. A. Implications of dinoflagellate life cycles on initiation of *Gymnodinium breve* red tides // Environm. Lett. 1975. V. 9. P. 129—139.
- Steidinger K. A., Cox E. R. Free-living dinoflagellates // Phytoflagellates. 1980. V. 2. P. 407—432.
- Stein J. R. A morphological study of *Astrephomene gubernaculifera* and *Volvolina steinii* // Amer. J. Bot. 1958a. V. 45, No 5. P. 388—397.
- Stein J. R. A morphologic and genetic study of *Gonium pectorale* // Amer. J. Bot. 1958b. V. 45, No 9. P. 664—672.
- Stewart J. K., Stewart J. R., Bold H. C. The morphology and life history of *Characiosiphon rivularis* Iyeng. (Chlorophyta: Characiosiphonaceae): a light and electron-microscopic study // Arch. Protistenkd. 1978. Bd 120, No 3. S. 312—340.
- Stewart K. D., Mattox K. R., Chandler C. D. Mitosis and cytokinesis in *Platymonas subcordiformis*, a scaly green monad // J. Phycol. 1974. V. 10, No 1. P. 65—79.
- Stewart K. D., Mattox K. R., Floyd G. L. Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata and other cytological characteristics in the *Ulotrichales*, *Ulvales* and *Chaetophorales*: phylogenetic and taxonomic considerations // J. Phycol. 1973. V. 9, No 2. P. 128—141.
- Stewart K. D., Floyd G. L., Mattox K. R., Davis M. E. Cytochemical demonstration of single peroxisome in a filamentous green alga // J. Cell Biol. 1972. V. 54, No 2. P. 431—434.
- Stewart L. Studies in the life history of *Nitella hyalina* Ag. // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1937. V. 53, No 1. P. 173—190.
- Stich H. Experimentelle karyologische und cytochemische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea*. (Ein Beitrag zur Beziehung zwischen Kerngröße und Einweis-synthese // Ztschr. Naturforsch. 1951. Bd 6B. S. 319—326.
- Stich H. Änderungen von Kern und Polyphosphaten in Abhängigkeit von dem Energiegehalt des Cytoplasmas bei *Acetabularia* // Chromosoma. 1956. V. 7, No 8. P. 693—707.
- Storms R., Hastings P. J. A fine structure analysis of meiotic pairing in *Chlamydomonas reinhardtii* // Exp. Cell Res. 1977. V. 104, No 1. P. 39—46.
- Stosch H. A. Oogamy in a centric diatom // Nature (London). 1950. V. 165, No 4196. P. 531—532.
- Stosch H. A. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. I, II // Arch. Mikrobiol. 1951. Bd 16, No 2. S. 101—135; 1956. Bd 23, No 4. S. 327—365.
- Stosch H. A. Zum Problem der sexuellen Fortpflanzung in der Peridineegattung *Ceratium* // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1964. Bd 10, No 2. S. 140—152.
- Stosch H. A. Sexuität bei *Ceratium cornutum* (Dinophyta) // Naturwissenschaften 1965. Bd 52, No 5. S. 112—113.
- Stosch H. A., Drebes L. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. IV. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris*-ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1964. Bd 11, No 3/4. S. 209—257.
- Stosch H. A., Theil G., Kowallik K. V. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. V. Bau und Lebenszyklus von *Chaetoceros didymum* mit Beobachtungen über einige andere Arten der Gattung // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1973. Bd 25, No 2—3. S. 384—445.
- Strasburger E. Über Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena, 1880. 320 S.
- Strasburger E. Über Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena, 1888. Bd 1. 200 S.
- Strasburger E. Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus* // Jahrb. Wiss. Bot. 1897. Bd 30, No 2—3. S. 351—374.
- Strasburger E. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner // Histol. Beitr. Jena, 1900. Bd 4. 350 S.
- Strasburger E. Einiges über Characeen und Amitoses // Wiener-Festscher. Wien, 1908. S. 24—47.
- Subrahmanyam R. On the cell-division and mitosis in some south Indian diatoms // Proc. Indian Acad. Sci. (sect. B). 1945a. V. 22, No 6. P. 331—354.
- Subrahmanyam R. On somatic division, reduction division, auxospore-formation and sex differentiation in *Navicula halophilla* (Grunov) Cleve // Curr. Sci. (India). 1945b. V. 14, No 3. P. 75—77.
- Subrahmanyam R. On somatic division, reduction division, auxospore-formation and sex differentiation in *Navicula halophilla* (Grun.) Cl. // J. Indian Bot. Soc. (1946) 1947. V. Iyengar Commem. P. 239—266.
- Subrahmanyam R. On the life-history and ecology of *Hornellia marina* gen. et sp. nov. (Chloromonadineae), causing green discoloration of the sea and mortality among marine organisms of the Malabar coast // Indian J. Fish. 1954. V. 1. P. 182—203.
- Subrahmanyam R. Observations on the anatomy, cytology, development of the reproductive structures, fertilization and embryology of *Pelvetia canaliculata* Dcne. et Thur. I—III // J. Indian Bot. Soc. 1956. V. 35, No 4. P. 374—390; 1957a. V. 36, No 1. P. 12—34; 1957b. V. 36, No 3. P. 373—395.
- Subramanian D. Studies on Charophytes from Tamil Nadu. I. Taxonomic enumeration and chromosome counts // Phykos. 1983. V. 22, No 1—2. P. 18—22.
- Suda S., Watanabe M. M., Inouye I. Morphological observations on the rare quadriflagellate *Pseudocarteria mucosa* (Chlorophyceae, Volvocales) // Phycologia. 1990. V. 29, No 1. P. 54—64.
- Suematu S. Karyological study of *Spirogyra* by means of nucleal reaction // Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku (Sect. 3). 1936. No 3. P. 35—39.
- Suematu S. The somatic division in *Trentepohlia aurea* // Bull. Liberal Arts Coll. Wakayama Univ. (Nat. Sci.). 1960. V. 10. P. 111—116.
- Sulek J. Nuclear division in *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. // Arch. Hydrobiol. 1975. V. 46, No 3 (Suppl.). P. 224—258.
- Sundaralingam V. S. The cytology and spermatogenesis in *Chara zeylanica* Willd. // J. Indian Bot. Soc. (1946) 1947. V. Iyengar Commem. P. 289—303.
- Sundari M., Rao B. G. S. A cytological assessment of species delineation of two Ceramiums (*Rhodophyceae*) // Curr. Sci. (India). 1977. V. 46, No 3. P. 461—462.
- Suneson S. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Corallinaceen // Acta Univ. Lund (N. F., Avd. 2). 1937. V. 33, No 2. P. 1—102.
- Suneson S. On the anatomy, cytology and reproduction of *Mastophora* // Kungb. Fysiograf. Sälls. Lund Forhande. 1945. V. 15. P. 251—264.
- Suneson S. The cytology of the bispore formation in two species of *Lithophyllum* and the significance of the bispores in the *Corallinaceae* // Bot. Notiser. 1950. No 4. P. 429—450.
- Svedelius N. Über den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea* // Svensk. Bot. Tidskr. 1911. Bd 5, No 3. S. 260—324.
- Svedelius N. Über die Spermatienbildung bei *Delesseria sanguinea* // Svensk. Bot. Tidskr. 1912. Bd 6, No 2. S. 239—265.
- Svedelius N. Über die Tetradenteilung in den vielkernigen Tetrasporangiumanlagen bei *Nitophyllum punctatum* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1914a. Bd 32, No 1. S. 48—57.
- Svedelius N. Über Sporen an Geschlechtspflanzen von *Nitophyllum punctatum*: ein Beitrag zur Frage des Generationswechsels der Florideen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1914b. Bd 32, No 2. S. 106—116.
- Svedelius N. Über die Zystokarpienbildung bei *Delesseria sanguinea* // Svensk. Bot. Tidskr. 1914c. Bd 8, No 1. S. 1—32.
- Svedelius N. Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*, ein Beitrag zur Frage der Reduktionsteilung der nicht tetrasporenbildenden Florideen // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. (Ser. IV). 1915. V. 4, No 4. P. 1—55.
- Svedelius N. Alternation of generations in relation to reduction division // Bot. Gaz. 1927a. Bd 83, No 4. S. 411—426.
- Svedelius N. The cytology and development of *Asparagopsis armata* // Br. Assoc. Adv. Sci., Rep. 95th Meet. Leeds. 1927b. P. 51—55.

- Svedelius N. On the number of chromosomes in the two different kinds of plurilocular sporangia of *Ectocarpus virescens* Thur. // Svensk. Bot. Tidskr. 1928. V. 22, № 1—2. P. 289—304.
- Svedelius N. On the number of chromosomes in the two different kinds of sporangia of *Ectocarpus virescens* Thur. // Proc. Int. Congr. Plant. Sci. 1929. V. 1. P. 259—304.
- Svedelius N. On the development of *Asparagopsis armata* Harv. and *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) Ag. A contribution to the cytology of the haplobiontic *Rhodophyceae* // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. (Ser. IV). 1933. V. 9, № 1. P. 1—61.
- Svedelius N. *Lomentaria rosea*, eine Floridee ohne Generationswechsel, nur mit Tetrasporenbildung ohne Reduktionsteilung // Ber. Dt. Bot. Ges. 1935. Bd 53, № 1 (Genralversam.). S. (19)—(26).
- Svedelius N. The apomeiotic tetrad division in *Lomentaria rosea* in comparison with the normal development in *Lomentaria clavellosa*. A new type of life-cycle among the *Rhodophyceae* // Symb. Bot. Upsal. 1937. V. 2, № 2. P. 1—54.
- Svedelius N. Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Galaxaura*, eine diplobiontische *Nemalionales*-Gattung // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. (Ser. IV). 1942. V. 13, № 4. P. 1—154.
- Svedelius N. Are the haplobiontic *Florideae* to be considered reduced types? // Svensk. Bot. Tidskr. 1956. Bd 50, № 1. S. 1—24.
- Swingle W. T. Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen // Pringsh. Jahrb. Wiss. Bot. 1897. Bd 30, № 2—3. S. 297—350.
- Tahara M. Ovogenesis in *Coccophora langsfordii* (Turn.) Grev. // Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1929. V. 4, № 3. P. 551—556.
- Tahara M., Shimotomai N. Mitosen bei *Sargassum* // Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1926. V. 1, № 3—4. P. 189—192.
- Tamiya H. Control of cell division in microalgae // Symp. Macromol. Aspects Cell Cycle. Tokyo, 1963. P. 68—90.
- Tassigny M. La sexualité des desmidiées // Ann. Biol. 1971. T. 10, № 7—8. P. 403—429.
- Tatewaki M. Life history and systematics in *Monostroma* // Contrib. Systematics of Benthic Marine Algae of the North Pacific. Tokyo, 1972. P. 1—15.
- Tatuno S., Iiyama I. Cytological studies on *Spirogyra*. I // Cytologia. 1971. V. 36, № 1. P. 86—92.
- Täumer L. Morphologie, Cytologie und Fortpflanzung von *Rhopalocystis oleifera* Schussnig // Arch. Protistenkd. 1959. Bd 104, № 2. S. 265—291.
- Taylor D. L. Ultrastructure of the "Zooxanthella" *Endodinium chattonii* in situ // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1971. V. 51, № 3. P. 227—234.
- Telenzyński H. Garnitures des chromosomes et synchronisme des divisions dans les filaments d'anthérozoïdes chez certaines espèces du genre *Chara* Vaill. // Acta Soc. Bot. Polon. 1929. T. 6, № 3. P. 230—247.
- Thiadens A. J. H., Zeuthen E. Meiosis and sporulation induced in sporophytes of *Ulva mutabilis* // Planta. 1967. Bd 72, № 1. S. 60—65.
- Thrib H. H., Benson-Evans K. Cytological studies on *Lemanea fluviatilis* L. in the River USK // Br. Phycol. J. 1982. V. 17, № 4. P. 401—409.
- Timberlake H. L. Development and structure of the swarms of *Hydrodictyon* // Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts. Lett. 1901 (1902). V. 13, № 2. P. 486—522.
- Tindall D. R. A new species of *Nitella* (*Characeae*) belonging to the *Nitella flexilis* species group in North America // J. Phycol. 1967. V. 3, № 4. P. 229—232.
- Tindall D. R. Observations on *Nitella acuminata* from south-western united and northern Mexico // J. Phycol. 1970. V. 6, № 1. P. 86—94.
- Tindall D. R., Sawa T. Chromosomes of the *Characeae* of the woods hole (Massachusetts) region // Amer. J. Bot. 1964. V. 51, № 9. P. 943—949.
- Tindall D. R., Sawa T., Hotchkiss A.T. *Nitellopsis bulbillifera* in North America // J. Phycol. 1965. V. 1, № 4. P. 147—150.
- Tippit D. H., Pickett-Heaps J. D. Apparent in the binucleate dinoflagellate *Peridinium balticum* // J. Cell Sci. 1976. V. 21, № 1. P. 273—289.
- Tippit D. H., Pickett-Heaps J. D. Mitosis in the pennate diatom *Surirella ovalis* // J. Cell Biol. 1977. V. 73, № 3. P. 705—727.
- Tippit D. H., McDonald K. L., Pickett-Heaps J. D. Cell division in the centric diatom *Melosira varians* // Cytobiologie. 1975. V. 12, № 1. P. 52—73.
- Tippit D. H., Pillus L., Pickett-Heaps J. Organization of spindle microtubules in *Ochromonas danica* // J. Cell Biol. 1980. V. 87, № 3, pt 1. P. 531—545.
- Tischler G. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin, 1922. 1085 S.
- Tokida J., Hirose H. Advance of Phycology in Japan. Jena, 1975. 349 p.
- Tomas R. N., Cox E. R., Steidinger K. A. *Peridinium balticum* (Levander) Lemmermann, an unusual dinoflagellate with a mesocaryotic and an eucaryotic nucleus // J. Phycol. 1973. V. 9, № 1. P. 91—98.
- Tomita K. Befruchtung und Kernteilung bei *Coccophora langsfordii* (Turn.) Grev. // Sci. Rep. Tōhoku Imp. Univ. (Ser. 4, Biol.). 1932. V. 7, № 1. P. 43—47.
- Toth R. Sporangial structure and zoosporogenesis in *Chorda tomentosa* (*Laminariales*) // J. Phycol. 1974. V. 10, № 2. P. 170—185.
- Toth R., Markey D. R. Synaptonemal complexes in brown algae // Nature (London). 1973. V. 243. P. 236—237.
- Tözün B. Nuclear division in the red algae *Chondaria nidifica* and *Chondria tenuissima* // Br. Phycol. J. 1974. V. 9, № 4. P. 363—370.
- Triemer R. E. A unique mitotic variation in the marine dinoflagellate *Oxyrrhis marina* (*Pyrrophyta*) // J. Phycol. 1982. V. 18, № 4. P. 399—411.
- Triemer R. E., Brown R. M., Jr. Cell division in *Chlamydomonas moewusii* // J. Phycol. 1974. V. 10, № 4. P. 419—433.
- Triemer R. E., Brown R. M., Jr. Ultrastructure of meiosis in *Chlamydomonas reinhardtii* // Br. Phycol. J. 1977. V. 12, № 1. P. 23—44.
- Triemer R. E., Fritz L. Cell cycle and mitosis // Dinoflagellates. New York, 1984. P. 149—179.
- Tripathi S. N. Studies on the effects of chemicals on some green algae with particular reference to their cytology // Ph. D. Thesis. 1974.
- Tröndle A. Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis // Ztschr. Bot. 1911, Bd 3. S. 593—619.
- Tschenzoff B. Die Kernteilung bei *Euglena viridis* Ehrbg. // Arch. Protistenkd. 1916. Bd 30. S. 137—173.
- Tschermak E. Über Vierteilung und succeedane Autosporenbildung als Gesetzmässigen Vorgang, dargestellt an *Oocystis* // Planta. 1942a. Bd 32, № 5. S. 585—595.
- Tschermak E. Durch Colchicinbehandlung ausgelöste Polyploidie bei der Grünalge *Oedogonium* // Naturwissenschaften. 1942b. Bd 30. S. 683—684.
- Tschermak E. Vergleichende und experimentelle cytologische Untersuchungen an der Gattung *Oedogonium* // Chromosoma. 1943a. V. 2, № 5. P. 493—518.
- Tschermak E. Über die Grössenverhältnisse von univalenten und bivalenten Rassen und das Auftreten natürlicher bivalenter Rassen bei *Oedogonium* // Biol. Centralbl. 1943b. Bd 63. S. 457—467.
- Tschermak-Woess E. Das sogenannte Alveolarplasma und Schleimbildung bei *Vacoullaria virescens* // Österr. Bot. Ztschr. 1954. Bd 101, № 3. S. 328—333.
- Tschermak-Woess E., Hasitschka-Jenschke G. Über das interphasische Ker- und Zellwachstum // Österr. Bot. Ztschr. 1958a. Bd 104, № 4/5. S. 382—408.
- Tschermak-Woess E., Hasitschka-Jenschke G. Über die Teilungsfolge in den Fäden von zwei Grünalgen // Österr. Bot. Ztschr. 1958b. Bd 104, № 4/5. S. 577—582.
- Tseng C. K., Chang T. J. Studies on *Porphyra*. I, III // Acta Bot. Sinica. 1954. V. 3, № 3. P. 287—302; 1955. V. 4, № 2. P. 153—161.
- T'Serclaes J. Cytology of *Cladophora glomerata* // Cellule. 1922. T. 32, № 3. P. 313—326.
- Turner J. B., Friedmann E. I. Fine structure of capitular filaments in the coenocytic green alga *Penicillus* // J. Phycol. 1974. V. 10, № 2. P. 125—134.
- Turpin D. H., Dobell P. E. K., Taylor F. J. R. Sexuality and cyst formation in Pacific strains of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* // J. Phycol. 1978. V. 4, № 3. P. 35—238.
- Tuttle A. H. Mitosis in *Oedogonium* // J. Exp. Zool. 1910. V. 9, № 1. P. 143—157.
- Ueda K. Structure of plant cells with special reference to lower plants. I. Mitosis in *Spirogyra setiformis* // Cytologia. 1956. V. 21, № 4. P. 384—390.
- Ueda K. Electron microscopical observations on nuclear division in *Micrasterias americana* // Bot. Mag. Tokyo. 1972. V. 85, № 1000. P. 263—271.
- Urban P. The fine structure of pronuclear fusion in the coenocytic marine alga *Bryopsis hypnoides* Lamouroux // J. Cell Biol. 1969. V. 42, № 4. P. 606—611.

- Valet G. Contribution à l'étude des *Dasycladales*. 2. Cytologie et reproduction. 3. Révision systématique // Nova Hedwigia. 1969. № 17. P. 551—644.
- Valkenburg S. D., van. Observations on the fine structure of *Dictyocha fibbula* Ehrenberg. II. The protoplast // J. Phycol. 1971. V. 7, № 2. P. 118—132.
- Vedajanani K., Sarma Y. S. R. K. Karyological studies on Indian *Conjugales*. I—IV // Phytos. 1978a. V. 17, № 1—2. P. 1—16; 1978b. V. 17, № 1—2. P. 17—26; 1978c. V. 17, № 1—2. P. 27—32; 1978d. V. 17, № 1—2. P. 63—72.
- Venkataraman G. S., Natarajan K. V. Propiono-carminic squash technic and chromosome spreading in algae // Stain Technol. 1959. V. 34, № 3. P. 233—234.
- Verma B. N. Karyotype analysis in three species of *Cladophora* Kütz. // Cytologia. 1982. V. 47, № 1. P. 137—145.
- Verma B. N. Cytotaxonomical studies in the genus *Rhizoclonium* Kütz. // Cytologia. 1986a. V. 51, № 1. P. 177—183.
- Verma B. N. New counts for *Rhizoclonium riparium* complex // Cytologia. 1986b. V. 51, № 3. P. 507—512.
- Verma B. N., Prasad P. K. On the cytology of *Microthamnion strictissimum* Rabenhorst from Muzaffarpur, Bihar // Phytos. 1989. V. 28, № 1—2. P. 251—253.
- Vesk M., Borowitzka M. A. Ultrastructure of tetrasporogenesis in the coralline alga *Halptilon cuvieri* (Rhodophyta) // J. Phycol. 1984. V. 20, № 4. P. 501—515.
- Vesk M., Jeffrey S. W. Ultrastructure and pigments of two strains of the picoplanktonic alga *Pelagococcus subviridis* (Chrysophyceae) // J. Phycol. 1987. V. 23, № 2. P. 322—336.
- Vesk M., Hoffman L., Pickett-Heaps J. D. Mitosis and cell division in *Hydrurus foetidus* (Chrysophyceae) // J. Phycol. 1984. V. 20, № 4. P. 461—470.
- Vigel E. L. Structure and function of plant microbodies // Subcell. Bioch. 1973. V. 2, № 2. P. 237—285.
- Walker R. J. Fertilization and embryo development in *Hesperophycus harveyanus* // Cellule. 1931. T. 40, № 2. P. 175—188.
- Walker F. T. Chromosome number of *Macrocystis integrifolia* Bory // Ann. Bot. (N. S.). 1952. V. 16, № 61. P. 23—26.
- Walker F. T. Chromosome number of *Laminaria digitata* Lamour. // Ann. Bot. (N. S.). 1954. V. 18, № 69. P. 112—118.
- Walker L. W., Steidinger K. A. Sexual reproduction in toxic dinoflagellate *Gonyaulax monilata* // J. Phycol. 1979. V. 15, № 4. P. 312—315.
- Walther E. Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an einigen Nitellen // Arch. Jul. Klaus-Stift. Vererb. Forsch. Zürich. 1929. Bd 4, № 1. S. 23—121.
- Wanders J. B. W., Hoek C., Schillern-Nes E. N., van. Observations on the life-history of *Elachista stellaris* (Phaeophyceae) in culture // Neth. J. Sea Res. 1972. V. 5, № 4. P. 458—491.
- Wang J. C., Hoshaw R. W., McCourt R. M. A polyploid species complex of *Spirogyra communis* (Chlorophyta) occurring in nature // J. Phycol. 1986. V. 22, № 1. P. 102—107.
- Wang X. Y., Sakai Y. The life-cycle of *Cladophora opaca* and *Cl. conchophoria* (Chlorophyta) // Jap. J. Phycol. 1986. V. 34, № 3. P. 209—215.
- Wanka F. Über den Einfluss des Lichtes auf die Nukleinsäuresynthese bei Synchronkulturen von *Chlorella pyrenoidosa* // Ber. Dt. Bot. Ges. 1962. Bd 75, № 10. S. 211—227.
- Wanka F., Geraedts J. Effect of temperature in the regulation of DNA synthesis in synchronous cultures of *Chlorella* // Exp. Cell Res. 1972. V. 71, № 1. P. 188—192.
- Waris H. Cytophysiological studies on *Micrasterias*. I. Nuclear and cell division // Physiol. Plant. (Copenh.). 1950. V. 3, № 1. P. 1—16.
- Waris H. Splitting of the nucleus by centrifuging in *Micrasterias* // Ann. Acad. Sci. Fenn. (Ser. A, IV. Biol.). 1958. № 40. P. 1—20.
- Watson M. W., Arnott H. J. Ultrastructural morphology of *Microthamnion* zoospores // J. Phycol. 1973. V. 9, № 1. P. 15—29.
- Wawrik F. Sexualität bei *Cryptomonas* sp. und *Chlorogonium maximum* // Nova Hedwigia. 1969. № 17. P. 283—292.
- Wawrik F. Zygoten und Cysten bei *Stenocalyx klarnetii* (Bourr.) Fott, *Stenocalyx inconstans* Schmid und *Chroomonas acuta* Uterm. // Nova Hedwigia. 1971. № 21. P. 599—604.
- Wecke J., Giesbrecht P. Freeze-etching of the nuclear membrane of dinoflagellates // 7th Electr. Microsc. Proc. Int. Congr. 1971. P. 233—234.
- Wells C. V., Hoshaw R. W. The nuclear cytology of *Sirogonium* // J. Phycol. 1971. V. 7, № 4. P. 279—284.
- Werz G. Über die Kernverhältnisse der Dasycladaceen, besonders von *Cymopolia barbata* (L.) Harv. // Arch. Protistenkd. 1953. Bd 99, № 3. S. 148—155.
- Werz G. Untersuchungen zur Feinstruktur des Zellkernes und des perinuclearen Plasmas von *Acetabularia* // Planta. 1964. Bd 62, № 3. S. 255—271.
- West G. S. A treatise on the British fresh-water algae. Cambridge, 1904. 372 p.
- Westbrook M. A. The structure of the nucleus in *Callithamnion* spp. // Ann. Bot. 1915. V. 44, № 176. P. 1012—1015.
- Westbrook M. A. Contributions to the cytology of tetrasporic plants of *Rhodymenia palmata* (L.) Grev., and some other *Florideae* // Ann. Bot. 1928. V. 42, № 165. P. 149—172.
- Westbrook M. A. The structure of the nucleus in *Callithamnion* spp. // Ann. Bot. 1930. V. 44, № 176. P. 1012—1015.
- Westbrook M. A. Observations on nuclear structure in the *Florideae* // Beih. Bot. Centralbl. 1935. Bd 53, Abt. A, № 3. S. 564—585.
- Wetherell D. F., Krauss R. Colchicine-induced polyploidy in *Chlamydomonas* // Science. 1956. V. 124, № 3210. P. 25—26.
- Whittick A., Hooper R. G. The reproduction and phenology of *Antithamnion cruciatum* (Rhodophyta: Ceramiaceae) in insular Newfoundland // Can. J. Bot. 1977. V. 55, № 5. P. 520—524.
- Whittick A., West J. The life history of a monoecious species of *Callithamnion* (Rhodophyta, Ceramiaceae) in culture // Phycologia. 1979. V. 18, № 1. P. 30—37.
- Wik-Sjöstedt A. Cytogenetic investigations in *Cladophora* // Hereditas. 1970. V. 66, № 2. P. 233—262.
- Williams J. L. Studies in the *Dictyotaceae*. I, II // Ann. Bot. 1904a. V. 18, № 69. P. 241—160; 1904b. V. 18, № 70. P. 183—204.
- Williams M. M. Contribution to the cytology and phylogeny of the siphonaceous algae. I. The cytology of the gametangia of *Codium tomentosum* Strackh. // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1925. V. 50, № 201. P. 98—111.
- Williams L. M., Jordan E. G., Barlow P. W. The ultrastructure of nuclear bodies in interphase plant cell nuclei // Protoplasma. 1983. V. 118, № 2. P. 95—103.
- Wilson H. J. The fine structure of the kinetochore in meiotic cells of *Tradescantia* // Planta. 1968. Bd 78, № 3. S. 379—385.
- Wilson H. Y., Wanka F., Linskens H. F. The relationship between centrioles, microtubules and cell plate initiation in *Chlorella pyrenoidosa* // Planta. 1973. Bd 109, № 3. S. 259—267.
- Wisselingh C. Über den Nucleolus von *Spirogyra*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese // Bot. Ztg. 1898. Bd 56, № 1. S. 195—226.
- Wisselingh C. Über Kernteilung bei *Spirogyra* // Flora. 1900a. Bd 87, № 4. S. 356—386.
- Wisselingh C. Über mehrkernige *Spirogyra*-Zellen // Flora. 1900b. Bd 87, № 4. S. 378—386.
- Wisselingh C. Über die Karyokinese bei *Oedogonium* Sechster Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese // Beih. Bot. Centralbl. 1908. Bd 23, Abt. 1, № 2. S. 137—156.
- Wisselingh C. Zur Physiologie der *Spirogyra*-Zelle // Beih. Bot. Centralbl. 1909. Bd 24, № 2. S. 133—210.
- Wisselingh C. Über die Kernstruktur und Kernteilung bei *Closterium* // Beih. Bot. Centralbl. 1912. Bd 29, Abt. 1, № 3. S. 409—432.
- Wisselingh C. On the nucleolus and Karyokinesis in *Zygnema* // Rec. Trav. Bot. Neerl. Publ. Soc. Bot. 1914. T. 11, № 1. P. 1—13.
- Wisselingh C. Über Variabilität und Erbllichkeit // Ztschr. Indukt. Abstamm. Vererb. Lehre. 1920. Bd 22. S. 65—126.
- Wisselingh C. Zehnter Beitrag zur Kenntniss der Karyokinese // Beih. Bot. Centralbl. 1921. Bd 38, Abt. 1, № 3. S. 273—354.
- Wolfe J. J. Cytological studies of *Nemalion* // Ann. Bot. 1904. V. 18, № 72. P. 607—630.
- Wood R. D. New combinations and taxa in the revision of the *Characeae* // Taxon. 1962. V. 11, № 1. P. 7—25.
- Wood R. D. *Characeae* in Samoa // Bull. Torrey Bot. Club. 1963. V. 90, № 4. P. 225—229.

Wood R. D. The *Characeae* of Tije // Pacif. Sci. 1965. V. 19, № 1. P. 12—30.

Wood R. D. *Characeae* of Australia // Nova Hedwigia. 1972. № 22. 304 p.

Wood R. D., Imahori K. A revision of the *Characeae* v. Monography and Iconography. Weinheim, Westgermany, 1965, 904 p.

Woodcock C. L. F., Miller G. J. Ultrastructural features of the life cycle of *Acetabularia mediterranea*. I, II // Protoplasma. 1973a. V. 77, № 2/3. P. 313—329; 1973b. V. 77, № 2/3. P. 331—341.

Woods J. K., Triemer R. E. Mitosis in the octaflagellate prasinophyte *Pyramimonas amyliifera* (Chlorophyta) // J. Phycol. 1981. V. 17, № 1. P. 81—90.

Wright R. L., Adler S. A., Spanier J. G., Jarvik J. W. Nucleus-basal body connector in *Chlamydomonas*: evidence for a role in basal body segregation and against essential roles in mitosis or in determining cell polarity // Cell Motil. a. Cytoskeleton. 1989. V. 14, № 4. P. 516—526.

Yabu H. Nuclear division in the sporangium of *Alaria crassifolia* Kjellm. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1957. V. 8, № 3. P. 185—189.

Yabu H. On the nuclear division in the zoosporangium of *Laminaria diabolica* Miyabe // Bull. Jap. Soc. Phycol. 1958a. V. 6, № 2. P. 57—60.

Yabu H. On the nuclear division in tetrasporangia of *Dictyopteris divaricata* (Okamura) Okamura and *Dictyota dichotoma* Lamour. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1958b. V. 8, № 4. P. 290—296.

Yabu H. Mitosis in the sporangium of *Agarum cribrosum* Bory and *Alaria praelonga* Kjellman // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1964a. V. 15, № 1. P. 1—4.

Yabu H. Early development of chromosomes on several species of *Laminariales* in Hokkaido // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1964b. V. 12, № 1. P. 1—72.

Yabu H. Nuclear division in the zoosporangium of *Laminaria angustata* var. *longissima* Miyabe and *Kjellmaniella gyrata* (Kjellm.) Miyabe // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1965a. V. 15, № 4. P. 205—206.

Yabu H. Mitosis in the sporangium of *Laminaria yezoensis* Miyabe // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1965b. V. 16, № 2. P. 69—70.

Yabu H. Chromosome count in *Chaetomorpha moniliger* Kjellm. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1967a. V. 18, № 1. P. 1—4.

Yabu H. Nuclear division in *Bangia fuscopurpurea* (Dillwyn) Lyngbye // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1967b. V. 17, № 2. P. 163—167.

Yabu H. Observation on chromosomes in some species of *Porphyra* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1969a. V. 19, № 4. P. 239—243.

Yabu H. Mitosis in *Porphyra tenera* Kjellm. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1969b. V. 20, № 1. P. 1—3.

Yabu H. Cytology in two species of *Porphyra* from the stipes of *Nereocystis luetkeana* (Mert.) Post. et Rupr. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1970. V. 20, № 3. P. 243—251.

Yabu H. Observation on chromosomes in some species of *Porphyra*. II, III // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1971. V. 21, № 4. P. 253—258; 1972a. V. 22, № 4. P. 261—266.

Yabu H. Nuclear division in tetrasporophytes of *Rhodomenia palmata* (L.) Grev. // Proc. 7th Int. Seaweed Symp. Sapporo, 1971, Tokyo. 1972b. P. 205—207.

Yabu H. Cytological observations on two species of *Myriodesma* (Fucales, Phaeophyta) // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1972c. V. 23, № 1. P. 1—7.

Yabu H. Alterations of chromosomes in the life history of *Laminaria japonica* Aresch. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1973. V. 23, № 4. P. 171—176.

Yabu H. Cytological studies of the *Rhodophyta* and *Chlorophyta* // Adv. Phycol. in Japan. Jena, 1975. P. 125—135.

Yabu H. Nuclear divisions in *Laurencia nipponica* Yamada // Jap. J. Phycol. 1978. V. 26, № 1. P. 35—39.

Yabu H. Cytological observations on *Ptilota pectinata* (Gunn.) Kjellm. and *Pt. pectinata* f. *litoralis* Kjellm. (Ceramiales, Rhodophyta) // Jap. J. Phycol. 1979. V. 27, № 1. P. 27—34.

Yabu H. Meiosis in three species of *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta) // J. Phycol. 1985. V. 33, № 4. P. 288—292.

Yabu H. On the aplanospore formation of *Halichoryne wrightii* Harvey (Chlorophyceae) // Jap. J. Phycol. 1986. V. 34, № 1. P. 25—27.

Yabu H. Occurrence of associated four minute chromosomes at meiotic metaphase I in tetrasporangia of *Laurencia intricata* Lamouroux (Rhodophyta) // Jap. J. Phycol. 1991. V. 39, № 3. P. 281—284.

Yabu H., Imai A. On the nuclear division in the antheridium of *Fucus evanescens* and *Pelvetia wrightii* and on the four-egged oogonium of *Pelvetia wrightii* // Bull. Jap. Soc. Phycol. 1957. V. 5, № 2. P. 44—49.

Yabu H., Kawamura K. Cytological study on some Japanese species of *Rhodomelaceae* // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1959. V. 7, № 1/2. P. 61—71.

Yabu H., Notoya M. Nuclear division in the young sporophytes of *Ecklonia stolonifera* Okam. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1985. V. 36, № 3. P. 83—86.

Yabu H., Park C. H. Nuclear division in *Ulva pertusa* Kjellm. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1968. V. 19, № 2. P. 161—163.

Yabu H., Sanbonsuga Y. A sex chromosome in *Cymathaera japonica* Miyabe et Nagai // Jap. J. Phycol. 1981. V. 29, № 2. P. 78—80.

Yabu H., Sanbonsuga Y. Mitosis in the gametophytes and young sporophytes of *Macrocystis angustifolia* Bory // Jap. J. Phycol. 1985. V. 33, № 1. P. 1—4.

Yabu H., Sanbonsuga Y. Chromosome count in *Macrocystis integrifolia* Bory // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1987. V. 38, № 4. P. 339—342.

Yabu H., Shihira-Ishikawa I. A long chromosome in the cyst of *Acetabularia ryukyuensis* Okamura et Yamada // Jap. J. Phycol. 1981. V. 29, № 4. P. 259—260.

Yabu H., Tokida J. Nuclear and cell divisions in zoospore formation of *Ulva pertusa* Kjellman // Bot. Mag. Tokyo. 1960. V. 73, № 863. P. 182—185.

Yabu H., Tokida J. On the nuclear division in the sporangium of *Arthrothamnus bifidus* (Gmel.) J. Ag. // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1963a. V. 14, № 2. P. 37—39.

Yabu H., Tokida J. Mitosis in *Porphyra* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1963b. V. 14, № 3. P. 131—136.

Yabu H., Yamamoto H. Chromosome number of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss in the vicinity of Hakodate, Hokkaido // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1988. V. 39, № 1. P. 4—5.

Yabu H., Yamamoto H. Chromosome number of *Gracilaria chorda* and *G. vermiculophylla* // Jap. J. Phycol. 1989. V. 37, № 3. P. 236—238.

Yabu H., Yasui H. Chromosome number in four species of *Laminaria* // Jap. J. Phycol. 1991. V. 32, № 2. P. 185—189.

Yabu H., Cordeiro-Marino M., Yamaguishi-Tomita N. Mitosis in two brazilian species of *Porphyra* // Rickia. 1974. V. 6, № 1. P. 21—25.

Yabu H., Notoya M., Fukui K. Nuclear divisions in *Ceramium fastigiatum* Harvey and *Sorella repens* (Okam.) Hollenberg (Ceramiales, Rhodophyta) // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1981a. V. 32, № 3. P. 221—224.

Yabu H., Notoya M., Sugimoto K. Culture and cytological observations on *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux and *Spatoglossum pacificum* Yendo // Jap. J. Phycol. 1981b. V. 29, № 2. P. 129—134.

Yabu H., Yasui H., Notoya M. Chromosome number in *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar f. *distans* Miyabe et Okamura // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1988. V. 39, № 1. P. 6—13.

Yabu H., Yotsukura N., Sasaki T. Chromosome number in *Chorda filum* (L.) Lamour. (*Laminariales*, *Phaeophyta*) // Jap. J. Phycol. 1992. V. 40, № 1. P. 51—52.

Yamamoto H., Sasaki J. Interfertility between so-called *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss and *G. vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss in Japan // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1988. V. 39, № 1—3. P. 4—5.

Yamanouchi S. The life history of *Polysiphonia violacea* // Bot. Gaz. 1906a. V. 41, № 6. P. 425—433.

Yamanouchi S. The life history of *Polysiphonia violacea* // Bot. Gaz. 1906b. V. 42, № 6. P. 401—449.

Yamanouchi S. Mitosis in *Fucus* // Bot. Gaz. 1909a. V. 47, № 3. P. 173—197.

Yamanouchi S. Cytology of *Cutleria* and *Agloazonia* // Bot. Gaz. 1909b. V. 48, № 5. P. 380—386.

Yamanouchi S. On the life history of *Zanardinia collaris* Crouan (a preliminary note) // Bot. Mag. 1911. V. 25, № 288—299. P. 10—12.

Yamanouchi S. The life history of *Cutleria* // Bot. Gaz. 1912. V. 54, № 6. P. 441—502.

Yamanouchi S. *Hydrodictyon africanum*, a new species // Bot. Gaz. 1913a. V. 55, № 1. P. 74—79.

- Yamanouchi S. The life history of *Zanardinia*. Contributions from the hull botanical laboratory // Bot. Gaz. 1913b. V. 56, № 1. P. 1—35.
- Yamanouchi S. Life history of *Corallina* var. *mediterranea* // Bot. Gaz. 1921. V. 72, № 2. P. 90—96.
- Yasui H. Karyological observation in the young sporophytes of *Costaria costata* (Turner) Saunders (Laminariales, Phaeophyta) // Jap. J. Phycol. 1992. V. 40, № 2. P. 173—175.
- Yoshida T. Life-cycle of a species of *Batrachospermum* found in northern Kyushu Japan // Jap. J. Bot. 1959. V. 17, № 1. P. 29—42.
- Yotsui T. The life cycle of *Tinocladia crassa* (Suringar) Kylin (Phaeophyta, Chordariales) without a haploid gametophyte from Kuchinotsu, Kyushu, Japan // Jap. J. Phycol. 1982. V. 30, № 2. P. 113—118.
- Young D. N. A note on the absence of flagellar structures in spermatia of *Bonnemaisonia* // Phycologia. 1977. V. 16, № 2. P. 219—222.
- Zerban M., Wehner M., Werz G. Über die Feinstruktur des Zellkerns von *Acetabularia* nach Gefrierätzung // Planta. 1973. Bd 114, № 3. S. 239—250.
- Zerban H., Werz G. Changes in frequency and total number of nuclear pores in the life cycle of *Acetabularia* // Exp. Cell Res. 1975. V. 93, № 2. P. 472—475.
- Zhang X., Meer J. P., van der. Polyploid gametophytes of *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta) // Phycologia. 1988a. V. 27, № 3. P. 312—318.
- Zhang X. C., Meer J. P., van der. A genetic study on *Gracilaria sjostedtii* // Can. J. Bot. 1988b. V. 66, № 10. P. 2022—2026.
- Zimmermann W. Zur Entwicklungsgeschichte und Zytologie von *Volvox* // Jahrb. Wiss. Bot. 1921. Bd 60, № 2. S. 256—294.
- Zimmermann W. Zytologische Untersuchungen an *Sphacelaria fusca*. Ein Beitrag zur Entwicklungsphysiologie der Zelle // Ztschr. Bot. 1923. Bd 15. S. 113—175.
- Zimmermann W. Helgoländer Meersalgen I—IV. Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Oekologie der Algen // Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgol., N. F.). 1925. Bd 16, № 1. S. 1—25.
- Zingmark R. G. Ultrastructural studies on two kinds of mesocaryotic dinoflagellate nuclei // Amer. J. Bot. 1970. V. 57, № 5. P. 586—592.
- Zinnecker E. Reduktionsteilung, Kernphasenwechsel und Geschlechtsbestimmung bei *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag. // Österr. Bot. Ztschr. 1935. Bd 84, № 1. S. 53—72.

- Acanthopeltis 219
 japonica 280
- Acanthophora *specifera* 173, 284
- Acetabularia 19, 22, 31, 33, 45—47, 76, 159
 calyculus 243
 crenulata 30, 36,
 major 14
 mediterranea 14, 30, 33, 35, 36, 183, 244
 moebii 244
 ryukyuensis 244
 wettsteinii 30, 33, 36, 113, 244
- Achnanthes
 coarctata 130
 inflata 268
- Achnanthidium *brevipes* 211, 269
- Acrochaete *repens* 232
- Acrochaetiaceae 219
- Acrosiphonia 11, 17, 51, 110, 112, 189
 sonderi 227
 spinescens 227
 traillii 227
- Acrothrix *pacifica* 271
- Actinastrum *hantzschii* 183, 225
- Actinococcus *aggregatus* 282
- Adenocystis *utricularis* 270
- Agarum 167
 cribosum 273
- Aglaothamnion
 byssoides 284
 diaphanum 284
 roseum 284
- Ahnfeltia *plicata* 282
- Alaria 167, 214
 crassifolia 273
 esculenta 212, 214, 215, 273
 fistulosa 273
 grandifolia 273
 marginata 273
 nana 273
 praelonga 273
 taeniata 273
 tenuifolia 273
- Amphidinium
 carterae 42, 59, 124, 265
 elegans 122
 klebsii 207, 208, 265
- Amphidinium sp. 22, 265
- Amphipleura 64
 pellucida 269
- Amphiroa *abarrans* 282
- Anadyomene
 stellata 244
 wrightii 244
- Anadyomenaceae 195
- Analipus 168
- Anisonema *viride* 250
- Ankistrodesmus 51, 189
 convolutus var. *minutum* 226
 falcatus 226
 spiralis 186, 226
- Anomoeoneis
 sculpta 269
- Antithamnion
 cruciatum 284
 heterocladum 284
 plumula 284
 spirographidis 284
 tenuissimum 284
- Antophysa *vagatans* 269
- Apoglossum *ruscifolium* 284
- Arthrocladia *villosa* f. *australis* 272
- Arthrothamnion 167
 bifidus 273
- Ascocyclus
 magnusii 271
 sphaerophorus 271
- Ascophyllum *nodosum* 139, 215, 276
- Ascoseirales 165
- Asparagopsis *armata* 172, 280
- Asperococcus *fistulosa* 270
- Astasia
 dangeardii 249
 klebsii 249
 margaritifera 249
- Asteromonas *gracilis* 25, 79, 108
- Asteronema *australe* 272
- Astrephomene *gubernaculifera* 175, 187, 224
- Audouinella *hermannii* 280
- Avrainvillea 37

Axilosphaera vegetata 94, 110

Bacillariophyta 8, 9, 15, 129, 147, 162, 210

Bacteriastrum varians 211

Bambusina brebissonii 112

Bangia 22, 37, 171, 178, 218, 222

atropurpurea 15, 19, 76, 77

fuscopurpurea 174, 218, 278

Bangiophyceae 170, 218

Bangiophycidae 143

Batophora oerstedii 22, 29, 31, 46, 113, 183, 244

Batrachospermaceae 219

Batrachospermum 143, 147

ambiguum 280

atrum 280

boryanum 280

carpocontortum 280

crouanianum 280

ectocarpum 60, 61, 98, 144, 145

gelatinosum 280

globosporum 280

helminthoideum 280

keratophytum 280

louisianae 280

macrosporum 280

mahabaleshwariensis 280

moniliforme 172, 280

procarpum var. *americanum* 281

sirodotii 281

sporulans 281

Batrachospermum sp. 172, 281

Biddulphia

mobiliensis 268

rhombus 268

sinensis 174, 210, 211, 268

Bifurcaria

rotunda 276

tuberculata 142, 217

Blastodinium sp. 59

Blidingia

marginata 231

minima 231

Boergesenia forbesii 194, 244

Bolbocoleon piliferum 232

Boldia erythrosiphon 218, 278

Bonnemaisonia

asparagoides 281

hamifera 64, 281

Bonnemaisoniaceae 219

Boodlea 195

composita 244

struveoides 244

Bornetia secundiflora 173

Botryococcus braunii 226

Brebissonia boeckii 269

Brongniartella byssoides 173

Bryopsidella neglecta 42, 243

Bryopsis 33, 51, 58

flanaganii 158, 243

halymeniae 158

hypnoides 14, 22, 32, 34, 42, 158,

 197, 243

pennata 197, 243

plumosa 13, 33, 34, 42, 158, 197,

 243

Bulbochaete 89, 111

basipora 227

hiloensis 104, 111

Bumelleria 137

sicula 76

Cachonina *niei* 265

Caespitella pascheri 232

Calliblepharis lanceolata 282

Callithamnion 221

arbuscula 284

baibeyi 14

brachiatum 179, 284

brodiaei 284

byssoides 284

corymbosum 221, 284

hookeri 284

purpurascens 284

roseum 284

tetragonum 284

 var. *brachiatum* 285

tetricum 222, 285

Caloglossa lepriuri 285

Caloneis amphisbaena 130

Carpomitra 213

cabreriae 100, 139, 141, 168, 169,

 272

Carteria

cordiformis 223

crucifera 45, 46, 223

Caulerpa 88, 100

brachypus 113

prolifera 42, 45, 243

Caulocystis cephalornithos 276

Centronella reicheltii 268

Centrophyceae 129, 210

Cephaleuros

virescens 183, 232

Ceramiaceae 220

Ceramiales 220

Ceramium

cruciatum 285

deslongchampii 285

fastigiatum 285

fimbriatum 179, 285

gracillimum var. *byssoides* 179, 285

japonicum 285

kondoi 285

rubrium 285

rubrum 285

Ceratium

cornutum 15, 122

hirudinella 123, 207, 265

tripas var. *subsalsa* 265

Ceratium sp. 208

Chaetangiaceae 219

Chaetangium saccatum 281

Chaetoceros

boreale 268

criophilum 211

didymum 84, 268

valdiviae 211

Chaetomorpha 159, 195

aerea 195, 244

antennina 244

brachygona 11, 45, 244

linoides 244

linum 195, 244

melagonium 195, 244

moniligera 245

serea 245

tortuosa 245

Chaetopeltis orbicularis 223

Chaetophora 191

attenuata 232

elegans 232

incrassata 233

pisiformis 233

Chaetophorales 110, 190

Chamaedoris auriculata 245

Chara 32, 44, 51, 53, 121, 179, 198—202,

204

aculeata 250

 ssp. *intermedia* 250

polyacantha 250

aspera 198, 202, 205, 250

 var. *capillata* 250

aspera *mota* 250

australis 19, 32, 250

 ssp. *australis* 250

estipulodica 250

baltica 183, 250

benthamii 251

brachypus 251

braunii 200, 251

 f. *coromandelina* 199, 251

kurzii 251

novi-mexicana 251

oahuensis 251

scheinitzii 251

buckelii 251

canescens 251

capensis 251

ceratophylla 251

chrysospora 251

cienegeaensis 251

connesensis 251

connivens 202, 251

contraria 198, 251

 var. *hispidula* 252

hispidula 252

corallina 252

coronata 252

crinita 252

 var. *bivalens* 252

delicatula 14, 202, 252

dominii 252

erythrogyna 252

eu-vulgaris 198, 252

evoluta 252

fibrosa 14, 46, 198, 252

 f. *erythrogyna* 253

 var. *fibrosa*

 f. *curtissii* 253

fibrosa 253

keukensis 253

 var. *hydropitys* 253

 f. *hydropitys* 253

schneckii 205, 253

fischeri 253

flacida 253

foetida 253

foliolosa 253

fragifera 253

fragilis 179, 198, 202, 253

 f. *elegans* 254

gracilis 254

galioides 205, 254

globularis 199—202

 f. *aspera* 202

connivens 202

leptosperma 202

 var. *aspera*

 f. *galioides* 202

strigosa 202

 var. *leptosperma* f. *leptosperma* 202,

 254

 var. *virgata* 201, 254

 f. *brabata* 254

chrysospora 202

leiopitys 202

gymnopitys 254

haitensis 254

hispidula 254

 ssp. *eu-hispida* 255

 var. *longibracteata* 255

hydropitys 199, 255

 var. *indica major* 255

imperfecta 205, 255

jubata 255

kenoyeri 255

leiopitys 255

leptopitys 255

leptosperma 255

locuples 255

martiana 255

mauretanica 255

nuda 255

oedophylla 255

pressii 255

pseudobrachypus 255

rabeuhorstii 255

rusbyana 255

schaffneri 255

sejuncta 255

var. subglomerata 255
setosa 255
strigosa 255
tomentosa 205, 256
verrucosa 256
vulgaris 83, 84, 199, 256
f. contraria 256
var. inconnexa 256
f. hippelliana 256
var. longibracteata 256
papillata 256
var. vulgaris
f. atrovirens 256
ssp. crassicaulis 256
var. gymnophylla 256
ssp. eu-vulgaris 257
var. longibracteata 257
papillata 257
paragymnophylla 257
refracta 257
ssp. foetida
var. refracta 257
ssp. rabenhorstii 257
ssp. squamosa 257
zeylanica 257
f. elegans 257
var. diaphana 257
f. diaphana 257
var. sejuncta 257
zeylanica 257
f. zeylanica 258
Chara sp. 258
 Characeae 198, 199
 Characiosiphon
rivularis 226
 Characium 189
angustum f. minor 226
sieboldii 226
 Charopsis *braunii* 258
 Charophyta 8, 9, 14, 114, 119, 147, 161, 174, 198, 201
 Chattonella *subsalsa* 162
 Chilomonas 210
paramecium 71, 267
 Chlamydotrys *gracilis* 223
 Chlamydomonas 45, 79, 87, 93, 175, 188
bullosa 13
capensis 233
chlamydogama 175, 188, 223
dillii 223
dysosmos 188, 223
eugametos 175, 183, 184, 188, 223
gigantea 187, 223
moewusii 25, 81, 175, 184, 188, 224
monadina 187, 224
nasuta 44, 188, 224
noctigama 26
paupera 224
pseudogigantea 224
reinhardtii 22, 73, 88, 108, 153, 175, 183, 188, 224

variabilis 224
zimbabwiensis 224
 Chlamydomonas sp. 224
 Chlorella 51, 83, 84, 87
pyrenoidosa 104, 109
vulgaris 49, 181, 226
 Chlorochytrium
grande 44, 226
lemnæ 81, 226
 Chlorococcales 109
 Chlorococcophyceae 109, 131, 147, 153, 188,
 Chlorococcum 189
acidum 226
aureum 226
echinozygotum 54, 109, 226
elkhartiense 226
ellipsoideum 226
hypnosporum 27, 226
infusionum 226
isabeliense 226
lacustre 226
macrostigmatum 226
minutum 226
oleofaciens 226
perforatum 226
pinguideum 226
rugosum 226
vacuolatum 226
Chlorococcum sp. 183, 226
 Chlorogonium
elongatum 224
euchlorum 224
 Chloromonadophyta 8, 9, 14, 53, 128, 147, 162, 210
 Chlorophyta 8, 9, 13, 106, 113, 137, 138, 147, 148, 153, 174, 185
 Chlorosarcina *stigmatica* 227
 Chlorosarcinales 109
 Chlorosarcinopsis
auxotrophica 17
dissociata 17
eremii 110
gelatinosa 17
minor 17
minuta 17
pseudominor 17
Chlorosarcinopsis sp. 17
 Chondria
armata var. plumosa 285
crassicaulis 173, 285
dasyphylla 35, 173, 285
tenuissima 35, 41, 173, 285
 Chondrus *crispus* 282
 Chorda 167
filum 141, 214, 215, 274
 Chromulinales 133, 135, 147
 Chroomonas
mesostigmatica 267
salina 14, 101, 102, 267
 Chrysochromulina *chiton* 100

Chrysophyta 8, 9, 15, 88, 132, 134, 136, 147, 165, 211
 Chylocladia *kaliformis* 283
 Cladophora 42, 44, 47, 80, 91, 158, 159, 180, 181, 184, 187, 195, 196
acagropila 245
albida 195, 196, 245
alpina 42, 245
callicoma 14, 245
clavuligera 245
clevigera 245
conchopheria 245
conferta 245
crispata 245
cristallina 245
dalmatica 196, 245
espansa 245
flaccida 245
flavescens 245
flexicaulis 42, 245
flexuosa 22, 43, 54, 89, 94, 113, 196, 245
fracta 42, 89, 94, 113, 245
var. flavescens 245
normalis 245
glaucescens 245
glomerata 43, 44, 89, 159, 178, 195, 196, 245
f. callicoma 246
genuina 246
subforma kützingiana 246
var. fasciculata f. fasciculata 246
gracilis 246
hamosa 246
hirta 246
hutchinsiae 246
var. distans 246
laetevirens 246
macallana 246
neesiorum 246
oblitterata 196, 246
opaca 246
pellucida 246
prolifera 246
refracta 44, 247
repens 247
rivularis 247
ruchingeri 247
rupestris 247
var. distorta 247
sericea 247
var. biflagellata 247
sericea 196, 247
suhriana 11, 158, 175, 247
trichotoma 166, 247
uberrine 247
utriculosa 247
vagabunda 196, 247
 Cladophora sp. 247
 Cladophoraceae 195
 Cladophoropsis 195

macromeres 247
membranacea 247
sundanensis 247
zollingeri 247
 Climacosorus *mediterraneus* 270
 Closterium 58, 154
acerosum 192, 234
cyclicum 45, 234
didymotocum 19
ehrenbergii 13, 45, 234
lanceolatum 45
f. minor 235
littorale 112
lunula 19
moniliferum 34, 45, 85, 192, 235
siliqua 85, 235
 Closterium sp. 85
 Coccolithophoraceae 132
 Cocconeis
placentula 211, 269
var. euglypta 269
euglyptoides 269
klinoraphis 269
lineata 269
pseudolineata 269
teniustriata 269
 Coccophora *langsdoeffii* 142, 170, 217, 276
 Cochlodinium *heterolobatum* 15, 122
 Codium 156, 158, 197,
decortcatum 42, 70, 156, 243
dwarkense 14, 243
elongatum 45, 243
fragile 42, 156
ssp. tomentosoides 156, 243
intertextum 243
isthmocladium 156, 243
taylori 243
tomentosum 42, 45, 243
 Coelastrum 51
cambricum 13, 226
microporum 109, 189, 226
proboscideum
var. dilatatum 226
var. gracile 226
scabrum 226
 Colacium 44
mucronatum 249
vesiculosum 11, 12, 35, 117
 Coleochaete 112, 191
nitellarum 233
scutata 233
 Colpomenia *bullosa* 213, 272
 Compsopogon *coeruleus* 278
 Conjugatophyceae 111, 147, 154, 192
 Corallina
mediterranea 282
officinalis 172, 282
var. mediterranea 143, 282
rubens 282
 Corallinaceae 219

Coscinodiscus
 apiculatus 268
 biconicus 268
 var. *breemen* 268
 concinus 211
 subbuliens 268
 Cosmarium
 botrytis 44, 58, 92, 112, 154, 180, 192, 235
 var. *botrytis* 235
 tumidum 235
 contractum 235
 cucumis 192, 235
 difficile 235
 hammeri 235
 impressulum 235
 margaritifera 235
 praemorsum 235
 pseudoconnatum 235
 subtumidum 235
 subturgidum f. *minor* 235
 tetraophthalmum 236
 turpinii 236
 undulatum var. *crenulatum* 236
 Costaria *costata* 215, 274
 Cricosphaera *carterae* 212, 270
 Cryptocodinium *cohnii* 59, 265
 Cryptomonas
 apendiculata 267
 biplastida 267
 ovata 267
 var. *palustris* 267
 suberosa 267
 Cryptomonas sp. 94, 267
 Cryptonemiales 172, 219
 Cryptophyta 8, 9, 14, 126, 127, 147, 162, 209
 Cryptopleura *ramosa* 285
 Cutleria
 cylindrica 38, 141
 multifida 168, 212, 213, 272
 Cutleriales 168, 213
 Cyanophora *paradoxa* 127, 267
 Cyanophyta 8, 9
 Cyclotella
 meneghiniana 210, 268
 tenuistriata 268
 Cylindrocapsa 110, 112, 189—191
 geminella 104, 111, 227
 involuta 190, 228
 scytonemoides 228
 Cylindrocapsales 190
 Cylindrocystis *brebisonii* 234
 Cymathære *japonica* 274
 Cymbella 162
 aspera 269
 cistula 163, 164, 269
 helyetica 211
 lacustris 211, 269
 lanceolata 269
 prostrata 211, 269
 ventricosa 211
 Cymopolia *barbata* 244
 Cystoclonium
 purpurascens 282
 purpureum 282
 Cystophora 215
 intermedia 276
 moniliformis 276
 platylobium 276
 polycystidea 276
 retorta 276
 subfarcinata 276
 Cystophyllum
 crassipens 276
 muricatum 276
 sisymbrioides 215, 276
 Cystoseira 51, 166
 barbata 276
 foenicilacea 14
 myriophylloides 142
 Dactylococcus *infusionum* 226
 Dasya 63, 89
 arbuscula 173, 285
 baillouviana 22, 60, 97, 101, 143
 elegans 285
 ocellata 173
 Dasyaceae 220
 Dasycladales 113, 159, 194
 Delesseria *sanguinea* 173, 285
 Delesseriaceae 220
 Denticula *tenuis* 269
 Derbesia 158
 lamourouxii 158
 marina 15, 91, 156—158, 243
 neglecta 243
 tenuissima 42, 157, 243
 Desmarestia *viridis* 169, 213, 272
 Desmarestia sp. 272
 Desmarestiales 169, 213
 Desmidium
 aptogonum 13, 192, 236
 cylindricum 236
 swartzii 236
 Diatoma 64, 69
 tenuis 268
 vulgare 67, 68, 130, 211, 268
 Dichotomosiphon *tuberosus* 31
 Dictyopteris 168
 divaricata 273
 membranacea 273
 prolifera 273
 Dictyosiphon *foeniculaceus* 167, 270
 Dictyosphaeria
 cavernosa 22, 247
 intermedia var. *solida* 247
 Dictyosphaerium *pulchellum* 226
 Dictyota 22, 51, 142, 168
 dichotoma 139, 212, 213, 216, 273
 var. *menstrualis* 213
 linearis 213, 273
 menstrualis 273
 pusilla 213, 273
 Dictyota sp. 273
 Dictyotales 165, 168, 213
 Didymosphenia *geminata* 269
 Dilsea *carnosa* 282
 Dinobryon *cylindricum* 133
 Dinophyta 8, 9, 15, 44, 122, 147, 161, 206
 Distigma *proteus* 249
 Ditylum *brightwellii* 67
 Donkinia *recta* 85
 Draparnaldia 191
 acuta 233
 glomerata 191, 233
 plumosa 91, 183, 191, 233
 Draparnaldia sp. 233
 Draparnaldiopsis *indica* 233
 Dumontia
 filiformis 282
 incrassata 282
 Dumontiaceae 219
 Dunaliella
 bioculata 54, 104, 108
 salina 185, 223
 Durvilleales 165
 Dymorphococcus
 globosus 224
 sarmatii 224
 Ecklonia
 cava 274
 stolonifera 215, 274
 Ectocarpales 168, 213, 214, 217
 Ectocarpus 214
 fasciculatus 271
 var. *refractus* 271
 indicus 271
 litoralis 271
 parvus 18
 penicillatus 271
 siliculosus 169, 214, 271
 tomentosus 271
 velutinum 271
 virescens 271
 Egregia 214
 menziesii 212, 216, 274
 Eisenia
 arborea 274
 bicylis 274
 Elachista
 fucicola 169, 271
 stellaris 169, 271
 Endarachne *binghamiae* 272
 Endodinium *chattonii* 207, 265
 Enteromorpha 190
 clathrata 231
 compressa 177, 231
 var. *lingulata* 177, 231
 flexuosa
 ssp. *flexuosa* 231
 linziformis 231
 intermedia 231
 intestinales 13, 31
 linza 191, 231
 prolifera 231
 ramulosa 231
 Enteromorpha sp. 231
 Entocladia *viridis* 233
 Entosiphon *sulcatus* 250
 Epithemia *zebra* var. *saxonica* 269
 Eremosphaera 52
 viridis 35, 44, 87, 185, 188, 226
 Euastrium
 cornubiense f. *major* 236
 oblongum 19
 Eucampia *zodiacus* 211
 Eudesme *virescens* 168, 169, 271
 Eudorina 176, 181
 charkowiensis 224
 conradii 224
 cylindrica 224
 elegans 82, 85, 176, 183, 224
 indica 225
 unicocca 225
 var. *peripheralis* 225
 Euglena 22, 38, 198
 acus 249
 agilis 249
 caudata 249
 charkowiensis 249
 deses 249
 ehrenbergii 15, 114
 flava 249
 gaumei 249
 geniculata 249
 gracilis 85, 115, 116, 249
 leucops 249
 limnophyla 198, 249
 pisciformis 249
 polymorpha 249
 proxima 249
 pusilla var. *longa* 249
 sanguinea 249
 sociabilis 249
 spirogyra 116, 198, 249
 var. *fusca* 249
 splendens 249
 tripteris 249
 velata 249
 viridis 198, 249
 Euglenophyta 8, 9, 15, 114, 147, 159, 197
 Eunotia *formica* 210, 269
 Eustigmatophyta 137
 Eutreptia
 lanowii 249
 pertyi 249
 viridis 249
 Exuviaella 22
 baltica 265

linearis 213, 273
 menstrualis 273
 pusilla 213, 273
 Dictyota sp. 273
 Dictyotales 165, 168, 213
 Didymosphenia geminata 269
 Dilsea carnosa 282
 Dinobryon cylindricum 133
 Dinophyta 8, 9, 15, 44, 122, 147, 161, 206
 Distigma proteus 249
 Ditylum brightwellii 67
 Donkinia recta 85
 Draparnaldia 191
 acuta 233
 glomerata 191, 233
 plumosa 91, 183, 191, 233
 Draparnaldia sp. 233
 Draparnaldiopsis indica 233
 Dumontia
 filiformis 282
 incrassata 282
 Dumontiaceae 219
 Dunaliella
 bioculata 54, 104, 108
 salina 185, 223
 Durvilleales 165
 Dymorphococcus
 globosus 224
 sarmatii 224
 Ecklonia
 cava 274
 stolonifera 215, 274
 Ectocarpales 168, 213, 214, 217
 Ectocarpus 214
 fasciculatus 271
 var. refractus 271
 indicus 271
 litoralis 271
 parvus 18
 penicillatus 271
 siliculosus 169, 214, 271
 tomentosus 271
 velutinum 271
 virescens 271
 Egregia 214
 menziesii 212, 216, 274
 Eisenia
 arborea 274
 bicylis 274
 Elachista
 fucicola 169, 271
 stellaris 169, 271
 Endarachne binghamiae 272
 Endodinium chattonii 207, 265
 Enteromorpha 190
 clathrata 231
 compressa 177, 231
 var. lingulata 177, 231
 flexuosa
 ssp. flexuosa 231
 linziformis 231
 intermedia 231
 intestinales 13, 31
 linza 191, 231
 prolifera 231
 ramulosa 231
 Enteromorpha sp. 231
 Entocladia viridis 233
 Entosiphon sulcatus 250
 Epithemia zebra var. saxonica 269
 Eremosphaera 52
 viridis 35, 44, 87, 185, 188, 226
 Euastrium
 cornubiense f. major 236
 oblongum 19
 Eucampia zodiacus 211
 Eudesme virescens 168, 169, 271
 Eudorina 176, 181
 charkowiensis 224
 conradii 224
 cylindrica 224
 elegans 82, 85, 176, 183, 224
 indica 225
 unicocca 225
 var. peripheralis 225
 Euglena 22, 38, 198
 acus 249
 agilis 249
 caudata 249
 charkowiensis 249
 deses 249
 ehrenbergii 15, 114
 flava 249
 gaumei 249
 geniculata 249
 gracilis 85, 115, 116, 249
 leucops 249
 limnophyla 198, 249
 pisciformis 249
 polymorpha 249
 proxima 249
 pusilla var. longa 249
 sanguinea 249
 sociabilis 249
 spirogyra 116, 198, 249
 var. fusca 249
 splendens 249
 tripteris 249
 velata 249
 viridis 198, 249
 Euglenophyta 8, 9, 15, 114, 147, 159, 197
 Eunotia formica 210, 269
 Eustigmatophyta 137
 Eutreptia
 lanowii 249
 pertyi 249
 viridis 249
 Exuviaella 22
 baltica 265

cassubica 206
mariae-lebouriae 208, 265
pusilla 265

Farlowiella onusta 271
Flintiella sanguinaria 19, 22, 58, 60, 76, 94, 143
Florideophycidae 143, 171, 218
Fritschella tuberosa 233
Fucales 139, 165, 213, 215, 217
Fucus 22, 139, 165, 166, 170, 215
 ceranoides 217, 276
 distichus ssp. *evanescens* 276
 evanescens 276
 platycarpus 141, 215, 276
 serratus 139, 215, 217, 276
 spiralis 84, 217, 276
 vesiculosus 30, 141, 215, 217, 276
Furcellaria fastigiata 80, 172, 222, 282

Galaxaura
 corimbifera 281
 diesingiana 281
 tenera 218
Gayralia oxysperma 231
Gelidiaceae 219
Gelidiella 219
 acerosa 281
Gelidium 219
 corneum 281
 latifolium 281
 var. *luxurians* 281
 pusillum 281
 vagum 82, 281
Gessnerium tamarensis 265
Gigartina
 pistillata 283
 stellata 283
Gigartinales 172, 219, 221
Glaucocystis 32
Glenodinium 22, 45
 aciculiferum 265
 cunningtonii 265
 oculatum 265
 pulvisculus 265
Gloeodinium montanum 122, 123
Gloeotaenium loitlesbergerianum 226
Gomphonema
 geminatum 269
 intricatum 211
 olivaceum 211, 269
Gonatozygon
 kinahanii 239
 monotaenium 239
Gongrosira sp. 233
Goniotrichales 170, 218
Gonium
 pectorale 225
 var. *pectorale* 225
 sociale 225
Gonium sp. 225
Gonyaulax
 polyedra 265
 polygramma 265
 tamarensis 42, 123, 208, 265
Gonyostomum semen 31, 267
Gracilaria 219
 bursa-pastoris 283
 chorda 283
 coronopifolia 283
 foliifera 172, 219, 283
 longa 283
 sjoestedtii 283
 tikvahiae 180, 283
 vermialophylla 283
 verrucosa 219, 283
Gracilaria sp. 172, 283
Gracilariaceae 219
Griffithsia 11, 74, 221
 bornetiana 172, 285
 corallina 14, 172, 285
 flosculosa 60, 173
 globulifera 11, 285
Gymnodinium
 dodgei 266
 fuscum 20, 207
 hyalinum 15
 indicum 207, 266
 inversum 266
 latitae 266
 nagasakiense 266
 paradoxum 266
 uberrimum 266
 vitiligo 207, 208, 266
 zachariasii 266
Gymnogongrus
 griffithsiae 283
 linearis 221, 283
 platyphyllus 283
Gyrodinium
 aureolum 266
 cohnii 42, 208, 266
 pusillum 266
 uncatenum 83

Haematococcus
 lacustris 104
 pluvialis 44, 187, 224
Halichoryne wrightii 244
Halicystis
 boergesenii 180, 243
 ovalis 157
 parvula 157
Halidrys 166
 siliquosa 139, 142, 166, 170, 181, 212, 215—217, 277
 var. *siliculosus* 277
Halimeda luna 45
Haliptilon 74

cuvieri 22
Halopteris filicina 169, 213, 272
Halosaccion ramentaceum 284
Halurus equisetifolius 285
Haplospora globosa 167, 169, 213, 270
Hapterophycus canaliculatus 271
Haptophyta (= *Haptophyceae*) 132
Harveyella mirabilis 87, 172, 181, 218, 282
Hecatonema
 foecundum 213, 270
 streblonematoides 270
Helminthocladia
 papenfusii 281
 senegalensis 281
Helminthocladiaceae 219
Helminthora divaricata 281
Herponema velutinum 271
Hesperophycus harveyanus 277
Heterocapsa
 niei 266
 pigmaea 266
Heterochordaria 168
 abietina 272
Heterococcales 137
Heteroconta 137
Heteromastigales 108
Heteromastix angulata 54, 108
Heteronema acus 115
Heterosiphonia plumosa 285
Himanthalia 87
 elongata 277
 lorea 22, 217, 277
Himanthalia sp. 277
Hizikia fusiformis 277
Hormidium 189, 219
 barlowii 183, 228
 crenulatum 183, 228
 nitens 189, 228
 rivulare 228
Hormidium sp. 228
Hormosira banksii 277
Hyalophacus ocellatus 48, 160, 249
Hyalotheca
 dissiliens 236
 f. *minor* 236
Hydrodictyon 11, 45, 51, 92
 africanum 183, 226
 patenaeforme 226
 reticulatum 46, 81, 85, 183, 189, 226
 utriculatum 226
Hydrurus foetidus 15, 71, 133
Hymenomonadales 132, 134, 147
Hymenomonas carterae 135
Hypnea misciformis 283
Hypoglossum woodwardii 285

Imantonia rotunda 212
Iridaea
 cordata 283
 heterocarpa 283

Isochrysidales 132, 134, 135, 147
Isochrysophycidae 132
Isthmoplea sphaerophora 167, 168, 213, 214, 270

Janczewskia 74
Jania rubens 282

Kallymenia reniformis 282
Katodinium rotundata 207, 208, 266
Kentrosphaera willei 227
Kirchneriella 51
 lunaris 176, 186, 227
Kjellmaniella 167
 gyrata 274
Klebsormidium 51
 flaccidum 228
 mucosum 88

Laminaria 167, 214
 angustata 274
 var. *longissima* 274
 cloustonii 274
 diabolica 169, 274
 digitata 183, 215, 217, 274
 flexicaulis 274
 hyperborea 215, 275
 japonica 275
 var. *ochotensis* 275
 longipedalis 275
 ochotensis 275
 ochroleuca 215, 217, 275
 religiosa 275
 saccharina 212, 215, 217, 275
 yendoana 275
Laminariales 139, 166, 213, 214, 217
Lamprothamnium 198, 201
 macropogen 258
 papulosum 258
 succinctum 258
Lamprothamnus alopecuroides 258
Laurencia
 arbuscula 285
 catarinensis 285
 hybrida 35, 173, 285
 intricata 285
 nipponica 173, 285
 obtusa 173
 var. *majuscula* 285
 okamurae 173, 286
 papillosa 173, 286
 pinnata 173, 286
 pinnatifida 173, 286
 undulata 173, 286
Lemanea 87
 australis 281
 fluviatilis 281
 rigida 281
Lemaneaceae 219
Lepocinclis 198
 marssonii 249

ovum 249
 var. buetschlii 249
 globular 249
texta 249
Levringiella 47
Lithodesmium 69
 undulatum 268
Lithophyllum
 corallinae 282
 lithorale 282
Litosiphon pusillus 167, 214, 270
Lola lubrica 247
Lomentaria
 articulata 284
 clavellata 172, 284
 orcadensis 284
 rosea 284
Lychnothamnus 198, 201, 205
 barbatus 258
 f. gigantea 258

Macrocystis
 angustifolia 275
 integrifolia 214, 275
 pyrifera 275
Marvania geminata 109
Mastophora lamourouxii 282
Meiodiscus spetsbergensis 282
Melobesia farinosa 282
Melosira 64, 69
 arenaria 268
 nummuloides 268
 varians 15, 22, 66, 130, 268
Membranoptera 22, 89
 alata 286
 platyphylla 60, 97
Menoidium cultellus 250
Merodinium sp. 267
Mesotaenium caldariorum 192, 234
Micrasterias 35, 77, 192
 americana 112, 236
 var. boldtii 236
 westii 236
 amoena 236
 angulosa 85, 236
 brachyptera 193, 236
 conferta 193, 236
 crux—melitensis 14, 193, 236
 f. minor 236
 denticulata 193, 236
 var. angulosa 236
 notata 236
 fimbriata 193, 237
 var. spinosa 237
 furcata 193, 237
 var. gracillima 237
 laticeps 237
 muricata 193, 237
 papillifera 192, 193, 237

pinnatifida 193, 237
 radiata 14, 85
 radiosa 193, 237
 rotata 85, 193, 237
 swainei 193, 238
 tetraptera 238
 var. taylori 238
 thomasiana 85, 193, 238
 var. notata 238
 torreyi 193, 194, 238
 truncata 19, 193, 238
Microdictyon 159
 tenuis 247
Microspora 44, 51, 189
 aequabilis 228
 amoena 228
 loefgrenii 228
 stagnorum 183, 228
 tumidula 228
Microspora sp. 111, 228
Microthamnion 18, 22, 71
 kuetzingianum 13, 233
 strictiosimum 233
Mischococcales 137
Monas vulgaris 270
Monostroma
 angicavum 231
 fuscum 231
 grevillei 231
 var. vahlii 231
 groenlandicum 232
 latissimum 13, 232
 obscurum *var. splendens* 232
 undulatum 232
 zostericola 232
Mougeotia 33, 193, 194
 nummuloides 194, 239
 viridis 194, 239
Mougeotia sp. 44, 104, 112, 239
Myriodesma
 integrifolium 277
 tuberosum 170, 277
Myriogloea
 chilensis 271
 sciurus 169, 271
Myrionema feldmannii 271
Myriotrichia claraeformis 270
Myxodinium pipiens 266

Nautococcus
 mammilatus 104
 pyriformis 183, 225
Navicula
 halophila 269
 peregrina 211, 269
 radiosa 183, 210, 211, 269
 sculpta 269
Nemaliales 143, 147, 171, 218, 219
Nemalion

helminthoides 281
 multifidum 36, 172, 281
Neomeris annulata 185, 195, 244
Nephrochlamys subsolitaria 227
Nereocystis 167
 luetkeana 275
Netrium
 digitus 174, 192, 234
 var. lamellosum 234
Nitella 198—201, 203, 204, 206
 acuminata 258
 f. acuminata 258
 var. acuminata
 f. acuminata 258
 capitulifera 258
 mauritanica 258
 var. belangari 258
 capitulifera 258
 subglomerata 258
 annandalei 259
 axillaris 259
 batrachosperma 259
 bengalensis 259
 burmanica 259
 capillaris 259
 clavata *var. delatata* 259
 confervacea 259
 coreana 259
 dictyosperma 259
 dualis 259
 var. pulchella *f. superba* 259
 elegans 259
 erecta 259
 flagelifera 259
 flagelliformis 203, 259
 flexilis 205, 259
 f. longifolia 260
 var. flexilis 260
 furcata 199, 260
 f. furcata 204, 260
 mucronata 260
 polycarpa 203, 260
 roxburghii 203, 260
 var. nicobarica 260
 sieberi 260
 f. microcarpa 203, 260
 ssp. flagelifera 260
 f. graciliformis 260
 patula 203, 204, 260
 ssp. flagelliformis *f. patula* 260
 ssp. furcata
 var. sieberi
 f. glaziovii 260
 sieberi 260
 ssp. megacarpa *f. megacarpa* 204
 ssp. mucronata 261
 f. dictyosperma 260
 mucronata 203, 261
 oligospira 261
 var. mucronata
 f. fascicularis 261

mucronata 261
 oligospira 203
 wrightii 261
 var. ovigalis 261
glaziovii 261
globulifera 261
gracilis 261
 ssp. gracilis *var. confervaceae* *f. donfermis* 261
hotchkissii 261
hyalina 12, 120, 177, 199, 261
 f. hyalina 262
 var. hyalina *f. hyalina* 262
inokasiraensis 262
leptodactyla 262
megacarpa 203, 262
 f. megacarpa 204, 262
microcarpa 262
 var. papuana 262
 ssp. megacarpa 262
mirabilis 204, 262
morongii 262
 var. speciformis 262
mucronata 121, 262
oligospira 262
opaca 205, 262
patula 263
polycarpa 263
 f. gujaratensis 263
pseudoflabellata 263
 var. elegans 263
 ssp. pseudoflabellata 263
 var. mucosa *f. stabilis* 263
pulchella 263
rigida 200, 263
saitoiana 263
shinii 263
stelligera 200
stuartii 263
superba 263
syncarpa 263
tenuissima 263
 f. bengalensis 263
 f. tenuissima 263
 f. transilis 263
transilis 263
translucens 2634
 var. axillaris 264
 ssp. translucens *var. leptoclada* *f. leptoclada* 264
tuberculata 264
tumulosa 264
 wattii 14, 264
Nitellaceae 198, 199
Nitellopsis 198, 201
 bulbilifera 264
 obtusa 175, 183, 264
 stelligera 264
Nitophyllum
 laceratum 286
 punctatum 173, 286

360

Peyssonneliaceae 219

Polytoma
papillatum 108
pascheri 224

Porphyra sp. 280

stipitata 190, 230
Prasiola sp. 230
 Prasiolales 189, 190
Pringsheimiella scutata 233
 Prochlorophyta 8, 9
Prorocentrum 22, 59
 balticum 266
 micans 22, 207—209, 266
 minimum 266
 pusillum 266
 triestinum 208, 266
Protochara australis 264
Protosiphon 52
 botryoides 44, 227
 Prymnesiales 132, 135
 Prymnesidae 132
 Prymnesiophyceae 132
 Prymnesiophyta 132, 134
Pseudocarteria mucosa 79
Pseudodendroclonium 101
Pseudogloiophloa
 capensis 281
 confusa 282
Pseudopringsheimia confluens 233
Pteromonas tenuis 13
Pterothamnion crispum 286
Pterygophora 167
 californica 142, 215, 217, 275
Ptilota 74
 densa 36
 pectinata 286
 f. litoralis 173, 286
Ptychodiscus brevis 266
Punctaria plantaginea 270
Pyramimonas 146
 amyliifera 54, 108
 parkeae 19, 54, 104, 108
Pyrobotrys 71

Rhinomonas panka 126
Rhizoclonium 45, 195
 casparyi 196, 248
 hieroglyphicum 14, 248
 hookeri 248
 implexum 196, 248
 profundum 196, 248
 riparium 195, 248
 var. validum 195, 248
 sulfuratum 248
 tortuosum 248
 validum 248
Rhizoclonium sp. 248
Rhodella
 maculata 75
 reticulata 75
Rhodochaete parvula 278
Rhodochytrium sp. 227
Rhodomela
 confervoides 22, 286
 palmata 173

subfusca 173, 286
 virgata 173, 286
 Rhodomelaceae 220
Rhodophyllis bifida 283
Rhodophysema elegans 282
 Rhodophyta 8, 9, 14, 142, 143, 147, 170, 178, 179, 217, 218
Rhodothamniella floridula 282
Rhodymenia
 palmata 220, 221, 284
 f. mollis 284
 Rhodymeniales 172, 219
Rhoicosphenia curvata 269
Rhopalocystis oleifera 189, 227
Rhopalodia gibba 269

Saccorhiza 167
 polyschides 183, 212, 216, 275
Sargassum 215
 confusum 170, 215, 277
 enerve 170, 277
 horneri 142, 215, 216, 277
 micracanthum 170, 277
 patens 277
 piluliferum 277
 ringgoldianum 170, 277
 thunbergii 142, 183, 278
 tortile 170, 278
Sauvageangloia griffithsiana 271
Scagelia sp. 286
Scenedesmus 51, 189
 bijugatus var. *graevenitzii* 227
 brasiliensis 227
 dimorphus 227
 incrassatulus 227
 quadricauda 227
 var. quadrispina 227
 obliquus 227
 platydiscus 227
 Schizogoniales 189
Schizogonium 189
Schizomeris 51, 110
 leibleinii 44, 91, 176, 186, 230
Schroederia setigera 227
Scinaia
 furcellata 171, 282
 turgida 282
Scrippsiella
 sweeneyae 266
 tinctoria 266
 trochoidea 267
Scytomonas 159
Scytosiphon lomentaria 14, 139, 216, 272
 Scytosiphonales 168, 213, 216
Selenastrum minutum 227
 Silicoflagellaceae 132
 Siphonales 12, 42, 45, 113, 156, 194, 196
 Siphonocladaceae 195
 Siphonocladales 42, 45, 113, 158, 194

Siphonocladus
 pusillus 183, 248
 tropicus 248
 Siphonophyceae 112, 147, 155, 194
Sirogonium 33, 45, 46, 155, 194
 inflatum 239
 melanosporum 239
 phaeosporum 239
 pseudofloridanum 192, 239
 reticulatum 239
 sticticum 239
 tenuius 239
Smithora 63
 naiadum 76
Solenodinium fallax 267
Sorastrum sp. 104
Sorella repens 286
Spatoglossum 168
 pacificum 170
Spermatocnus paradoxus 271
Spermothamnion
 roseolum 286
 snyderae 287
 turneri 221, 287
Sphacelaria
 bipinnata 142, 169, 216, 272
 fusca 272
 tribuloides 22, 141, 212
 Sphacelariales 169, 213
Sphaerodinium cinctum 267
Sphaeroplea 189
 annulina 11, 44, 54, 104, 110, 183, 230
 var. crassisepta 230
Sphaerotrichia divaricata 272
Sphaerozoma vertebratum 238
Spirogyra 34, 45, 91, 112, 155, 179, 180, 193, 194
 anomala 239
 azygospora 239
 bellis 85, 239
 britannica 239
 calospora 240
 columbiana 193, 240
 communis 240
 condensata 240
 crassa 13, 14, 155, 156, 183, 184, 193, 240
 crassoidea 240
 cylindrica 174, 240
 dubia 240
 ellipsospora 240
 fluviatilis 240
 fragilis 240
 fuellibornei 240
 ghosei 240
 grossii 180, 240
 hyalina 14, 240
 jugalis 240
 lambertiana 240
 longata 240

majuscula 89, 193, 240
 maxima 240
 minuticrassoidea 240
 mirabilis 240
 neglecta 14, 240
 nitida 240
 oblata 240
 paradoxa 180, 240
 paraguayensis 240
 peipingensis 241
 polytaeniata 241
 porticalis 241
 pratensis 193, 241
 punctulata 193, 241
 setiformis 28, 241
 singularis 241
 subaequa 241
 sub-echinata 241
 sub-margaritata 194, 241
 teodorescii 174, 180, 194, 241
 ternata 241
 triformis 193, 241
 variformis 241
 weberi 174, 241
Spirogyra sp. 17, 241
Spondylomorom quaternarium 225
Spondylosium
 ellipticum 194, 238
 papillosum 192, 238
 pulchellum 238
Spongomorpha lanosa 230
Sporocnales 168, 213
Sporocnus 213
 pedunculatus 168, 272
Staurostrum
 gracile 238
 orbiculare 238
 tohopekaligense 238
Stauroneis caustandii 15
Stenogramme 219
 interrupta 173, 219, 283
Stephanopyxis turris 267
Sterrocolax decipiens 283
Stichococcus chloranthus 104
Stichogloea olivacea 211, 270
Stictyosiphon 142, 168
 adriaticus 213, 270
 subsimplex 213, 271
 tortilis 169, 213, 271
Stigeoclonium 187, 191
 aestivale 233
 amoenum 183, 233
 var. amoenum 233
 elongatum 183, 233
 farctum 191, 233
 fasciculare 233
 flagelliferum 191, 233
 helveticum 13, 25, 54, 233
 var. majus 233
 minus 233
 nanum 233

pascheri 233
stagnatile 183, 233
subsecundum 233
subspinosum 13, 45, 233
tenue 233
variabile 191, 234
ventricosum 234
Stigeoclonium sp. 234
Striaria attenuata 168, 213, 271
Struvea anastomosans 248
Stypocaulon scoparium 119, 213, 216, 217, 272
Surirella 64, 67
 calcarata 64
 ovalis 64—67, 90, 95, 130
 saxonica 210, 269
Syncoryne reinkei 234
Syndinium 59
 borgertii 207, 267
 oikopleurae 267
 turbo 267
Syndinium sp. 267
Synedra 72
 pulchella 268
 ulva 211, 268
Syringoderma phinneyi 273

Terepsinoe musica 268
Tetracystis 74
 aeria 109
Tetraëdron 51
 bitridens 32, 104
 minimum 227
Tetraselmis 22
 cordiformis 46
Tetraspora 52, 54, 109
 lubrica 44, 53, 189, 225
Tetrasporales 109
Tetrasporidium javanicum 225
Tilopteridales 165, 167, 213, 214, 217
Tinocladia crassa 275
Tolypella 198, 199, 201, 204
 boldii 201, 264
 canadensis 201, 264
 comosa 201, 264
 glomerata 174, 199, 201, 264
 hispanica 183, 205, 264
 var. *porteri* 264
 intertexta 264
 intricata 201, 264
 f. *intricata* 264
 var. *intricata* f. *prolifera* 264
 jawalai 14, 265
 nidifica 199, 265
 f. *prolifera* 205
 var. *nidifica* f. *stenhammariana* 265
 var. *occidentalis* 265
 ssp. *occidentalis* 265
 prolifera 201, 265
 salina 265

Tolypella sp. 265
Tolypellopsis stelligera 265
Trachelomonas 198
 bullae 250
 curta 250
 dybowskii 15, 250
 grandis 250
 hispida 250
 lagenella 250
 oblonga 250
 punctata 15, 250
 reticulata 250
 rotunda 250
 scabra 250
 volvocina 250
Trebouxia humicola 227
Trentepohlia 190, 191
 aurea 234
 dusenii 234
 lagenifera var. *africana* 234
 umbrina 234
Trentepohlia sp. 183, 234
Tribonema 101, 138
Triceratium dubium 267
Trichosarcina 101
 polymorpha 104
Trichosolen mucronata 183, 243
Triploceras gracile 238
Turnerella pennyi 283

Ulotrichales 110, 189—191
Ulotrichophyceae 110, 147, 153, 189, 191
Ulothrix 51, 111, 189
 fimbriata 25, 104, 111
 flacca 230
 oscillarina 230
 palusalsa 111
 rorida 230
 subtilissima 183, 189, 230
 tenuissima 89, 111
 variabilis 230
 zonata 13, 89, 111, 183, 191, 230
Ulothrix sp. 230
Ulva 53
 curvata 232
 fasciata 191, 232
 lactuca 13, 70, 91, 177, 232
 var. *crispa* 232
 linza 232
 mutabilis 100, 104, 232
 pertusa 232
 rigida 232
 thuretii 232
Ulvaes 110, 190
Ulvaria obscura var. *blyttii* 232
Undaria 167
 peterseniana 275
 pinnatifida 142, 215, 275
 undarioides 276
Uronema 177, 189, 190

barlowii 230
confervicolum 183, 230
gigas 177, 183, 230
terrestre 177, 183, 191, 230
Uronema sp. 231
Urospora
 mirabilis 11, 231
 vancouveriana 231
 wormskioldii 231

Vacuolaria 128, 210
 virescens 14, 53, 267
Valonia 159, 184
 aegagarophylla 248
 fastigiata 248
 utricularis 25, 248
 ventricosa 45, 73, 94
Valoniaceae 195
Valoniopsis pachynema 196, 248
Vaucheria 70, 100, 137, 212
 geminata 270
 longicaulis 15
 racemosa 15
 sessilis 270
 terrestris 270
Volvocophyceae 107, 147, 153, 187
Volvox 46, 187, 188
 africanus 225
 aureus 108, 225
 barberi 183, 187, 225
 carteri 45, 108
 var. *hazenii* 225
 gigas 225
 globator 225
 merilii 183, 225
 powersii 188, 225
 prolificus 225
 rousseletii 225
 spermatozophora 183, 225

tertius 183, 225
weismannia 225
Volvox sp. 225
Volvolina steinii 183, 225

Warangelia penicillata 287
Woloszynskia
 hiemale 267
 miera 42, 59
 stoschii 207, 267

Xanthophyta 8, 9, 15, 137, 138, 147, 165, 212,

Zanardinia 51
 collaris 168, 169, 212, 219, 272
Zonaria 22, 51, 139
 farlowii 139, 169, 273
Zygnema 78, 87, 181, 184, 186, 193
 circumcarinatum 242
 cruciatum 14, 115, 242
 cylindricum 242
 cylindrospermum 181, 242
 fanicum 242
 insigne 14, 242
 normanii 242
 peliosporum 242
 stellinum 242
 f. *vaucheri* 242
 sub-cylindrospermum 242
 sub-tenue 242
 verrucopunctatum 242
Zygnema sp. 16, 243
Zygnemopsis
 godwardense 243
 quadrata 243

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5	д. Телофаза	102
Введение	7	5. Классификация, типы митозов и закономерности их распространения в различных отделах водорослей	103
Общая характеристика водорослей	7	6. Зеленые водоросли (отдел Chlorophyta)	106
Классификация и филогенетические связи	8	а. Класс Volvocophyceae	107
Краткий очерк истории кариологических исследований	8	б. Класс Chlorococcophyceae	109
Глава I. Особенности ядерного аппарата водорослей	11	в. Класс Ulotrichophyceae	110
1. Морфология ядра	11	г. Класс Conjugatophyceae	111
2. Структурная организация ядра	18	д. Класс Siphonophyceae	112
а. Ядерная оболочка	18	7. Эвгленовые водоросли (отдел Euglenophyta)	114
б. Нуклеоплазма	29	8. Харовые водоросли (отдел Charophyta)	119
в. Ядрышко	33	9. Динофитовые водоросли (отдел Dinophyta)	122
г. Хроматин	44	10. Криптофитовые водоросли (отдел Cryptophyta)	126
3. Типы неделящихся ядер	49	11. Хлоромонады (отдел Chloromonadophyta)	128
Глава II. Цитоплазматические структуры клетки, связанные с ядром	51	12. Диатомовые водоросли (отдел Bacillariophyta)	129
1. Центриоль	51	13. Золотистые водоросли (отдел Chrysophyta)	132
2. Полярные образования	58	14. Желтозеленые водоросли (отдел Xanthophyta)	137
а. Полярные образования динофлагеллат	59	15. Бурые водоросли (отдел Phaeophyta)	138
б. Полярные образования красных водорослей	59	16. Красные водоросли (отдел Rhodophyta)	142
в. Полярные образования диатомовых водорослей	64	Глава IV. Мейоз, или редукционное деление	149
3. Жгутиковый аппарат	70	1. Стадии мейоза	150
Ризопласт, его организация и локализация	70	2. Своеобразие мейоза в различных таксонах водорослей	153
4. Аппарат Гольджи (AG)	73	а. Мейоз Chlorophyta	153
5. Эндоплазматическая сеть	74	б. Мейоз Euglenophyta	159
6. Микротрубочки	76	в. Мейоз Charophyta	161
7. Микротела	77	г. Мейоз Dinophyta	161
8. Митохондрии	78	д. Мейоз Cryptophyta	162
9. Пиреноид	78	е. Мейоз Chloromonadophyta	162
Глава III. Митоз	80	ж. Мейоз Bacillariophyta	162
1. Периодичность митотической активности	80	з. Мейоз Chrysophyta	165
2. Степень синхронности митозов	80	и. Мейоз Xanthophyta	165
3. Продолжительность митотического цикла	81	к. Мейоз Phaeophyta	165
4. Стадии митоза	82	л. Мейоз Rhodophyta	170
а. Интерфаза	82	Глава V. Кариотипы водорослей	174
б. Профаза	85	1. Характеристика кариотипа	174
в. Метафаза	87	а. Число хромосом	174
г. Анафаза	99	б. Размеры хромосом	180
		в. Форма хромосом	181
		г. Расположение хромосом	184
		2. Специфика кариотипов у разных таксонов водорослей	185
		а. Кариотипы Chlorophyta	185
		Вольвоксовые водоросли (Volvocophyceae)	187
		Хлорококковые водоросли (Chlorococcophyceae)	188
		Улотриковые водоросли (Ulotrichophyceae)	189
		Конъюгаты (Conjugatophyceae)	192
		Сифоновые водоросли (Siphonophyceae)	194
		б. Кариотипы Euglenophyta	197
		в. Кариотипы Charophyta	198
		г. Кариотипы Dinophyta	206
		д. Кариотипы Cryptophyta	209
		е. Кариотипы Chloromonadophyta	210

ж. Кариотипы Bacillariophyta	210
з. Кариотипы Chrysophyta	211
и. Кариотипы Xanthophyta	212
к. Кариотипы Phaeophyta	217
л. Кариотипы Rhodophyta	217
Приложение. Список хромосомных чисел	223
Литература	288
Указатель латинских названий водорослей	349

Научное издание

Татьяна Владимировна Седова
КАРИОЛОГИЯ ВОДОРосЛЕЙ

Утверждено к печати
 Ботаническим институтом им. В.Л.Комарова
 Российской академии наук

Редактор издательства Г.Т.Никифорова
 Технический редактор Г.А.Смирнова
 Корректор Е.Я.Лапинь

ЛР № 020297 от 27.11.91
 Подписано к печати 14.05.96. Формат 60х90 1/6
 Усл. печ. л. 23 Уч.-изд. л. 26.8 Тираж 500

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
 199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1.