



Н.П. МАСЮК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
Вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна

CHLORODENDROPHYCEAE CLASS. NOV.
(CHLOROPHYTA, VIRIDIPLANTAE)
У ФЛОРИ УКРАЇНИ.
I. ОБСЯГ, ФІЛОГЕНЕТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ,
СИСТЕМАТИЧНЕ ПОЛОЖЕННЯ

Ключові слова: Chlorodendrophyceae class nov., системати́ка, філогенія

У процесі підготовки частини випуску «Флори», присвяченої зеленим джгутиковим водоростям, слід визначитися з проблемами таксономічного статусу та систематичного положення як групи в цілому, гетерогенність якої сьогодні є безсумнівною, так і окремих її складових, котрі протягом тривалої динамічної історії їх вивчення зазнавали неодноразових ревізій, таксономічних перетворень, змін обсягу тощо. Однією з таких критичних груп лишається порядок *Chlorodendrales* F.E. Fritsch, що охоплює близько півсотні видів, 16 з яких виявлено в Україні.

Переважає більшість представників *Chlorodendrales* є вільноплаваючими одноклітинними фітомонадами. Водночас відомі прикріплені до субстрату нерухомі організми, які формують деревоподібні колонії, а також ендосимбіонти у тілі тварин. Здебільшого вони мешкають у морях (іноді на значних глибинах), а також у солоних та прісних континентальних водоймах, нерідко спричиняючи «цвітіння» води. Отже, *Chlorodendrales*

впливають на динаміку фітопланктону в цих місцезнаходженнях, відіграючи певну роль в економіці природи [7, 59, 83].

Значного поступу у визначенні обсягу і систематичного статусу таксонів, що входять до складу *Chlorodendrales*, досягнуто завдяки впровадженню електронномікроскопічних [18, 36—40, 50, 54, 55, 57, 61—65, 69, 72, 73, 99, 105], хімічних [33, 47, 53, 106, 107] та молекулярних [28, 30, 43, 57, 103, 113] методів. Проте результати цих досліджень не завжди успішно співвідносили з даними світлової мікроскопії. Розбіжність між матеріалами, одержаними на різних методичних рівнях для тих самих об'єктів, яка щодо різних груп водоростей долається з більшим чи меншим успіхом, перешкоджає флористичним та гідробіологічним дослідженням. Тому видовий склад *Chlorodendrales* як у флорі України, як і всього світу, залишається слабо вивченим, що стоїть на заваді підготовки відповідних флористичних зведень та екологічних узагальнень.

Метою нашої роботи є уточнення обсягу, таксономічного статусу, систематичного положення і родинних зв'язків *Chlorodendrales* з іншими зеленими водоростями, а також підбиття підсумків їх вивчення та поповнення даних про їхній видовий склад, морфологічні особливості, екологію та поширення в Україні. У першій частині нашої роботи пропонується обґрунтування доцільності виділення хлородендральних в окремий клас *Chlorodendrophyceae* class. nov. у системі *Chlorophyta*, *Viridiplantae* з залученням сучасних даних хімії, електронної мікроскопії та молекулярної кладистики.

Таксономічні перетворення у межах родини *Chlorodendraceae*, порядку *Chlorodendrales*, їх обсяг і систематичне положення, питання номенклатури

Родина *Chlorodendraceae* Oltm. встановлена Ф. Ольтмансом [87] для інкорпорації у систему зелених водоростей описаного Г. Сенном роду *Chlorodendron* [100]. Спочатку ця родина охоплювала прикріплені колоніальні зелені водорості з деревоподібною формою колоній, що мали різноманітну будову протопластів (*Malleochloris sessilis* Pascher, *Stilosphaeridium stipitatum* Geitler, *Hormotila mucigena* Vorzi та ін.) і згодом виявилися неспорідненими між собою представниками філогенетично віддалених таксонів. Назва ж роду *Chlorodendron* Senn, що стала основою назви родини *Chlorodendraceae* Oltm., виявилася пізнішим синонімом описаного раніше роду *Prasinocladus* Kuckuck [45]. Оскільки обидві назви (*Prasinocladus* Kuckuck і *Chlorodendron* Senn) є таксономічними синонімами, що базуються на одному і тому ж типові, назва родини *Chlorodendraceae*, згідно з Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури [9], є легітимною [101], а пізніше запропоновані назви *Tetraselmidaceae* T. Christensen [19] і *Platymonadaceae* T. Christensen [20] переведені в синоніми.

Ще на початку минулого століття родина *Chlorodendraceae* була виділена в окремий порядок *Chlorodendrales* F.E. Fritsch [31] у межах класу *Chlorophyceae*, проте пізніше той самий автор відніс її до підпорядку *Chlorodendrineae*, порядку *Volvocales* [32].

Вже у першій половині ХХ ст. було помічено, що спосіб утворення клітинних покривів у колоніальних видів *Prasinocladus* дуже подібний до того, який спостерігається в одноклітинних джгутикових водоростей з роду *Tetraselmis* F. Stein [46, 94], описаного у 1878 р. [102]. Згодом було встановлено рід *Platymonas* G.S. West [109] — на думку Р.В. Батчера [15], морфологічно дуже подібний до *Tetraselmis*. На підставі такої подібності Батчер перевів назву *Platymonas* G.S. West у синоніми, запропонувавши низку нових номенклатурних комбінацій [15]. Інші автори [88] вважали рід *Platymonas* близьким, але не тотожним роду *Tetraselmis*. Електронномікроскопічні дослідження *T. cordiformis* F. Stein — типового виду роду *Tetraselmis* [64] — поставили остаточну крапку в питанні про тотожність родів *Tetraselmis* і *Platymonas*, підтвердивши думку Батчера.

Описаний у 1946 р. рід *Aulacochlamys* Margalef [56] також виявився тотожним *Tetraselmis*, оскільки основна діагностична ознака першого (інвертоване положення дочірніх клітин у спорангії) притаманна також більшості видів другого [83].

На основі літературних даних і результатів власних досліджень Р.Е. Норрис зі співавторами [83] дійшли висновку, що *Prasinocladus* Kuckuck є тотожним *Tetraselmis* F. Stein і тому перша назва має бути переведена в синоніми. Підставою для такого рішення автори вважали наявність у життєвому циклі обох родів подібних монадних і нерухомих стадій. Щоправда у циклі розвитку *Tetraselmis* переважає рухлива джгутикова стадія, а *Prasinocladus* — деревоподібна, прикріплена. Як відомо, різні часові співвідношення стадій розвитку в життєвих циклах водоростей вважають важливою систематичною ознакою, яка розглядається на рівні вищих таксонів. Окрім того, у видів обох родів виявлено подібні варіанти тонкої структури піреноїдів [38—40, 83]. Проте тонка структура піреноїдів у зелених водоростей є дуже варіабельною ознакою, яка виявляє чітко виражені тенденції до паралельної мінливості [1, 6, 10, 22, 25, 34, 80, 84, 85]. Картини внутрішньопіреноїдних тилакоїдних, ламелярних, цитоплазматичних і ядерних інтрузій дуже різноманітні і звичайно зазнають паралельної мінливості у межах близькоспоріднених таксонів [1, 34, 41, 84, 85]. Тому їх розглядають як таксономічні ознаки видового рівня. Виявити зв'язок особливостей тонкої структури піреноїдів з таксонами вищих рангів досі не вдавалося, оскільки класи, порядки, родини і навіть роди зелених водоростей можуть мати по кілька типів піреноїдів (див. огляд [6]).

О.А. Коршиков [2—4] першим звернув увагу на гетерогенність групи зелених джгутикових водоростей, які на початку минулого століття у системі зелених водоростей були представлені одним порядком *Volvocales* у класі *Chlorophyceae* [91]. За зовнішньоморфологічними ознаками О.А. Коршиков розподілив зелені джгутикові водорості між двома підкласами класу *Volvocineae* — *Protochlorineae* і *Eu-Volvocineae* [4]. Диференціацію зелених джгутиконосців на вищих таксономічних рівнях, розпочату О.А. Коршиковим,

продовжили інші автори [17, 19, 35, 58, 60, 69, 74, 77, 107]. Висновки, засновані на морфологічних даних, отриманих на рівні світлового мікроскопа [2—4, 17], були підтверджені електронномікроскопічними [24, 26, 49—52, 54, 55, 66—68, 75—79, 81, 86, 92, 93, 99, 104, 105] та хімічними [8, 11, 23, 27, 29, 33, 47, 53, 96, 97, 106, 110, 111, 113] дослідженнями, а також матеріалами молекулярних кладистів [21, 28, 30, 44, 57, 74, 82, 103, 108, 112, 113].

На сьогодні зелені джгутикові водорості (*Phycomonadina*) визнані гетерогенною групою, що розподіляється, принаймні, між чотирма класами зелених водоростей: *Pedinophyceae*, *Prasinophyceae*, *Chlorophyceae* та *Mesostigmatochyceae*, які належать до двох відділів (*Chlorophyta* і *Streptophyta sensu auct.*) царства (або підцарства *sensu auct.*) зелених рослин *Viridiplantae* (див. огляд [5]).

Електронномікроскопічні дослідження родів *Tetraselmis* і *Prasinocladus*, виявлення у них специфічного клітинного покриву — теки, що складається з лусочкоподібних субмікроскопічних часточок, утворюваних у пухирцях Гольджі [23, 53, 55, 70, 71, 90], специфічного лусочкового вкриття на джгутиках [11, 12, 55, 64, 65, 70, 90], двох потужних ризопластів у корінцевій системі джгутикового апарату [64, 67, 98, 99], джгутикової ямки, тупих, а не батіжкоподібних джгутиків [18, 63, 89, 90, 107], створили підстави для вилучення *Chlorodendrales* із класу *Chlorophyceae* та включення їх до класу *Prasinophyceae*.

У системах 60-х рр. минулого століття [88] родина *Chlorodendraceae* обіймала єдиний рід *Prasinocladus* Kuckuck. *Platymonas* G.S. West та *Tetraselmis* F. Stein як два окремі роди об'єднувались у родині *Platymonadaceae*. Обидві родини (*Chlorodendraceae* і *Platymonadaceae*) разом з *Nephroselmidaceae* та *Polyblepharidaceae* відносили до порядку *Pyramimonadales* у межах класу *Prasinophyceae*.

Електронномікроскопічні та біохімічні дослідження роду *Scherffelia* Pascher [11, 12, 51, 61, 62, 70, 72], котрий раніше відносили до *Chlamydomonadaceae*, *Volvocales*, *Chlorophyceae* [4, 14, 91], зумовили зміну його систематичного положення і включення до лусочконосних зелених водоростей [69, 79, 95, 107]. Зокрема, у системі [79] рід *Scherffelia* знайшов своє місце в родині *Chlorodendraceae* (разом з *Tetraselmis*, *Prasinocladus*, *Nephroselmis* і *Pseudoscourfieldia*) у межах порядку *Chlorodendrales*, куди увійшли також родини *Halosphaeraceae* і *Mesostigmataceae*, віднесені до класу *Prasinophyceae*.

У системі [69], прийнятій за основу в оглядовій праці [107], порядок *Chlorodendrales* обіймає єдину родину *Chlorodendraceae* з двома родами *Scherffelia* Pascher і *Tetraselmis* F. Stein *sensu* R.E. Norris et al. [83] у межах *Prasinophyceae*.

Проте ультраструктурні особливості процесів мітозу та цитокінезу, зокрема наявність метацентричного веретена, що колапсує у телофазі, фікопласта [60, 104, 105], теки, чотирьох спарених джгутиків, котрі працюють сти-

лем «брас» [107], особливості їх тонкої структури на верхівці та в перехідній зоні [67], хрестоподібної корінцевої системи [67, 107], а також дані молекулярної кладистики [28, 30, 42, 44, 48, 58, 74, 82, 112, 113] свідчать про відособлене положення *Chlorodendrales* у системі *Prasinophyceae*. На основі орієнтації базальних тіл («*counterclockwise orientation*» — «*проти годинникової стрілки*») ¹ та особливостей мітозу і цитокінезу К. Меттокс і К. Стюарт [60] віднесли *Tetraselmis* до створеного ними нового класу *Pleurastrorphyceae*, статус якого в запропонованому цими авторами розумінні й обсязі [60] не був підтверджений молекулярними кладистами [28, 30, 42, 44, 48, 58, 82, 112 та ін.]. Від представників цього класу *Chlorodendrales* відрізняються за довжиною базальних тіл та їхнього орієнтацією [67], наявністю теки і лусочкового вкриття (що має специфічну хімічну природу [11, 12]) на чотирьох тупих спарених джгутиках, джгутикової ямки, які відсутні в монадних репродуктивних клітинах усіх інших *Pleurastrorphyceae*. За цими ж ознаками *Chlorodendrales* чітко відокремлені також від класів *Ulvophyceae* s. l., *Trebouxiophyceae* і *Chlorophyceae* s. str., які, за даними деяких молекулярних біологів [28, 48, 82], є сестринськими щодо *Chlorodendrales*. Від *Prasinophyceae*, крім згаданих вище ультраструктурних особливостей клітинних покривів, мітотичного і джгутикового апаратів, процесів мітозу і цитокінезу [60, 67, 104, 105, 107], що корелюють з даними молекулярних кладистів [13, 30, 42, 44, 58, 74], *Chlorodendrales* відрізняються відсутністю специфічних пігментів — маркерів прازیнофіцієвих (празиноксантину, сифонеїну/сифоноксантину, Mg 2,4D [27, 29, 96, 97]). Згідно з останніми відомостями [42, 44, 48, 58, 112], *Chlorodendrales* з високим ступенем вірогідності утворюють окрему кладу на молекулярних дендрограмах зелених водоростей, що у межах *Chlorophyta* займає проміжне положення між *Prasinophyceae* — з одного боку і *Ulvophyceae*, *Trebouxiophyceae* та *Chlorophyceae* (UTC) — з іншого. Хоча на деяких молекулярних дендрограмах [28, 82] *Chlorodendrales* виступають як сестринська група стосовно UTC, проте високий ступінь відокремленості від інших класів *Chlorophyta* за сукупністю всіх критеріїв не викликає сумнівів у їх самостійному статусі на рівні класу.

Т. Кавальє-Сміт [16] запропонував виділити *Chlorodendrales* в окремий «інфравідділ» (infraphylum) *Tetraphytae* поруч з *Prasinophytae* у межах підвідділу *Chlorophytina*. Основні діагностичні ознаки цього таксона: хрестоподібна мікротрубочкова корінцева система без багаточарових структур (MLS), колапсуюче телофазне веретено і цитокінез з участю фікопласта. Але поскільки автор [16] об'єднав у ньому такі віддалені між собою роди, як *Ulva*, *Chlamydomonas*, *Chlorella* і *Tetraselmis*, цей таксон виявився поліфілетичним і

¹ М. Мелконіан [67], проте, зауважує, що таке визначення орієнтації базальних тіл для даного роду неправомірне: «*Tetraselmis*... cannot be described as showing an 11/5 o'clock orientation of its basal bodies» [67, с. 114].

не був підтриманий систематиками. Таким чином, на рівні сьогоденних знань порядок *Chlorodendrales*, що займає проміжне положення між *Prasinophyceae* і *Ulvophyceae*, заслуговує на виділення його в окремий клас *Chlorodendrophyceae* у межах відділу *Chlorophyta*, царства *Viridiplantae*. Пропонується латинський діагноз² і опис нового таксона.

***Chlorodendrophyceae* Massjuk class. nov.**

(Nom. typificatum. Genus typificum *Chlorodendron* Senn 1900 [100])

Algae unicellulares vel coloniales, monadaceae vel hemimonadaceae, libere natantes, affixae vel endosymbiontes intra somata animalum sunt. Cellula theca vestita, cum fovea flagellari apicali. Quattuor flagella aequilonga, squamis submicroscopicis et pilis obiecta, cum extremitatibus distalibus obtusis. Corpuscula basalia longa, fere parallelia. Systema microtubulare radicale cruciforme cum duobus rhizoplastis robustis connexa. Fusus metacentricus in thelophasi collapsus est. Cytocinesis phycoplasti fit.

Chlorodendrophyceae a classibus aliis *Chlorophytorum* complexu characterum et quidem praesentia thecae differunt.

Водорості одноклітинні і колоніальні, монадні і гемімонадні, вільно-плаваючі і прикріплені або ендосимбіонти в тілі тварин, поширені в морях та континентальних водоймах. Клітини вкриті текою, з апікальною джгутиковою ямкою. Чотири спарені джгутики однакової довжини з тупими дистальними кінцями, вкриті органічними субмікроскопічними лусочками і трубчастими волосками, що містять галактуронову кислоту, специфічні 2-кетощукрові кислоти; характер руху джгутиків ціліарний (за стилем «брас»). Базальні тіла довгі, майже паралельні. Мікротрубочкова корінцева система хрестоподібного типу поєднується з двома потужними ризопластами. Веретено метацентричне, у телофазі колапсує. Цитокінез з участю фікопласта.

Від інших класів *Chlorophyta* відрізняється за комплексом ознак, зокрема за наявністю теки.

Клас обіймає один порядок *Chlorodendrales*, одну родину *Chlorodendraceae* і три роди: *Prasinocladus*, *Tetraselmis*, *Scherffelia*.

Зважаючи на відсутність посібників і визначників для вивчення класу *Chlorodendrophyceae* нижче наводимо описи знайдених в Україні таксонів, що входять до його складу, а також ключі для їх визначення.

***Chlorodendrales* Fritsch 1917 [31] (incl. *Tetraselmiales* H. Ettl 1983 [25])**

Одноклітинні, монадні, вільноплаваючі або ендосимбіотичні, а також колоніальні, гемімонадні прикріплені організми, клітини яких вкриті текою, що складається з субмікроскопічних лусочкоподібних часточок, які утворюються

² Латинський діагноз складений на основі нашого опису Г.Г.Ліліцькою, за що висловлюємо їй щиру подяку.

в апараті Гольджі та виділяються на поверхню плазмалеми при основі джгутиків, зкоагульованих у суцільний покрив. Клітини звичайно сплюснені, іноді дорзовентрально зігнуті, нерідко штопороподібно скручені, білатеральносиметричні або асиметричні з апікальною джгутиковою ямкою. Колоніальні форми прикріплюються до субстрату за допомогою простих чи розгалужених стебелець, утворених зі старих порожніх тек. Джгутиків чотири, однакової довжини, з тупими дистальними кінцями, вкритих кількома шарами органічних субмікроскопічних лусочок і трубчастими волосками. Джгутики виходять з одного щілиноподібного отвору на дні джгутикової ямки, розміщуючись попарно на протилежних широких, рідше — вузьких боках клітини і працюючи попарно — синхронно, веслоподібно (ціліарний тип руху). Базальні тіла джгутиків довгі, розташовані майже паралельно. Від базальних тіл хрестоподібно відходять чотири мікротрубочкові корінці, два поперечно поштриховані ризоласти, помітні за великого збільшення світлового мікроскопа у вигляді двох тоненьких ниток, та чотири напівдесмосоми, які прикріплюють локомоторний апарат і протопласт клітини до теки. Хлоропласт один, у принципі чашоподібний, з потовщеною базальною частиною і суцільними або розділеними на лопаті, часто поштрихованими або перфорованими бічними стінками, з одним, рідше кількома піреноїдами або без них. Строма піреноїда оточена суцільною або перерваною з боку ядра крохмальною обгорткою (*неполярний* і *полярний* піреноїди), суцільна або пронизана субмікроскопічними каналцями з інвагінаціями пластиди, цитоплазми або ядра. Стигма здебільшого є, рідше відсутня. Ядро сферичне або з лопатеви-ми виростами, розміщене у передній вирізці хлоропласта між базальними тілами і піреноїдом. У прісноводних видів спереду, біля джгутикової ямки, — дві скоротливі вакуолі. Дві—чотири диктіосоми також розміщені поблизу базальних тіл.

Нестатеве розмноження відбувається в нерухомому стані поділом протопласта всередині материнської теки. Мітоз закритий, веретено метацентричне, у телофазі колапсує, цитокінез з участю фікопласта. У спорангії утворюються дві дочірні клітини (зрідка чотири—вісім), половина яких звичайно повертається на 180° (інвертоване положення). Зрілі дочірні клітини формують джгутики, залишають материнську теку й утворюють власні клітинні покриви. Відомі товстостінні цисти з шаруватими оболонками, котрі функціонують як стадії спокою. Вони проростають двома-чотирма зооспорами. Статевий процес і **пальмелеподібні** стадії не спостерігалися.

Одна родина *Chlorodendraceae*.

***Chlorodendraceae* Oltmanns 1904 [87] (incl. *Platymonadaceae* T. Christensen 1967 [20]; *Tetraselmidaceae* T. Christensen 1962 [19]; *Prasinocladaceae* Fott 1972)**

Ознаки такі самі, як у порядку.

Ключ для визначення родів *Chlorodendraceae*

1. Одноклітинні монадні вільноплаваючі організми 2
— Колоніальні гемімонадні організми, прикріплені до субстрату за допомогою стебельця; монадні стадії утворюються тільки під час розмноження
Prasinocladus
2. Піреноїд є *Tetraselmis*
— Піреноїд відсутній *Scherffelia*

Удосконалені описи виявлених у флорі України родів і видів з класу *Chlorodendrophyceae* з відповідними ілюстраціями буде подано в наших наступних публікаціях.

Висновки

1. Застосування комплексу морфологічних (у т.ч. ультраструктурних), хімічних і молекулярних критеріїв для аналізу філогенетичних зв'язків *Chlorodendrophyceae* засвідчило їх відособлене положення у складі *Chlorophyta*, *Viridiplantae* та правомірність виділення їх в окремий клас *Chlorodendrophyceae* class. nov., що займає проміжне місце між *Prasinophyceae*, з одного боку, та *Ulvophyceae*, *Trebouxiophyceae* і *Chlorophyceae* (UTC) — з іншого. Подані опис і латинський діагноз нового класу. 2. На рівні сучасних знань встановлено обсяг класу *Chlorodendrophyceae*, що обіймає один порядок *Chlorodendrales* Fritsch p.p., одну родину *Chlorodendraceae* Oltmanns p.p. з трьома тісно спорідненими родами *Tetraselmis* F. Stein, *Scherffelia* Pascher та *Prasinocladus* Kuckuck. 3. Вилучення роду *Prasinocladus* зі складу *Prasinophyceae* T. Christensen ex P.S. Silva не вплине на номенклатуру останнього, оскільки його назва є описовою (nom. descript.), а не типіфікованою [101].

1. Болдина О.Н. Ультраструктура некоторых видов *Chlamydomonas* в культуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1990. — 16 с.
2. Коршиков А.А. *Protochlorinae* — новая группа зеленых жгутиковых // Дневник 1-го Всерос. съезда русск. ботаников. — Петроград, 1921. — С. 78.
3. Коршиков А.А. *Protochlorinae* — новая группа зеленых *Flagellata* // Архив русск. протистол. О-ва. — 1923. — 2. — С. 148—169.
4. Коршиков О.А. *Volvocineae* // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Т. 4. — К.: Вид-во АН УРСР, 1938. — 184 с.
5. Масюк Н.П. Зелені джгутикові водорості (*Phytomonadina*) у флорі України // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 6. — С. 602—620.
6. Масюк Н.П. Оценка таксономического значения некоторых морфологических признаков одноклеточных жгутиковых водорослей (*Viridiplantae*) с привлечением данных молекулярной кладистики // Альгология. — 2004. — 14, № 3. — С. 328—347.
7. Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г. Зеленые водоросли — возбудители «цветения» воды в водоемах г. Киева (Украина) // Альгология. — 1998. — 8, № 4. — С. 378—393.
8. Масюк Н.П., Радченко М.И. О пигментах зеленых водорослей в связи с некоторыми вопросами таксономии *Chlorophycophyta* // Флора, систематика и филогенетика растений. — Киев: Наук. думка, 1975. — С. 92—101.

9. *Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый XVI Международным ботаническим конгрессом.* — Сент-Луис, Миссури (июль—август 1999) / В. Грейтер и др., ред. пер. Т.В. Егоровой. — СПб., 2001. — 211 с.
10. *Седова Т.В.* Пиреноид, его строение и функции // Ботан. журн. — 1966. — № 9. — С. 1345—1355.
11. *Becker B., Becker D., Kamerling J.P., Melkonian M.* 2-Keto-sugar acids in green flagellates: a chemical marker for prasinophycean scales // J. Phycol. — 1991. — 27. — P. 498—504.
12. *Becker D., Becker B., Satir P., Melkonian M.* Isolation, purification and characterization of flagellar scales from the green flagellate *Tetraselmis striata* (Prasinophyceae) // Protoplasma. — 1990. — 156. — P. 103—112.
13. *Bhattacharya D., An S.S.* The phylogeny of green algae and plant actins // Abstr. Papers 52nd Ann. Meeting of the Phycol. Soc. of America at North Arizona Univ. — Arizona, 1998. — P. 7.
14. *Bold H.C., Wynne M.J.* Introduction to the Algae: Structure and Reproduction. — Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall, 1985. — 720 p.
15. *Butcher R.W.* An introductory account of the smaller algae of the British coastal waters. Part I. Introduction and *Chlorophyceae* // Fish. Invest. Minist. of Agricult. Fisch. and Food. Ser. IV. — 1959. — 1. — P. 1—74.
16. *Cavalier-Smith T.* A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. — 1998. — 73. — P. 203—266.
17. *Chadefaud M.* Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). Traite de Botanique Systematique. — Paris: Masson, 1960. — Vol. 1. — 1018 p.
18. *Chihara M., Hori T.* The fine structure of *Prasinocladus ascus* and *Platymonas* species found in Japan, with special reference to their taxonomy // Proc. 7th Intern. Seaweed Symp. Sapporo, 1971 / K. Nisizawa et al., eds. — Tokyo: Univ. Tokyo Press., 1972. — P. 188—191.
19. *Christensen T.A.* Alger // Systematisk Botanik // T.W. Böcher et al. (eds.) — Copenhagen: Munksgaard, 1962. — 2, N 2. — 178 p.
20. *Christensen T.* Two new families and some new names and combinations in the algae // Blumea. — 1967. — 15. — P. 91—93.
21. *Daugbjerg N., Moestrup Ø., Arctander P.* Phylogeny of genera of *Prasinophyceae* and *Pedinophyceae* (Chlorophyta) deduced from molecular analysis of the *rbcL* gene // Phycol. Res. — 1995. — 43. — P. 203—213.
22. *Dodge J.D.* The fine structure of algal cells. — London.; New York: Acad. Press, 1973. — 261 p.
23. *Domozych D.S.* The crystalline cell wall of *Tetraselmis convolutae* (Chlorophyta): a freeze fracture analysis // J. Phycol. — 1984. — 20. — P. 415—418.
24. *Domozych D.S., Wells B., Shaw P.J.* The basket scales of the green alga, *Mesostigma viride*: chemistry and ultrastructure // J. Cell Sci. — 1991. — 100. — P. 397—407.
25. *Ettl H.* Chlorophyta 1. *Phytomonadina* // Süßwasserflora von Mitteleuropa — Jena: Fischer, 1983. — 807 S.
26. *Ettl H., Manton I.* Die feinere Struktur von *Pedinomonas minor* Korschikoff // Nova Hedwigia. — 1964. — 8. — P. 421—451.
27. *Fawley M.W.* Photosynthetic pigments of *Pseudosourfieldia marina* and select green flagellates and coccoid ultraplankton: implications for the systematics of the *Micromonadophyceae* (Chlorophyta) // J. Phycol. — 1992. — 28, N 1. — P. 26—31.
28. *Fawley M.W., Qin M., Yun Y.* Phylogenetic analyses of 18S rDNA sequences reveal a new coccoid lineage of the *Prasinophyceae* (Chlorophyta) // J. Phycol. — 2000. — 36, N 2. — P. 387—393.
29. *Foss P., Guillard R.R.L., Liaaen-Jensen S.* Prasinoxanthin — a chemosystematic marker for algae // Phytochemistry. — 1984. — 23. — P. 1629—1633.
30. *Friedl T.* The evolution of the Green Algae // Origins of Algae and their Plastids / D. Bhattacharya (ed.). — Wien: Springer, 1997. — P. 87—101.
31. *Fritsch F.E.* Contribution to our knowledge of the fresh-water algae of Africa 2. // Ann. S. Afr. Mus. — 1917. — 9. — P. 483—611.
32. *Fritsch F.E.* The structure and reproduction on the algae. 1. — Cambridge: Univ. Press, 1965. — 791 p.

33. Gooday C.W. A biochemical and autoradiographic study of the role of the Golgi bodies in the thecal formation in *Platymonas tetrathele* // J. Exp. Bot. — 1971. — **22**. — P. 959—971.
34. Hepperle D., Hindák F., Krienitz L. TEM-investigation and X-ray microanalysis of *Cephalomonas granulata* Higinbotham 1942 (*Chlorophyceae*, *Phacotaceae*) // Biologia (Bratislava). — 1994. — **49**, N 4. — P. 451—455.
35. Hoek C. van den, Mann D.G., Jahns H.M. Algae. An introduction to phycology. — Cambridge: Univ. Press, 1995. — 623 p.
36. Hori T., Chihara M. Light and electron microscope observations on the developmental sequence of *Prasinocladus marinus* (class *Prasinophyceae*) // Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sect. B. — 1974. — **15**. — P. 265—271.
37. Hori T., Chihara M. Studies on the fine structure of *Prasinocladus ascus* (*Prasinophyceae*) // Phycologia. — 1974. — **13**. — P. 307—215.
38. Hori T., Norris R.E., Chihara M. Studies on the ultrastructure and taxonomy of the genus *Tetraselmis* (*Prasinophyceae*). I. Subgenus *Tetraselmis* // Botanical Magazine (Tokyo). — 1982. — **95**. — P. 49—61.
39. Hori T., Norris R.E., Chihara M. Studies on the ultrastructure and taxonomy of the genus *Tetraselmis* (*Prasinophyceae*). II. Subgenus *Prasinocladia* // Botanical Magazine (Tokyo). — 1983. — **96**. — P. 385—392.
40. Hori T., Norris R.E., Chihara M. Studies on the ultrastructure and taxonomy of the genus *Tetraselmis* (*Prasinophyceae*). III. Subgenus *Parviselmis* // Botanical Magazine (Tokyo). — 1986. — **99**. — P. 123—135.
41. Karpov S.A., Tanichev A.I. The ultrastructural study of green alga *Pedinomonas tenuis* Massjuk 1970 with special reference to the flagellar apparatus // Arch. Protistenk. — 1992. — **141**. — P. 315—326.
42. Katana A., Kwiatowski J., Spalik K. et al. Phylogenetic position of *Koliella* (*Chlorophyta*) as inferred from nuclear and chloroplast small subunit rDNA // J. Phycol. — 2001. — **37**. — P. 443—451.
43. Kessler U., Zetsche K. Physical map and gene organization of the mitochondrial genome from the unicellular green alga *Platymonas (Tetraselmis) subcordiformis* (*Prasinophyceae*) // Plant Mol. Biol. — 1995. — **29**. — P. 1081—1086.
44. Krienitz L., Hegewald E., Hepperle D., Wolf M. The systematics of coccoid green algae: 18S rRNA gene sequence data versus morphology // Biologia. Bratislava. — 2003. — **58/4**. — P. 437—446.
45. Kuckuck O. Bemerkungen zur marinen Algenflora von Helgolands // Wiss. Meeresunters. N.F. Abt. Helgoland. — 1896. — **1**. — S. 225—263.
46. Kylin H. Über *Rhodomonas*, *Platymonas* and *Prasinocladus* // K. Fysiogr. Sällsk. Lund Förb. — 1935. — **5**. — P. 1—13.
47. Lewin R.A. The cell walls of *Platymonas* // J. Gen. Microbiol. — 1958. — **19**. — P. 87—90.
48. Lewis L.L., McCourt R.M. Green algae and the origin of the land plants // Amer. J. Bot. — 2004. — **91**, N 10. — P. 1535—1556.
49. Manton I. Electron microscopical observation on a very small flagellate: the problem of *Chromulina pusilla* Butcher // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1959. — **38**. — P. 319—333.
50. Manton I. Die feinere Struktur von *Pedinomonas minor* Korschikoff. II. Electron microscopical Investigation // Nova Hedw. — 1964. — **8**. — P. 441—451.
51. Manton I. Observations on the microanatomy of *Scourfieldia marina* Thronsdon and *Scourfieldia caeca* (Korsch.) Belcher et Swale // Arch. Protistenk. — 1975. — **117**. — P. 358—368.
52. Manton I., Ettl H. Observations on the fine structure of *Mesostigma viride* Lauterborn // J. Linn. Soc. (Bot.). — 1965. — **59**. — P. 175—184.
53. Manton I., Oates K., Gooday G. Further observations on the chemical composition of thecae of *Platymonas tetrathele* (EMMA) // J. Exp. Bot. — 1973. — **24**. — P. 223—229.
54. Manton I., Parke M. Further observations on small green flagellates with special reference to possible relatives of *Chromulina pusilla* Butcher // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1960. — **39**. — P. 275—298.

55. Manton I., Parke M. Observations on the fine structure of two species *Platymonas* with special reference to flagellar scales and the mode of origin of the theca // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1965. — **45**. — P. 743–754.
56. Margalef R. Contribuciyon al conocimiento del género *Platymonas* (*Volvocales*) // Collect. Bot. — 1946. — **1**. — P. 95–105.
57. Marin B., Melkonian M. Taxonomy and phylogeny of *Tetraselmis* (*Chlorophyta*) based on ultrastructural characters and ITS/28S rRNA sequence analyses // 2nd Europ. Phycol. Congr. (Montecatini Terme, Italy. September, 20–26). — 1999. — P. 130.
58. Marin B., Melkonian M. *Mesostigmatophyceae*, a new class of Streptophyte green algae revealed by SSU rRNA sequence comparisons // Protist. — 1999. — **150**. — P. 399–417.
59. Massjuk N., Lilitiskaya G. Green algae causing water bloom // Acta Agronom. Ovariensis. — 1999. — **41**, N 2. — P. 219–227.
60. Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of the Green Algae: A concept based on comparative cytology // Systematics of the Green Algae / D.E.G. Irvine, D.M. John, eds. — London etc.: Acad. Press, 1984. — P. 29–72.
61. McFadden G.I., Melkonian M. Golgi apparatus activity and membrane flow during scale biogenesis in the green flagellate *Scherffelia dubia* (*Prasinophyceae*). I. Flagellar regeneration // Protoplasma. — 1986. — **130**. — P. 186–198.
62. McFadden G.I., Preisig H.R., Melkonian M. Golgi apparatus activity and membrane flow during scale biogenesis in the green flagellate *Scherffelia dubia* (*Prasinophyceae*). II. Cell wall secretion and assembly // Protoplasma. — 1986. — **131**. — P. 174–184.
63. McLachlan J., Parke M. *Platymonas impellucida* sp. nov. from Puerto Rico // J. Mar. Biol. Ass. U. K. — 1967. — **47**, N 3. — P. 723–733.
64. Melkonian M. An ultrastructural study of the flagellate *Tetraselmis cordiformis* Stein (*Chlorophyceae*) with emphasis on flagellar apparatus // Protoplasma. — 1979. — **98**. — P. 139–151.
65. Melkonian M. Effect of divalent cations on flagellar scales in the green flagellate *Tetraselmis cordiformis* // Protoplasma. — 1982. — **111**. — P. 221–233.
66. Melkonian M. *Mesostigma*, a key organism in the evolution of two major classes of green algae and related to the ancestry of land plants // Br. Phycol. J. — 1983. — **18**. — P. 206.
67. Melkonian M. Flagellar apparatus ultrastructure in relation to green algal classification // Systematics of Green Algae / D.E.G. Irvine et D. John, eds. — London etc.: Acad. Press, 1984. — P. 73–120.
68. Melkonian M. Flagellar apparatus ultrastructure in *Mesostigma viride* (*Prasinophyceae*) // Pl. Syst. Evol. — 1989. — **164**. — P. 93–122.
69. Melkonian M. Phylum *Chlorophyta*. Class *Prasinophyceae* // Handbook of Protoctista / L. Margulis et al. (eds.) — Boston: Jones et Bartlett, 1990. — P. 600–607.
70. Melkonian M., Becker B., Becker D. Scale formation in algae // J. Electron Microsc. Technique. — 1991. — **17**. — P. 165–178.
71. Melkonian M., McFadden G.I., Reize I.B., Becker D. Secretion in organic scales in green flagellate *Tetraselmis striata*: isolation, characterization and biogenesis // Eur. J. Cell Biol. — 1985. — **36**. — P. 44.
72. Melkonian M., Preisig H.R. A light and electron microscopic study of *Scherffelia dubia*, a new member of the scaly green flagellates (*Prasinophyceae*) // Nord. J. Bot. — 1986. — **6**. — P. 235.
73. Melkonian M., Robenek H. The eyespot of the flagellate *Tetraselmis cordiformis* Stein (*Chlorophyceae*): structural specialization of the outer chloroplast membrane and its possible significance in phototaxis of green algae // Protoplasma. — 1979. — **100**. — P. 183–197.
74. Melkonian M., Surek B. Phylogeny of the *Chlorophyta*: congruence between ultrastructural and molecular evidence // Bull. Soc. Zool. Fr. — 1995. — **120**. — P. 191–208.
75. Moestrup Ø. On the phylogenetic validity of the flagellar apparatus in green algae and other chlorophyll *a* and *b* containing plants // BioSystems. — 1978. — **10**. — P. 117–144.
76. Moestrup Ø. Scale structure in *Mantoniella squamata*, with some comments on the phylogeny of *Prasinophyceae* // Phycologia. — 1990. — **29**. — P. 437–442.

77. Moestrup Ø. Further studies of presumed primitive green algae, including the description of *Pedinophyceae* class. nov. and *Resultor* gen. nov. // J. Phycol. — 1991. — **27**. — P. 119—133.
78. Moestrup Ø., Thomsen H.A. An ultrastructural study of the flagellate *Pyramimonas orientalis* with particular emphasis on Golgi apparatus activity and flagellar apparatus // Protoplasma. — 1974. — **81**. — P. 247—269.
79. Moestrup Ø., Thronsdon J. Light and electron microscopical studies on *Pseudoscourfieldia marina*, a primitive scaly green flagellate (*Prasinophyceae*) with posterior flagella // Can. J. Bot. — 1988. — **66**. — P. 1415—1435.
80. Morita E., Abe T., Tsuzuki M. et al. Role of pyrenoids in the CO₂-concentrating mechanism: comparative morphology, physiology and molecular phylogenetic analysis of closely related strains of *Chlamydomonas* and *Chloromonas* (*Volvocales*) // Planta. — 1999. — **208**. — P. 365—372.
81. Nakayama T., Kawachi M., Inouye I. Taxonomy and phylogenetic position of a new prasinophycean alga, *Crustomastix didima* gen. et sp. nov. (*Chlorophyta*) // Phycologia. — 2000. — **39**, N 4. — P. 337—348.
82. Nakayama T., Marin B., Kranz H.D. et al. The basal position of scaly green flagellates among the green algae (*Chlorophyta*) is revealed by analyses of nuclear—encoded SSU rRNA sequences // Protist. — 1998. — **149**. — P. 367—380.
83. Norris R. E., Hori T., Chihara M. Revision of the genus *Tetraselmis* (class *Prasinophyceae*) // Bot. Mag. (Tokyo). — 1980. — **93**, N 1032. — P. 317—339.
84. Nozaki H., Jto M., Watanabe M.M., Takano H., Kuroiwa T. Phylogenetic analysis of morphological species of *Carteria* (*Volvocales*, *Chlorophyta*) based on rbcL gene sequences // J. Phycol. — 1997. — **33**. — P. 864—867.
85. Nozaki H., Ohta N., Morita E., Watanabe M.M. Towards a natural system of species *Chlorogonium* (*Volvocales*, *Chlorophyta*): A combined analysis morphological and rbcL gene sequence data // J. Phycol. — 1998. — **34**. — P. 1024—1037.
86. O'Kelly C.J., Floyd G.L. Flagellar apparatus absolute orientations and the phylogeny of the green algae // BioSystems. — 1984. — **16**. — P. 227—251.
87. Oltmanns F. Morphologie und Biologie der Algen. 1. — Jena, 1904. — 733 S.
88. Parke M., Dixon P.S. Check-list of British marine algae. Second Revision // J. Mar. Biol. Ass. U. K. — 1968. — **48**, N 3.
89. Parke M., Manton I. Preliminary observations on the fine structure of *Prasinocladus marinus* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1965. — **45**. — P. 525—536.
90. Parke M., Manton I. The specific identity of the algal symbiont in *Convoluta roscoffensis* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1967. — **47**. — P. 445—464.
91. Pascher A. *Volvocales* — Phytomonadinae. Flagellatae IV. — *Chlorophyceae* / СЪЯwasser-Flora Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz. Heft 4. — Jena: Fischer, 1927. — 506 S.
92. Pickett-Heaps J.D., Ott D.W. Ultrastructural morphology and cell division in *Pedinomonas* // Cytobios. — 1974. — **11**. — P. 41—58.
93. Pickett-Heaps J.D. Green Algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera. — Sanderland, Mass.: Sinauer Ass., 1975. — 606 p.
94. Proskauer J. On *Prasinocladus* // Amer. J. Bot. — 1950. — **37**. — P. 59—66.
95. Reviere B. Biologie et phylogenie des algues. T. 2. — Paris; Belin SUP Sci. Biologie, 2003. — 255 p.
96. Ricketts T.R. The pigments of the *Prasinophyceae* and related organisms // Phytochemistry. — 1970. — **9**. — P. 1835—1842.
97. Ricketts T.R. Identification of xanthophylls KI and K1S of the *Prasinophyceae* as siphonein and siphonoxanthin // Phytochemistry. — 1971. — **10**. — P. 161—164.
98. Robenek H., Melkonian M. Rhizoplast-membrane associations in the flagellate *Tetraselmis cordiformis* Stein (*Chlorophyceae*) revealed by freeze-etching and thin sections // Arch. Protistenk. — 1979. — **122**. — P. 340—351.
99. Salisbury J.L., Swanson J.A., Floyd G.L. et al. Ultrastructure of the flagellar apparatus of the green alga *Tetraselmis subcordiformis*, with special consideration given to the function of the rhizoplast and rhizanchora // Protoplasma. — 1981. — **107**. — P. 1—11.

100. Senn G. Flagellata // Die Natürl. Pflanzenfam. I / A. Engler und K. Prantl, eds. — Leipzig: Engelmann, 1900. — 93.
101. Silva P.C. Names of classes and families of living algae // Regnum Veg. — 1980. — 103. — P. 1—156.
102. Stein F.R. Der Organismus der Infusionsthier. Abt. III, Hälfte 1. Flagellaten. — Leipzig: Engelmann, 1878.
103. Steinkötter J., Bhattacharya D., Semmelroth I. et al. Prasinophytes form independent lineages within the Chlorophyta: evidence from ribosomal RNA sequence comparisons // J. Phycol. — 1994. — 30. — P. 340—345.
104. Stewart K.D., Mattox K.R. Some aspects of mitosis in primitive green algae: phylogeny and function // BioSystems. — 1975. — 7. — P. 310—315.
105. Stewart K.D., Mattox K.R., Chandler C.D. Mitosis and cytokinesis in *Platymonas subcordiformis*, a scaly green monad // J. Phycol. — 1974. — 10. — P. 65—79.
106. Suzuki H. Starch-type polysaccharide and mannitol in *Platymonas* // Phytochemistry. — 1974. — 13. — P. 1159—1160.
107. Sym S.D., Pienaar R.N. The Class *Prasinophyceae* // Progress in Phycological Research. — 1993. — 9. — P. 283—376.
108. Turmel M., Lemieux C., Burger G. et al. The complete mitochondrial DNA sequences of *Nephroselmis olivaceae* and *Pedinomonas minor*. Two radically different evolutionary patterns within green algae // Plant Cell. — 1999. — 11, N 9. — P. 1717—1730.
109. West G.S. Algological notes XVIII—XXII // J. Bot. (London). — 1916. — 54. — P. 1—10.
110. Wilhelm C. The existence of chlorophyll *c* in the green alga *Mantoniella squamata* (*Prasinophyceae*) // Botanica Acta. — 1998. — 101. — P. 14—17.
111. Wilhelm C., Lenartz-Weiler I., Wiedemann I., Wild A. The light-harvesting system of a *Micromonas* species (*Prasinophyceae*): the combination of three different chlorophyll species in one single chlorophyll-protein complex // Phycologia. — 1986. — 25. — P. 304—312.
112. Wolf M., Hegewald E., Hepperle D., Krienitz L. Phylogenetic position of the *Golenkiniaceae* (*Chlorophyta*) as inferred from 18S rDNA sequence data // Biologia. — Bratislava, 2003. — 58, N 4. — P. 433—436.
113. Zingone A., Borra M., Brunet Ch. et al. Phylogenetic position of *Crustomastix stigmatica* sp. nov. and *Dolichomastix tenuilepis* in relation to the *Mamiellales* (*Prasinophyceae*, *Chlorophyta*) // J. Phycol. — 2002. — 38, N 5. — P. 1024—1039.

Рекомендує до друку
І.О. Дудка

Надійшла 05.08.2005

Н.П. Масюк

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
НАН Украины, г. Киев

CHLORODENDROPHYCEAE CLASS. NOV.
(*CHLOROPHYTA*, *VIRIDIPLANTAE*) ВО ФЛОРЕ УКРАИНЫ.
І. ОБЪЕМ, ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ,
СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Обсуждены вопросы номенклатуры, объем, филогенетические связи, систематическое положение *Chlorodendrales* (*Chlorophyta*, *Viridiplantae*). На основании комплекса критериев — морфологических (в т.ч. ультраструктурных), химических, молекулярных — обосновано выделение нового класса *Chlorodendrophyceae* Massjuk class. nov., включающего один порядок *Chlorodendrales*, одно семейство *Chlorodendraceae*, три рода *Prasinocladus*, *Tetraselmis*, *Scherffelia* и занимающего в системе *Chlorophyta* промежуточное положение между *Prasinophyceae*, с одной стороны, и *Ulvophyceae* — *Trebouxiophyceae* — *Chlorophyceae* (UTC) — с другой. Приведены описание и латинский диагноз нового класса, учитываю-

щие современные данные описание порядка *Chlorodendrales* и ключ для определения родов в составе этого класса.

Ключевые слова: Chlorodendrophyceae class nov., систематика, филогения

N.P. Massjuk

M.G. Kholodny Institute of Botany,
National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

CHLORODENDROPHYCEAE CLASS. NOV.
(*CHLOROPHYTA*, *VIRIDIPLANTAE*) IN THE UKRAINIAN FLORA.
I. THE VOLUME, PHYLOGENETIC RELATIONS
AND TAXONOMICAL STATUS

The taxonomical revision of *Chlorodendrales* in the Ukrainian flora is presented. The nomenclature size, composition, phylogeny and taxonomical position of the *Chlorodendrales* within *Chlorophyta*, *Viridiplantae* are discussed. The grounds for establishing of the new classis *Chlorodendrophyceae* Massjuk class. nov. including one order *Chlorodendrales*, one family *Chlorodendraceae* and three genera *Prasinocladus*, *Tetraselmis*, *Scherffelia*, taking up the intermediate position between *Prasinophyceae* and *Ulvophyceae* — *Trebouxiophyceae* — *Chlorophyceae* (UTC) are brought, accompanied by description and Latin diagnosis of the new classis. The improved description of the order *Chlorodendrales* and clue for indentification of genera are suggested.

Key words: Chlorodendrophyceae class. nov., systematics, phyligeny