

УДК 581.14 : 582.272 : 577.95 (018) 575.321

Л. П. Перестенко

**ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ  
И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРИНЦИП ПОСТРОЕНИЯ  
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ<sup>1</sup>**

С 2 рисунками

L. P. PERESTENKO. ONTOGENESIS OF PHAEOPHYTA  
AND ONTOGENETIC PRINCIPLE OF CONSTRUCTING PHYLOGENETIC SYSTEMS

Индивидуальное развитие у многоклеточных водорослей определяется взаимодействием двух противоположно направленных процессов: роста и его ингибиции, и может быть подразделено на несколько периодов: 1) предзародышевый; 2) эмбриональный, или период формирования археталлия и протонемы; 3) постэмбриональный, или период формирования проталлия и кладомного слоевища; 4) период размножения и 5) период старения. Периоды формирования многоклеточного, анатомически и морфологически сложно дифференцированного организма (второй и третий периоды) разграничиваются по изменению в способах роста.

Сравнение эмбриональных стадий развития позволяет проследить родственные связи бурых водорослей (*Phaeophyta*) и представить систему этой группы в несколько измененном виде по сравнению с существующими представлениями.

Вопросы онтогенеза изучались у одноклеточных водорослей и получили отражение в основном в протистологической литературе. Что касается онтогенеза многоклеточных водорослей, то несмотря на обширный материал, накопленный к настоящему времени, эта проблема как проблема эмбриологическая не разрабатывалась. В выделении периодов онтогенеза одноклеточных водорослей до сих пор еще нет единой точки зрения из-за специфики этого объекта исследований, требующего помимо знания морфологии изучения их цитофизиологических, цитобиохимических и экологических особенностей. У многоклеточных же водорослей, организмов более дифференцированных в структурном отношении, применение морфологического критерия для периодизации их индивидуального развития дает более определенные результаты.

Суммируя данные по морфологии, в онтогенезе многоклеточных водорослей можно выделить следующие пять периодов: 1) предзародышевый; 2) эмбриональный, или период формирования археталлия и протонемы; 3) постэмбриональный, или период формирования проталлия и кладомного слоевища; 4) период размножения и 5) период старения. Ниже мы попытаемся в общих чертах охарактеризовать четыре из них; пятый период — период старения, вследствие недостаточности литературных данных, мы оставляем без внимания.

1. Предзародышевый период характеризуется образованием гамет и спор. Его концом является формирование эмбриоспоры — споры или зиготы, прикрепившейся к субстрату (Sauvageau, 1908а, 1915б, 1916а, б; Kanda, 1936, 1938, 1944; Loiseaux, 1967а, б, 1968; Evans a. Christie, 1970, и др.).

<sup>1</sup> Доклад на альгологической секции Всесоюзного ботанического общества 14 апреля 1970 г.

2. Эмбриональный период. В этот период образуется археталлий<sup>1</sup> или протонема. В археталлий, одноклеточное образование, существующее до первого деления, превращается эмбриоспора, растущая и меняющая свою форму в процессе роста (при этом возможно предварительное образование проростковой трубки и перемещение протопласта споры в ее дистальный конец). В процессе превращений исчезает стигма (если она есть) и изменяется число хроматофоров. Образование археталлия как завершение эмбрионального периода происходит в том случае, если морфологическая организация форм развития в конечном счете выражается в организации проталлия,<sup>2</sup> простейшего слоевища, состоящего из стелющихся и вертикально растущих, как правило однорядных, разветвленных и неразветвленных нитей (рис. 1, 2). Стадия археталлия обычно хорошо выражена (Sauvageau, 1915а, б; 1916а, б; Loiseaux, 1967а, б, 1968; Tatewaki, 1969, и др.).

Эмбриональный период в случае формирования кладомного таллома (таллома со сложной анатомической и морфологической дифференциацией) удлиняется и усложняется за счет развития протонемы; при этом преобразования эмбриоспоры до первого деления (стадия археталлия) становится одним из этапов этого периода (рис. 1, 3, 4, 5). Развитие протонемы начинается с деления эмбриоспоры или инициальной клетки в дистальном конце проростковой трубки и завершается изменением способа роста, знаменующим начало нового периода в развитии, периода формирования кладомного таллома. Плоскость деления полярной эмбриоспоры проходит перпендикулярно продольной оси развивающегося многоклеточного организма. В результате возникают две функционально различные клетки, которые дают начало различным структурам. Деление аполярной эмбриоспоры не имеет определенной ориентации по отношению к будущим структурам многоклеточного организма.

Простейшая, но не самая примитивная протонема — неразветвленная нить, развитие которой завершается дифференциацией инициальной клетки меристемы (протонема спорофита *Sporocrales*, *Desmarestiales* — Schreiber, 1932; Sauvageau и Kuckuck, — цит. по: Fritsch, 1945). У *Laminariales* строение подобной протонемы усложняется образованием в нити из 2—8 клеток перед дифференциацией инициальных клеток интеркалярной меристемы нескольких продольных перегородок (Sauvageau, 1915б).

Весьма распространена у бурых водорослей стелющаяся протонема из однорядных разветвленных нитей, возникающих из аполярной эмбриоспоры. Такая протонема с терминальным ростом характерна для гетеротрихальных представителей *Ectocarpales* (например, для *Feldmania* и *Leptonematella* — Sauvageau, 1895; Hamel, 1931—1939; Fritsch, 1945; Dangeard, 1966б), для спорофита *Chordariales*, *Dictyosiphonales* и гаметофита *Scytosiphonales* (рис. 1, 3). У *Chordariales* она представляет собой псевдодисковидное образование с маргинальным или неупорядоченным ростом, состоящее из одного или нескольких слоев полигональных клеток, от которых отходят ризоидальные короткие нити (Inagaki, 1958; Caram, 1968). Порядку *Dictyosiphonales* свойственна гетеротрихальная протонема стреблонематоидного и мирионематоидного типа (Sauvageau, 1929; Dangeard, 1965 а, б, 1966а; Loiseaux, 1969, и др.). В порядке *Scytosiphonales* протонема нитевидная и разветвленная, однако в ней наблюдаются продольные деления и участки ральфсиоидного строения (Sauvageau, 1929; Dangeard, 1963; Tatewaki, 1966; Edelstein и др., 1970).

<sup>1</sup> В статье термин «археталлий» применен для характеристики одного из периодов индивидуального развития и поэтому у нас он соответствует только одноклеточному образованию. В морфологии водорослей археталлием называется клетка или группа клеток в виде скоплений и цепочек, а также однорядная нить.

<sup>2</sup> Используемые в статье термины «археталлий», «проталлий», «кладом», «брахиокладом» взяты из работ французских альгологов (M. Chadefaud, C. Sauvageau, F. Ardré, S. Loiseaux).

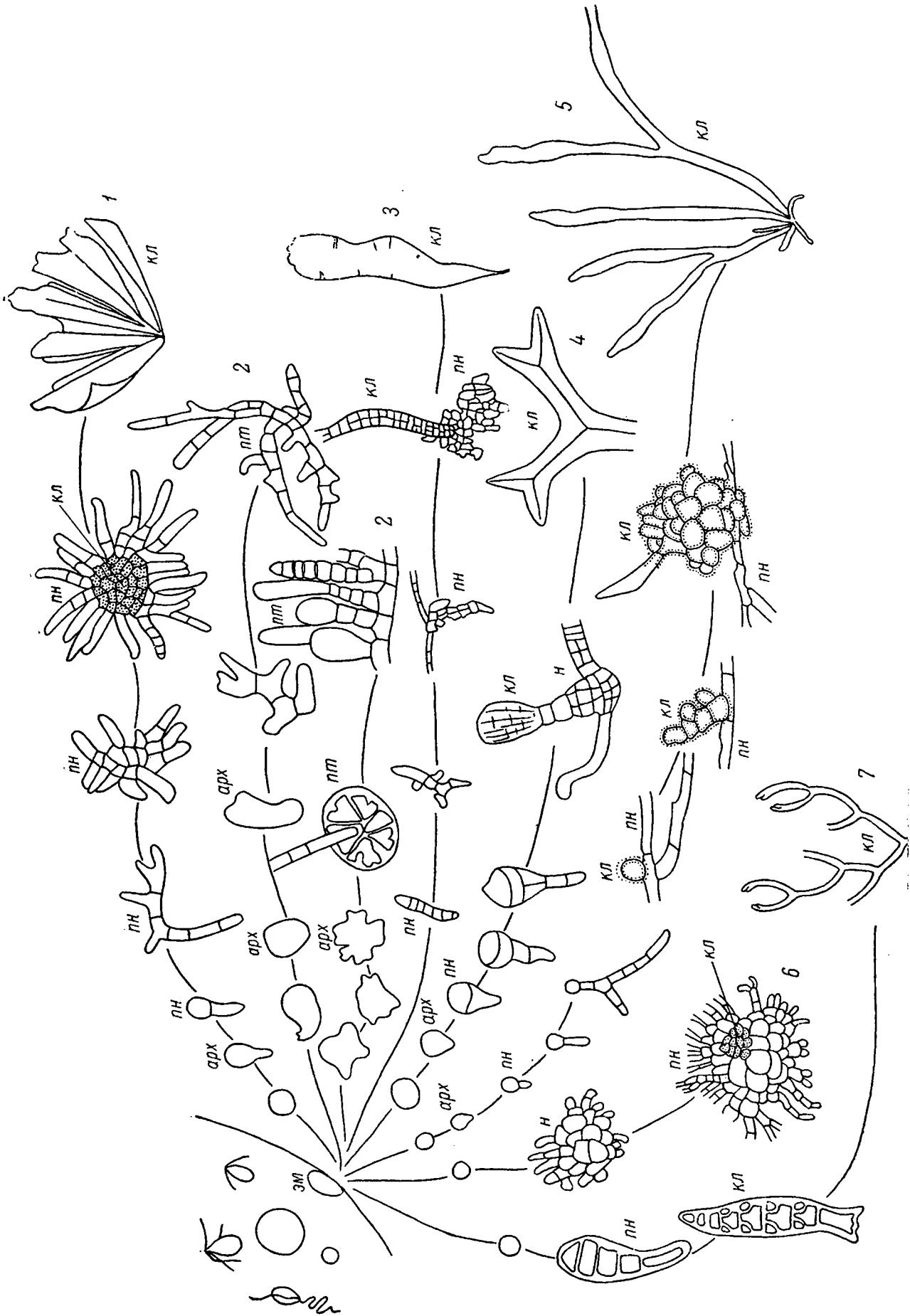


Рис. 1. Типы индивидуального развития у зеленых, бурых и красных водорослей.

1 — *Konkematia* (по Yamada a, Tatewaki, 1965); 2 — *Mycionema* (по Loiseaux, 1967); 3 — *Petalonia* (по Wynne, 1969); 4 — *Dictyopteris* (по Fritsch, 1945), 5 — *Pseudogloeo-ophlea* (по Ramus, 1969); 6 — *Botryocladia* (по Fritsch, 1945); 7 — *Ceramium* (по Fritsch, 1945); арх — амбриоспора; арх — археталий; ПН — протонема; прт — проталлий, КЛ — клаудомное споровище.

Полярная эмбриоспора *Cutleria* (*Cutleriales*) прорастает по типу, свойственному роду *Ectocarpus*. Однорядная вертикальная нить и первичный ризоид, отходящий от нее, представляют собой протонему. Развитие кладомного слоевища гаметофита из протонемы начинается с образования боковых ветвей, параллельных вертикальной нити, отходящих от нескольких базальных клеток. Развитие коркового слоевища спорофита начинается с продольных делений базальных клеток протонемы (Sauvageau, 1898).

У представителей порядков *Sphacelariales*, *Tilopteridales*, *Dictyotales* и *Fucales* развитие протонемы протекает принципиально иным путем.

У *Halopteris scoparia* (*Sphacelariales*) аполярная эмбриоспора дает проростковую трубку, затем дробится (чего не наблюдается у рассмотренных выше порядков *Phaeophyta*) и образует паренхимную дисковидную пластинку, одетую оболочкой эмбриоспоры. Проростковая трубка в свою очередь делится; она оканчивается округлой клеткой, которую на этой стадии развития можно принять за эмбриоспору, а пластинку — за результат дробления апикальной клетки проростковой трубы (Sauvageau, 1909). У *Sphacelaria furcigera* развитие идет по иному плану: эмбриоспора прорастает в трубку, у которой образуется инициальная клетка протонемы. В результате дробления этой клетки образуется короткоцилиндрическая или сферическая паренхимная нодула («узелок» клеток). Нодула у этого вида может возникать и в результате дробления эмбриоспоры без образования трубы. Эмбриоспора *Cladostephus verticillatus* прорастает в стелющийся паренхимный диск (Sauvageau, 1907a, 1908a, 1909; Hoek a. Flinterman, 1968). Дробление эмбриоспоры в одной плоскости и образование диска без проростковой трубы является обычным у *Sphacelariales* (Fritsch, 1945).

У *Tilopteris mertensii* (*Tilopteridales*) дробление полярной эмбриоспоры происходит после возникновения ризоида и нити (Sauvageau, 1928). Однако подобная последовательность прорастания не строго фиксирована в пределах порядка. В культурах *Haplospora globosa* четырехъядерная эмбриоспора перед образованием ризоида и нити дробилась на четыре клетки. Рейнке указывает (цит. по: Fritsch, 1945), что дробление споры, предваряющее образование нити и ризоида, является нормальным способом прорастания.

У *Dictyotales* нодула возникает или из нижнего сегмента полярной эмбриоспоры, или из верхнего. Первичный ризоид образуется из нижнего сегмента. Первые два деления эмбриоспоры проходят параллельно друг другу. Иногда некоторые из материнских клеток выходят из спорангия неразделенными (их деление на четыре споры обычно происходит в спорангии, реже — вне его); они содержат по четыре ядра и одеваются оболочкой. В этом случае первые два деления эмбриоспоры перпендикулярны друг другу. Вслед за этим каждая из клеток начинает дробиться, в результате чего образуется нодула (рис. 1, 4). Формирование кладомного таллома происходит после образования в нодуле апикальной клетки (Umezaki a. Yoneda, 1962; Gaillard, 1968; Kumagae, 1968; Liddle, 1968, и др.).

У фуксовых прорастание осуществляется сходным образом. Многочисленные наблюдения в природе и в экспериментальных условиях показали, что при дроблении полярной эмбриоспоры из нижнего сегмента образуется первичный ризоид и из верхнего и части нижнего — паренхимная протонема-нодула. Однако дробление и дифференциация ризоида у фуксовых идет по более сложной схеме, чем у диктиотовых. У *Dictyopteris* выступ ризоида образуется до первого деления, у *Fucus* — после (Inoh, 1936). В отличие от полярных, аполярные эмбриоспоры фуксовых и диктиотовых дробятся без образования ризоида. Первые два деления в этом случае перпендикулярны друг другу.

У *Rhodophyta* в большинстве порядков (*Bonnemaisoniales*, *Cryptothamiales*, *Gelidiales*, *Gigartinales*, *Rhodymeniales*) дробление эмбриоспоры происходит также с формированием нодулы. При этом развитие в эмбри-

ональном периоде завершается образованием полусферической нодулы или формированием из нодулы паренхимного либо псевдопаренхимного диска. Нодула образуется непосредственно из эмбриоспоры или из инициальной клетки на проростковой трубке эмбриоспоры и может быть полярной и аполярной. Полярность нодулы проявляется в неодинаковом развитии ее дорсальной и вентральной сторон. Аполярная нодула разрастается в диск, завершающий развитие протонемы (Chemin, 1937; Kylin, 1956; Prakasa, 1956; Boillot, 1961, 1963, 1965; Chihara, 1961, 1962; Codomier, 1967, 1969; Feldmann, 1967; Hayashida, 1967; Umezaki, 1969, и др.). У *Gelidiales* нодула настолько характерна, что способ прорастания сомнительных представителей этого порядка становится решающим признаком, определяющим их таксономическое положение (Boillot, 1963; Chihara a. Kamura, 1963).

Образование нитевидной гетеротрихальной протонемы без дробления эмбриоспоры свойственно *Nemaliales* (Swale, 1962; Laur, 1966; Boillot, 1967, 1968; Umezaki, 1967; West, 1968; Fries, 1969; Ramus, 1969, и др.) (рис. 1, 5).

У обширного порядка *Ceramiales* полярная эмбриоспора дробится параллельными перегородками без образования нодулы; коротконитевидная, в основном вертикальная протонема, прикрепляющаяся ризоидом, разрастается в сложно построенный таллом (Kylin, 1956; L'Hardy-Halos, 1970) (рис. 1, 7).

У зеленых водорослей в порядке *Ulvales*, объединяющем организмы паренхимного строения, протонема представляет собой короткую однорядную вертикальную нить, прикрепляющуюся ризоидом (*Capsosiphon*, *Protomonostroma*, *Gayralia*, *Ulvaria*, *Enteromorpha*), или нить без ризоида (*Percursaria*), или псевдопаренхимный диск (*Blidingia*, *Monostroma*, *Kornmannia*—Bliding, 1963, 1968; Yamada a. Tatewaki, 1965; Tatewaki, 1969; Виноградова, 1969, и др.) (рис. 1, 1).

3. Постэмбриональный период у многоклеточных водорослей, как уже говорилось выше, начинается с изменения способа роста и заложения проталлия или кладомного таллома и кончается вступлением водоросли в период размножения. Проталлий по отношению к кладомному слоевищу является структурой с первичной простотой организации, в ряде случаев с явными чертами вторичного упрощения. Последнее связано, по-видимому, с перенесением основных вегетативных функций и функции расселения вида на спорофит.

Исследования по анатомии, морфологии, географии и экологии водорослей посвящены преимущественно постэмбриональному периоду развития и периоду размножения. Все существующие системы построены на их сравнительно-морфологическом и сравнительно-анатомическом изучении; родственные связи таксономических групп устанавливаются на основе сходства и преемственности в строении окончательно сформированного таллома и органов размножения. Об относительной правомочности построений такого характера мы будем говорить ниже, в связи с филогенией бурых водорослей. Здесь мы укажем только, что индивидуальное развитие и эволюция таллома в постэмбриональном периоде осуществляются посредством взаимодействия двух противоположных процессов: роста и ингибции роста.

Изучение в последнее время экспериментальными методами ингибирующих свойств зон и клеток роста и сравнительноанатомические исследования с выявлением гомологичных структур убедительно демонстрируют морфогенетическое и формообразовательное, а следовательно и эволюционное значение процесса ингибции. В процессе ингибции плевридии (ветви ограниченного роста) превращаются в анатомические структуры усложняющегося слоевища: в коровую и подкоровую зоны самого различного строения. Так, например, изучение на видах рода *Antithamnion* морфогенетических потенций плевридиев показало, что приосевые клетки плевридиев, лишенные ингибирующего влияния оси

материнского кладома путем вычленения их из слоевища, дают начало осевым кладомам; иными словами, что плевридии являются abortивными кладомами (кладом — осевая нить слоевища с ветвями неограниченного роста — L'Hardy-Halos, 1966, 1970). Это же явление было обнаружено (Larpent, 1968), в опытах с *Draparnaldia mutabilis* (*Chlorophyta*). Гомологизация определенных структур представителей сем. *Rhodomelaceae* (*Ceramiales*, *Rhodophyta*) позволила выяснить, что переход более архаичного типа организации *Pterosiphonia* к типу организации *Polysiphonia* был обусловлен усилением на брахиокладомы (укороченные кладомы) ингибирующего действия ростовых веществ (Ardré, 1967, 1969).

Процессом ингибиции можно объяснить также переход от диффузного роста однорядной нити к интеркалярному и от интеркалярного, вследствие ингибиции функции верхней клетки меристемы, — к трихоталлическому, а затем, вследствие ингибиции функции нижней клетки меристемы, — к структуре настоящего волоска у *Phaeophyta*.

Апикальный рост у бурых водорослей возник из трихоталлического (Sauvageau, 1929; Fritsch, 1945) как результат ингибиции деятельности клеток интеркалярной меристемы вплоть до полной их элиминации, за исключением нижней клетки, превратившейся в апикальную. Эволюционный результат возникновения апикального роста не требует каких-либо пояснений.

И, наконец, формообразовательную роль ингибирующих механизмов можно продемонстрировать на примере *Rhodomela larix*. Вид этот обитает в boreальной зоне Тихого океана и образует три географические расы. Одна из них растет вдоль побережий Японского моря, другая — вдоль побережий Охотского и Берингова морей, третья — у калифорнийского побережья Сев. Америки. Основные морфологические различия между расами заключаются в строении ветвей ограниченного роста, брахиокладомов. Южной расе свойственны простые шиловидные брахиокладомы, северной и американской — сложные. Сложные брахиокладомы являются редуцированными ветвями неограниченного роста последнего порядка; причем у американской расы редукция выражена сильнее, так как захватывает кладомы большего числа порядков (Перестенко, 1967).

4. Период размножения характеризуется не только возникновением генеративных структур, но и прекращением роста слоевища. Это явление проявляется, в частности, в неотении, весьма распространенной у водорослей, и убедительно доказывается экспериментальными работами. Например, в опытах с *Fucus vesiculosus* показано, что генеративная ткань медленнее образует раневой каллус, чем вегетативная, и никогда не образует новых ветвей (Moss, 1967). Экстракты, приготовленные из зрелых рецепториков, заметно ингибируют регенерацию как фертильных, так и вегетативных ветвей. Это объясняется тем, что во время развития гамет содержание ингибиторов роста в рецепториках заметно увеличивается (Moss, 1968).

Если сходство в строении слоевища на ранних стадиях его развития принимать за признак, свидетельствующий о родственных связях ныне существующих групп водорослей, то из вышеизложенного следует, что бурые водоросли — группа дифилетическая. Одна линия эволюции объединяет формы, начинающие развитие с дробления эмбриоспоры, — это *Tilopteridae*, *Dictyotales*, *Fucales* и *Sphaerariales*. Другая линия включает формы, начинающие развитие образованием из эмбриоспоры нити без предварительного ее дробления, — это все остальные порядки: *Ectocarpales*, *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Scytoniphonales*, *Cutleriales*, *Sporochnales*, *Desmarestiales* и *Laminariales*. Во второй линии эволюции по сходству простейших форм таллома — проталлия и протонемы — следует выделить две ветви развития. Одна из них объединяет порядки *Ectocarpales*, *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Scytoniphonales* и *Cutleriales*, другая — *Sporochnales*, *Desmarestiales* и *Laminariales* (рис. 2).

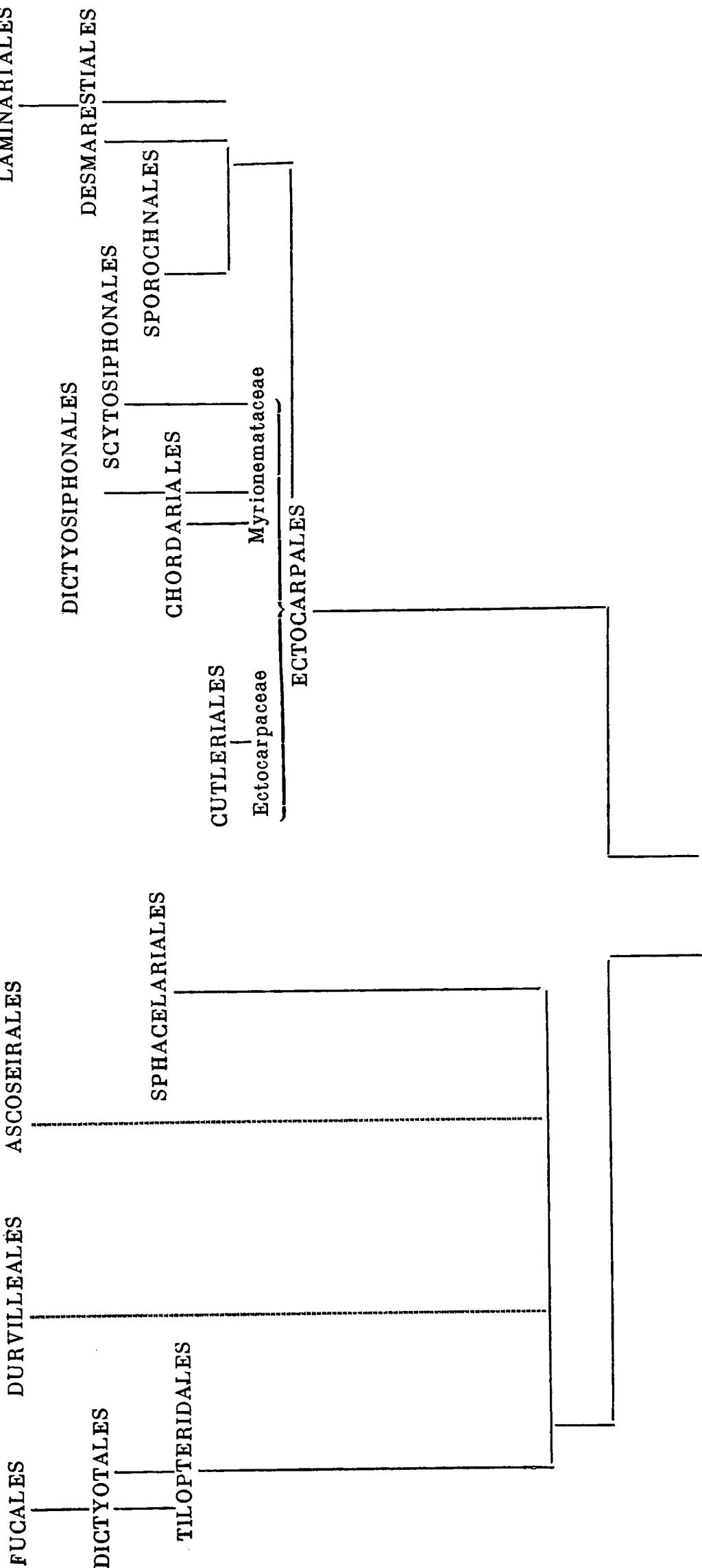


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая родственные связи *Rhizarians*.

Наиболее очевидные родственные связи с позиций онтогенетического метода обнаруживает группа *Ectocarpales—Cutleriales*.

Многочисленные исследования в культурах, проведенные в течение последних 100 лет, дали неоспоримые доказательства происхождения сложно организованных водорослей этой ветви от эктокарповых. Как уже говорилось выше, протонема и проталлий этих водорослей имеют не только очевидное эктокарпоидное строение, но в ряде случаев также и характерное строение конкретных родов. Так, например, проталлий *Notheia anomala* необычайно сходен с гаметофитом *Spermatocnus paradoxus*, что дало основание перевести первый вид из порядка *Fucales* в порядок *Chordariales* (Nizamuddin a. Womersley, 1960). *Myriotrichia* сп. в культуре имела протонему, идентичную *Hecatonema maculans*. При этом авторитетная исследовательница мирионемовых водорослей, Сюзан Луазо, экспериментальными данными доказала, что существует также и самостоятельный род *Hecatonema* (Loiseaux, 1966, 1967а, б, 1969). Спорофит-проталлий *Scytesiphon lomentaria* похож на *Ralfsia* (*Myriophylaceae*); протонема гаметофита этого же вида имеет черты как мирионематоидного, так и ральфсиоидного типа. Исследованиями в культурах доказано, что *Ralfsia bornetii* и *R. clavata* являются не самостоятельными видами, а формами развития в жизненном цикле *Petalonia* (Edelstein и др., 1970).

Представители продвинутых порядков этой ветви в своем индивидуальном развитии проявляют черты сходства не только с представителями эктокарповых, но и с ближайшими предками. Есть указания, что *Litosiphon* в процессе развития проходит стадию *Phloeospora* (Fritsch, 1945). *Asperococcus*, *Striaria*, *Litosiphon*, *Desmotrichum* и *Punctaria* на ранних стадиях развития кладомного таллома едва ли различимы. Молодая фертильная *Ralfsia* неотличима от *Hecatonema* (Loiseaux, 1967а). На первичном диске *Cladostephus* (пример из другой эволюционной линии) вначале развивается вертикальный побег типа *Sphacelaria*, затем второй — типа *Halopteris* и лишь позднее — третий побег типа *Cladostephus*. Первые два вскоре прекращают свой рост; третий растет, развивается и завершает свой рост размножением (Sauvageau, 1907а, 1908а, б, 1909).

Эти и многие другие данные свидетельствуют об эволюции линии *Ectocarpales* путем надстроек, или анаболий (Северцов, 1932, 1934). При этом исходный тип организации, эктокарпоидный, в продвинутых группах сохранился преимущественно в протонеме сложно организованного слоевища спорофита и в проталлии гаметофита.

Из сказанного следует, что эволюция шла от изоморфных циклов развития путем надстроек к гетероморфным. При этом надстройки у бурых водорослей происходили главным образом в слоевище спорофита (*Chordariales*, *Dictyosiphonales*) и меньше — в слоевище гаметофита (*Scytesiphonales*).

С этой точки зрения становится понятным сходство протонемы, структуры, возникающей в процессе индивидуального развития, и проталлия, формы развития в жизненном цикле. Связующим звеном между обоими образованиями является плетизмоталлий, фертильная протонема, который образуется в результате приобретения протонемой автономности, свойственной организму.

От эктокарпоидного предка произошли также кутлериевые. Но если *Chordariales*, *Dictyosiphonales* и *Scytesiphonales* возникли от водорослей гетеротрихальной организации (предположительно от мирионемовых, имеющих аполярную эмбриоспору), то *Cutleriales*, очевидно, возникли от собственно эктокарповых, обладающих полярной эмбриоспорой (тип организации — *Ectocarpus*). В пользу этого свидетельствует то, что эмбриоспора кутлериевых прорастает с образованием вертикальной нити и первичного ризоида, а сама *Cutleria* на ранних стадиях постэмбрионального развития напоминает *Ectocarpus*, особенно в случае неотении, когда

на стадии однорядной нити она образует органы размножения — многоклеточные спорангии эктокарпойдного типа (Sauvageau, 1898, 1908в).

Мнение о том, что эволюция цикла развития в этой группе шла путем редукции стелющейся паренхимной части слоевища у гаметофита и однорядной вертикальной части у спорофита (Fritsch, 1945; Feldmann, 1952; Chapman, 1962), нам кажется малоубедительным (биологически неоправданным) и не более правомочным, чем наше предположение, согласно которому только спорофит претерпел значительные изменения в результате резкой смены способа роста, путем девиаций (Северцов, 1932, 1934). Доказательства в пользу той или другой точки зрения могут быть получены путем тщательного изучения цикла развития кутлериевых на современном уровне исследования таких вопросов.

Итак, в порядке *Cutleriales* эволюция шла путем девиаций: корковый спорофит *Cutleria* образовался в результате резкого изменения характера роста на ранних стадиях постэмбрионального периода в онтогенезе предковой формы. От этой формы в настоящее время сохранился лишь «столбик» у спорофита (*Aglaozonia*), возникающий в результате прорастания зиготы и прекращающий свой рост с возникновением инициальной клетки коркового слоевища.

Свообразную группу по своему происхождению представляют порядки *Sporochinales*, *Desmarestiales* и *Laminariales*. Они имеют сходно построенный гаметофит, менее всего редуцированный у спорохновых и более всего — у ламинариевых. Эти порядки по всем признакам начальных стадий развития гаметофита произошли от эктокарпойдного гетерогамного предка путем значительной редукции его слоевища и превращения многоклеточного антеридия в одноклеточный; при крайних проявлениях редукции одноклеточной женский гаметофит превращается в оогоний. Расхождение эволюционного пути на три ветви произошло в результате развития спорофита по следующим трем схемам. У спорохновых возникла однорядная паренхимная интеркалярная горизонтальная меристема, у десмарестиевых — однорядная интеркалярная вертикальная меристема. Что касается ламинариевых, то в этой группе короткая нить на стадии 2—8 клеток в результате продольных делений превратилась в паренхимное пластинчатое образование, в котором затем выделилась интеркалярная многорядная паренхимная меристема. Таким образом, различия в характере меристемы стали основой анатомо-морфологических особенностей этих порядков.

Наибольшие изменения претерпели несомненно ламинариевые. От общего со спорохновыми и десмарестиевыми предка их отделяет, по-видимому, еще одна предковая форма, спорофит которой имел паренхимное слоевище. От этого предка эволюция, вероятнее всего, шла путем архаллаксиса.

В другой эволюционной линии бурых водорослей нить образовалась не сразу, так как вначале эмбриоспора, по-видимому, образовывала многоклеточное паренхимное слоевище, на котором позднее возникла и эволюционно закрепилась однорядная нить. Само многоклеточное образование не могло быть крупным и скорее всего состояло из небольшого числа клеток, так как крупный многоклеточный автотрофный организм с неограниченным ростом, состоящий из неспециализированных клеток, не мог быть эволюционно перспективным образованием. Таким образованием оказалась нить.

Эволюция нити шла, как уже говорилось, путем взаимодействия двух противоположных процессов: роста и его ингибиции. В результате этого возникли ныне существующие моно- и полисифонные структуры, состоящие из систем нитей с ограниченным и неограниченным ростом. Одновременно шел процесс специализации.

Паренхимные структуры у водорослей также возникли из нити, т. е. вторично. Их формирование, по-видимому, стало возможным лишь при наличии некоторого «запаса» специализации, «накопленного» эволюировавшей нитью.

К линии, идущей от первично паренхимных структур, мы можем отнести *Tilopteridales*, *Dictyotales*, *Fucales* и *Sphacelariales*, у которых спора в результате дробления образует диск или нодулу. В этой линии можно выделить также две ветви развития: *Tilopteridales*, *Dictyotales*, *Fucales* и *Sphacelariales*.

Тилоптериевые характеризуются моно- и олигосифонным нитчатым строением, интеркалярным ростом, оогамным половым процессом и бесполым размножением двух-, четырех-, многоядерными моноспорами (Reinke, 1889; Sundene, 1966). От них, по-видимому, возникли диктиотовые, бесполое размножение которых осуществляется тетраспорами и имеет сходные черты с таковым у тилоптериевых.

Наличие у гамет одного из представителей диктиотовых, *Dictyota*, только одного хорошо развитого жгутика не противоречит объединению порядка *Dictyotales* в одну филетическую группу с порядками *Fucales* и *Tilopteridales* по двум причинам. Прежде всего исследователям удавалось наблюдать у *Dictyota*rudiment второго жгутика или два базальных тельца, в случае отсутствия одного из жгутиков, и даже развитый жгутик (Delf, 1939; Manton и др., 1953; Manton, 1959). Кроме того, среди бурых водорослей, имеющих разную степень родства (вплоть до представителей одного рода и даже вида), изменчивость длины жгутиков настолько распространена, что она не может расцениваться как существенный таксономический признак.

Согласно гипотезе Ю. Е. Петрова (1963а, б, 1964, 1965, 1967), выстилающий слой концептакула фукусовых гомологичен диплоидному гаметофиту, возникшему путем прорастания споры *in situ*.

Инициальная клетка концептакула вначале дробится, как и эмбриоспора в этой линии развития, и образует однорядный язычок, который превращается в волосок (последний может не развиваться). И если дробящуюся инициальную клетку концептакула считать образованием, гомологичным эмбриональной нодуле, то волосок, образующийся из язычка, гомологичен первичному волоску водорослей, нередко возникающему в начале их постэмбрионального развития, из которого иногда образуется кладомное слоевище. Эта генетическая связь первичного волоска и слоевища позволяет связать волосок, а вместе с ним и язычок концептакула, с однорядной нитью предкового организма.

У части фукусовых (пор. *Fucales*) инициальная клетка концептакула могла произойти из моноспорангия. У *Ascoseira mirabilis* (пор. *Ascoseirales*) она скорее всего произошла из споры одноклеточного спорангия (Петров, 1963а, б), так как у этого вида спорангимальные клетки (гомологи спорангия) делятся на 4—8 частей и продукты деления, находясь в материнской клетке, одеваются собственными оболочками. Материнская клетка при этом разрушается и одна из дочерних клеток, гомолог споры, разрастается в выстилающий слой концептакула. У *Durvillea antarctica* (пор. *Durvilleales*) инициальная клетка концептакула закладывается в основании нитей меристодермы, и поэтому концептакул имеет эндогенное происхождение. В порядках *Fucales* и *Ascoseirales* инициальная клетка концептакула образуется из клеток поверхностного слоя и концептакул имеет экзогенное происхождение (Петров, 1967).

Указанные принципиальные различия в заложении выстилающего слоя концептакула у фукусовых дают основание считать эту группу полифилетической, объединяющей водоросли, предки которых имели бесполое размножение спорами (возможно, зооспорами) и моноспорами. Эта мысль находит подтверждение в существовании явно конвергентных представителей другой эволюционной линии (*Notheia*, *Splachnidium*). В связи с этим отметим, что у *Notheia* единственная инициальная клетка концептакула могла произойти из базальной клетки меристемы волоска.

Вторую ветвь, параллельную тилоптериевым (рис. 2), образуют *Sphacelariales*. Этот порядок характеризуется апикальным ростом, изоморфным гаплодиплофазным циклом развития, оогамией, гетерогамией и изогамией и бесполым размножением зооспорами, образующимися

в одноклеточных спорангиях (Reinke, 1891; Sauvageau, 1907б; Moore, 1953; Hoek a. Flinterman, 1968, и др.).

Перейдем теперь к оценке некоторых, наиболее признанных систем бурых водорослей.

Широко используемой является система Килина (Kylin, 1933, 1937), в основу которой положены различия в жизненных циклах и морфологическом строении водорослей. По сходству в жизненных циклах этот автор от общего предка выводит три эволюционные линии. Эти линии представлены им как классы *Isogeneratae*, *Heterogeneratae* и *Cyclosporaeae*. В классе *Heterogeneratae*, в соответствии с нитчатой или паренхимной организацией таллома, различаются подклассы *Haplostichineae* и *Polystichineae*. В системе Килина 12 порядков, из которых *Tilopteridales*, *Punctariales*, *Laminariales* и *Fucales* выделены самим автором. Каждый порядок установлен на основании характера размножения и роста.

Филогенетическая схема Смита (Smith, 1938) от схемы Килина существенно отличается только тем, что от общего двужгутикового предка этот автор ведет две линии эволюции: одну с изоморфным чередованием форм развития в жизненном цикле, другую — с гетероморфным. Родственные связи *Fucales* ему не ясны. Смит полагает, что у фукусовых выпала одна из форм развития — гаметофит. Он высказал мысль о дифилетическом развитии бурых водорослей.

В схеме Папенфусса (Papenfuss, 1951), являющейся незначительной модификацией системы Килина, от общего предка, *Ectocarpales*, идут пять эволюционных линий (группы водорослей с паренхимным строением слоевища и изоморфным циклом, с паренхимным строением и гетероморфным циклом и псевдопаренхимные с гетероморфным циклом развития).

Итак, рассмотренные схемы эволюции бурых водорослей основаны на изучении и сравнении жизненных циклов и структуры слоевища в постэмбриональном периоде развития. Однако нам представляется наиболее вероятным и естественным параллелизм развития их структур, который известен в несомненно разных по происхождению группах водорослей, таких как *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Chlorophyta*, *Rhodophyta* и *Phaeophyta*.

Ветвь эктокарповых водорослей с наиболее ясными родственными связями (*Ectocarpales*, *Dictyosiphonales* и *Chordariales*) демонстрирует эволюцию жизненного цикла от изоморфного к гетероморфному путем надставок (анаболий); причем в возникновении надставок важную роль, по-видимому, сыграл температурный фактор (Hoek a. Flinterman, 1968; Loiseaux, 1969, и др.).

Учитывая эти данные, в своей интерпретации эволюции и родственных связей у водорослей мы исходим из анализа не только постэмбрионального развития, но и ранних стадий развития (эмбриональный период).

В нашей схеме (рис. 2) мы рассматриваем порядки в понимании Килина, за исключением *Dictyosiphonales* и *Fucales*. Вслед за Папенфуссом (1947, 1951) мы считаем целесообразным включение порядка *Punctariales* в порядок *Dictyosiphonales*. Единственным основанием для разделения пунктиаревых и диктиосифоновых на уровне порядков явилось для Килина различие в способе их роста: у *Dictyosiphonales* он апикальный, у *Punctariales* — интеркалярный (Kylin, 1933). Однако этот же автор (Kylin, 1940) включает в порядок *Chordariales* как формы с интеркалярным ростом, так и формы с апикальным ростом (*Spermatocochnaceae*). Кроме того, существуют убедительные доказательства происхождения апикального роста из интеркалярного; более того, у некоторых представителей диктиосифоновых в ранних стадиях онтогенеза наблюдается развитие апикальной клетки из базальной клетки интеркалярной меристемы волоска (Sauvageau, 1929). Фукусовые водоросли представлены в схеме порядками *Fucales*, *Ascoseirales* и *Durvilleales* (последние два выделены Петровым (1964, 1965) на основании различий

в способе роста и возникновении концептакулов). Однако явно приспособительный характер такого образования как концептакул и вследствие этого существование конвергентных по этому признаку форм другой эволюционной линии, отсутствие данных об эмбриональном развитии представителей этих порядков и сведений о природе органов размножения у *Ascoseira mirabilis* не дают нам полной уверенности в принадлежности указанных порядков к линии развития тилоптериевых водорослей; это и отражено в схеме.

В нашу филогенетическую схему мы включаем также порядок *Scyotosiphonales*. Он выделен Фельдманом на основании строения хроматофора и предположения о существовании у этой группы гаплофазного цикла с зиготической редукцией (Feldmann, 1949). Однако эти водоросли достойны ранга порядка по другой причине. Недавно у *Scyotosiphonales* было обнаружено чередование макрогаметофита с микроспорофитом (Nakamura, 1965; Tatewaki, 1966).

## Выводы

1. Индивидуальное развитие у многоклеточных водорослей определяется взаимодействием двух противоположных процессов: роста и его ингибции, и подразделяется на несколько периодов: 1) предзародышевый; 2) эмбриональный, или период формирования археталлия и протонемы; 3) постэмбриональный, или период формирования проталлия и кладомного слоевища; 4) период размножения и 5) период старения.

2. Периоды формирования многоклеточного, анатомически и морфологически сложно дифференцированного организма (2-й и 3-й) разграничиваются по изменению способов роста.

3. Эволюция жизненных циклов водорослей идет от изоморфных к гетероморфным путем надставок; обратный ход эволюции — от гетероморфных циклов к изоморфным — следует рассматривать как частный случай, как результат неотении.

4. Ранние этапы онтогенеза свидетельствуют о дифилетическом происхождении современных *Phaeophyta*.

5. Современные *Phaeophyta* произошли от первично- и вторичнонитчатых предков. В основе современных анатомо-морфологических структур этой группы лежит нитчатая структура.

6. Сравнение эмбриональных стадий развития позволяет проследить родственные связи *Phaeophyta* и представить систему этой группы в следующем виде:

Отдел	<i>Phaeophyta</i>
Класс	<i>Phaeosporophyceae</i>
Подкласс	<i>Ectocarpophycidae</i>
Порядки:	<i>Ectocarpales</i> , <i>Cutleriales</i> , <i>Chordariales</i> , <i>Dictyosiphonales</i> , <i>Scyotosiphonales</i>
Подкласс	<i>Laminariophycidae</i>
Порядки:	<i>Sporochnales</i> , <i>Desmarestiales</i> , <i>Laminariales</i>
Класс	<i>Cyclosporophyceae</i>
Порядки:	<i>Sphaerelariales</i> , <i>Tilopteridales</i> , <i>Dictyotales</i> , <i>Ascoseirales</i> , <i>Durvilleales</i> , <i>Fucales</i> .

## ЛИТЕРАТУРА

Виноградова К. Л. (1969). Ульвовые водоросли (порядок *Ulvales*, *Chlorophyta*) морей СССР (монографический обзор). Канд. диссерт. БИН, Л. — Перещенко Л. П. (1967). *Rhodomela larix* (Turn.) C. Ag. на советском побережье Тихого океана. Нов. сист. низш. раст. — Петров Ю. Е. (1963а). Развитие кон-

цептакулов у *Ascoseira mirabilis* Skottsb. и происхождение фукусовых водорослей (*Cyclosporeae*). Бот. ж., 48, 9.—Петров Ю. Е. (1963б). Смена форм развития и происхождение органов полового размножения у циклоспоровых (фукусовых) водорослей. Канд. диссерт. БИН, Л.—Петров Ю. Е. (1964). К систематике класса *Cyclosporophyceae* (*Phaeophyta*). Нов. сист. низш. раст.—Петров Ю. Е. (1965). Систематическое положение сем. *Durvilleaceae* (*Phaeophyta*). Нов. сист. низш. раст.—Петров Ю. Е. (1967). Развитие концептакулов (скафидиев) у *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. и *Durvillea antarctica* (Chamisso) Hariot. Бот. ж., 52, 3.—Северцов А. Н. (1932). Естественный подбор и филэмбриогенез. Природа, 11—12.—Северцов А. Н. (1934). Морфологические закономерности эволюционного процесса. Теория филэмбриогенеза и вопрос об эволюции онтогенеза многоклеточных животных. Соц. реконстр. и наука, 3.—Ardré F. (1967). Remarques sur la structure des *Pterosiphonia* (Rhodomélacées, Céramiales) et leur rapports systématiques avec les *Polysiphonia*. Rev. alg., 9, 1.—Ardré F. (1969). Remarques et précisions sur le genre *Aphanocladia* Falk. (Rhodomélacées—Céramiales). C. r. Acad. sci., 269, 18.—Bilding C. (1963). A critical survey of european taxa in *Ulvales*. I. Opera bot., 8, 3.—Bilding C. (1968). A critical survey of european taxa in *Ulvales*. II. Bot. Notiser, 121, 4.—Boillot A. (1961). Recherches sur la mode de développement des spores et la formation de la fronde adulte chez les Champiacées (Rhodophycées, Rhodymeniales). Rev. génér. bot., 68, 810.—Boillot A. (1963). Recherches sur le mode de développement des spores du genre *Gelidium* (Rhodophycées, Gélidiales). Rev. génér. bot., 70, 825.—Boillot A. (1965). Sur l'alternance de générations hétéromorphes d'une Rhodophycée, *Halarachnion ligulatum* (Woodw.) Kütz. C. r. Acad. sci., 261, 20.—Boillot A. (1967). Sur le développement des carpospores de *Naccaria wiggii* (Turner) Endlicher et de *Atractophora hypnoides* Crouan. C. r. Acad. sci., 264, 2.—Boillot A. (1968). Sur l'existence d'une tétrasporophyte dans le cycle de *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona, *Nemalionales*. C. r. Acad. sci., 266, 18.—Boillot A. (1969). Sur le développement des téraspores et l'édification du gametophyte chez *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona, Rhodophycées (*Nemalionales*). C. r. Acad. sci., 268, 2.—Caram B. (1968). Sur la reproduction du *Spermatochonus paradoxus* en Suède. C. r. Acad. sci., 266, 18.—Chapman V. J. (1962). The algae.—Chemin E. (1937). Le développement des spores chez les Rhodophycées. Rév. génér. bot., 49, 580—582.—Chiara M. (1961). Life cycle of the bonnemaisoniaceous algae in Japan (1). Sci. rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, 10, 153.—Chiara M. (1962). Life cycle of the bonnemaisoniaceous algae in Japan (2). Sci. rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, 11, 161.—Chiara M. a. S. Kamura. (1963). On the germination of tetraspores of *Gelidiella acerosa*. Phycology, 3, 2.—Codomier L. (1967). Systématique, morphologie, anatomie et reproduction de l'espèce *Neurocaulon grandifolium* Rodriguez (Gigartinale, Furcellariacée). Vie et milieu, 18, 3.—Codomier L. (1969). Sur l'alternance de générations hétéromorphes du *Neurocaulon grandifolium* Rodriguez (Rhodophycée, Gigartinale). C. r. Acad. sci., 269, 12.—Dangeard P. (1963). Recherches sur le cycle évolutif de quelques Scytoniphonacées. Botaniste, 46, 1—3.—Dangeard P. (1965a). Sur le cycle évolutif de *Lithosiphon pusillus* (Carm.) Harvey. Botaniste, 49, 1—4.—Dangeard P. (1965b). Sur un *Myriotrichia* Harvey récolté à Saint Vaast la Hougue (Cotentin). Le Botaniste, 49, 1—4.—Dangeard P. (1966a). Sur le *Punctaria crouanii* (Thuret) Bornet, récolté à Soulac et sur son développement. Le Botaniste, 49, 1—6.—Dangeard P. (1966b). Sur la présence d'une pléthysmophalle chez le *Leptonematella fasciculatum* (Reinke) Silva. C. r. Acad. sci., 263, 22.—Delf M. (1939). The systematic position of the Fucales. New Phytologist, 38.—Edelstein T., L. C. M. Chen a. I. Mc Lachlan. (1970). The life cycle of *Ralfsia clavata* and *R. bornetii*. Canad. J. bot., 48, 3.—Evans L. V. a. A. O. Christie. (1970). Studies on the ship-fouling alga *Enteromorpha*. I. Aspects of the fine-structure and biochemistry of swimming and newly settled zoospores. Ann. bot., 34, 135.—Feldmann G. (1967). Le genre *Cordylecladia* J. Ag. (Rhodophycées, Rhodymeniales) et sa position systématique. Rev. génér. bot., 74, 878.—Feldmann J. (1949). L'ordre des Scytoniphonales. Soc. Hist. Natur. l'Afr. Nord, Mém. Hors-sér., 2.—Feldmann J. (1952). Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. Rev. cyt. et biol., vég., 13, 1—2.—Fries L. (1969). The sporophyte of *Nemalion multifidum* (Weber et Mohr). J. Ag. found on the swedish west coast. Svensk. bot. tidskr., 63, 1.—Fritsch F. E. (1945). The structure and reproduction of the algae. II.—Gaillard J. (1968). Quelques caractères différenciels des genres *Dictyota* et *Dilophus* des côtes de France. Bull. Lab. mar. Dinard, 1, 1.—Hamel G. (1931—1939). Phéophycées de France, I—V.—Hayashida F. (1967). Studies on the germination of spores in the members of the *Cryptonemiales*. II. Germination of carpospores in certain species of *Grateloupia*. Bull. nat. sci. mus. Tokyo, 10, 1.—Hoek C. van. a. Flinterman. (1968). The life-history of *Sphacelaria furcigera* Kütz. (*Phaeophyceae*). Blumea, 16, 1.—Inagaki K. (1958). A systematic study of the order *Chordariales* from Japan and its vicinity. Sci. pap. Inst. alg. res. fac. sci. Hokkaido univ. 4, 2.—Inoh S. (1936). On tetraspore formation and its germination in *Dictyopteris divaricata* Okam., with special reference to the mode of rhizoid formation. Sci. pap. Inst. alg. res. fac. sci. Hokkaido univ. 1, 2.—Kanda T. (1936). On the gametophytes of some Japanese species of *Laminariales*. I. Sci. pap. Inst. alg. res. fac. sci. Hokkaido univ., 1, 2.—Kanda T. (1938). On the gametophytes of some species of *Laminariales*. II. Sci. pap. Inst. alg. res.

fac. sci. Hokkaido univ., 2, 1. — Kanda T. (1944). On the some gametophytes of some japanese species of *Laminariales*. V. Sci. pap. Inst. alg. res. fac. sci. Hokkaido univ., 3, 1. — Kumagae H. (1968). Morphogenesis in *Dictyotales*. VI. Tetraspore germination of *Dictyopteris prolifera* (Okam.) Okam. and *Pachydictyon coriaceum* (Holms) Okam. Bull. Japan. soc. phycol., 16, 3. — Kylin H. (1933). Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Lunds univ. Årsskr., avd. 2, 29, 7. — Kylin H. (1937). Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte einiger Phaeophyceen. Lunds univ. Årsskr., avd. 2, 33, 1. — Kylin H. (1940). Die Phaeophyceenordnung *Chordariales*. Lunds univ. Årsskr., avd. 2, 36, 9. — Kylin H. (1956). Die gattungen der Rhodophyceen. — Larpe J. P. (1968). Croissance et morphogenèse du thalle du *Draparnaldia mutabilis* (Roth) Bory. Étude prelim. C. r. Acad. sci., 266, 14. — Laur M.-H. (1966). Sur le développement des carpospores de *Lemanea catenata* (Kütz.) Sirod. C. r. Acad. sci., 263, 21. — L'Hardy-Halos M.-Th. (1966). Sur le développement expérimental des pleuridies chez quelques *Antithamnion* (Rhodophycées — Céramiacées). C. r. Acad. sci., 263, 3. — L'Hardy-Halos M.-Th. (1970). Recherches sur les Céramiacées (Rhodophycées — Céramiales) et leur morphogenèse. I. Structure, d'appareil végétatif et des organes reproducteurs. Rev. génér. bot., 77, 911—913. — Liddle L. B. (1968). Reproduction in *Zonaria farlowii* I. Gametogenesis, sporogenesis, and embryology. J. phycol., 4, 4. — Loiseaux S. (1966). Sur le cycle de développement de l'*Ascocyclus hispanicus* (Phéophycées, Myrionématacées) et la formation en culture de stades coccoides. C. r. Acad. sci., 262, 1. — Loiseaux S. (1967a). Morphologie et cytologie des Myrionématacées. Critères taxonomique. Rev. génér. bot., 74, 878. — Loiseaux S. (1967b). Recherches sur le cycles de développement des Myrionématacées (Phéophycées). I—II. Hécatonématacées et Myrionématacées. Rev. génér. bot., 74, 882. — Loiseaux S. (1968). Recherches sur le cycles de développement des Myrionématacées (Phéophycées). III. Tribu des Ralfsiées. IV. Conclusions générales. Rev. génér. bot., 75, 889. — Loiseaux S. (1969). Sur une espèce de *Myriotrichia* obtenue en culture à partir des zoides d'*Hecatonema maculans* Sauv. Phycology, 8, 1. — Mantton J. (1959). Observations on the internal structure of the spermatozoid of *Dictyota*. J. exper. bot., 10, 30. — Mantton J., B. Clarke a. A. D. Greenwood. (1953). Further observations with the electron microscope on spermatozoids in the brown algae. J. exper. bot., 4, 12. — Moore L. B. (1953). Oogamy in *Sphacelariales*. Proceed. Seventh intern. bot. congr., Stockholm, 12—20 VII 1950, taxon., crypt., 8. — Moss B. (1967). The culture of fertile tissue of *Fucus vesiculosus*. Brit. phycol. bull., 3, 2. — Moss B. (1968). The transition from vegetative to fertile tissue in *Fucus vesiculosus*. Brit. phycol. bull., 3, 3. — Nakamura Y. (1965). Development of zoospores in Ralfsia-like thallus, with special reference to the life cycle of the *Scytoniphonales*. Bot. mag. Tokyo, 48, 921. — Nizamuddin M. a. H. B. S. Womersley. (1960). Structure and systematic position of the australian brown algae *Notheia anomala*. Nature, 187, 4738. — Papenfuss G. F. (1947). Extension of the brown algal order *Dictyosiphonales* to include the *Punctariales*. Bull. Torrey bot. club, 74, 5. — Papenfuss G. F. (1951). Problems in the classification of the marine algae. Svensk bot. Tidskr., 45, 1. — Prakasa C. S. (1956). The life-history and reproduction of *Polyides caprinus* (Gunn.) Papenf. Ann. bot., 20, 78. — Ramus J. (1969). The developmental sequence of the marine red alga *Pseudogloiocephloe* in culture. Univ. California publ. bot., 52, 28. — Reinken J. (1889). Ein fragment aus der Naturgeschichte der Tilopteriden. Bot. Ztg., 47. — Reinken J. (1891). Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Morphologie Sphacelariaceen. Bibl. bot., 23. — Sauvageau C. (1895). Note sur l'*Ectocarpus pusillus* Griffits. J. bot., 9, 15—17. — Sauvageau C. (1898). Sur l'origine du thalle des Cutleriacées. C. r. Acad. sci., 126, 1. — Sauvageau C. (1907a). Sur la germination et les affinités des *Cladostephus*. C. r. Soc. biol., 62, 1. — Sauvageau C. (1907b). Sur la sexualité de l'*Halopteris (Stylocaulon) scoparia*. C. r. Soc. biol., 62, 1. — Sauvageau C. (1908a). Nouvelles observations sur la germination du *Cladostephus verticillatus*. C. r. Soc. biol., 64, 1. — Sauvageau C. (1908b). Sur le développement de l'*Halopteris (Stylocaulon) scoparia*. C. r. Soc. biol., 65, 2. — Sauvageau C. (1908c). Sur la germination des zoospores de l'*Aglaozonia melanoides*. C. r. Soc. biol., 64, 1. — Sauvageau C. (1909). Sur le développement échelonné de l'*Halopteris (Stylocaulon Kütz.) scoparia* Sauv. et remarques sur le *Sphacelaria radicans* Harv. J. bot., sér. 2, 2, 2—3. — Sauvageau C. (1915a). Sur la sexualité hétérogamique d'une laminaire (*Saccorhiza bulbosa*). C. r. Acad. sci., 161, 2. — Sauvageau C. (1915b). Sur les débuts du développement d'une laminaire (*Saccorhiza bulbosa*). C. r. Acad. sci., 161, 2. — Sauvageau C. (1916a). Sur les gamétophytes de deux laminaires (*L. flexicaulis* et *L. saccharina*). C. r. Acad. sci., 162, 1. — Sauvageau C. (1916b). Sur la sexualité hétérogamique d'une laminaire (*Alaria esculenta*). C. r. Acad. sci., 162, 1. — Sauvageau C. (1928). Sur la question du *Tilopteris mertensii* Kütz. C. r. Acad. sci., 186, 19. — Sauvageau C. (1929). Sur le développement de quelques phéosporées. Bull. Stat. biol. d'Arcachon, 26. — Schreiber E. (1932). Über die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Desmarestiaceen. Zeitschr. bot., 25. — Smith G. M. (1938). Cryptogamic botany. I. Algae and Fungi. — Sundene O. (1966). *Haplospora globosa* Kjellm. and *Scaphospora speciosa* Kjellm. in culture. Nature, 209, 5026. — Swale E. M. F. (1962). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 26, 101. — Tatewaki M. (1966). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1967). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 27, 101. — Tatewaki M. (1968). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1969). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 28, 101. — Tatewaki M. (1970). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1971). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 29, 101. — Tatewaki M. (1972). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1973). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 30, 101. — Tatewaki M. (1974). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1975). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 31, 101. — Tatewaki M. (1976). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1977). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 32, 101. — Tatewaki M. (1978). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1979). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 33, 101. — Tatewaki M. (1980). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1981). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 34, 101. — Tatewaki M. (1982). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1983). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 35, 101. — Tatewaki M. (1984). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1985). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 36, 101. — Tatewaki M. (1986). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1987). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 37, 101. — Tatewaki M. (1988). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1989). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 38, 101. — Tatewaki M. (1990). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1991). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 39, 101. — Tatewaki M. (1992). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1993). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 40, 101. — Tatewaki M. (1994). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1995). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 41, 101. — Tatewaki M. (1996). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1997). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 42, 101. — Tatewaki M. (1998). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (1999). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 43, 101. — Tatewaki M. (2000). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2001). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 44, 101. — Tatewaki M. (2002). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2003). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 45, 101. — Tatewaki M. (2004). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2005). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 46, 101. — Tatewaki M. (2006). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2007). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 47, 101. — Tatewaki M. (2008). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2009). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 48, 101. — Tatewaki M. (2010). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2011). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 49, 101. — Tatewaki M. (2012). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2013). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 50, 101. — Tatewaki M. (2014). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2015). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 51, 101. — Tatewaki M. (2016). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2017). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 52, 101. — Tatewaki M. (2018). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2019). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 53, 101. — Tatewaki M. (2020). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2021). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 54, 101. — Tatewaki M. (2022). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2023). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 55, 101. — Tatewaki M. (2024). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2025). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 56, 101. — Tatewaki M. (2026). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2027). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 57, 101. — Tatewaki M. (2028). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2029). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 58, 101. — Tatewaki M. (2030). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2031). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 59, 101. — Tatewaki M. (2032). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2033). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 60, 101. — Tatewaki M. (2034). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2035). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 61, 101. — Tatewaki M. (2036). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2037). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 62, 101. — Tatewaki M. (2038). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2039). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 63, 101. — Tatewaki M. (2040). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2041). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 64, 101. — Tatewaki M. (2042). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2043). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 65, 101. — Tatewaki M. (2044). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2045). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 66, 101. — Tatewaki M. (2046). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2047). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 67, 101. — Tatewaki M. (2048). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2049). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 68, 101. — Tatewaki M. (2050). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2051). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 69, 101. — Tatewaki M. (2052). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2053). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 70, 101. — Tatewaki M. (2054). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2055). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 71, 101. — Tatewaki M. (2056). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2057). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 72, 101. — Tatewaki M. (2058). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2059). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 73, 101. — Tatewaki M. (2060). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2061). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 74, 101. — Tatewaki M. (2062). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2063). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 75, 101. — Tatewaki M. (2064). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2065). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 76, 101. — Tatewaki M. (2066). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2067). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 77, 101. — Tatewaki M. (2068). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2069). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 78, 101. — Tatewaki M. (2070). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2071). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 79, 101. — Tatewaki M. (2072). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2073). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 80, 101. — Tatewaki M. (2074). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2075). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 81, 101. — Tatewaki M. (2076). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2077). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 82, 101. — Tatewaki M. (2078). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2079). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 83, 101. — Tatewaki M. (2080). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2081). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 84, 101. — Tatewaki M. (2082). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2083). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 85, 101. — Tatewaki M. (2084). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2085). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 86, 101. — Tatewaki M. (2086). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2087). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 87, 101. — Tatewaki M. (2088). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2089). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 88, 101. — Tatewaki M. (2090). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2091). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 89, 101. — Tatewaki M. (2092). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2093). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 90, 101. — Tatewaki M. (2094). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2095). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 91, 101. — Tatewaki M. (2096). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2097). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 92, 101. — Tatewaki M. (2098). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2099). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 93, 101. — Tatewaki M. (2100). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2101). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 94, 101. — Tatewaki M. (2102). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2103). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 95, 101. — Tatewaki M. (2104). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2105). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 96, 101. — Tatewaki M. (2106). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2107). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 97, 101. — Tatewaki M. (2108). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2109). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 98, 101. — Tatewaki M. (2110). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2111). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 99, 101. — Tatewaki M. (2112). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2113). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 100, 101. — Tatewaki M. (2114). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2115). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 101, 101. — Tatewaki M. (2116). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2117). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 102, 101. — Tatewaki M. (2118). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2119). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 103, 101. — Tatewaki M. (2120). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2121). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 104, 101. — Tatewaki M. (2122). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2123). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 105, 101. — Tatewaki M. (2124). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2125). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 106, 101. — Tatewaki M. (2126). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2127). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 107, 101. — Tatewaki M. (2128). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2129). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 108, 101. — Tatewaki M. (2130). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2131). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 109, 101. — Tatewaki M. (2132). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2133). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 110, 101. — Tatewaki M. (2134). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2135). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 111, 101. — Tatewaki M. (2136). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2137). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 112, 101. — Tatewaki M. (2138). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2139). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 113, 101. — Tatewaki M. (2140). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2141). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 114, 101. — Tatewaki M. (2142). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2143). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 115, 101. — Tatewaki M. (2144). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2145). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 116, 101. — Tatewaki M. (2146). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2147). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 117, 101. — Tatewaki M. (2148). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2149). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 118, 101. — Tatewaki M. (2150). Formation of crustaceus sporophyte with unilocular sporangia in *Scytoniphon lomentaria*. Phycology, 6, 1. — Tatewaki M. (2151). The development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. Ann. bot., 119, 101. — Tatewaki M. (2152

waki M. (1969). Culture studies on the life histories of some species of the genus *Monostroma*. Sci. pap. Inst. alg. res. fac. sci. Hokkaido univ., 1, 1.—Umezaki J. (1967). The tetrasporophyte of *Nemalion vermiculare* Suringar. Rev. algol., 9, 1.—Umezaki I. (1969). The germination of tetraspores of *Hildenbrandia prototypus* Nardo and its life history. J. Japan bot., 44, 1.—Umezaki I. a. Y. Yoneda. (1962). Morphological and embryonal studies of *Padina japonica* Yamada. Acta Phytotax. Geobot., 19, 2—3.—West I. A. (1968). Morphology and reproduction of the red alga *Acrochaetium pectinatum* in culture. J. phycol., 4, 2.—Wynne M. J. (1969). Life history and systematic studies of some pacific north american *Pheophyceae* (brownalgae). Univ. California publ. bot., 50.—Yamada Y. a. M. Tatewaki. (1965). New findings on the life history of *Monostroma zostericola* Tilden. Sci. pap. Inst. alg. res. fac. sci. Hokkaido univ., 5, 2.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

(Получено 26 XI 1971).

## SUMMARY

Individual development of multicellular algae can be divided into several periods: 1) proembryonic; 2) embryonic, or the period of formation of archethallus and protonema; 3) postembryonic, or the period of formation of prothallus and cladome thallus; 4) reproductive period and 5) the period of senescence.

The comparison of embryonic stages of development makes it possible to trace the phylogenetic relations of *Phaeophyta* and to present the taxonomy of this group somewhat different from existing systems.