

ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет»

П.Г. Ефимов

**Альгология и микология:
учебное пособие**



Москва – 2011

УДК 582.2
ББК 28.591
Е91

Ефимов П. Г.

Альгология и микология: учебное пособие. – Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 120 с.

Редактор: Е.Ю. Митрофанова, к.б.н.

В справочной форме в пособии представлены общие сведения о водорослях и грибах (т.е. о «низших растениях»). Во вводной части рассмотрены общебиологические вопросы, необходимые для понимания дальнейшего материала, и сведена основная терминология. Далее пособие построено по систематическому принципу. Для каждой группы приводятся отличительные признаки, особенности строения и размножения, сведения по экологии, показано положение на родословном древе и приведены рисунки наиболее известных представителей. В структуре изложения материала сделана попытка популяризации результатов современных исследований водорослей и грибов, основанных на молекулярных методах изучения родства организмов и симбиогенетической теории происхождения хлоропласта.

Пособие предназначено для преподавателей биологии, школьников профильных биологических классов, студентов.

ISBN 978-5-87317-791-2

©Ефимов П.Г., текст, иллюстрации, 2011.

ОГЛАВЛЕНИЕ

I. ВВОДНАЯ ЧАСТЬ	5
1. ОБЩИЕ ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ.....	5
2. СТРОЕНИЕ КЛЕТОК.....	5
Химический состав клеток.....	7
Оболочка клетки.....	7
Органеллы клетки	9
Цитоскелет клетки	12
Питание клеток.....	13
Эндосимбиоз.....	14
3. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК И РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ	16
Деление клеток	16
Размножение организмов	17
4. КЛАССИФИКАЦИЯ ОРГАНИЗМОВ.....	20
Правила классификации живых организмов.....	20
Прокариоты и эукариоты	21
Классификация эукариот.....	22
II. АЛЬГОЛОГИЯ.....	27
1. ВВЕДЕНИЕ В АЛЬГОЛОГИЮ.....	27
Строение талломов водорослей.....	27
Экология водорослей.....	29
Значение водорослей	31
Размножение водорослей	32
Классификация водорослей	34
Cyanobacteria – цианобактерии, или сине-зеленые водоросли	35
2. ВОДРОСЛИ С ПЕРВИЧНЫМ ХЛОРОПЛАСТОМ (НАСТОЯЩИЕ ВОДРОСЛИ).....	37
Образование первичного хлоропласта.....	37
Отдел Glaucophyta – глаукофитовые водоросли	39
Отдел Rhodophyta – красные водоросли, или багрянки.....	40
Отдел Chlorophyta – зеленые водоросли	44
Отдел Charophyta – харовые водоросли	50
3. ВОДРОСЛИ СО ВТОРИЧНЫМ ХЛОРОПЛАСТОМ.....	58
Образование вторичного хлоропласта	58
Вторичный симбиоз с участием зеленых водорослей.....	61
Отдел Euglenophyta – эвгленовые водоросли	61
Отдел Chlorarachniophyta – хлорарахниевые водоросли	63
Вторичный симбиоз с участием красных водорослей.....	63
Отдел Dinophyta – динофитовые водоросли, или динофлагелляты	64
Ciliata – Инфузории.....	66
Apicomplexa – Споровики	66

Отдел Cryptophyta – криптофитовые водоросли, или криптомонады...	66
Отдел Haptophyta – гаптофитовые водоросли	67
Heteroconta – гетероконтные, или разножгутиковые организмы	68
Отдел Bacillariophyta (=Diatomeae) – диатомовые водоросли	70
Отдел Phaeophyta – бурые водоросли.....	72
Отдел Xanthophyta – желто-зеленые водоросли.....	76
Отдел Chrysophyta – золотистые водоросли.....	77
III. МИКОЛОГИЯ.....	78
1. ВВЕДЕНИЕ В МИКОЛОГИЮ.....	78
Строение талломов грибов.....	78
Экология грибов.....	80
Значение грибов для человека	81
Размножение грибов	82
Классификация грибов	84
2. СЛИЗЕВИКИ.....	86
Отдел Mucormycota – настоящие слизевики, или миксомицеты	87
Отдел Dictyosteliomycota – клеточные слизевики, или диктиостелиевые	90
Организмы, исключенные из группы слизевиков по данным современных исследований.....	91
Plasmodiophorida – плазмодиофоровые, или паразитические слизевики.....	91
Acrasida – акразиевые слизевики	92
2. ГЕТЕРОКОНТНЫЕ ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ	93
Отдел Labyrinthulomycota – лабиринтуломицеты	93
Отдел Oomycota – оомицеты	94
3. НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ (FUNGI, ИЛИ MYCOTA).....	96
Отдел Chytridiomycota – хитридиомицеты.....	97
Отдел Zygomycota – зигомицеты.....	98
Отдел Ascomycota – аскомицеты, или сумчатые грибы	100
Отдел Basidiomycota – базидиомицеты, или базидиальные грибы	107
Анаморфные, или несовершенные грибы	111
4. ЛИШАЙНИКИ (LICHENES).....	112
УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ.....	116
ЛИТЕРАТУРА	120

I. ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

1. ОБЩИЕ ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ

Ботаника – наука о растениях. Зародившись в глубокой древности, она до сих пор имеет огромное значение для человека, поскольку растения по сей день обеспечивают людей пищей, лекарствами, строительным материалом и т.д. Благодаря существовавшим в прошлом и существующим сейчас растительным организмам сформирована среда нашего обитания.

Предметы изучения ботаники. В прошлом считалось, что мир живых существ с из мира растений и мира животных. Ботаника изучала мир растений, к которому в то время относили и грибы. В настоящее время грибы, а также организмы, имеющие внешнее сходство с ними, изучает специальная наука – **микология**, возникшая в XIX в. как ветвь ботаники. Водоросли изучает **альгология**.

Клетка. Живые организмы состоят из клеток. **Клетка** – элементарная единица живых организмов, обладающая собственным обменом веществ, способная к самостоятельному существованию, воспроизведению и развитию. Единственное исключение – вирусы, представляющие собой неклеточную форму жизни. В зависимости от количества клеток в составе тела, все организмы подразделяют на **одноклеточные** и **многоклеточные**.

Ткани и органы. Клетки, имеющие общее происхождение и выполняющие одни функции в организме, составляют **ткани** (например, покровная, проводящая, механическая и др.). Ткани, в свою очередь, образуют **органы** (стебель, лист, цветок и т.д.).

Низшие и высшие растения. Растения условно подразделяют на **низшие** и **высшие**. К низшим растениям относятся водоросли, грибы и лишайники. Высшие растения – это мхи, папоротникообразные и семенные растения. Низшие растения отличаются от высших отсутствием настоящих тканей и органов. Высшие растения произошли от низших.

Таллом. **Талломом** (=слоевищем) называют всё не расчлененное на органы тело низших растений. Для общей характеристики внешнего вида талломов низших растений используются понятия **типов талломов**. Выделяется несколько основных типов талломов одноклеточных и несколько типов талломов многоклеточных организмов.

2. СТРОЕНИЕ КЛЕТОК

Клетки различных организмов отличаются друг от друга по своему строению. Однако, основа строения клеток всех живых организмов сходна. Довольно

много особенностей имеют клетки бактерий. Подробно эти организмы мы не рассматриваем, поскольку их изучение не входит в программу данного курса. Некоторые основные особенности бактериальных клеток упоминаются в разделе «прокариоты и эукариоты».

Основные составные части клетки (рис. 1). Клетки эукариот окружены **оболочкой**, а внутри находится **цитоплазма**. Цитоплазма представляет собой густой водный раствор химических веществ, в котором находятся **органеллы** (=органониды) – различные оформленные внутриклеточные структуры.

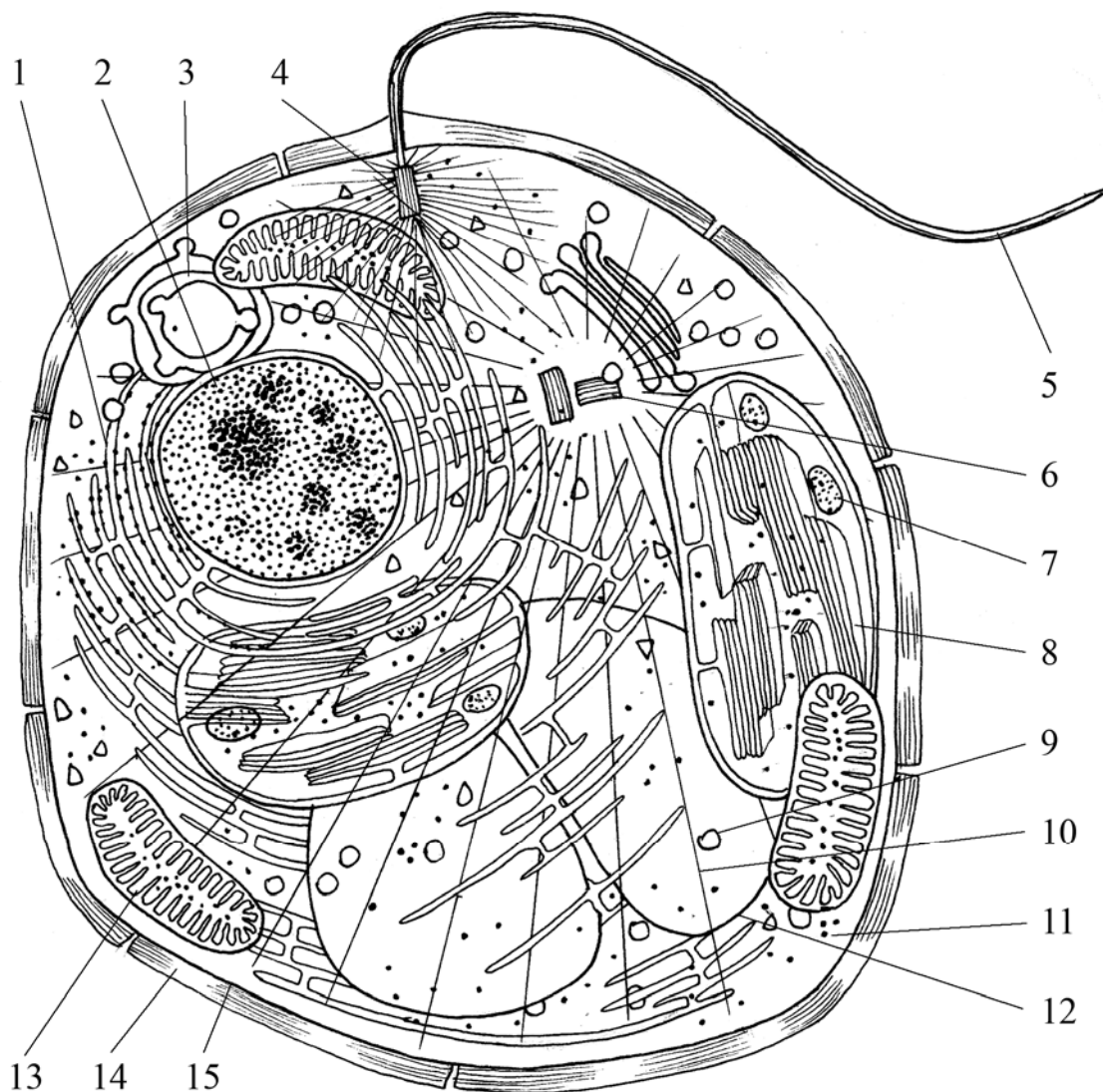


Рис. 1. Строение клетки (схематично).

1 – эндоплазматическая сеть; 2 – ядро; 3 – аппарат Гольджи; 4 – кинетосома; 5 – жгутик; 6 – клеточный центр; 7 – пиреноид; 8 – хлоропласт; 9 – мембранный пузырек; 10 – волокно цитоскелета; 11 – рибосомы; 12 – вакуоль; 13 – митохондрия; 14 – клеточная стенка; 15 – плазмалемма.

Химический состав клеток

Химический состав клеток. Основным химическим веществом клетки является вода. Помимо воды, в клетках живых организмов в большом количестве содержатся различные **органические вещества**, растворенные в воде или оформленные в твердые структуры. Из неорганических веществ в клетках присутствуют ионы различных солей (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Cl^- , CO_3^{2-} , HCO_3^- и другие).

Органические вещества, в отличие от неорганических, состоят в основном из атомов углерода и водорода, и отличаются большей молекулярной массой. Органические вещества могут быть **простыми** и **сложными**. Основные разновидности простых органических веществ, входящих в состав клеток – это **аминокислоты, сахара, жирные кислоты и нуклеотиды**. Их молекулярная масса обычно составляет 50-350 а.е.м. Сложные органические вещества состоят из соединенных друг с другом простых, их молекулярная масса варьирует от сотен до миллиардов а.е.м. Наиболее известны следующие сложные органические вещества: **белки**, состоящие из аминокислот, **полисахариды**, состоящие из сахаров, **липиды**, состоящие из жирных кислот, и **нуклеиновые кислоты**, состоящие из нуклеотидов. Различные органические вещества используются клеткой для построения разнообразных внутриклеточных структур, в качестве источников энергии, а также для регулирования различных химических процессов, происходящих внутри клеток. Назначение нуклеиновых кислот (**ДНК** – дезоксирибонуклеиновая кислота, и **РНК** – рибонуклеиновая кислота) состоит в хранении и реализации наследственной (=генетической) информации.

Оболочка клетки

Мембрана. Основа оболочки любой клетки – **клеточная мембрана (=плазмалемма)**. Мембрана состоит из липидов и белков. Она очень тонка, и одна не может поддерживать форму клетки. Клетки, окруженные только мембраной, называют **амебоидными клетками (=амебами)** из-за отсутствия у них постоянной формы. Амебы могут образовывать **псевдоподии (=ложноножки)** – выпуклости на поверхности клетки. Благодаря псевдоподиям они могут и медленно передвигаться. За исключением некоторых бактерий, плазмалемма всегда однослойная.

Функции клеточной мембраны. Роль плазмалеммы огромна. В первую очередь, она химически изолирует содержимое клетки от окружающей среды. В то же время, она регулирует транспорт – поступление химических соединений в клетку и из нее. Благодаря **рецепторным белкам**, встроенным в клеточную мембрану, клетка способна узнавать те или иные вещества и осуществлять их избирательный транспорт внутрь

или наружу, а также воспринимать химический состав среды и предметы, окружающие клетку.

Транспорт веществ через мембрану клетки осуществляется двумя путями: через белковые каналы в мембране клетки или путем заключения веществ в мембранные пузырьки (рис. 2). Процесс отпочковывания мембранного пузырька от клеточной мембраны, сопровождающийся захватом пищи, называется **эндоцитозом**. Эндоцитоз приводит к формированию пищеварительной вакуоли. Различают **пиноцитоз** – захват жидкости, и **фагоцитоз** – захват твердых тел, в том числе целых организмов. Непереваренные остатки выводятся из клетки путем **экзоцитоза**. При экзоцитозе пузырек сливается с плазмалеммой, а его содержимое оказывается снаружи клетки. Экзоцитоз служит также для выведения определенных веществ в окружающую среду.

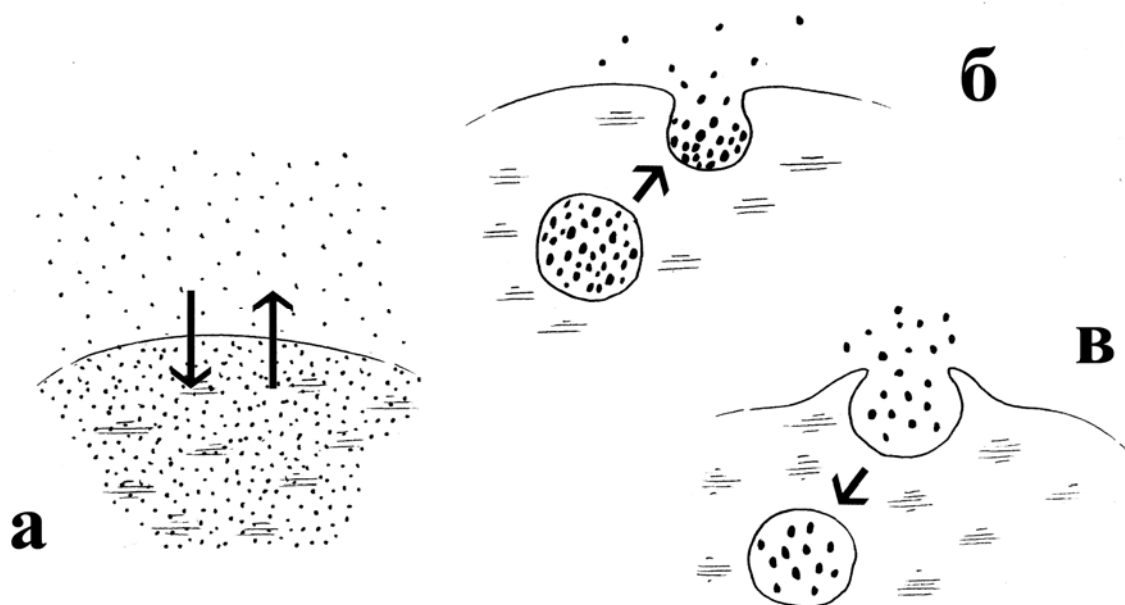


Рис. 2. Транспорт веществ через мембрану клетки.

а – транспорт через белковые каналы в мембране (сами каналы микроскопические и не показаны); б – экзоцитоз; в – эндоцитоз.

Клеточная стенка. Поскольку мембрана не может поддерживать форму клетки, то есть выполнять опорную функцию, эту роль берет на себя **клеточная стенка**. Клеточная стенка находится снаружи от мембраны, и представляет собой толстый слой, состоящий, как правило, из полисахаридов – целлюлозы (у высших растений и некоторых водорослей), хитина (у большинства грибов) или других подобных им соединений. Иногда клеточная стенка для дополнительной жесткости пропитывается минеральными солями. У диатомовых водорослей она имеет вид панциря, состоящего из оксида кремния. Клеточная стенка очень жесткая, и почти не позволяет менять форму клетки. Однако клеточная стенка есть далеко не у всех организмов: например, ее нет у клеток многоклеточных

животных, некоторых простейших и у ряда водорослей. Если клеточной стенки нет, то ее заменяют какие-либо другие опорные структуры внутри самой клетки. У многих организмов (например, у амёб, в клетках многоклеточных животных) опорную функцию берет на себя хорошо развитый цитоскелет клетки (см. далее). У некоторых водорослей (эвгленовых, криптофитовых, динофитовых и некоторых других) клеточную стенку функционально заменяет **перипласт** – особый каркас в приповерхностном слое цитоплазмы клетки.

Домики. Некоторые одноклеточные организмы формируют вокруг себя особые домики. Они могут вырабатываться самим организмом и состоять из органических веществ, а могут состоять из инородных предметов (например, из мельчайших песчинок, как у раковинных амёб), склеенных выделениями клетки.

Органеллы клетки

Органеллы клетки находятся в цитоплазме. Органеллы обычно окружены мембраной – это ядро, митохондрии, хлоропласты (если они имеются), аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, различные вакуоли и пузырьки. Мелкие органеллы – рибосомы, светочувствительный глазок – мембраной не окружены. В цитоплазме хранятся также запасные питательные вещества в виде капель масла, зерен крахмала или других соединений.

Ядро – очень важная органелла клетки. Оно окружено двойной мембраной. В ядре хранится несколько молекул ДНК, кодирующих всю наследственную информацию организма. Эта информация записана в ДНК последовательностью расположения различных нуклеотидов. Молекулы ДНК очень длинные, и при делении клетки для защиты от разрывов они компактно упаковываются в виде **хромосом**. В состав хромосом входит не только ДНК, но и особые упаковочные белки – **гистоны**. Хромосом образуется столько же, сколько имеется молекул ДНК. Число хромосом постоянно для каждого вида и обозначается буквой *n*. У разных организмов значение *n* варьирует от 2 до нескольких сотен, чаще всего лежит в пределах от 10 до 100.

Плоидность клеток. **Плоидность** клеток (рис. 3) отражает количество наборов хромосом в одной клетке. **Гаметоидные клетки** имеют одинарный набор хромосом (*n*). В **диплоидной** клетке имеется двойной набор хромосом ($2n$). В таком случае, имеется по две хромосомы каждого типа.



Рис. 3. Плоидность клеток.

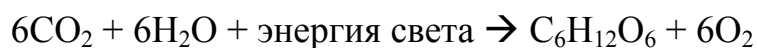
Один набор хромосом приходит в этом случае от материнского, а второй – от отцовского организма. В диплоидной клетке две хромосомы каждой пары очень похожи: на них записана наследственная информация одного и того же типа, но сама информация может различаться. Если, например, на одной из хромосом содержится информация о цвете цветка, то на материнской хромосоме может быть информация о красном цвете, а на второй – о желтом.

Митохондрии называют энергетическими станциями клетки, поскольку благодаря этим органеллам клетка получает энергию в доступной для нее форме. Какова же эта форма? Оказывается, большинство процессов внутри клетки – движение, синтез химических веществ и т.д. – осуществляется и контролируется молекулами белков. Чтобы эти процессы шли, белки должны быть обеспечены энергией. В качестве носителя энергии белки используют химическое вещество из группы нуклеотидов, называемое **АТФ** (аденозинтрифосфат). Разрушая молекулу АТФ на две ее составляющие, молекула белка энергетически «заряжается» и становится способной к выполнению своих функций. В митохондриях же АТФ синтезируется из ее составляющих. Энергия для синтеза АТФ в митохондриях образуется в результате химического расщепления сахара **глюкоза** до углекислого газа и воды. В этом процессе потребляется кислород, который поглощается при **дыхании**. Поэтому все вещества, которые используются для получения энергии, в клетке химически преобразуются в глюкозу. В обобщенном виде, химическое уравнение дыхания выглядит так:



Митохондрии окружены двойной мембраной. Внутренняя мембрана имеет большое количество **крист** – складок, вдающихся внутрь митохондрии. Именно на поверхности этих складок и происходит синтез АТФ – основной этап дыхания.

Хлоропласты – это органеллы, в которых происходит фотосинтез. Хлоропласты имеются в клетках большинства растений, но отсутствуют в клетках грибов и животных. **Фотосинтез** – процесс, в результате которого за счет энергии света происходит химическая реакция превращения углекислого газа в органическое вещество глюкозу. Фотосинтез обычно происходит по следующей формуле:



Образующая в результате этой реакции глюкоза используется в митохондриях для получения энергии, или превращается в полисахариды, служащие основным строительным материалом для растительной клетки. Фотосинтез – очень сложный процесс. Он разбит на множество этапов. Улавливание света происходит на поверхности внутренней мембраны хлоропласта, который окружен двумя или большим числом мембран. Поверхность внутренней мембраны имеет большое количество складок, называемых **тилакоидами**. Это значительно увеличивает площадь улавливания света и повышает

эффективность **фотосинтеза**. Свет улавливают особые вещества, называемые **пигментами**.

Пигменты. Пигменты – окрашенные химические вещества. В хлоропластах водорослей встречаются пигменты четырех типов. Основную роль в улавливании света играют зеленые пигменты – **хлорофиллы**. Имеется четыре основных типа хлорофиллов: а, b, c и d. Однако, имеются еще вспомогательные пигменты: оранжевые – **каротины**, и желтые – **ксантофиллы**. У красных, глаукофитовых и криптофитовых водорослей имеются также красные пигменты – **фикобилины** (=билипротеины). Окраска растений зависит от соотношения количества пигментов различных типов. Как правило, различным группам водорослей свойственны свои сочетания пигментов. Поэтому названия разных групп водорослей часто отражают преобладающую окраску представителей этой группы («красные», «зеленые» водоросли, и т.д.).

Пиреноид. Внутри хлоропласта у водорослей обычно имеется один или несколько **пиреноидов**. Внутри пиреноида хранятся запасные белки, а также питательные вещества – продукты фотосинтеза: крахмал или другие полисахариды. Часто пиреноид крупный, хорошо заметен в оптический микроскоп. Иногда его принимают за ядро клетки.

Лейкопласт – это хлоропласт, временно или окончательно прекративший свою фотосинтетическую активность и превратившийся в склад запасных питательных веществ, в первую очередь крахмала.

Хромопласт – органелла, в которой хлорофиллы отсутствуют, но содержатся пигменты других типов – каротины либо ксантофиллы. Хромопласты обычно образуются из хлоропластов, и содержатся в окрашенных частях растений (лепестках, плодах и т.п.).

Светочувствительный глазок, или стигма – мелкая структура, имеющаяся в клетках некоторых одноклеточных водорослей и позволяющая им ориентироваться относительно источника света. Стигма обычно имеет оранжевый цвет из-за большого количества оранжевого пигмента – **каротина**. Стигма обычно находится между мембранами хлоропласта.

Аппарат Гольджи выглядит как стопка плоских мембранных мешков – **цистерн**. В аппарате Гольджи происходит синтез и химическая модификация некоторых веществ. Передача исходных веществ к аппарату Гольджи, их переход от цистерны к цистерне и выведение готовых соединений происходит в мембранных пузырьках, прищнуровывающихся и отщнуровывающихся от краев цистерн. Обычно аппарат Гольджи участвует в синтезе веществ, выводящихся из клетки, в нем синтезируются чешуйки и волоски, располагающиеся на поверхности клеток некоторых организмов.

Эндоплазматическая сеть (=ЭПС, эндоплазматический ретикулум, ЭПР) представляет собой сеть узких каналов, окруженных мембраной. Эти каналы

служат для транспортировки химических веществ внутри клеток, а также являются местом, где проходят некоторые химические реакции, например, синтез некоторых белков.

Вакуоли в клетках очень разнообразны и могут выполнять различную функцию. В них в растворенном виде могут храниться запасные питательные вещества, либо, наоборот, ненужные клетке соединения. **Сократительные вакуоли** простейших контролируют водный баланс цитоплазмы, выводя лишнюю воду из клетки по специальным каналам. В **пищеварительных вакуолях** находится и переваривается пища. В клетках высших растений вакуоли поддерживают внутреннее давление клеток, препятствуя, например, увяданию листьев.

Разнообразные мембранные пузырьки являются частью системы **пузырькового транспорта** внутри клетки. Таким образом внутри клетки передаются и перераспределяются различные вещества. Пузырьки могут отшнуровываться и пришнуровываться к каналам эндоплазматической сети, аппарату Гольджи, пищеварительным вакуолям и плазмалемме. Мембранные пузырьки **лизосомы** содержат пищеварительные ферменты. Они образуются, отшнуровываясь от аппарата Гольджи, и высвобождают свое содержимое в пищеварительные вакуоли.

Рибосомы – очень мелкие структуры, находящиеся в цитоплазме клетки, а также внутри митохондрий и хлоропластов. Они обеспечивают синтез белков.

Цитоскелет клетки

Цитоскелет – это упорядоченная сеть волокон, пересекающих всю цитоплазму клетки. Они состоят из белков. В состав цитоскелета входит несколько типов волокон, главнейшие из которых – **микротрубочки**, состоящие из белка **тубулина**, и **микрофиламенты**, состоящие из белка **актина**. Цитоскелет пластичен: клетка легко может разбирать его в одних местах и достраивать в других. Цитоскелет выполняет две основные функции: структурную и двигательную.

Структурная функция цитоскелета. Цитоскелет поддерживает форму клетки и упорядочивает расположение внутриклеточных структур. Основную роль в поддержании формы клетки цитоскелет берет на себя в тех случаях, когда клетки лишена прочной клеточной стенки – например, у амёб.

Двигательная функция цитоскелета. Цитоскелет обеспечивает движение как внутри клетки, так и самой клетки. Изменение конфигурации цитоскелетных волокон ведет к изменению расположения органелл клетки. По микротрубочкам, как по рельсам, перемещаются внутри клетки мембранные пузырьки. Кроме того, он обеспечивает почти что любое изменение формы клетки – например, впячивания при эндо- и экзоцитозе, образование

псевдоподий. При данных процессах происходит местная достройка цитоскелета, приводящая к локальному изменению формы.

Движение клеток почти всегда обеспечивается цитоскелетом. За счет цитоскелета осуществляется амебоидное движение – образование псевдоподий. Биение жгутика также обеспечивается цитоскелетом. И даже сокращение мышц многоклеточных животных – это тоже результат смещений цитоскелета клеток мышечного волокна.

Жгутик. Жгутик – нитевидный вырост поверхности клетки, изнутри поддерживаемый микротрубочками. Жгутик способен изгибаться и тем самым придавать быстрое движение клетке в водной среде. Вне воды жгутик не эффективен. Клетки, имеющие жгутик, называют **монадными клетками** (=монадами). Снаружи жгутик покрыт мембраной, на поверхности которой могут находиться мелкие волоски – **мастигонемы**. В основании жгутика в цитоплазме клетки находится **кинетосома** – структура, в которой заякорены микротрубочки жгутика. Движение жгутика происходит из-за взаимного смещения микротрубочек, находящихся на разных сторонах жгутика. Одни клетки плывут жгутиком вперед, как бы «ввинчиваясь» в воду; у других он находится сзади, и работает наподобие гребного винта корабля. На одной клетке может быть от одного до нескольких тысяч жгутиков. Короткие жгутики (как у инфузорий) называют **ресничками**. У многих крупных групп организмов (у цветковых растений, у высокоразвитых грибов, у красных водорослей) жгутики исчезли в ходе эволюции.

Клеточный центр. Концы микротрубочек клетки сходятся в особой органелле, называемой **клеточным центром**. Клеточный центр состоит из двух небольших цилиндрических структур, называемых **центриолями**. Центриоли устроены почти так же, как и кинетосомы. При клеточном делении центриоли расходятся к полюсам дочерних клеток. Их микротрубочки в это время разделяют родительские хромосомы на два набора и перемещают их в образующиеся клетки.

Питание клеток

Питанием называют поглощение питательных веществ извне и усвоение их для построения структур организма.

Различают два основных типа питания: **автотрофное** и **гетеротрофное**.

Автотрофное питание – это питание неорганическими веществами. Из этих неорганических веществ клетка сама создает нужные ей органические соединения. В основе автотрофного питания обычно лежит фотосинтез.

Хемосинтез – способ автотрофного питания, при котором источником получения энергии является не свет, а химические реакции между неорганическими веществами, содержащими железо, серу или азот. Хемосинтез реализуют некоторые прокариоты:

железобактерии, серобактерии и нитрифицирующие бактерии. Железобактерии получают энергию при окислении солей двухвалентного железа до солей трехвалентного. Серобактерии окисляют сероводород до молекулярной серы или сульфатов, а нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак до нитритов и нитратов.

Гетеротрофное питание – это питание органическими веществами. Поглощенные сложные органические соединения разрушаются до простых органических веществ, из которых затем вновь строятся необходимые сложные соединения. Так питаются животные, грибы, большинство бактерий и простейших. Некоторые автотрофные организмы, например хламидомонада *Chlamydomonas*, в подходящих условиях могут переходить к гетеротрофному питанию. Гетеротрофные организмы с пищей получают еще и энергию.

По способу получения пищи гетеротрофное питание разделяют на **осмотрофное** и **голозойное**.

Осмотрофное питание – всасывание молекул органических веществ через оболочку клетки. Таким путем в клетку могут проникать только простые органические вещества. Для усваивания сложных органических веществ необходимо **примембранное пищеварение**. При этом клетка выделяет в окружающую ее среду ферменты, которые разрушают сложные органические вещества до простых. Осмотротрофным способом происходит питание грибов, некоторых многоклеточных животных и насекомоядных растений.

Голозойное питание – активный захват пищи внутрь клетки с образованием **пищеварительных вакуолей**. Так питаются многие животные, некоторые простейшие и отдельные водоросли. В том случае, если у одноклеточного организма образование пищеварительных вакуолей возможно только в каком-то определенном месте поверхности клетки, то это место называют **клеточным ртом**, или **цитостомом** (имеется у инфузорий, криптофитовых водорослей и т.д.).

Сапротрофное питание – тип гетеротрофного питания, когда в качестве источника пищи используются мертвые организмы, отмирающие части либо продукты жизнедеятельности других организмов. Альтернативой сапротрофному питанию являются питание хищников, паразитизм, питание растительноядных животных и т. д.

Эндосимбиоз

Симбиоз – это взаимовыгодное существование двух организмов. Как правило, в основе взаимовыгодного существования лежит обмен необходимыми для партнеров химическими веществами или предоставление подходящих условий для существования, убежищ и пр. Простейшим примером симбиоза являются мелкие птицы, питающиеся паразитами, присасывающимися к губам и деснам

крокодилов. Симбиотические взаимоотношения могут быть и более глубокими, вплоть до ситуации, когда партнеры не могут жить по отдельности. Примером такого симбиоза могут быть лишайники, в которых в тесном контакте выгодно сосуществуют гриб и водоросль.

Эндосимбиоз (=внутриклеточный симбиоз) – вариант симбиотических отношений, сопровождающийся внедрением клетки **симбионта** внутрь клетки организма-**хозяина** и их дальнейшее взаимовыгодное существование. Поселение клетки одного организма внутри клетки другого является следствием фагоцитоза, при котором захваченный организм не переваривается, а превращается в **эндосимбионта**, то есть внутриклеточного симбионта. Изначально эндосимбионт окружен мембраной фагоцитозной вакуоли, но в ходе дальнейшей совместной эволюции эта мембрана может исчезать.

Эндосимбиотическое происхождение митохондрий и хлоропластов. Хлоропласт и митохондрия – органеллы симбиотического происхождения. В прошлом они представляли собой свободноживущие бактерии. Они появились в клетках около 1 миллиарда лет назад, и упростились за долгие годы совместного существования. Такое происхождение митохондрий и хлоропластов легко доказывается их сходством со свободноживущими бактериями. Так, внутри хлоропластов и митохондрий имеется собственная генетическая информация в виде кольцевой молекулы РНК, такая же как и у всех бактерий. В хлоропластах и митохондриях имеются и собственные рибосомы, также бактериального типа. Хлоропласт произошел от фотосинтезирующей бактерии из группы цианобактерий. Подробнее происхождение хлоропласта будет рассмотрено далее.

Роль эндосимбиоза в эволюции жизни на Земле. Роль эндосимбиоза в эволюции жизни на Земле очень велика. Существует предположение (правда, оно не доказано), что эукариотический организм возник в результате симбиоза эубактерии, выступившей в роли хозяина, и архебактерии, давшей клеточное ядро. Имеется даже гипотеза о симбиотической природе жгутикового аппарата клетки.

Другие случаи эндосимбиоза с прокариотами. Помимо таких широко известных примеров, как хлоропласты и митохондрии, можно назвать еще несколько случаев эндосимбиоза эукариот с прокариотами. Например, симбионт клеток тлей – бактерия бушнера *Buchnera* – вырабатывает ряд жизненно необходимых хозяину органических соединений, помогая тлям жить на однообразном питании соками растений. Совершенно особые, симбиотические сообщества живых организмов развиваются на дне океанов в местах выхода высокоминерализованных горячих вод (так называемые гейзеры «черные курильщики»). Такие места приурочены к разломам срединно-океанических хребтов. В клетках живущих там червей, погонофор, моллюсков и губок обитают симбиотические архебактерии. Эти архебактерии образуют органические вещества за счет хемосинтеза, основанного на химических веществах, выделяемых гейзерами. Некоторые животные-хозяева этих бактерий имеют даже специальные органы, в которых развиваются эти бактерии. Они получают столько питательных веществ от своих симбионтов, что могут не питаться другими способами, и пищеварительная система у некоторых из них редуцируется. Другой интересный пример эндосимбиоза – бактерии холоспора *Holospira*. Они могут жить в ядрах(!) инфузорий, не причиняя своим хозяевам никакого вреда. При этом ядро хозяина может увеличиваться во много раз, неся в себе сотни бактериальных клеток. Другим не менее удивительным примером является гетеротрофный протист микротриха *Microtricha*,

симбионт термитов, живущий в кишечнике хозяина и участвующий в расщеплении целлюлозы. Этот протист может двигаться, но его движение осуществляется не за счет имеющихся у него четырех жгутиков, а с помощью 250000 бактерий вытянутой формы, прикреплённых к поверхности его клетки. Кроме того, микротриха вторично лишена митохондрий, а их роль берут на себя специальные эндосимбиотические бактерии. Правда, во всех перечисленных случаях нельзя говорить об образовании органелл, как в случае хлоропластов и митохондрий, поскольку симбиотические организмы остаются более самостоятельными. Однако, этот симбиоз может быть, тем не менее, жизненно необходимым для партнеров, и его исторический возраст может насчитывать сотни миллионов лет.

3. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК И РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

Деление клеток

Деление клеток. Клетки размножаются путем деления. Различают два способа деления клеток – **митоз** и **мейоз** (рис. 4).

Митоз. Обычное деление клеток на две называется митозом. Перед митозом хромосомы удваиваются, чтобы каждая из образовавшихся клеток получила такой же набор хромосом родительской клетки. Митоз – наиболее распространенный способ деления клеток. Он непрерывно происходит при росте организмов, а также при их вегетативном и бесполом размножении.

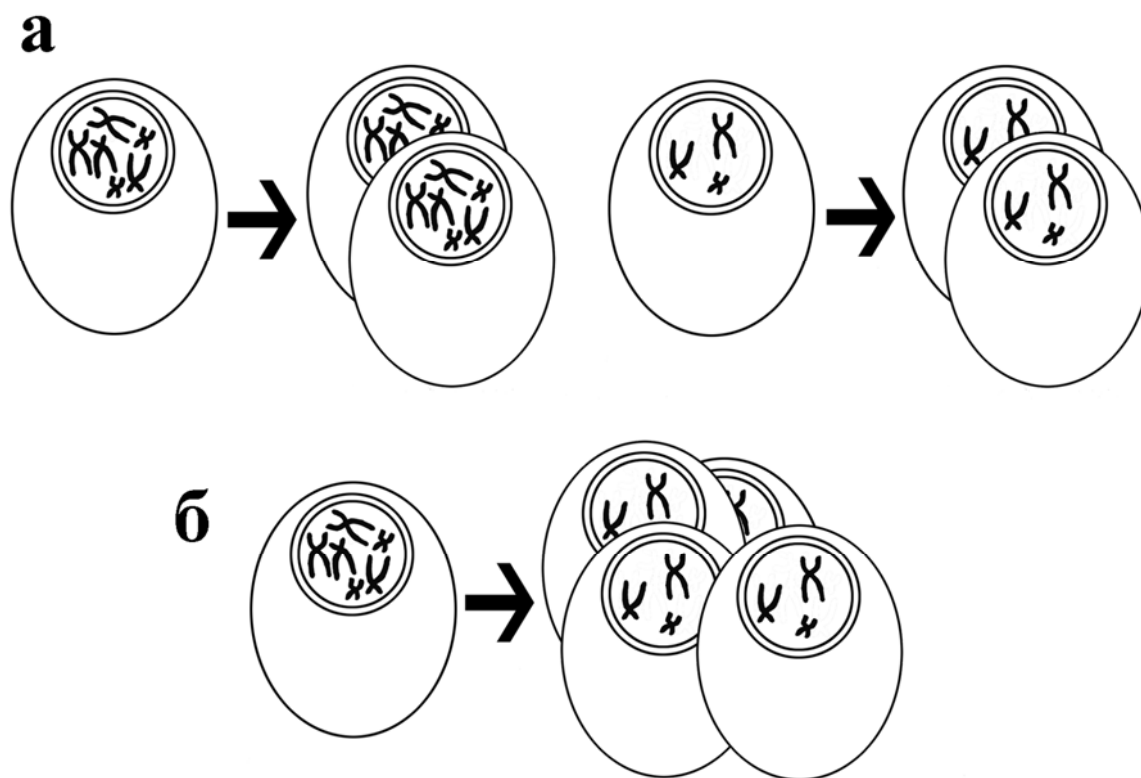


Рис. 4. Деление клеток.

а – митоз (плоидность не меняется); б – мейоз (плоидность уменьшается).

Мейоз (=редукционное деление) – особый вид деления клеток, происходящий только при половом размножении. Мейоз может происходить только в диплоидной клетке. При мейозе из одной диплоидной образуется четыре гаплоидные клетки.

Размножение организмов

Размножение организмов бывает **вегетативным, бесполом и половым**:

Вегетативное размножение многоклеточных организмов характеризуется тем, что молодые особи возникают из многоклеточной части родительского организма. Это может происходить как при случайной фрагментации талломов (размножение грибов грибницей, нитчатых водорослей при разрыве нитей), так и специальными частями талломов, приспособленными для вегетативного размножения (усы земляники, соредии лишайников). Вегетативное размножение одноклеточных организмов осуществляется простым делением клеток надвое.

Бесполое размножение происходит при размножении специализированными клетками – **спорами**, образующимися из материнского организма и дающими начало новой особи. Споры чаще всего образуются в **спорангиях** (рис. 5), хотя у грибов встречаются споры и без спорангиев. Спорангий низших растений чаще всего образуется из одной клетки в результате многократного деления ее содержимого и оформления продуктов деления в виде спор. У высших

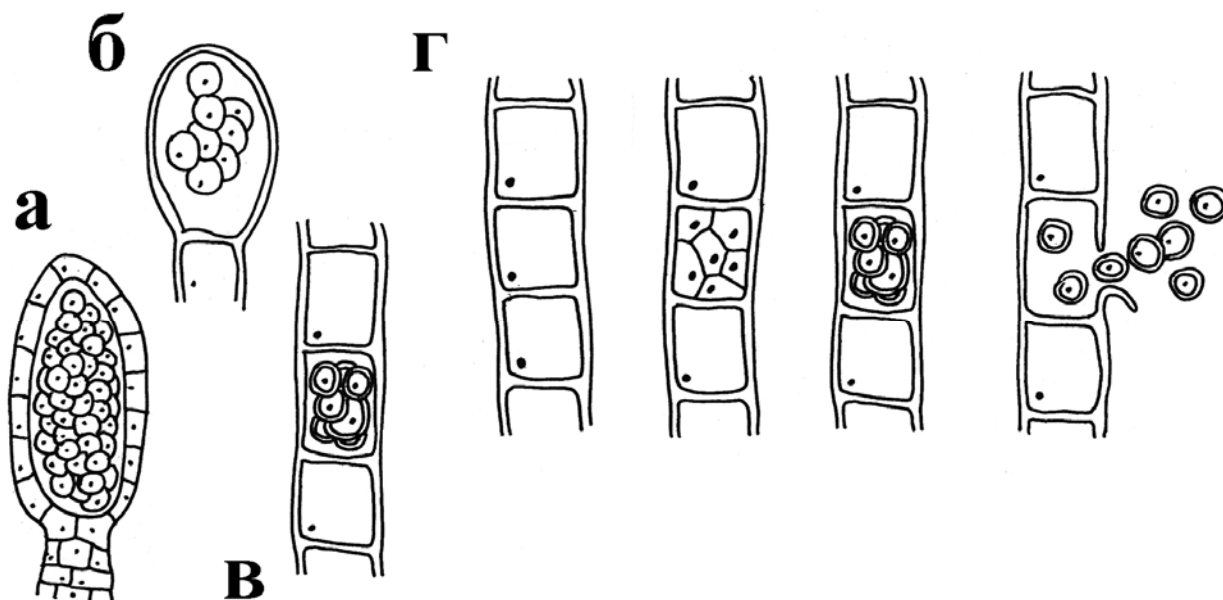


Рис. 5. Спорангии.

а – многоклеточный спорангий; б – одноклеточный верхушечный спорангий; в – одноклеточный спорангий в середине нити; г – схема формирования одноклеточного спорангия.

растений спорангий обычно представляет собой многоклеточную часть растения, внутри которой споры образуются из многих предшественниц. Важно отличать споры бесполого размножения от спор, представляющих собой особую стадию полового размножения. Споры, снабженные жгутиками, иногда называют **зооспорами**.

Половое размножение отличается от вегетативного и бесполого тем, что потомки не идентичны родительским организмам по наследственной информации. Организмы, возникшие в результате полового размножения, сочетают в себе часть информации от материнского и часть от отцовского организмов. Поэтому в половом размножении обычно участвует не один, а два родительских организма. Однако, бывает что роль обоих родителей выполняет один и тот же организм. При половом размножении эукариот всегда имеется гаплоидная и диплоидная стадии.

Цикл полового размножения (рис. 6). Половое размножение у разных организмов происходит различным образом. На показанном примере половое размножение происходит следующим образом. Родительские организмы образуют гаметы. **Гаметы** – это специализированные самостоятельные одноядерные клетки, предназначенные для оплодотворения. **Оплодотворением** называется слияние двух клеток при половом размножении. Гаметы образуются в особых органах – **гаметангиях**. Гаметангии внешне сходны со спорангиями. Когда имеются мужские и женские гаметы, то мужские гаметангии, в которых образуются мужские гаметы, называют **антеридиями**, а женские – **архегониями**. В результате оплодотворения образуется клетка, называемая **зиготой**. Из зиготы вырастает новый организм, который в дальнейшем также будет образовывать гаметы. Весь цикл, представленный на рис. 6, называют **циклом полового размножения**.

Плоидность различных стадий при половом размножении. Сливающиеся клетки (в нашем примере – гаметы) всегда гаплоидны (n), а зигота всегда диплоидна ($2n$). Плоидность остальных стадий у разных организмов может быть различной: это зависит от того, в каком месте жизненного цикла происходит мейоз – возвращение к гаплоидному состоянию. Часто мейоз происходит при делении зиготы или при образовании гамет. У водорослей мейоз обычно происходит на особой, дополнительной стадии жизненного цикла – при образовании спор полового размножения.

Значение полового размножения для организмов. Половое размножение, в отличие от вегетативного и бесполого, приводит к появлению потомства с новой комбинацией наследственной информации. Постоянное появление «новых» организмов в результате полового размножения обеспечивает возможность эволюции, улучшения свойств особей в ряду поколений. Появление более приспособленных особей

именно в результате полового размножения в свою очередь способствует сохранению полового размножения у потомков.

Половой процесс у прокариот. У прокариотических организмов появление организмов с новым набором наследственной информации не связано с размножением. При половом процессе у прокариот клетки обмениваются генетической информацией, но количество особей при этом не увеличивается. Размножение прокариот происходит только вегетативным и бесполом путем.

*родительские организмы
образуют гаметы*

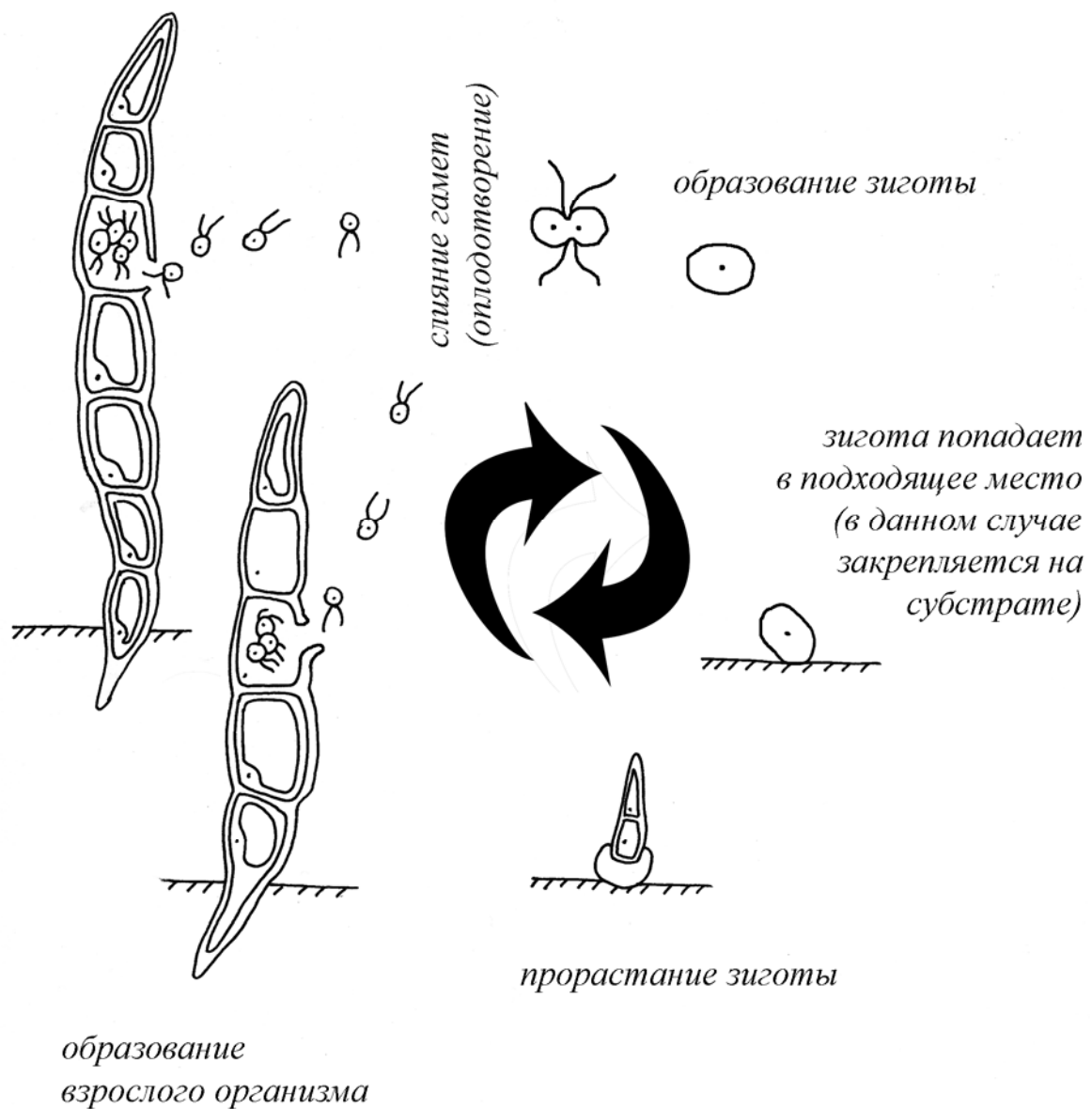


Рис. 6. Одна из возможных схем жизненного цикла (=цикла полового размножения).

4. КЛАССИФИКАЦИЯ ОРГАНИЗМОВ

Правила классификации живых организмов

Систематика растений. Ботаника – обширная наука, состоящая из многих разделов. Основными разделами ботаники являются морфология, анатомия, физиология, экология растений, геоботаника, экономическая ботаника, охрана растений и другие дисциплины. Очень важным разделом ботаники является **систематика растений**. Систематика занимается построением классификации живых организмов. В данном пособии вся информация излагается по систематическому принципу, то есть в соответствии с классификацией.

Таксоны. Типы групп, используемые в систематике любых живых организмов, называют **таксонами**. В ботанике и микологии используют следующие основные таксоны: **вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство**. Самым мелким из перечисленных таксонов является вид. Виды объединены в роды, роды – в семейства, семейства – в порядки и так далее. Самым крупным из перечисленных таксонов является царство. Различные ученые разделяют живые организмы на различное количество царств, от четырех (животные, растения, грибы, бактерии) до нескольких десятков.

Латинские окончания названий таксонов. Научные названия во всех таксонах даются на латинском языке. Крупные таксоны можно определить по окончанию. Так, названия отделов у водорослей и высших растений оканчивается на -phyta (например, Charophyta), у грибов – на -mycota (Ascomycota). Латинские названия классов и у растений, и у грибов оканчиваются на -opsida (Charopsida), порядков – на -ales (Charales), семейств – на -aceae (например, Characeae). Латинское название рода является просто именем существительным, окончание может быть разным. Латинское окончание вида не употребляется без названия рода и является грамматически согласованным с ним именем прилагательным – так же, как и в русском языке (например, одним из видов рода мухомор Amanita является вид мухомор красный Amanita muscaria).

Разнообразие видов. На нашей планете известно около 2 миллионов видов живых организмов. В действительности их в несколько раз больше, поскольку многие микроскопические представители, особенно среди бактерий и грибов, еще не открыты. К растениям относится около 400000, к грибам – около 120000 видов.

Основной принцип построения классификации. Классифицировать организмы можно различными способами. В настоящее время стало общепринятым, чтобы классификация учитывала родственные отношения организмов. Иными словами, каждый таксон должен включать группу родственных друг другу организмов, а не искусственную подборку организмов, объединенных каким-то внешним признаком (например, цветом цветков). Конечно, родственные отношения организмов не всегда легко определить. Но для этого существуют специальные методы.

Методы определения родства организмов. Еще 30-40 лет назад при определении родства организмов друг с другом пользовались в основном данными об их внешнем и внутреннем строении (**морфологический метод**). Этот метод лучше всего подходит для определения родства крупных организмов, например высших растений, имеющих большое количество внешних признаков. Так, всем очевидно более близкое родство пшеницы с рожью, чем с подсолнечником. Поэтому пшеница и рожь отнесены к семейству злаковых, а подсолнечник – к семейству сложноцветных. Однако, при определении родства низших организмов, в особенности микроскопических форм, нередко возникали серьезные затруднения. Разрешить многие затруднения помогли так называемые **молекулярные методы** исследования родства. Они основаны на анализе информации, закодированной в ДНК: чем более сходна информация, тем ближе родство. Одно из преимуществ этого метода в том, что он одинаково применим как для крупных, так и для микроскопических организмов. Молекулярные методы стали широко использоваться только в последние 20 лет. Их появление оказало столь сильное влияние на развитие науки, что говорят о **молекулярной революции** в развитии систематики живых организмов. Благодаря молекулярным методам удалось существенно пополнить наши знания о родстве организмов и тем самым значительно улучшить их классификацию. Однако, применение молекулярных методов поставило перед учеными и новые проблемы.

Нестабильность классификаций. Классификации организмов иногда очень нестабильны. Подчас в литературе можно найти самые разные, и зачастую противоречащие друг другу классификации одной и той же группы организмов. Распространенной причиной таких расхождений является использование различных методов определения родства, например молекулярного и морфологического. Но даже по одним и тем же данным о родстве могут быть построены отличающиеся друг от друга классификации. Это происходит из-за того, что границы между таксонами различных рангов являются нечеткими.

Прокариоты и эукариоты

Основой классификации живых организмов является деление на **прокариоты** (=прокариотические организмы) и **эукариоты** (=эукариотические организмы). К прокариотам относятся бактерии, а к эукариотам – все остальные, то есть растения, грибы и животные. Клетки эукариот устроены во всех отношениях сложнее, чем клетки прокариот. Однако, некоторые прокариоты обладают способностью к существованию в экстремальных условиях (например, при очень высоких или слишком низких температурах, в агрессивных химических средах и др.), где эукариоты не выживают. Наиболее яркое различие между этими группами состоит в наличии ядра: у эукариот оно имеется, а у прокариот его нет. Основные отличия прокариот и эукариот перечислены в таблице 1. Считается, что эукариоты произошли от прокариот

около 1,5 миллиардов лет назад. В альгологии и микологии изучаются только эукариотические организмы. В прошлом к объектам альгологии относились цианобактерии, являющиеся прокариотическими организмами, но теперь они все реже рассматриваются в этом курсе.

Таблица 1. Отличительные признаки эукариот и прокариот

Признаки	Эукариоты	Прокариоты
Размер клеток	0,5-5 мкМ	Обычно более 5 мкМ
Ядро	Имеется	Отсутствует
Молекулы ДНК	Несколько, линейные	Одна, замкнута в кольцо
Органеллы, окруженные мембранами	Имеются	Отсутствуют
Цитоскелет	Имеется	Обычно отсутствует
Клеточная стенка (если имеется)	Состоит из полисахаридов	Состоит из муреина
Гетеротрофное питание	Голозойное или осмотрофное	Только осмотрофное (экзо- и эндоцитоз невозможен)
Половой процесс	Происходит при половом размножении	Размножением не сопровождается
Фотосинтез (если имеется)	Происходит в хлоропластах	Происходит на складках внутренней мембраны

Архебактерии и зубактерии. Основными, наиболее крупными группами в систематике бактерий являются зубактерии и архебактерии. Этим группам часто придают ранг царств. К архебактериям относятся многие виды, способные существовать при таких условиях, где другие организмы не выживают (например, в агрессивных химических средах, при высоких или низких температурах и т.д.). Архебактерии были открыты лишь в 1977 г. В литературе высказывалось предположение о появлении клеточного ядра (и эукариот в целом) в результате симбиоза архе- и зубактерии.

Грамположительные и грамотрицательные бактерии отличаются строением своей оболочки. Оболочка **грамположительных** бактерий состоит из мембраны и клеточной стенки, состоящей из муреина и находящейся снаружи клетки. Название этой группы говорит о том, что они окрашиваются методом Грама. У **грамотрицательных** бактерий клеточная стенка тонкая, но снаружи дополнительно окружена еще одним слоем мембраны. Такие бактерии методом Грама не окрашиваются. Эта особенность важна для понимания строения митохондрий и хлоропластов.

Классификация эукариот

Двухцарственная система живой природы: растения и животные. До середины XIX века, все живые организмы обычно подразделялись учеными на два царства: растения и животные. Однако, в XIX веке люди стали пристальнее знакомиться с богатейшим миром микроскопических, одноклеточных

организмов. Оказалось, что одноклеточные организмы труднее с уверенностью разделить между царствами растений и животных. Некоторые организмы занимают промежуточное положение между этими царствами, а другие одноклеточные настолько оригинальны, что не подходят ни к одному из царств. Примером может служить одноклеточная эвглена *Euglena*. Способность к фагоцитозу сближает этот организм с царством животных, а наличие фотосинтеза – с царством растений.

Царство Протисты. Чтобы разрешить описанное противоречие, немецкий ученый Эрнст Геккель в середине XIX века предложил ввести в употребление третье царство – **протисты** (приблизительно соответствует понятию «простейшие»). Протисты – это эукариотические одноклеточные, иногда колониальные организмы с одним или многими ядрами в клетке. Однако, введение третьего царства не решило основных проблем классификации живых организмов. Царство протисты оказалось очень разнородным. Кроме организмов, не относящихся к царствам животных и растений, в царство протисты попало немало организмов и типичного «животного» или типичного «растительного» облика. К тому же выяснилось, что настоящие (многоклеточные) животные и растения произошли от различных групп протистов. Царство протисты оказалось искусственной группой, объединяющей разнородные организмы на основе внешнего сходства строения, а не общности происхождения.

Царство Грибы. Грибы как самостоятельное царство живых организмов было окончательно отделено от царства растений лишь в середине XX века. К сожалению, признание этого царства также не внесло окончательной ясности в классификацию, хотя классификация крупных, многоклеточных организмов стала значительно более стройной (табл. 2).

Многоцарственные системы. Во второй половине XX века, с появлением электронного микроскопа и других современных методов исследования, подтвердилось чрезвычайное многообразие мира протистов. Стало окончательно ясно, что подразделение эукариот на три или четыре царства является условным. Стали появляться так называемые многоцарственные классификации, в которых, помимо царств растений, животных и грибов, признавалось большое количество царств, содержащих одноклеточные организмы (разными авторами признавалось от 5 до 20 и более царств). Различные многоцарственные классификации по-разному подразделяли мир протистов. Основная проблема, препятствовавшая построению общепринятой крупномасштабной классификации заключалась в том, что не были известны родственные отношения крупных групп протистов друг с другом.

Современная классификация. Применение молекулярных методов исследования родства организмов существенным образом улучшило наши знания о родственных отношениях протистов, а заодно и об относительном родстве крупнейших групп многоклеточных организмов – растений, грибов и животных – друг с другом. К сожалению, единой общепринятой классификации

эукариот до сих пор не существует. Однако теперь мы можем значительно более обоснованно рассуждать о родственных отношениях организмов, а значит, более правильно их классифицировать. Поэтому, современные классификации более совершенны, чем старые.

Таблица 2. Отличительные признаки многоклеточных животных, настоящих растений и настоящих грибов

Признак	Животные	Грибы	Растения
Способ питания	Преимущественно гетеротрофное голозойное	Гетеротрофное осмотротрофное	Преимущественно автотрофное
Размножение спорами	Нет	Есть	Есть
Подвижность	Обычно подвижные	Обычно неподвижные	Обычно неподвижные
Клеточная стенка	Отсутствует	Имеется, обычно из хитина	Имеется, обычно из целлюлозы
Рост	Обычно всем телом	Верхушечный	Верхушечный
Запасные полисахариды	Обычно гликоген	Обычно гликоген	Обычно крахмал
Биохимические особенности обмена азота и синтеза аминокислот	По животному типу	По животному типу	По растительному типу

Современное родословное древо эукариот. На рис. 7 (а) показано родословное древо эукариот по данным анализа ДНК. Конечные ветви этого древа представляют собой крупные группы организмов (их ранг – приблизительно на уровне отделов, типов и царств). На этом рисунке подписаны только самые крупные, хорошо известные группы организмов: высшие растения, многоклеточные животные и настоящие грибы. Неподписанные же ветви в основном представляют собой различные группы протистов. «В основном», поскольку среди этих ветвей есть несколько ответвлений, заканчивающиеся настоящими многоклеточными организмами (к примеру, бурые водоросли). Однако, эти многоклеточные организмы находятся все-таки на более низком уровне организации своих талломов, чем высшие растения, многоклеточные животные и настоящие грибы.

Родство грибов с животными. Можно видеть, что грибы все же ближе к животным, чем к растениям. Внимательный разбор таблицы 2 может выявить и другие свидетельства этой близости. Если проанализировать признаки, перечисляемые в таблице, то можно увидеть, что грибы с растениями объединяют признаки внешние признаки, в то время как с животными – более принципиальные биохимические закономерности.

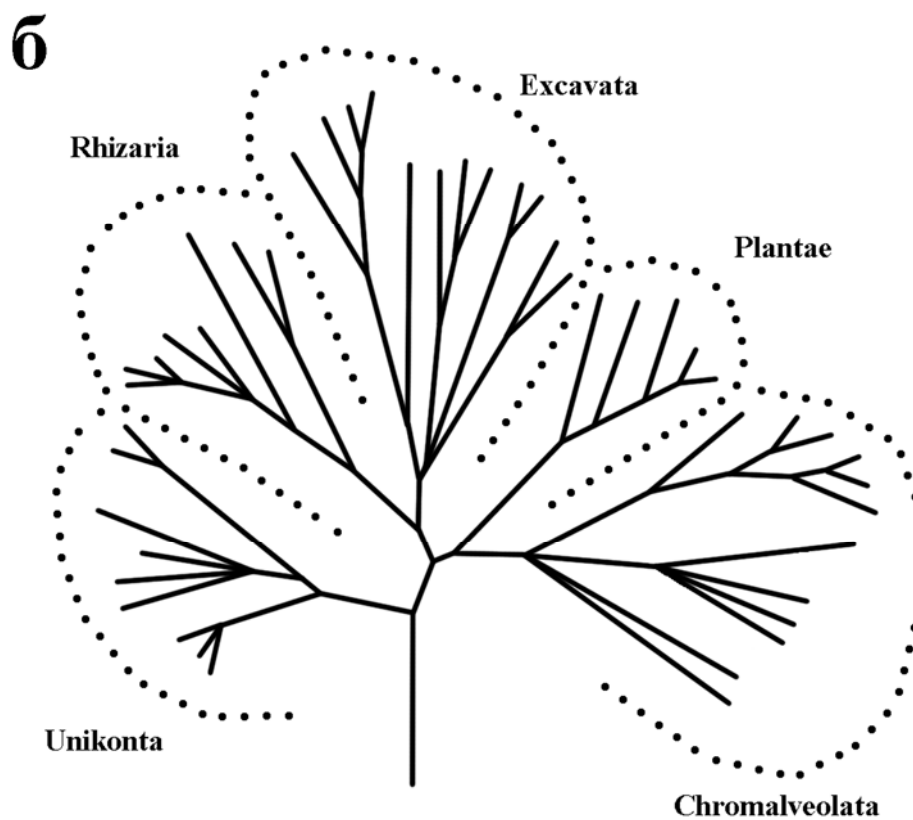
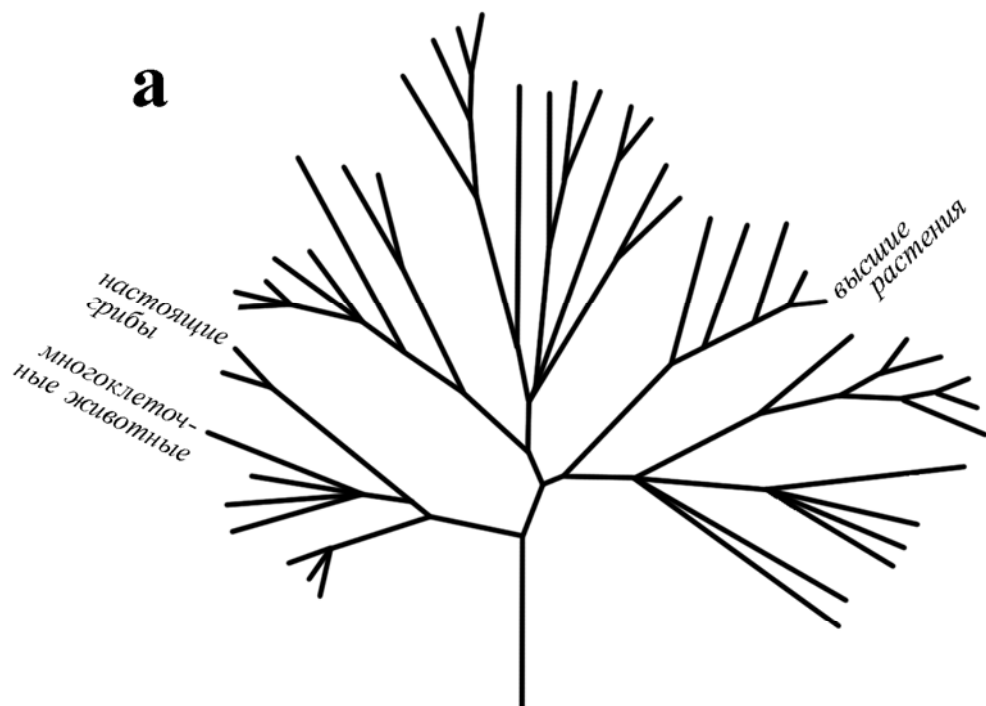


Рис. 7. Родословное древо эукариотических организмов.

а – подписаны только основные группы многоклеточных организмов; б – подписаны четыре основные группы эукариот.

Основные группы эукариот. На рис. 7 (б) подписаны крупные группы, на которые современная наука делит эукариотические организмы. Многие исследователи теперь именно их считают настоящими царствами. Эти группы обычно называют так: одножгутиковые Unikonta, ризарии Rhizaria, экскаваты Excavata, настоящие растения Plantae, и хромальвеолаты Chromalveolata. Разделение этих ветвей родословного древа произошло 1-2 миллиарда лет назад. Эти события происходили настолько давно, в пределах этих групп у организмов сохранилось очень мало внешних общих признаков, по которым мы могли бы определить принадлежность каких-либо конкретных организмов к этим крупным группам. Немногие внешние объединяющие признаки касаются строения жгутикового аппарата клетки, деталей строения митохондрий, строения оболочки клетки. В некоторых случаях (например, у ризарий) внешних объединяющих признаков нет совсем (напомним, что само родословное древо составлено по данным анализа ДНК). Заметим, что нет и полной уверенности в правильности последовательности ветвления самых нижних (= базальных) разветвлений этого древа. Для того, чтобы узнать более подробную характеристику этих групп, советуем обратиться к новейшим научным статьям. Они же ответят на вопрос о том, какие изменения в классификации были предложены после издания данного руководства.

II. АЛЬГОЛОГИЯ

1. ВВЕДЕНИЕ В АЛЬГОЛОГИЮ

Альгология – наука о водорослях. На Земле известно около 300000 видов водорослей, но считается, что их истинное количество превышает это число в несколько раз.

Водоросли – обширная группа автотрофных фотосинтезирующих организмов, у которых, в отличие от высших растений, отсутствуют настоящие ткани и органы. Среди водорослей имеются не только водные, но и наземные организмы. Но и не все организмы, обитающие в воде, относятся к водорослям: многие представляют собой высшие растения, вторично вернувшиеся к обитанию в водной среде.

Строение талломов водорослей

Строение клетки водоросли. Клетки всех водорослей (исключая цианобактерий) имеют типичное эукариотическое строение (рис. 8). В отличие от грибов и животных, в клетках водорослей имеется хлоропласт.

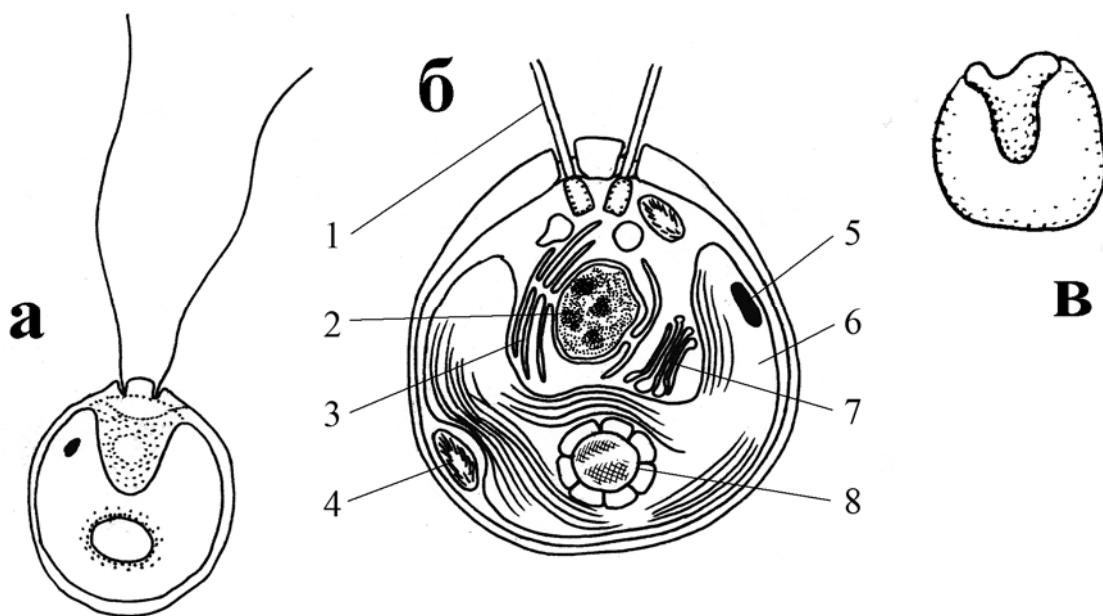


Рис. 8. Устройство клеток водорослей в световом и электронном микроскопах (на примере хламидомонады *Chlamydomonas*).

а – вид клетки в световом микроскопе; б – вид клетки в электронном микроскопе; в – объемное изображение хлоропласта хламидомонады. 1 – жгутик; 2 – ядро; 3 – эндоплазматическая сеть; 4 – митохондрия; 5 – пиреноид; 6 – хлоропласт; 7 – аппарат Гольджи; 8 – пиреноид.

Типы талломов водорослей (рис. 9). Водоросли поражают разнообразием своего внешнего облика. Для описания общего плана устройства таллома водорослей служит понятие **типов талломов** водорослей. Имеется 9 основных типов талломов водорослей:

1. **Монадные водоросли (монады)** представляют собой одноклеточные организмы со жгутиком. Они способны к передвижению в водной среде.
2. **Амебоидные водоросли** передвигаются за счет образования ложноножек (псевдоподий). Амебоидные клетки лишены клеточной стенки и способны постоянно менять свою форму.
3. Одноклеточные водоросли, не имеющие ни жгутиков, ни псевдоподий и следовательно, неспособные к передвижению, называются **коккоидными водорослями**.
4. Некоторые коккоидные водоросли прикрепляются к субстрату и выделяют большие количества слизи, окутывающую клетку толстым слоем. Это **пальмеллоидный тип таллома (пальмеллы)**. Как правило, пальмеллоидные водоросли образуют колонии. Некоторые водоросли с другими типами талломов (например, некоторые монадные и амебоидные) могут на время переходить в пальмеллоидное состояние.
5. Простейшие многоклеточные водоросли имеют **нитчатый** таллом, в котором клетки соединены в цепочку друг за другом.
6. **Разнонитчатые** водоросли отличаются от нитчатых тем, что образуют нити разных (двух или более) типов. Например, некоторые водоросли имеют стелющиеся по субстрату и прямостоячие нити. Другие водоросли могут иметь крупную осевую и более мелкие боковые нити.
7. **Пластинчатые** водоросли имеют таллом в виде пластинки, состоящей из одного или нескольких слоев клеток.
8. **Сифональные** водоросли – особый, редко встречающийся тип талломов водорослей, при котором в пределах таллома отсутствуют клеточные перегородки. Такой таллом представляет собой как бы одну большую клетку с огромным количеством ядер.
9. Наиболее высокоорганизованный тип таллома – **ложнотканевой**. Такой таллом напоминает пластинчатый, но состоит из клеток различных типов, образующих подобие тканей. У водорослей он встречается очень редко (только у бурых водорослей). Организмы, имеющие настоящие ткани, среди водорослей не встречаются. Настоящие ткани имеются только у высших растений и большинства многоклеточных животных.

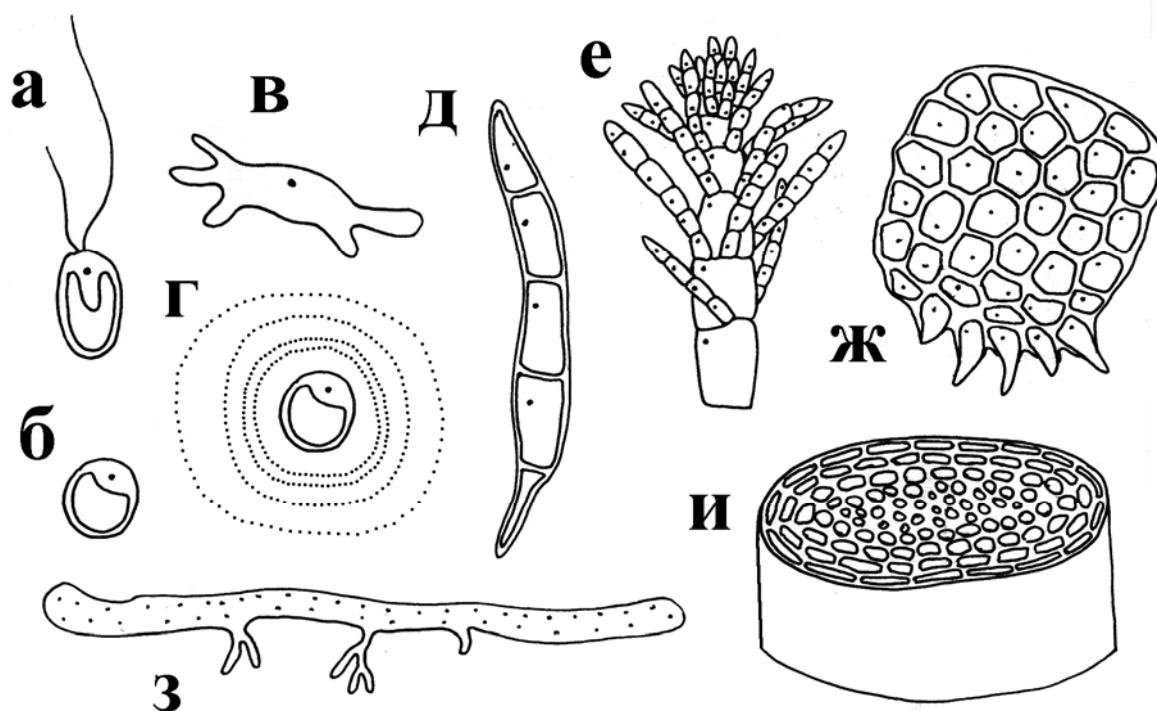


Рис. 9. Типы талломов водорослей.

а – монадная клетка; б – коккоидная клетка; в – амебоидная клетка; г – пальмеллоидная клетка; д – нитчатый таллом; е – разноритчатый таллом; ж – пластинчатый таллом; з – сифональный таллом; и – срез ложнотканевого таллома.

Ризоиды – выросты клеток водорослей, предназначенные для закрепления таллома на субстрате. Обычно ризоиды находятся на нижних клетках талломов, контактирующих с субстратом. Иногда они образуются даже у одноклеточных организмов. У крупных водорослей встречаются крупные многоклеточные ризоиды.

Цисты. Многие одноклеточные и некоторые просто устроенные многоклеточные водоросли могут образовывать **цисты** – покоящиеся одноклеточные стадии с толстой оболочкой, характеризующиеся приостановкой всех жизненно важных процессов. Стадия цисты предназначена для переживания неблагоприятных условий – холодного периода года, пересыхания водоема и т.п. Нередко роль цисты совмещена со стадией зиготы в жизненном цикле.

Экология водорослей

Водоросли освоили почти все доступные местообитания на нашей планете. Хотя большинство водорослей встречаются в воде (соленой или пресной), немалое количество водорослей являются наземные. Различают следующие экологические группы водорослей:

1. **Планктон.** Водоросли, обитающие в толще воды, называются **планктонными** водорослями. Морской фитопланктон состоит в основном из диатомовых и динофитовых водорослей, пресноводный – большей частью из зеленых водорослей. В основном это одноклеточные организмы, имеющие специальные приспособления для регулирования своей плавучести. Хотя они незаметны без увеличительной техники, их общая биомасса на планете столь велика, что сравнима с живой биомассой всех сухопутных растений. Массовое развитие планктонных водорослей вызывает **цветение воды**, когда из-за обилия находящихся в воде микроскопических водорослей вода окрашивается в определенный цвет.

2. **Бентос.** Бентосные водоросли обитают в прикрепленном состоянии на дне водоемов. Различные бентосные водоросли обитают на поверхности грунта дна водоема, покрывают различные подводные конструкции (так называемые «**обрастатели**»), обитают на других растениях и животных либо паразитируют на них. Особую группу бентосных водорослей представляют **сверлящие** водоросли, проделывающие ходы в твердом грунте и предметах. Именно оторвавшиеся от грунта бентосные водоросли выбрасываются волнами в огромных количествах на побережья морей и океанов. Из крупных бентосных водорослей, в морях преобладают бурые и красные водоросли, а в пресных водоемах – зеленые и харовые водоросли.

3. **Нейстон.** Нейстонные водоросли обитают на поверхности воды. По сравнению с планктоном и бентосом, нейстон довольно беден видами водорослей.

4. **Наземные** водоросли (в основном представители зеленых и диатомовых водорослей) можно встретить в сырых местах: в основании стволов деревьев, на сырой поверхности зданий, на мокрых камнях и в тому подобных местах.

5. **Почвенные** водоросли также очень широко распространены. Почва представляет собой особый тип местообитаний, отличающийся от наземной среды, поскольку между частицами почвы часто и надолго задерживается влага. Водоросли преобладают в верхнем слое почвы, в который проникает свет; здесь можно встретить различных представителей зеленых, желто-зеленых и диатомовых водорослей, а также цианобактерии.

6. Особую группу составляют **термофильные** водоросли – водоросли горячих источников. Есть виды, выдерживающие температуру воды до 90 градусов. Среди термофильных организмов много цианобактерий, но есть представители и других групп.

7. Некоторые водоросли являются **криофильными** организмами, то есть обитают в условиях низких температур: в снегу, на поверхности тающего льда. Здесь встречаются некоторые зеленые, диатомовые и динофитовые водоросли, а также цианобактерии. Самый распространенный представитель – хламидомонада снежная *Chlamydomonas nivalis*. Наиболее активное развитие водорослей происходит в подтаявшем снегу; их массовое размножение

вызывает иногда даже **цветение снега**, сопровождающееся окрашиванием снега в зеленоватый или розоватый цвет.

8. Особую группу составляют **гипергалинные** водоросли, то есть обитающие в сильно засоленных местах. Такие условия создаются в бессточных внутриконтинентальных водоемах. Из водорослей, в таких водоемах нередко встречается зеленая водоросль дюналиелла *Dunaliella*.

Значение водорослей

Значение водорослей очень велико.

Полезные водоросли. Некоторые виды используются человеком в пищу – морская капуста *Laminaria*, порфира *Porphyra* и другие. Из многих водорослей получают ценные химические вещества – например, соединения йода и агар-агар из красных водорослей, альгулозу из бурых. Многие одноклеточные зеленые водоросли способны к активному гетеротрофному питанию. Поглощая из воды органические вещества, они участвуют в биологической очистке сточных вод. В этих целях особенно эффективно используются хламидомонада *Chlamydomonas* и хлорелла *Chlorella*. В высушенном виде, водоросли используются при приготовлении кормов для животных и как удобрение для сельскохозяйственных культур. Считается, что хлорелла может найти применение для регенерации воздуха в замкнутых помещениях, используется она и как один из модельных объектов в научных исследованиях. Древние диатомовые, динофитовые и гаптофитовые водоросли с оболочкой, пропитанной минеральными веществами, хорошо сохраняются в древних осадочных породах, и широко используются в качестве **руководящих ископаемых** (для датировки слоев отложений). Имея большую биомассу, водоросли играют важную роль в циркуляции химических элементов на земле. Они вырабатывают более половины кислорода, синтезируемого растениями на нашей планете, участвовали в образовании залежей известняков, мела, диатомита и других полезных ископаемых.

Вредные водоросли. Отрицательное значение водорослей в основном ограничивается их обрастающей и сверлящей активностью. Основной вред приносят морские водоросли, поселяющиеся на различных подводных конструкциях и постепенно разрушающие их. Неблагоприятным явлением во многих случаях является и цветение воды. Иногда при цветении водорослей в воду выделяются ядовитые для животных вещества, вызывающие замор рыбы и отравление людей при употреблении этой воды. Крупные морские водоросли, выбрасываемые волнами на берег, загрязняют пляжи и мешают купанию людей.

Размножение водорослей

Водоросли размножаются вегетативным, бесполом и половым путем.

Вегетативное размножение одноклеточных водорослей происходит путем простого деления клеток надвое. У многоклеточных водорослей иногда имеются специальные приспособления для вегетативного размножения – небольшие, легко отделяющиеся фрагменты таллома. У многих водорослей таких специальных структур нет, и их вегетативное размножение осуществляется путем фрагментации талломов. Это наиболее характерно для просто организованных нитчатых водорослей – улотрикс *Ulothrix*, спирогира *Spirogyra* и др., но не только. Части талломов крупных морских водорослей, живущих прикрепленными ко дну, также могут отрываться. Хотя большинство таких фрагментов волны выбрасывают на берег, где они гибнут, иногда они могут снова закрепляться на дне и продолжать существование на новом месте, участвуя в вегетативном размножении своего вида.

Бесполое размножение осуществляется специализированными клетками – **спорами**. У водорослей споры образуются в спорангиях. Спорангии водорослей чаще всего одноклеточные, то есть споры образуются из одной клетки в результате митотического многократного деления ее содержимого.

Половое размножение. Половое размножение водорослей очень разнообразно. У одноклеточных водорослей оно, как правило, происходит довольно просто. Мы рассмотрим его далее на конкретных примерах при изучении различных групп водорослей. Половое размножение многоклеточных водорослей обычно происходит со **сменой двух поколений** – спорофита и гаметофита. Типичный жизненный цикл водорослей со сменой поколений изображен на рисунке 10. С небольшими модификациями, он лежит в основе всех рассматриваемых нами жизненных циклов многоклеточных водорослей.

Смена поколений. Два поколения, сменяющие друг друга в жизненном цикле, называются спорофитом и гаметофитом (рис. 10). **Спорофит** – диплоидный организм, образующий спорангии со спорами. При половом размножении споры образуются путем мейоза, то есть представляют собой гаплоидные клетки. Из спор вырастает **гаметофит**, все клетки которого гаплоидны. Гаметофит образует гаплоидные гаметы, которые осуществляют оплодотворение. В ходе оплодотворения две гаплоидные гаметы сливаются с образованием диплоидной зиготы.

Изоморфный и гетероморфный жизненные циклы. Спорофит и гаметофит могут выглядеть одинаковыми, а могут отличаться. В тех случаях, когда спорофит и гаметофит одинаковые, жизненный цикл называют **изоморфным**. Если спорофит и гаметофит сильно отличаются, то жизненный цикл называют **гетероморфным**. Если спорофит крупнее гаметофита и сложнее организован, то говорят о преобладании спорофита в жизненном цикле. Нередко встречается и обратная ситуация, когда преобладает гаметофит.

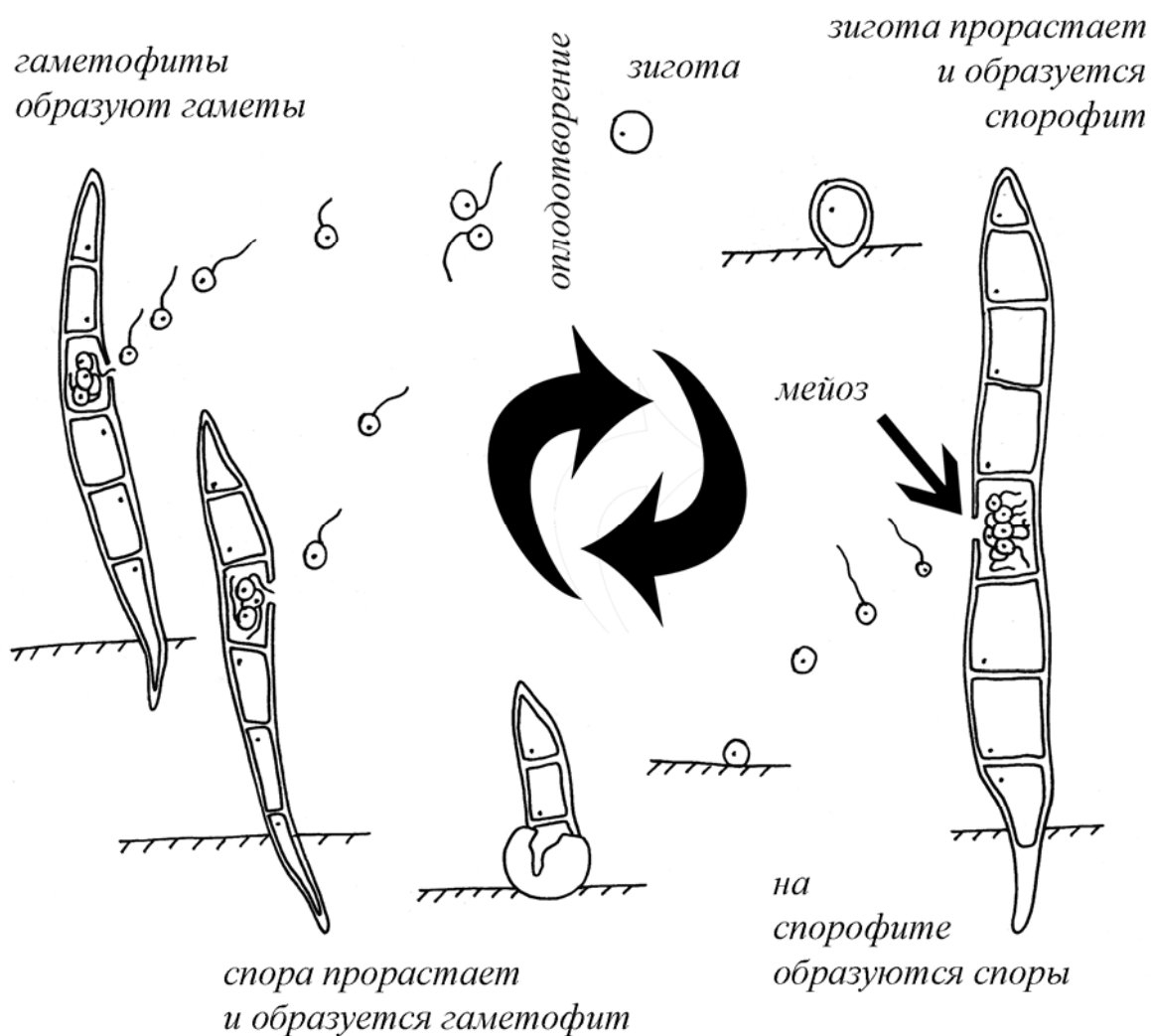


Рис. 10. Схема жизненного цикла водоросли с чередованием поколений (на примере *Ulothrix*).

Типы оплодотворения (=типы полового процесса). У водорослей оплодотворение происходит двумя способами (рис. 11). Чаще всего происходит **гаметогамия**, когда сливаются гаметы. У некоторых водорослей (в основном у харовых) встречается другой способ – **конъюгация**, когда слияние происходит между двумя неспециализированными (=соматическими) клетками организма.

Типы гаметогамии. Различают три типа гаметогамии: **изогамия**, когда сливаются внешне одинаковые гаметы, **гетерогамия**, когда сливающиеся клетки незначительно отличаются размерами, и **оогамия**, когда гаметы отличаются друг от друга очень сильно. Как правило, в оогамии участвует неподвижная женская гамета, называемая в этом случае **яйцеклеткой**, и мелкая подвижная мужская гамета, называемая **сперматозоидом**.

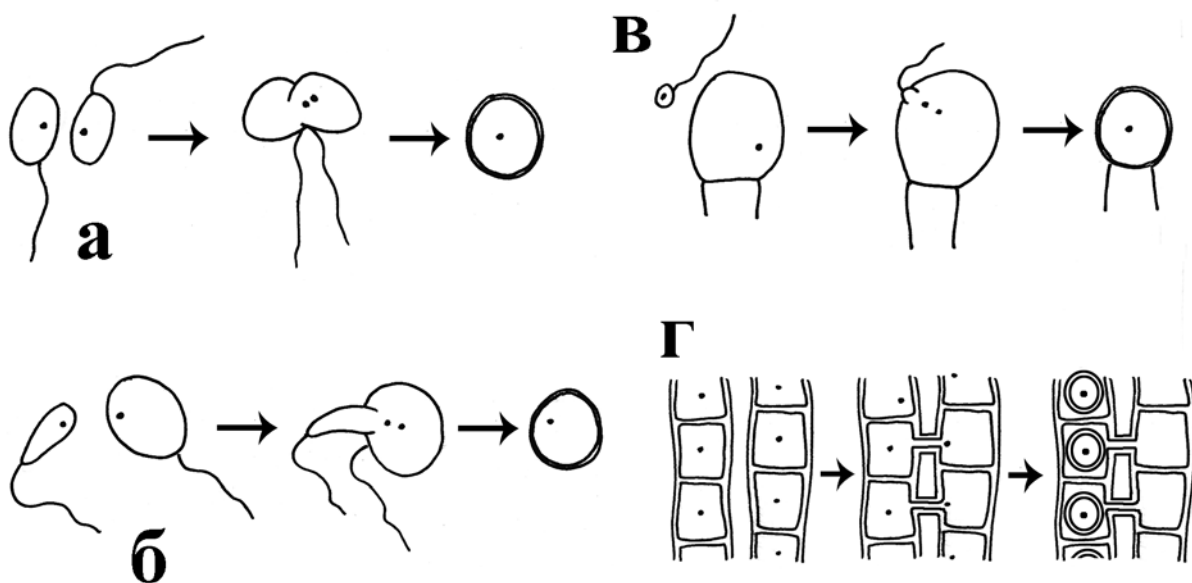


Рис. 11. Типы полового процесса у водорослей.

а-в – гаметогамия (а – изогамия; б – гетерогамия; в – оогамия); г – конъюгация.

Половое и бесполое поколения. Гаметофит, обеспечивающий половой процесс, называют **половым поколением**. Спорофит непосредственно не связан с половым процессом, и поэтому называется **бесполом поколением**, хотя он и является одним из этапов цикла полового размножения.

Модификации жизненных циклов. Жизненный цикл, изображенный на рисунке 10, для водорослей считается наиболее характерным. Он называется **жизненным циклом со спорической редукцией**, поскольку редукционное деление (=мейоз) происходит при образовании спор. Однако, существуют и другие жизненные циклы. Например, при отсутствии диплоидного поколения наблюдается **зиготическая редукция**: только возникнув, диплоидная зигота тотчас же делится мейозом, возвращаясь к гаплоидному состоянию (очень распространено у харовых водорослей). При выпадении гаплоидного поколения наблюдается **гаметическая редукция**. В случае зиготической и гаметической редукций образование спор происходит без мейоза. В жизненных циклах организмов с зиготической или гаметической редукцией могут присутствовать диплоидные гаметофиты или гаплоидные спорофиты. Однако, эти необычные жизненные циклы можно условно рассматривать как модификации основного жизненного цикла со спорической редукцией. Отметим, что даже для водорослей, имеющих обычный жизненный цикл, понятия гаметофита и спорофита не всегда являются четкими. Например, гаметофиты некоторых водорослей способны размножаться бесполом путем, образуя споры без редукционного деления (у некоторых бурых водорослей). Такие гаметофиты сочетают в себе признаки гаметофита и спорофита, и называются **гаметоспорифитами**.

Классификация водорослей

Еще в середине XX века была разработана классификация водорослей, в основу которой был положен химический состав пигментов в хлоропластах. В

последние десятилетия она была дополнена в соответствии с данными молекулярных исследований. Обычно выделяют 13 отделов водорослей (табл. 3):

Таблица 3. Отделы водорослей.

Тип хлоропласта	Отделы водорослей
Водоросли с первичным хлоропластом	Глаукофитовые водоросли – Glaucophyta
	Красные водоросли – Rhodophyta
	Зеленые водоросли – Chlorophyta
	Харовые водоросли – Charophyta
Водоросли со вторичным хлоропластом	Эвгленовые водоросли – Euglenophyta
	Хлорарахниевые водоросли – Chlorarachniophyta
	Динофитовые водоросли – Dinophyta
	Криптофитовые водоросли – Cryptophyta
	Гаптофитовые водоросли – Haptophyta
	Диатомовые водоросли – Bacillariophyta
	Бурые водоросли – Phaeophyta
	Желто-зеленые водоросли – Xanthophyta
	Золотистые водоросли – Chrysophyta

Можно видеть, что все отделы водорослей делятся на две основные группы по признакам строения хлоропласта. Об этом подробно будет рассказано далее. Кроме того, в приведенном списке отделов водорослей отсутствует широко известная группа сине-зеленых водорослей. И для этого имеются серьезные основания:

Сyanobacteria – цианобактерии, или сине-зеленые водоросли

Отличие цианобактерий от остальных групп водорослей. Цианобактерии стоят особняком от остальных водорослей. Это не случайно. Дело в том, что сине-зеленые водоросли – прокариотические организмы, и представляют собой одну из групп бактерий. Они являются предметом изучения микробиологии, а не альгологии. С остальными, эукариотическими водорослями их сближает только способность к фотосинтезу. Но как уже говорилось, цианобактерии являются родоначальниками хлоропластов эукариот. Поэтому знакомство с этими организмами очень важно, и мы приводим описание этой группы перед рассмотрением отделов водорослей.

Общая характеристика. Известно 500-1000 видов цианобактерий. Обитают они как на суше, так и в воде. Ц. бывают одноклеточными, колониальными и нитчатыми.

Признаки. Ц. – типичные прокариотические организмы. В их клетке отсутствует ядро, их ДНК находится в цитоплазме. Отсутствуют клеточные органеллы, окруженные мембраной. Оболочка клетки Ц. состоит из двух слоев мембраны, между которыми находится тонкая клеточная стенка из муреина (то есть, имеет строение, типичное для грам-отрицательных бактерий). Внутренняя мембрана образует впячивания внутрь клетки, на поверхности которых и происходит фотосинтез (так же, как и в хлоропласте). Из пигментов, у Ц. имеются хлорофиллы а и d, каротины, ксантофиллы и билипротеины.

Гетероцисты. Некоторые нитчатые Ц. содержат в составе нитей особые клетки – **гетероцисты**. В них происходит **азотофиксация** – фиксация атмосферного азота (перевод газообразного N_2 в соли аммония). Внешне гетероцисты отличаются от остальных клеток нитей более крупным размером, а также отсутствием окраски, поскольку в них не происходит фотосинтез. Никакие эукариотические организмы неспособны к азотофиксации. Способностью к азотофиксации обладают только прокариоты.

Представители (рис. 12). В водоемах широко встречаются коккоидные Ц. из родов синехококкус *Synechococcus* и глеобактер *Gloeobacter*, нитчатые Ц. осциллятория *Oscillatoria*, анабена *Anabaena*, носток *Nostoc* и другие. Некоторые Ц. являются компонентами лишайников. Например, *Nostoc* входит в состав лишайника пельтигера *Peltigera*. Нитчатая Ц. спиролина *Spirulina* интересна тем, что в высушенном виде используется с лечебными целями, хотя ее целебный эффект научными исследованиями не подтвержден. Ц. анабена *Anabaena*, афанизоменон *Aphanizomenon* и некоторые другие при массовом развитии вызывают цветение воды, сопровождающееся уменьшением содержания растворенного кислорода и появлением ядовитых веществ. В таких водоемах может происходить массовый замор рыб, а употребление такой воды животными и людьми часто приводит к отравлению.

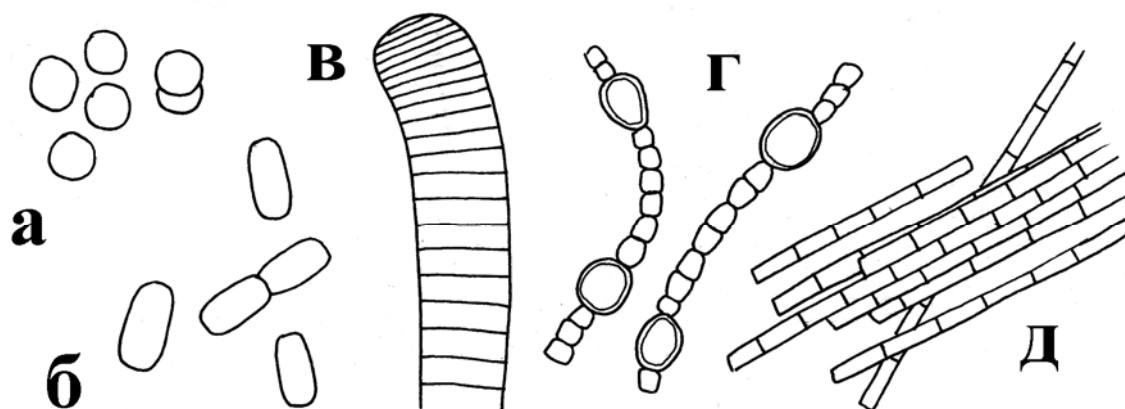


Рис. 12. Разнообразие сине-зеленых водорослей.

а – *Prochloron*; б – *Synechococcus*; в – *Oscillatoria*; г – *Anabaena* (в нитях видны гетероцисты); д – *Aphanizomenon*.

Размножение Ц. Ц. легко размножаются вегетативно: одноклеточные – делением клеток пополам, нитчатые – фрагментацией нитей. Некоторые нитчатые Ц. образуют **гормогонии** – специальные фрагменты талломов, способные отрываться и обеспечивающие вегетативное размножение. Полового размножения у Ц. нет, но половой процесс, не сопровождающийся размножением, имеется. Половой процесс проходит по бактериальному типу.

Роль Ц. в развитии жизни на Земле. Цианобактерии являются одними из древнейших организмов Земли: древнейшие представители обнаружены в породе, возраст которой составляет около 3,5 миллиарда лет. Считается, что древние Ц. являются создателями кислородной атмосферы Земли. Ц. – единственные организмы на земле, освоившие процесс фотосинтеза.

Прохлорофитовые водоросли – одна из групп цианобактерий. Известно не более трех родов и десяти видов этих организмов (наиболее известен род прохлорон *Prochloron*). В прошлом высказывалось предположение о выделении прохлорофитовых водорослей в особый отдел *Prochlorophyta*. Их главным отличием от цианобактерий является отсутствие фикобилинов и замена хлорофилла а на хлорофилл b. Поскольку такой же пигментный состав имеют хлоропласты зеленых и харовых водорослей, высказывалось предположение о двукратном происхождении первичного хлоропласта. Согласно этой гипотезе, цианобактерии дали начало хлоропластам красных и глаукофитовых водорослей, а прохлорофитовые водоросли – хлоропластам зеленых и харовых водорослей, что и отражено в их названии («прохлорофитовые» = «предзеленые»). Однако, исследования молекулярно-биологическими методами отрицают возможность происхождения хлоропластов от прохлорофитовых водорослей.

Другие фотосинтезирующие бактерии. Ц. – не единственные прокариотические организмы, способные к фотосинтезу. Так называемый **аноксигенный фотосинтез** осуществляют пурпурные серные, пурпурные несерные, зеленые серные и зеленые несерные бактерии. В отличие от **оксигенного фотосинтеза** цианобактерий и хлоропластов, при аноксигенном фотосинтезе не выделяется кислород, но требуются неорганические соединения серы, железа или азота. Пигментом, улавливающим свет при аноксигенном фотосинтезе, является не хлорофилл, а **бактериохлорофилл**.

2. ВОДОРΟΣЛИ С ПЕРВИЧНЫМ ХЛОРОПЛАСТОМ **(НАСТОЯЩИЕ ВОДОРΟΣЛИ)**

Образование первичного хлоропласта

Первичный хлоропласт. Выше уже говорилось об эндосимбиотическом происхождении хлоропластов и митохондрий. Хлоропласт возник в результате фагоцитоза клетки цианобактерии клеткой примитивного гетеротрофного эукариотического организма (рис. 13). Это явление было названо **первичным эндосимбиозом**. Хлоропласт, появившийся в результате первичного эндосимбиоза, называется **первичным хлоропластом**. Первичный хлоропласт окружен двумя мембранами, обе из которых являются мембранами

цианобактерии. Клеточная стенка симбиотической цианобактерии отсутствует у всех организмов, за исключением очень древней группы глаукофитовых водорослей Glaucophyta. Мембрана фагоцитозной вакуоли не сохранилась ни у каких из известных нам первичных хлоропластов. Симбионт в данном случае свободно лежит в цитоплазме клетки.

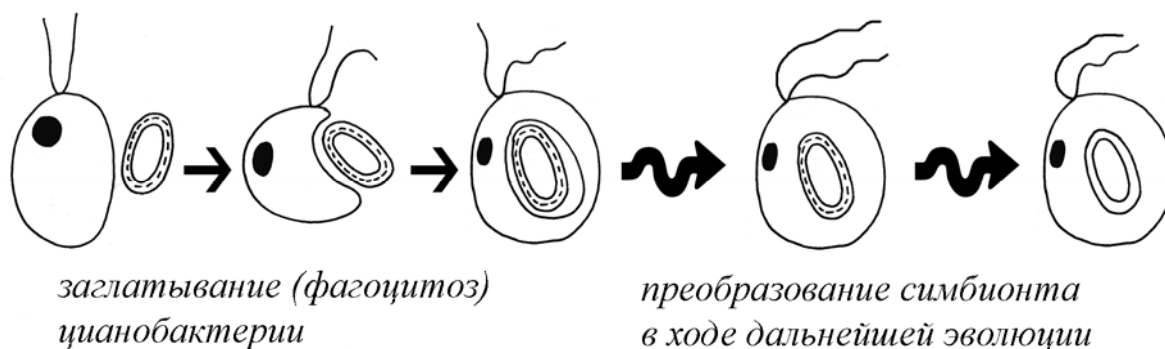


Рис. 13. Схема первичного эндосимбиоза.

Организмы, возникшие в результате первичного эндосимбиоза, очень многочисленны. Их называют **настоящими растениями**. К настоящим растениям относятся четыре отдела водорослей: глаукофитовые водоросли Glaucophyta, красные водоросли Rhodophyta, зеленые водоросли Chlorophyta, харовые водоросли Charophyta, а также все высшие растения. Считается, что высшие растения берут свое начало от древних харовых водорослей. Водоросли, имеющие первичный хлоропласт, называют **настоящими водорослями**.

Вторичный хлоропласт. Все остальные девять отделов водорослей имеют так называемый вторичный хлоропласт, возникший в результате вторичного эндосимбиоза. Подробнее о них и об этом процессе будет сказано далее, в главе «водоросли, имеющие вторичный хлоропласт».

Однократность случая образования первичного хлоропласта. Если на Земле происходили и другие случаи первичного эндосимбиоза, то их потомки до нашего времени не сохранились или пока еще не открыты. В истории жизни на Земле первичный эндосимбиоз с образованием хлоропласта произошел всего один раз, и все организмы с первичным хлоропластом ведут свою историю от этого момента. Поэтому, они все родственны друг другу, и их родство приблизительно определено:

Родство. Родословное древо настоящих растений представлено на рис. 14. Предками настоящих растений были какие-то неизвестные нам одноклеточные гетеротрофные простейшие.

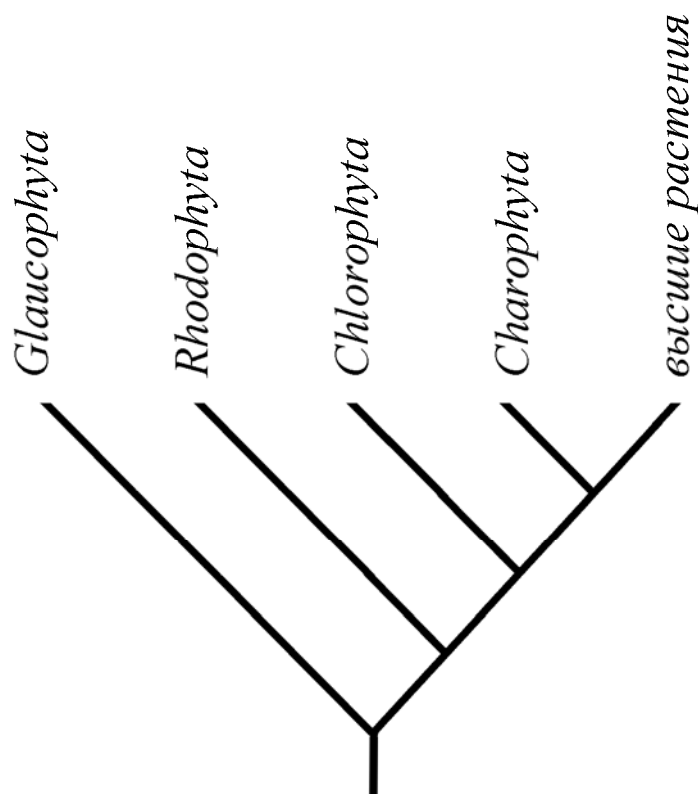


Рис. 14. Родословное древо настоящих растений.

Отдел Glaucophyta – глаукофитовые водоросли

Глаукофитовые водоросли, по всей видимости, самые древние из настоящих водорослей, доживших до наших дней. Представляют собой пресноводные одноклеточные, обычно монадные организмы, встречаются редко. Известно всего 3 рода и 10-15 видов глаукофитовых водорослей. Наиболее известен род глаукоцистис *Glaucocystis* (рис. 15, а). Клетка глаукофитовых водорослей имеет два жгутика, однако у рода глаукоцистис, представители которого имеют пальмеллоидное строение, жгутики сильно укорочены и не функционируют. Имеются 4 класса фотосинтетических пигментов: хлорофилл (только а), каротины, ксантофиллы и билипротеины. Наличие билипротеинов сближает их с красными водорослями. В клетке глаукоцистиса имеется два хлоропласта. Наиболее интересным признаком глаукофитовых водорослей, свидетельствующим об их древности, является наличие тонкой муреиновой клеточной стенки между двумя мембранами хлоропласта. Эта клеточная стенка представляет собой частично редуцированную клеточную стенку цианобактерии, давшей начало хлоропласту.

Отдел Rhodophyta – красные водоросли, или багрянки

Около 4000 видов. В основном морские бентосные организмы, отдельные виды (например, батрахоспермум *Batrachospermum*) встречаются в пресных водоемах. Красные водоросли – в основном крупные, хорошо заметные водоросли ярко-красного цвета. Оторванные от дна и выброшенные на берег талломы красных водорослей можно встретить на побережьях практически всех морей и океанов Земли.

Признаки. Основными особенностями красных водорослей являются: наличие в хлоропласте пигментов из группы билипротеинов; полное отсутствие жгутиковых клеток; образование очень сложных талломов на основе нитчатого строения; дополнительная стадия карпоспорофита в жизненном цикле (возможно, ее наличие отчасти компенсирует отсутствие жгутиковых стадий); необычная способность к слиянию клеток (проявляется в способности к образованию вторичных пор между клетками и в питании развивающегося карпоспорофита).

Пигментный состав. У К.в. имеются хлорофилл а, каротины, ксантофиллы и билипротеины. Наличие билипротеинов является важной особенностью К.в. Особый пигментный состав К.в. позволяет им жить на большой глубине, на которой водоросли из других отделов практически не встречаются. Состав пигментов объясняет и красную окраску их талломов; однако, некоторые красные водоросли окрашены в другие цвета. Это связано не с другим химическим составом пигментов, а только с другим их процентным соотношением.

Хлорофилл d. Долгое время считалось, что у красных водорослей имеется не только хлорофилл а, но и хлорофилл d, как у цианобактерий. Теперь определено, что в действительности этот пигмент у них отсутствует. При химическом анализе он обнаруживался из-за микроскопических цианобактерий, обитающих на талломах красных водорослей.

Типы талломов. Среди К.в. имеется несколько одноклеточных видов, имеющих пальмеллоидные талломы, например порфиридиум *Porphyridium* (рис. 15, б). Но абсолютное большинство К.в. – крупные, многоклеточные организмы, имеющие нитчатое или разнонитчатое строение (рис. 15, в-ж). Внешне такие талломы К.в. напоминают пластинчатые. Однако, на срезе через любой фрагмент таллома можно видеть, что в действительности они имеют разнонитчатое строение (рис. 15, з). Как правило, имеется одна или группа осевых нитей, от которых отходит множество густо разветвленных коротких боковых ответвлений. Клетки К.в. выделяют большое количество густой слизи, в которую полностью погружены все клетки таллома. Получившаяся структура, даже если и имеет, на первый взгляд, пластинчатое строение, имеет в действительности нитчатую организацию.

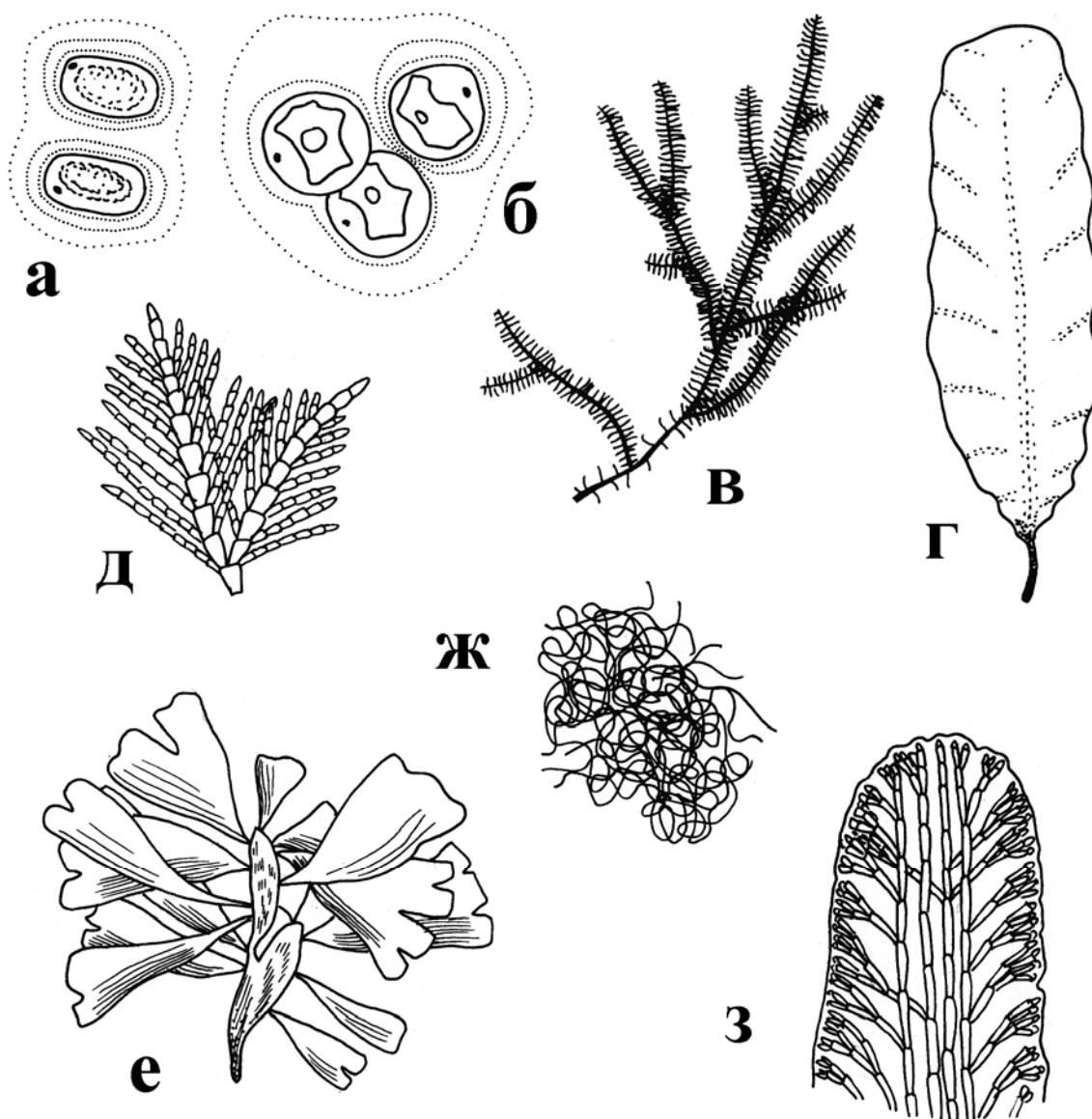


Рис. 15. Глаукофитовые (а) и красные (б-з) водоросли.

а – Glaucozystis; б – Porphyridium; в – Chondrus; г – Porphyra; д – Corallina; е – Palmaria; ж – Anfeltia; з – схема образования таллома красной водоросли на основе нитчатого строения.

Жгутиковые клетки. Важнейшей особенностью всех К.в. является полное отсутствие жгутиковых стадий на всех стадиях развития.

Клеточная стенка. Одна из наиболее заметных особенностей клеток К.в. – очень толстый наружный слой клеточной стенки, ослизняющийся и заполняющий пространство между отдельными нитями в составе таллома и связывающий их в единое целое. Эта слизь и является основным источником **агар-агара** – вещества, добываемого из К.в.

Поры. Стенки соседних клеток К.в. имеют одну интересную особенность. При своем образовании они полностью не замыкаются, и цитоплазма клеток остается частично соединенной **первичной порой**. Иногда в дальнейшем появляется еще одна или несколько **вторичных пор**. Вторичная пора возникает при растворении оболочки в другом месте

клеточной стенки, и сопровождается почти что делением клетки, образующей эту пору. По крайнем мере, делится ее ядро, и одно из ядер перемещается в район образующейся поры.

Размножение К.в.

Вегетативное размножение имеет сравнительно небольшое значение для К.в. У некоторых видов отдельные побеги могут отрываться от материнских растений. Если такие побеги заново закрепляются на субстрате, то они могут дать начало новым растениям. Однако, в большинстве случаев оторвавшиеся от субстрата талломы К.в. относит волнами к побережьям, где они через некоторое время погибают, будучи выброшенными на берег.

Бесполое размножение очень характерно для К.в. Оно состоит в образовании спорангиев, из которых выходят неподвижные споры, распространяемые течением. У К.в. встречаются два основных типа спорангиев, в которых образуются споры бесполого размножения: **моноспорангии**, в которых образуется всего одна спора, называемая **моноспорой**, и **тетраспорангии**, в которых созревают четыре **тетраспоры**. При образовании как моноспор, так и тетраспор, расходуется все содержимое спорангия, и молодая спора, выходящая в окружающую среду, первое время не имеет клеточной стенки и способна к незначительным амебоидным движениям.

Половое размножение. Половое размножение к.в. характеризуется высокой сложностью и достаточно большим разнообразием. Основная особенность жизненных циклов К.в., отличающая их от других растений, состоит в том, что в жизненном цикле К.в. чередуются не два, а три поколения: гаметофит, **карпоспорофит** и **тетраспорофит**. Мы рассмотрим типичный жизненный цикл К.в. (рис. 16). На гаметофитах образуются мужские и женские гаметы. Мужские и женские гаметы сильно отличаются друг от друга, половой процесс оогамный. Гаметы не имеют жгутиков. Женская гамета К.в. надежно прикреплена к гаметофиту и называется **карпогоном**. Она состоит из нижней расширенной **брюшной части**, и выроста, называемого **трихогиной**. Трихогина предназначена для улавливания мужской гаметы – **спермация**, и после оплодотворения отпадает. Образовавшаяся зигота остается прикрепленной к гаметофиту, и прорастает, образуя карпоспорофит. Все клетки карпоспорофита, как и зиготы, диплоидны. Карпоспорофит недолгоживущий, остается постоянно прикрепленным к гаметофиту. Зачастую он бывает целиком окружен защитными выростами, образованными клетками гаметофита. Рост карпоспорофита происходит очень необычно: питательные вещества поставляет гаметофит, образуя особые питающие клетки, которые сливаются с карпогоном. На карпоспорофите образуются **карпоспорангии**, содержащие по одной **карпоспоре**. Карпоспоры образуются без мейоза, то есть диплоидны. Карпоспоры освобождаются в окружающую воду, и оседая на субстрат, прорастают и дают следующее поколение – тетраспорофит.

Тетраспорофит представляет собой самостоятельное растение, которое может выглядеть так же, как и гаметофит, а может выглядеть иначе. Тетраспорофит образует тетраспорангии, в которых путем мейоза образуются тетраспоры. Они освобождаются в воду, и оседая на субстрат, прорастают и дают гаметофиты.

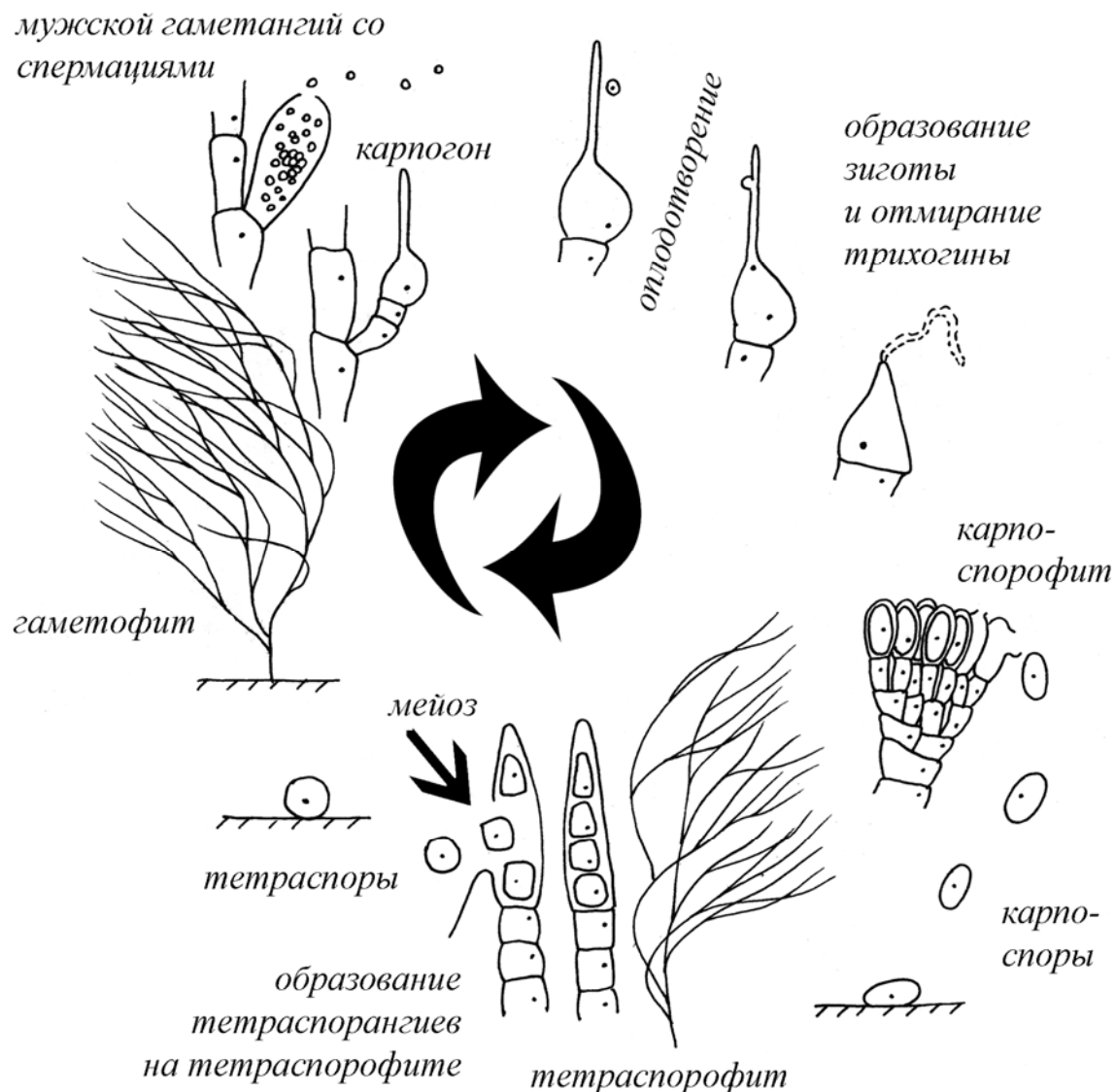


Рис. 16. Схема жизненного цикла красных водорослей (на примере Polysiphonia).

Типы жизненных циклов К.в. Различают два основных типа жизненных циклов к.в. Если в жизненном цикле преобладающим поколением является гаметофит, то есть гаметофит крупный и хорошо развитый, а тетраспорофит значительно мельче гаметофита и непохож на него по строению, то такой цикл называют **жизненным циклом типа порфиры**. Красная водоросль порфира *Porphyra* является характерным представителем с таким циклом развития. Крупные слоевища порфиры, употребляемые в пищу, представляют собой гаметофиты, а тетраспорофиты порфиры микроскопические, состоят из стелющихся по

субстрату однорядных нитей. Другой тип жизненных циклов называют **жизненным циклом типа полисифонии**. У полисифонии *Polysiphonia*, как и у других водорослей с таким жизненным циклом, гаметофит и тетраспорофит выглядят одинаково.

Использование К.в. Наиболее широкое применение находит агар-агар – вещество, добываемое из анфельции *Anfeltia*, гелидиума *Gelidium* и других К.в. Агар-агар состоит из полисахаридов, и выглядит наподобие желатина. Он широко используется в пищевой промышленности для приготовления желе, мармеладов, при производстве лекарств, как добавка к пище при заболеваниях кишечника. На основе агар-агара приготавливают среды для искусственного культивирования микроскопических организмов. Многие к.в. используются в пищу, в основном в Японии; из них приготавливают салаты, как из морской капусты. Для этих целей в основном используется крупная красная водоросль порфира.

Геологический возраст К.в. К.в. относятся к одним из древнейших растений Земли. Несомненные красные водоросли обнаружены в слоях, имеющих возраст 1,2 миллиарда лет, а ископаемые остатки водорослей, предположительно определяемых как красные, найдены в слоях возрастом 2 миллиарда лет. Таким образом, возраст К.в. почти что совпадает с возрастом древнейших из известных эукариот. Для сравнения отметим, что выход растений на сушу и появление первых высших растений произошло значительно позднее, приблизительно 500 миллионов лет назад.

Происхождение К.в. Красные водоросли являются непосредственными потомками древнейших эукариотических организмов Земли. Они находятся в самом основании родословного древа настоящих водорослей; древнее красных, по всей видимости, только глаукофитовые водоросли. Поскольку все красные водоросли ни на какой стадии своего развития не имеют жгутиковых клеток, считается, что они или произошли от каких-то древних безжгутиковых организмов, или же утратили жгутик в древности, на самых ранних этапах своего существования. Красные водоросли не являются предками никакой из других ныне существующих групп водорослей; можно сказать, что, несмотря на свое разнообразие, они представляют собой своего рода «тупик эволюции».

Отдел *Chlorophyta* – зеленые водоросли

Наиболее богатый видами отдел водорослей, насчитывающий 10000-15000 видов. Зеленые водоросли широко распространены во всех условиях, где только могут быть найдены водоросли: в водоемах, в почве, на открытом воздухе, в снегу и т.д. Не встречаются они только на больших глубинах, где преобладают красные водоросли. Среди З.в. преобладают микроскопические одноклеточные и нитчатые формы, однако немало представителей и с крупными талломами, такие как ульва *Ulva* или каулерпа *Caulerpa*.

Признаки.

Пигментный состав. В хлоропластах З.в. преобладают хлорофиллы, что и определяет название отдела. У них имеются хлорофиллы а и b, а также каротины и ксантофиллы.

Типы талломов З.в. Среди З.в. встречаются организмы с самыми различными вариантами организации талломов. Множество З.в. одноклеточны, среди них имеется много коккоидных, монадных и пальмеллоидных организмов. Многоклеточные З.в. представлены нитчатыми, разнонитчатыми, пластинчатыми и сифональными талломами.

Жгутиковые клетки З.в. как правило имеют два или четыре одинаковых жгутика, находящихся на переднем конце клетки. Жгутики З.в. гладкие, без мастигонем.

Колониальные З.в. Многие одноклеточные, в особенности монадные водоросли образуют колонии. Колонии многих З.в., например вольвокс *Volvox*, представляют собой **ценобии**. Ценобий характеризуется тем, что все его клетки относятся к одной генерации.

Разнообразие З.в. (рис. 17).

Одноклеточные З.в. В воде многих пресных водоемов очень часто встречается монадная З.в. хламидомонада *Chlamydomonas* (рис. 8; 17, а). Не реже встречаются неподвижные клетки коккоидных З.в. хлорококка *Chlorococcum* и хлореллы *Chlorella* (рис. 17, б). В засоленных водоемах полупустынь и степей встречаются грушевидные клетки дюналиеллы *Dunaliella* (рис. 17, в), имеющие красный цвет из-за большого количества **гематохрома** – пигмента из группы каротинов. При массовом развитии дюналиелла вызывает цветение воды, окрашивающее воду в красный цвет. Одноклеточная пальмеллоидная водоросль плеврококк *Pleurococcus* встречается вне воды – колонии этого организма, активно разрастаясь, образуют зеленый налет, покрывающий стены зданий, основания стволов деревьев и другие предметы, находящиеся в сырых местах.

Ценобиальные З.в. Из этой группы наиболее широко известен вольвокс *Volvox* (рис. 17, г) – этот организм образует крупные ценобии, различимые даже невооруженным глазом. Шарообразный ценобий вольвокса составлен из сотен или даже тысяч клеток, строение каждой из которых напоминает клетку хламидомонады. Ценобии значительно более мелкого размера, часто из 16-32 клеток, образуют гониум *Gonium* (рис. 17, д), эвдорина *Eudorina* и некоторые другие. Ценобии гидродиктиона, или водяной сеточки *Hydrodictyon* могут достигать 1 метра (!) длины. Клетки в ценобии гидродиктиона гораздо крупнее, чем у вольвокса, и плотно соединены друг с другом своими торцами. Гидродиктион встречается только в очень чистых стоячих водоемах, и становится теперь все более и более редким.

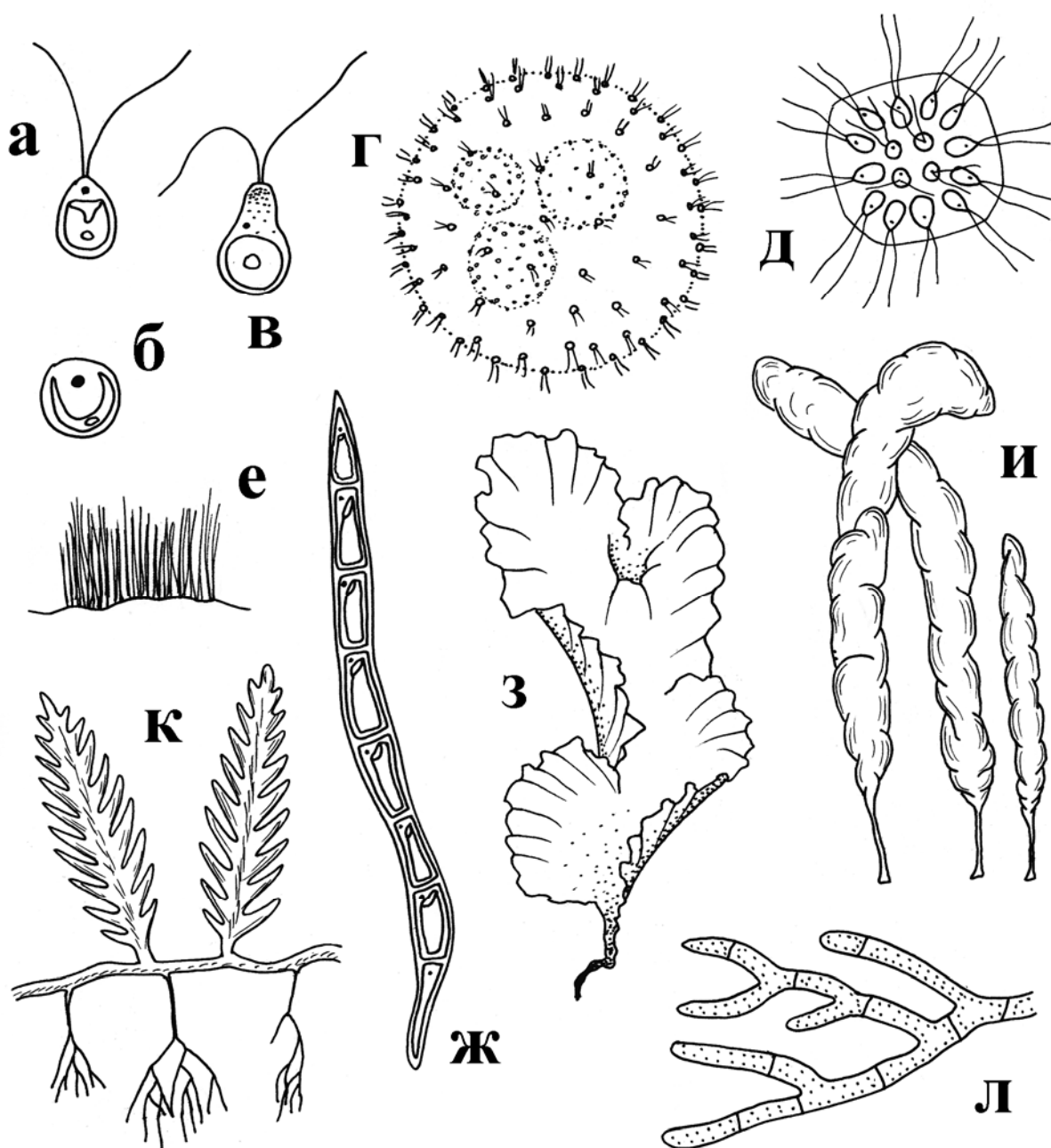


Рис.

17. Разнообразие зеленых водорослей.

а – *Chlamydomonas*; б – *Chlorella*; в – *Dunaliella*; г – *Volvox*; д – *Gonium*; е – *Ulothrix*, внешний вид зарослей на погруженном в воду предмете; ж – *Ulothrix*, строение слоевища; з – *Ulva*; и – *Enteromorpha*; к – *Caulerpa*; л – *Cladophora*, строение слоевища (видны клетки с многочисленными ядрами).

Нитчатые и пластинчатые З.в. Они также очень разнообразны и многочисленны. Наиболее известной З.в. с нитчатым типом таллома является улотрикс *Ulothrix* (рис. 17, е-ж). Улотрикс покрывает зеленым налетом из тонких нитей камни и деревянные предметы, попавшие в воду. Пластинчатая водоросль ульва *Ulva* (рис. 17, з) широко распространена в морских водах. Ее пластинчатые слоевища, оторванные

от дна, часто выносит волнами на берег. Эта водоросль может использоваться в пищу. Энтероморфа, или кишечница *Enteromorpha* (рис. 17, и) имеет тоже пластинчатый таллом, однако он свернут в полый цилиндр. Эта водоросль часто встречается в пресных водоемах с сильно загрязненной водой. И улотрикс, и ульва и энтероморфа являются бентосными организмами, прикрепляющимися к субстрату ризоидами, выростами нижних клеток слоевища.

Сифональные З.в. Таких среди З.в. тоже немало. Наиболее известны сифональные водоросли каулерпа *Caulerpa* (рис. 17, к) и кладофора *Cladophora* (рис. 17, л). Кладофора имеет довольно просто организованный таллом, имеющий вид тонких, едва различимых невооруженным глазом нитей. Нити кладофоры зачастую являются основным компонентом тины, образующейся на дне стоячих и медленнотекущих водоемов. В нитях кладофоры изредка встречаются клеточные стенки, разделяющие фрагменты таллома со многими десятками ядер. Слоевище каулерпы устроено сложнее. Крупные, напоминающие листья водных растений прямостоячие участки слоевища каулерпы растут вертикально, в то время как в грунте залегают связывающие их горизонтальные корневищеподобные участки слоевища, образующие многочисленные ризоиды.

Размножение З.в.

Вегетативное размножение у З.в. очень широко распространено. У одноклеточных организмов оно осуществляется делением клеток надвое, у ценобиальных – при распаде ценобиев, у нитчатых – при дроблении нитей. Некоторые З.в., например вольвокс и ульва, к вегетативному размножению не способны. Сифоновые З.в. обычно хорошо размножаются вегетативно; например, у каулерпы вегетативное размножение осуществляется за счет корневищеподобных участков слоевища.

Бесполое размножение. Этот тип размножения характерен почти для всех З.в. Одноклеточные З.в. хлорококк, хлорелла и хламидомонада при бесполом размножении образуют внутри себя от 4 до нескольких десятков спор. При разрыве оболочки материнской клетки споры выходят в воду. За исключением размера, строение спор как правило повторяет строение материнской клетки. Подвижная хламидомонада образует подвижные зооспоры; споры коккоидной хлореллы лишены жгутиков, как и взрослая хлорелла. Однако, хлорококк, взрослые клетки которого неподвижны, размножается подвижными зооспорами. При бесполом размножении улотрикса или ульвы в качестве спорангия выступают обычные, не отличающиеся от соседних клетки слоевищ. Внутри спорангия образуется несколько десятков зооспор, которые, выходя в воду, прикрепляются к подходящему субстрату и дают начало новым

растениям. У сифоновых З.в. бесполое размножение было утрачено в ходе эволюции.

Половое размножение. Рассмотрим половое размножение З.в. на примере некоторых представителей.

Хламидомонада. Цикл полового размножения хламидомонады представлен на рис. 18. Мужские и женские гаметы хламидомонады не отличаются друг от друга, поэтому половой процесс – типичная изогамия. Перед слиянием гаметы отбрасывают клеточную стенку, а образовавшаяся диплоидная зигота, наоборот, образует толстую клеточную стенку, благодаря которой клетка может переживать неблагоприятный период. При прорастании зиготы происходит мейоз, и при разрыве ее оболочки в воду выходят 4 мелкие гаплоидные зооспоры. Интенсивно питаясь, зооспоры увеличиваются в размерах и превращаются во взрослые организмы.

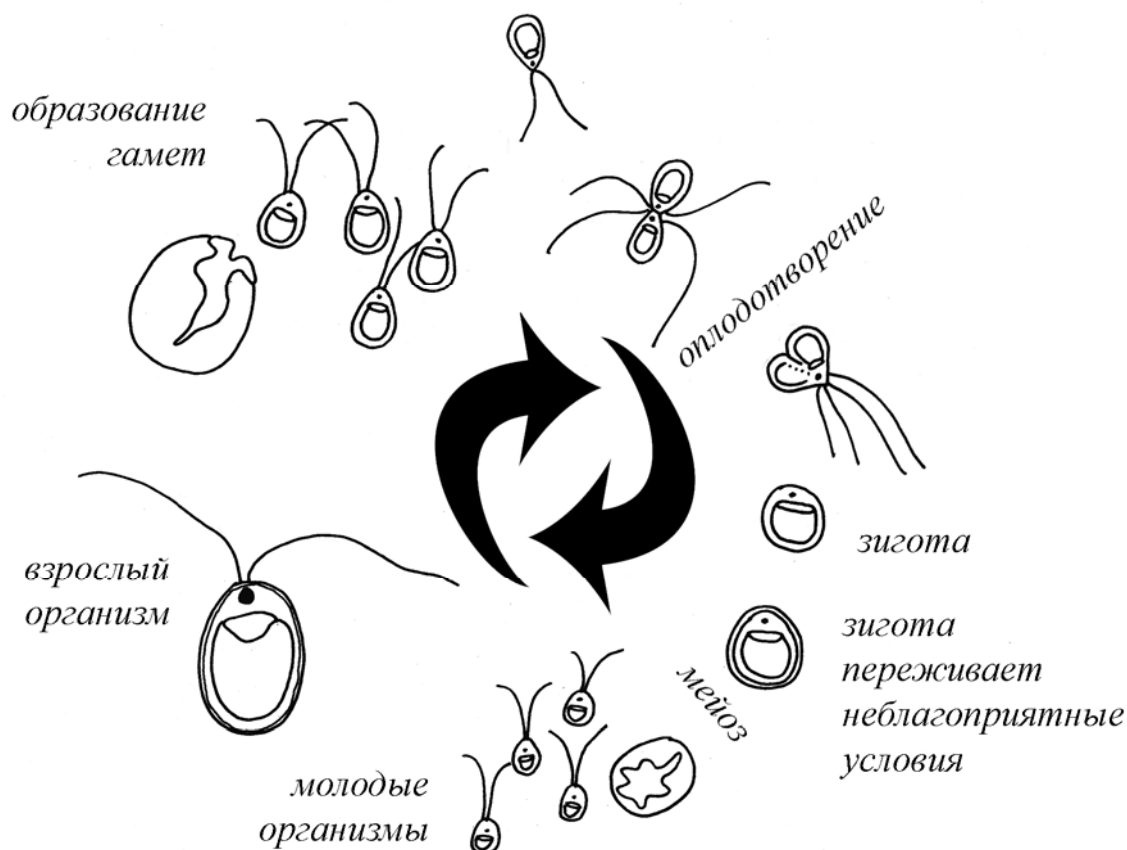


Рис. 18. Схема жизненного цикла зеленой водоросли *Chlamydomonas*.

Хлорелла половым способом не размножается.

Улотрикс имеет типичный жизненный цикл с чередованием двух поколений – спорофита и гаметофита. Он был упомянут в качестве примера ранее (рис. 10). Это обычный изоморфный жизненный цикл, в котором спорофит и гаметофит выглядят одинаково, а мейоз происходит при образовании спор. В качестве гаметангиев, как и

спорангиев, у улотрикса функционирует одна или несколько обычных, соматических клеток нити. Однако, у некоторых видов улотрикса жизненные циклы гетероморфные: преобладающим поколением является гаметофит, а спорофит представлен одноклеточным организмом, единственная клетка которого и функционирует в качестве спорангия.

Ульва имеет обычный изоморфный жизненный цикл.

Каулерпа имеет жизненный цикл с преобладанием спорофита, а стадия гаметофита у большинства видов полностью утрачена (рис. 19). Мейоз происходит при образовании гамет. В это время каулерпа частично теряет сифональную организацию таллома. В разных частях листоподобных участков слоевища цитоплазма сгущается, приобретает сетчатый вид и разделяется на гаметы. Гаметы высвобождаются при разрыве оболочки слоевища над местом их образования. Половой процесс каулерпы – гетерогамия.

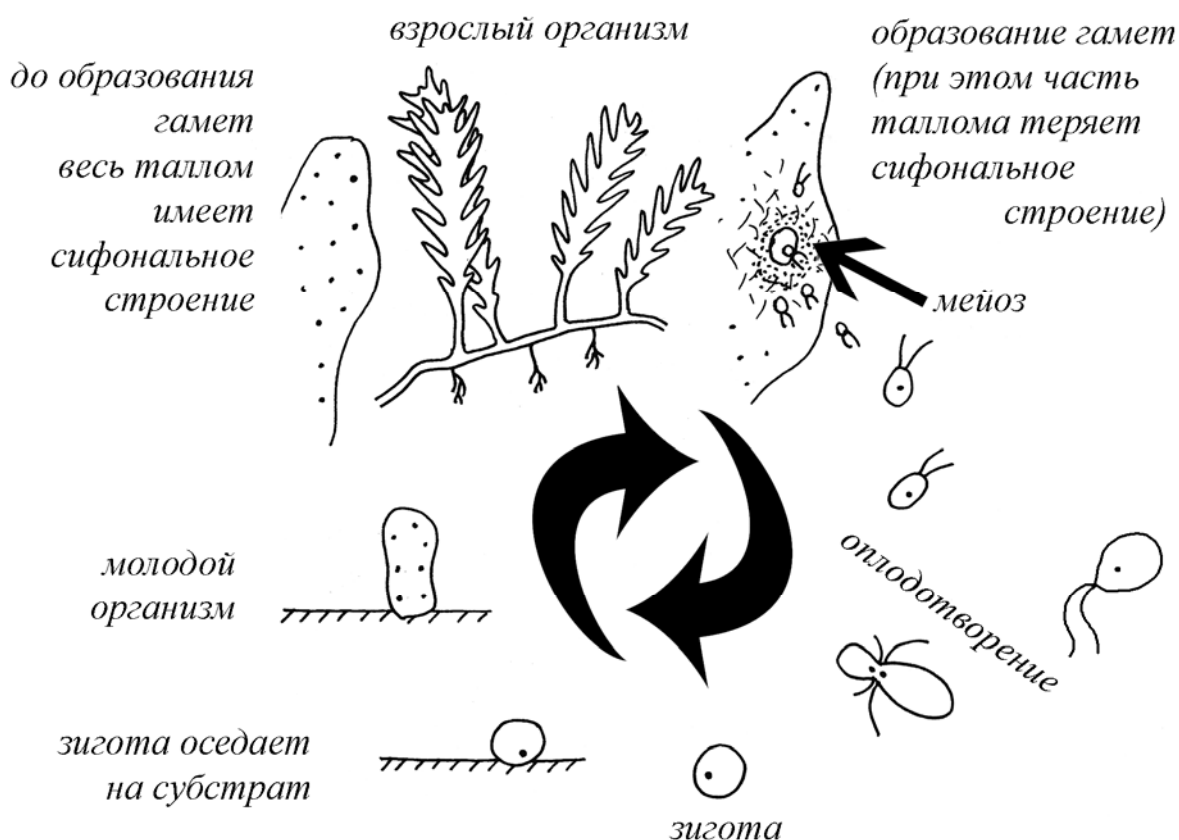


Рис. 19. Схема жизненного цикла зеленой водоросли Caulerpa.

Значение З.в. для человека. З.в. считаются одними из лучших организмов, используемых для очистки сточных вод в очистных сооружениях (хлорелла, хламидомонада). Считается, что многие зеленые водоросли содержат много питательных веществ и хороши для употребления в пищу. Особенно широко в этом отношении используется хлорелла. Ее употребляют в виде порошка и

таблеток, культивируя в промышленных количествах в специальных водоемах. В пищу употребляют также морскую водоросль ульву, за что она получила название «морской салат». Считается, что хлорелла может найти применение для регенерации воздуха в замкнутых помещениях: на космических кораблях, в подводных лодках и т.п. Она же, благодаря способности к быстрому размножению, используется как один из модельных объектов в научных исследованиях. Некоторые виды каулерпы, например каулерпа тиссолистная *Caulerpa taxifolia*, были занесены в Средиземное море из тропических морей и стали там настоящим бедствием, превратившись в настоящих «сорняков» для кораллов и других организмов.

Родство. Мы не имеем точных сведений об организмах, от которых произошли З.в. По всей вероятности, это были некие примитивные одноклеточные организмы, получившие хлоропласт путем первичного эндосимбиоза. Считается, что от примитивных, также одноклеточных представителей отдела З.в. произошел отдел харовых водорослей.

Конъюгаты, или сцеплянки. Раньше к зеленым водорослям относили обширную группу так называемых конъюгат – водорослей, половой процесс которых проходит по типу конъюгации. Однако недавно было установлено, что конъюгаты, наряду с некоторыми другими, сравнительно малоизвестными группами З.в., в действительности относятся к харовым водорослям.

Отдел Charophyta – харовые водоросли

Сейчас известно около 5000 видов харовых водорослей. Харовые водоросли – типичные пресноводные организмы, в соленой воде они практически не встречаются. Некоторые одноклеточные харовые водоросли ведут наземный образ жизни в сырых местах.

Классификация Х.в. сильно изменилась в последние десятилетия. Еще 20 лет назад считалось, что отдел Х.в. включает единственный класс – харовые Charophyceae, содержащий около 300 видов. Однако последние исследования показали, что к Х.в. относятся еще конъюгаты и несколько других групп, которых ранее относили к зеленым водорослям. По современной классификации, Х.в. насчитывают 6 классов, из которых самые крупные – зигнемовые Zygnematomphyceae (= конъюгаты, или сцеплянки) и харовые Charophyceae. Класс конъюгаты – самый большой, насчитывает около 4700 видов, и подразделяется на два порядка: десмидиевые Desmidiales, объединяющий организмы коккоидного строения, и зигнемовые Zygnematales, объединяющий нитчатые организмы.

Признаки. Х.в. очень разнообразны. Типы талломов Х.в. – коккоидные, нитчатые либо разнонитчатые. Разнонитчатые Х.в. имеют очень сложно организованные талломы. Их слоевища можно считать одной из вершин эволюции водорослевых талломов наряду с бурыми и красными водорослями.

Половой процесс у Х.в. – конъюгация, либо гаметогамия (оогамия). У одних Х.в. жгутики имеются, у других – отсутствуют. Однако, почти для всех Х.в. характерно, что в жизненном цикле доминирует гаплоидное поколение (гаметофит), а мейоз происходит на стадии зиготы (так называемая зиготическая редукция). Бесполое размножение для Х.в. нехарактерно.

Представители Х.в. Рассмотрим три основных порядка Х.в.

Порядок десмидиевые Desmidiaceae (рис. 20). Десмидиевые водоросли – одни из самых удивительных и необычных водорослей. К тому же они очень красивы и разнообразны (около 4000 видов).

Строение клетки. В основном, десмидиевые – одноклеточные организмы (рис. 20, а-в). Однако некоторые, например десмидиум *Desmidium*, представляют собой колониальные организмы. Их клетка состоит из двух половинок, называемых **полуклетками**, а ядро находится ровно посередине. У некоторых десмидиевых, например у космариума *Cosmarium*, между полуклетками имеется **перешеек**. Форма полуклеток удивительно разнообразна у разных представителей. Толстая клеточная стенка часто покрыта бугорками и шипами самой причудливой формы. Снаружи клетки десмидиевых окутаны толстым слоем слизи. Несмотря на то, что жгутиков у них нет, а наличие клеточной стенки не позволяет изменять форму клетки, многие десмидиевые, например клостериум *Closterium*, способны медленно двигаться. Это происходит... за счет выделения слизи! Выделяя слизь то с одной, то с другой стороны клетки, эти организмы способны медленно ползти по субстрату. Внутри клетки, как правило, имеется два хлоропласта, по одному в каждой полуклетке. Внутри хлоропласта имеется много пиреноидов и мелких крахмальных зерен.

Размножение. Размножаются десмидиевые вегетативно и половым путем. Рассмотрим размножение на примере рода космариум.

Вегетативное размножение (рис. 20, г) начинается с деления ядра. После этого в районе перешейка, где клеточная стенка тоньше, клетка разделяется на две, но молодые клетки еще не расходятся. Затем каждая из молодых клеток постепенно образует себе вторую полуклетку, и клетки расходятся. Получается, что одна полуклетка у десмидиевых водорослей моложе другой.

Половое размножение (рис. 20, д) довольно сложно. Половой процесс десмидиевых водорослей – конъюгация. Две клетки встречаются, располагаются перпендикулярно друг к другу и окутываются общим облаком слизи. Затем клетки соединяются друг с другом особым **конъюгационным каналом**, в который и перетекает содержимое обеих клеток. Клетки сливаются друг с другом с образованием зиготы, а их пустые целлюлозные клеточные стенки отбрасываются. Зигота вырабатывает собственную, толстую клеточную стенку. На стадии зиготы космариум переживает неблагоприятные условия, например зиму.

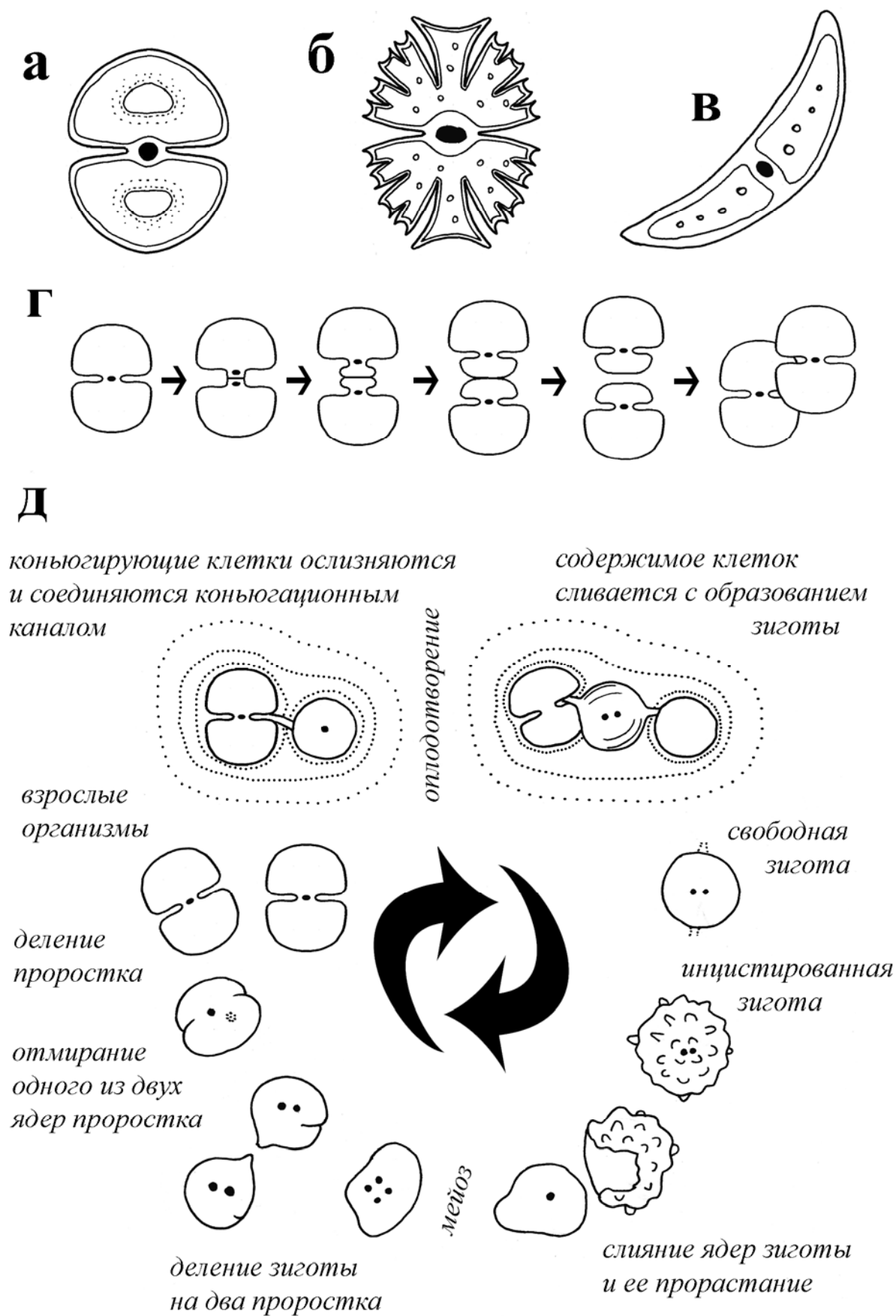


Рис. 20. Харовые водоросли из порядка Desmidiaceae.

а – Cosmarium; б – Micrasterias; в – Closterium; г – вегетативное размножение Cosmarium; б – половое размножение Cosmarium.

Интересно, что весь этот период ядра родительских клеток не сливаются. Их слияние происходит только перед прорастанием. При прорастании содержимое зиготы, окруженное только мембраной, выходит в воду. Затем диплоидное ядро делится мейозом, и клетка делится на две округлые клетки, называемые **проростками**. В каждой оказывается по два ядра, из которых одно отмирает. Проросток еще не вполне похож на обычную клетку космариума. Только после первого вегетативного деления проростка получившиеся клетки имеют нормальную форму, характерную для взрослого организма.

Порядок зигнемовые Zygnematales (рис. 21).

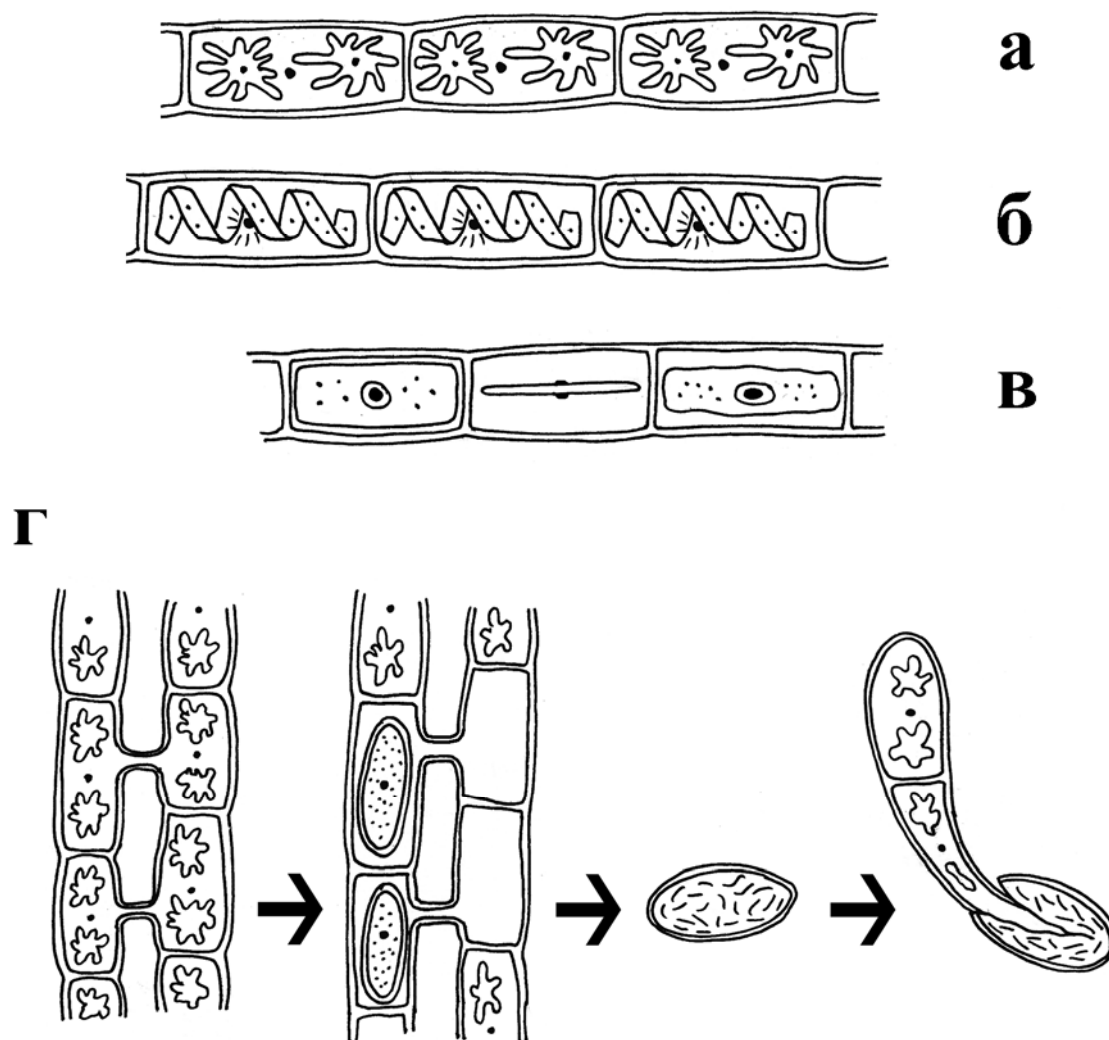


Рис. 21. Харовые водоросли из порядка Zygnematales.

а – *Zygnema*; б – *Spirogyra*; в – *Mougeotia* (в различных клетках нити хлоропласты показаны с разных сторон); г – конъюгация и прорастание зиготы у *Zygnema*.

Строение талломов. Талломы зигнемовых водорослей – нитчатые. Наряду со спирогирой, они являются обычным компонентом тины, образующейся в стоячих водоемах и заводях рек. На ощупь эти водоросли слизистые, и лежат на дне водоемов либо плавают по поверхности. Часто в тине имеется большое количество пузырьков кислорода, выделяемого этими водорослями при фотосинтезе.

Строение клетки. Наиболее широко известны зигнемовые водоросли из родов спирогира *Spirogyra*, мужоция *Mougeotia* и зигнема *Zygnema* (рис. 21, а-в). Они внешне похожи, но хорошо отличаются формой хлоропласта. Хлоропласт мужоции плоский, находится в середине клетки; у спирогиры хлоропласт имеет спиральную форму, а у зигнемы в каждой клетке имеется по два звездчатых хлоропласта. В хлоропластах имеется много пиреноидов. Ядро располагается в центре клетки. При прикреплении к субстрату отдельные клетки нитей образуют ризоиды.

Вегетативное размножение. Это размножение происходит легко при разрыве нитей. Отдельные нити или их фрагменты микроскопического размера легко переносятся в другие водоемы течениями или водоплавающими животными.

Половое размножение основано на половом процессе, проходящем по типу конъюгации (рис. 21, г). Конъюгация может происходить как между клетками одной нити, так и разных нитей. При конъюгации между клетками разных нитей клетки соединяются друг с другом конъюгационными каналами, по которым и перемещается содержимое клеток. Две клетки сливаются с образованием зиготы, которая у разных представителей может находиться или в конъюгационном канале между нитями, или в клетке одной из нитей. Половой процесс, как правило, происходит перед неблагоприятным сезоном. Пустые клеточные стенки нитей отбрасываются, а образовавшиеся зиготы оседают на дно водоема. Слияние ядер в зиготе происходит сразу. Перед прорастанием зиготы происходит мейоз, три из четырех образовавшихся ядер разрушаются, а четвертое дает начало молодому растению.

Порядок харовые Charales (рис. 22).

Строение таллома. Представители порядка харовых имеют сложное разнонитчатое строение. Внешне они отдаленно напоминают хвощи.

Внешнее строение таллома. Крупные талломы харовых имеют части, напоминающие **стебли**, и части, напоминающие **листья** (рис. 22, а-б). Часть «стебля», откуда отходят «листья», называется **узлом**, а часть «стебля» между листьями – **междоузлием**. «Листья» собраны на «стебле» в мутовках (то есть, расходятся из одной точки). Части слоевищ, находящиеся в донном грунте, имеют другой вид: «стебли» становятся похожими на **корневища**, а вместо листьев имеются небольшие **клубеньки**, выполняющие

запасную функцию и вегетативное размножение. Клетки клубеньков богаты крахмалом.

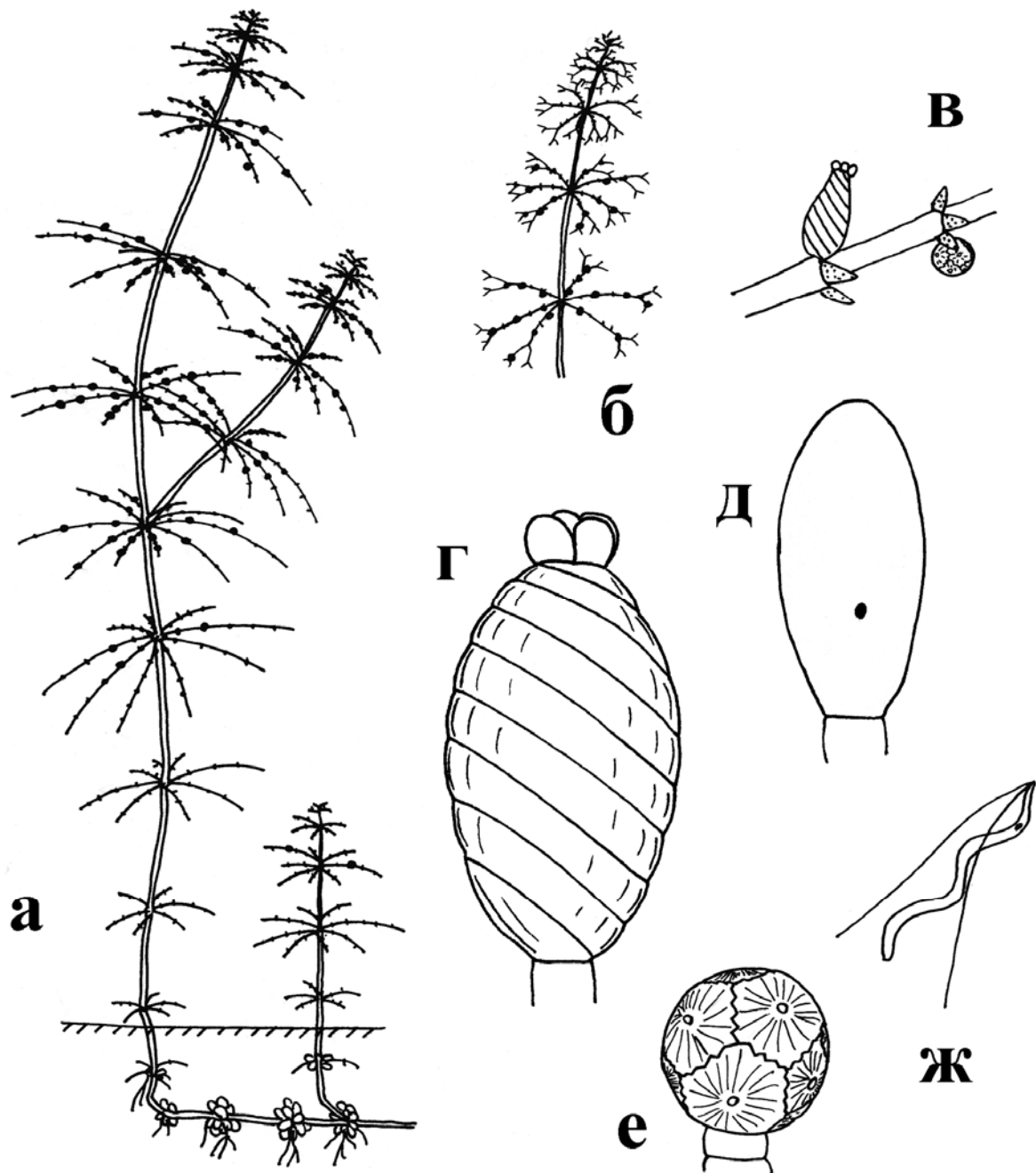


Рис. 22. Харовые водоросли из порядка Charales.

а – внешний вид слоевища Chara; б – фрагмент слоевища Nitella; в – фрагмент листовидного участка слоевища Chara с оогонием и антеридием; г – оогоний; д – яйцеклетка; е – антеридий; ж – сперматозоид.

Внутреннее строение таллома. Как же такие сложные талломы образуются на основе разноритчатой структуры? Для этого нужно обратиться к строению верхушки побега (рис. 23). Оказывается, нарастание таллома харовых вверх происходит, как и у других водорослей, за счет одной-единственной

верхушечной клетки. Эта клетка делится поперек. Из потомков нижней клетки в дальнейшем и формируется участок стебля харовых – узел и междоузлие. Как же это происходит? Эта клетка снова делится поперек; из двух образовавшихся клеток, нижняя в результате многократных делений образует узел с «листьями», а верхняя будет только увеличиваться в размерах и превратится в междоузлие. Узел образуется в результате серии продольных делений клетки-предшественницы узла. Клетки узла, расположенные на периферии стебля, продольным делением отделяют от себя клетки – предшественницы «листьев». Эти клетки ведут себя так же, как и верхушечная клетка. Отличие состоит в том, что она не имеет неограниченного роста, и «лист» харовых получается коротким. Лист, как и стебель, состоит из таких же узлов и междоузлий (рис. 23, е). Если в узлах стебля образуются листья, то в узлах листьев образуются органы полового размножения – мужские и женские гаметангии. У рода нителла *Nitella* листья могут ветвиться. Нижний узел листа участвует в образовании «боковой почки» в пазухе листа. Как и высших растений, такая боковая почка, начиная рост, вызывает ветвление стебля. У некоторых харовых стебель снаружи покрыт особым слоем клеток, называемым «**корой**». Многочисленные клетки коры также образуются в результате делений клеток узла.

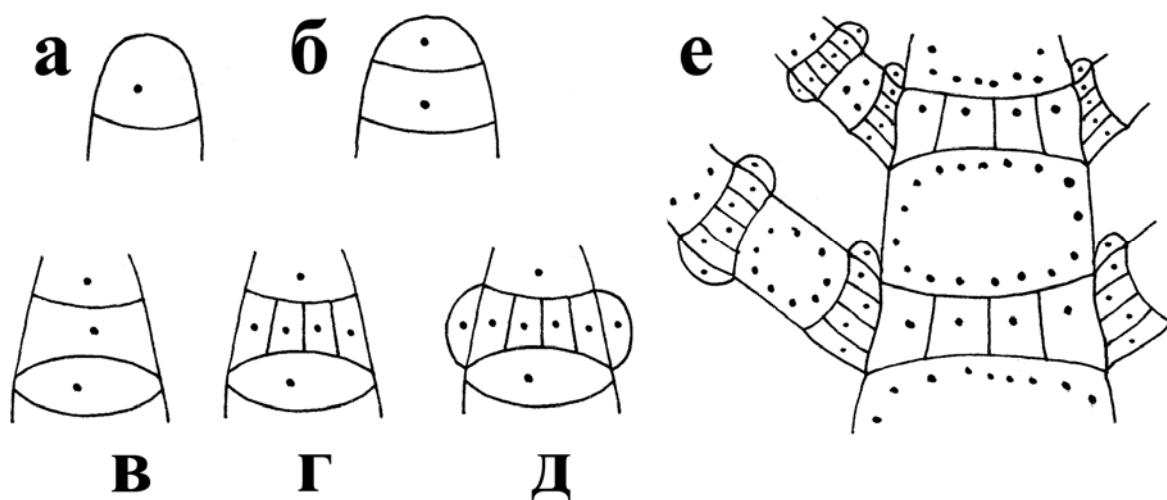


Рис. 23. Схема роста таллома водорослей из порядка Charales.

а-д – схема образования узла и междоузлия из верхушечной клетки таллома; е – схема строения сформированного междоузлия и соседних узлов.

Особенности строения клеток. Как видно из описания внутреннего строения харовых, клетки их таллома очень крупные. Особенно крупной является клетка, образующая междоузлие – ее длина может достигать сантиметра и даже более. Все клетки харовых на ранних стадиях развития имеют, как обычно, одно ядро. Хлоропластов в клетке харовых обычно несколько. По мере увеличения размера клеток одно ядро уже не справляется со своей ролью, и многократно делится. Во взрослой клетке харовых могут быть сотни и тысячи ядер, и большое количество хлоропластов.

Представители класса харовые. Наиболее известны два рода харовых – хара Chara и нителла Nitella. И хару, и нителлу нередко можно встретить в стоячих водоемах, чаще всего в небольших озерах и прудах, а также в заполненных водой карьерах. Все эти растения являются бентосными, крепко прикрепляются к субстрату корневищеподобными участками своих талломов. Нителла отличается от хары отсутствием боковых ответвления на «листьях».

Размножение.

Вегетативное размножение харовых осуществляется участками талломов. Целые растения могут вырастать из участков корневищ, фрагментов стеблей, которым удалось закрепиться за субстрат, а также из отдельных клубеньков.

Половое размножение играет очень большую роль при размножении харовых. Сами растения являются гаметофитами, образующими мужские гаметангии – антеридии (рис. 22, г), и женские гаметангии, называемые у харовых **оогониями** (рис. 22, е). И те, и другие имеют многоклеточное строение, что существенно отличает харовые от остальных водорослей и говорит об их высоком уровне развития. Половой процесс харовых – оогамия. В каждом оогонии образуется по одной очень крупной яйцеклетке (рис. 22, д), а в каждой антеридии – огромное количество мелких длинных двужгутиковых сперматозоидов (рис. 22, ж). При оплодотворении образуется диплоидная зигота, способная переживать на дне водоема неблагоприятный период. При этом, она остается окруженной клетками оболочки оогония. При прорастании зиготы происходит мейоз. Затем происходит образование одной клеточной стенки, отделяющей верхнюю одноядерную клетку от нижней трехядерной. Из верхней клетки образуется молодое растение, а нижняя клетка на ранних стадиях обеспечивает проросток запасными питательными веществами.

Родство. Считается, что харовые водоросли произошли от каких-то примитивных, скорее всего, одноклеточных зеленых водорослей. Харовые водоросли являются одной из вершин эволюции водорослей. Особенно это видно на примере порядка Charales. О высокой организации этих растений говорят такие признаки, как наличие сложно устроенных талломов, многоклеточных гаметангиев и преобладание размножения половым способом. Харовые водоросли имеют краеугольное значение в эволюции растений, поскольку считаются предками высших растений. Однако, высшие растения произошли не от современных Х.в., и тем более не от представителей порядка харовых, а от каких-то неизвестных нам, древних, вымерших представителей этого отдела. Известно лишь, что это были уже многоклеточные растения, возможно, внешне напоминавшие современные зигнемовые водоросли.

3. ВОДОРОСЛИ СО ВТОРИЧНЫМ ХЛОРОПЛАСТОМ

Вторичный хлоропласт имеют 9 отделов водорослей:

Эвгленовые водоросли – Euglenophyta
Хлорарахниевые водоросли – Chlorarachniophyta
Динофитовые водоросли – Dinophyta
Криптофитовые водоросли – Cryptophyta
Гаптофитовые водоросли – Haptophyta
Диатомовые водоросли – Bacillariophyta
Бурые водоросли – Phaeophyta
Желто-зеленые водоросли – Xanthophyta
Золотистые водоросли – Chrysophyta

Образование вторичного хлоропласта

Вторичный хлоропласт возник путем **вторичного эндосимбиоза**. Вторичный эндосимбиоз (рис. 24) был следствием фагоцитирования клеткой гетеротрофного эукариотического организма клетки, образовавшейся в результате первичного эндосимбиоза (то есть, одноклеточной настоящей водоросли).

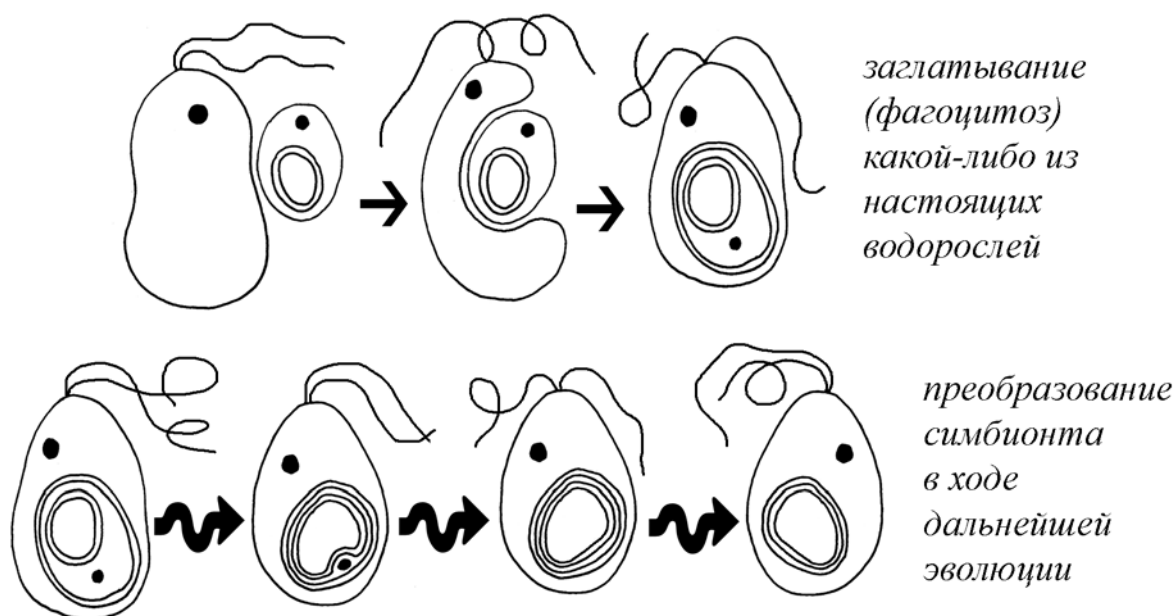


Рис. 24. Схема вторичного эндосимбиоза.

Особенности строения вторичного хлоропласта. Внутреннее строение и функционирование вторичного хлоропласта практически не отличается от первичного хлоропласта. Однако, они существенно отличаются по строению оболочки. Если первичный хлоропласт окружен двумя мембранами, то

вторичный хлоропласт изначально имеет четыре мембраны. Две внутренние мембраны вторичного хлоропласта представляют собой мембраны первичного хлоропласта, следующая – плазмалемма фагоцитированной клетки, а наружная – мембрана фагоцитозной вакуоли. Между средними мембранами иногда сохраняется и ядро фагоцитированной клетки – **нуклеоморф**. Именно такое строение хлоропласта имеют хлорарахниевые и криптофитовые водоросли. Однако чаще вторичный хлоропласт устроен более просто. Дело в том, что за миллионы лет эволюции происходит утрата нуклеоморфа, а иногда и одной из четырех мембран, окружающих хлоропласт.

Множественность случаев вторичного эндосимбиоза. Современная наука определила, что случаев вторичного эндосимбиоза, в отличие от первичного, в истории развития жизни на нашей планете было несколько. В каждом случае участники симбиоза представляли собой различные организмы.

Хозяин и симбионт во вторичном эндосимбиозе. И хозяин, и симбионт сильно видоизменяются после миллионов лет совместной эволюции в пределах одной клетки, и становятся непохожими на своих свободноживущих собратьев. Однако, молекулярные методы исследования позволяют определить, к каким группам организмов по отдельности относятся хозяин и симбионт, и удастся определить их место на родословном древе. В качестве хозяина при вторичном эндосимбиозе выступают различные гетеротрофные эукариоты, относящиеся к различным эволюционным ветвям родословного древа эукариотических организмов. В наше время существуют родственники этих организмов, у которых хлоропласта нет. Их изучают в курсе зоологии. В качестве симбионта выступают различные одноклеточные настоящие водоросли. При возникновении хлорарахниевых и эвгленовых водорослей в качестве симбионта выступал представитель отдела зеленых водорослей, а при возникновении всех остальных отделов водорослей со вторичным хлоропластом – представитель отдела красных водорослей.

Классификация отделов водорослей по хозяину и по симбионту. Поскольку все водоросли представляют собой совокупность хозяина и симбионтов, классификацию водорослей также можно строить или по хозяину, или по симбионту. Общепринятой является классификация по хозяину, поскольку в организме водоросли именно хозяин берет на себя все основные функции клетки. Симбионт же играет подчиненную роль, выполняя главным образом процесс фотосинтеза. Внутриклеточный симбионт всегда сильно упрощается. Лишаясь способности к существованию вне клетки хозяина, он из самостоятельного организма превращается в органеллу.

Эволюционные линии водорослей. Водоросли в целом представляют собой разнородную группу, представленную не менее чем четырьмя основными **эволюционными линиями**. Связывает эти эволюционные линии друг с другом только наличие хлоропласта, поскольку сами организмы (хозяева, а не симбионты) из различных линий родством друг с другом не связаны. Положение четырех эволюционных линий водорослей на родословном древе

эукариотических организмов показано на рисунке 25. **Первая эволюционная линия** водорослей была рассмотрена выше. К ней относятся настоящие водоросли, в эволюционной истории которых имел место только первичный эндосимбиоз. Эта линия отличается от остальных наличием первичного хлоропласта. Ее вершиной являются высшие растения, произошедшие, по всей вероятности, от харовых водорослей либо каких-либо близкородственных им вымерших организмов. Прочие эволюционные линии представлены организмами со вторичными хлоропластами, и в их эволюционной истории был не только первичный, но и вторичный эндосимбиоз. **Вторая эволюционная линия** водорослей – это эвгленовые водоросли. **Третья эволюционная линия** – небольшая группа хлорарахниевых водорослей. Все остальные отделы водорослей составляют обширную **четвертую эволюционную линию**.

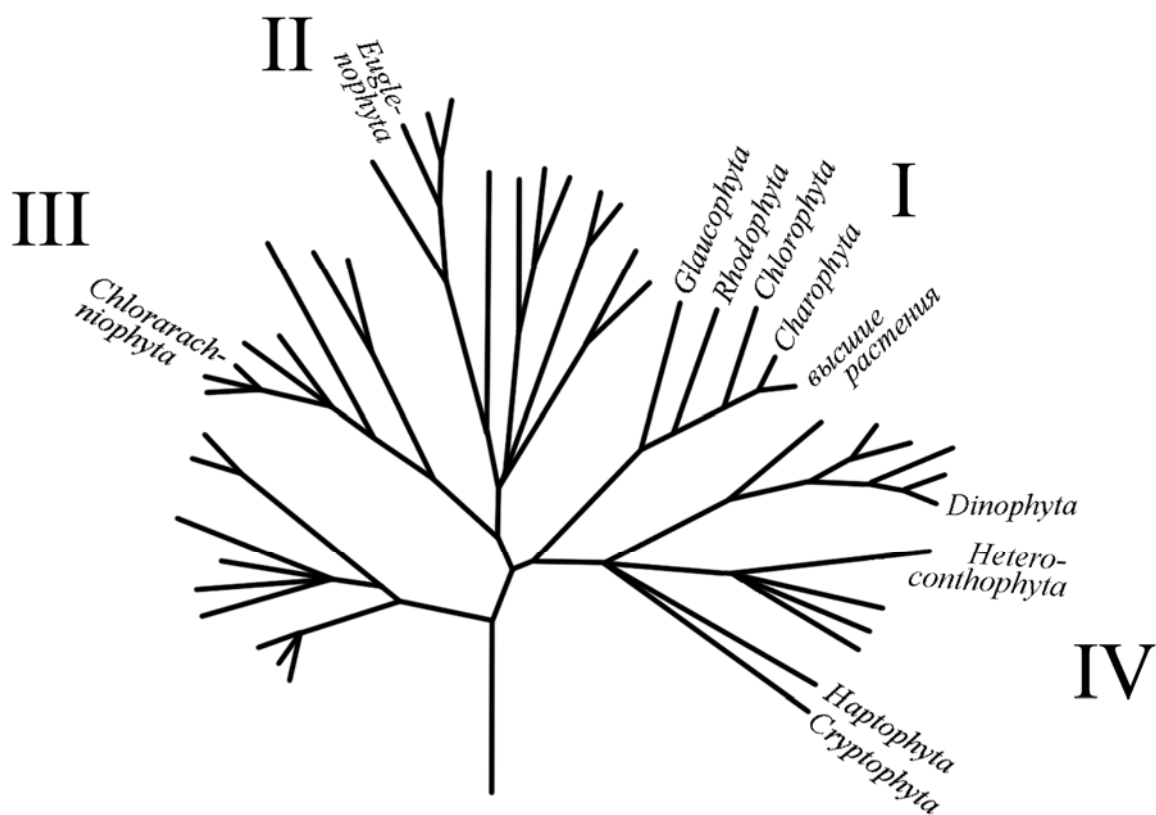


Рис. 25. Место различных водорослей и высших растений на общем родословном древе эукариотических организмов. Латинскими цифрами обозначены четыре основные эволюционные линии водорослей

Противоречия в классификации водорослей, построенной по пигментному составу. В прошлом, в основу классификации водорослей был положен пигментный состав хлоропластов. В то время еще не была раскрыта эволюционная картина эндосимбиотических отношений у водорослей. Учитывая сведения об эндосимбиозе, можно заметить что классификация по пигментному составу хлоропластов характеризовала родственные отношения не хозяев, а их симбионтов. Поэтому, на основе этой классификации было невозможно построить правильное эволюционное древо водорослей, а также определить родство различных отделов водорослей с другими гетеротрофными протистами. При определении родства, признаки хлоропласта вступали в противоречие с остальными признаками клетки. Наиболее яркими примерами являются эвгленовые и криптофитовые

водоросли. Если строение их хлоропластов указывало на близость соответственно к зеленым и красным водорослям, то остальные признаки, например отсутствие клеточной стенки или строение их жгутиков, свидетельствовало об обратном.

Другие примеры эндосимбиоза с эукариотическими организмами. Помимо рассмотренных случаев, известны и другие ситуации, когда имеет место эндосимбиоз с участием эукариот в качестве симбионтов. Так, широко известны водоросли из рода хлорелла, обитающие в цитоплазме некоторых инфузорий. Менее известными, но не менее удивительными являются случаи эндосимбиоза у динофитовых водорослей (об этом см. подробнее в описании динофитовых этого отдела).

Вторичный симбиоз с участием зеленых водорослей

В эволюции живого мира на Земле внутриклеточный симбиоз с зеленой водорослью, давший вторичный хлоропласт, происходил дважды. В первом случае образовались эвгленовые водоросли, во втором случае – хлорараханиевые водоросли. Протисты, игравшие роль хозяина при образовании эвгленовых и хлорараханиевых водорослей, не имеют никакого родства друг с другом.

Отдел Euglenophyta – эвгленовые водоросли

Насчитывается около 300 видов эвгленовых водорослей. Они обитают обычно в пресных водоемах, часто в очень загрязненной воде.

Происхождение. При возникновении эвгленовых водорослей в качестве хозяина выступал протист из группы Excavata, а симбионтом была зеленая водоросль. Ближайшими родственниками эвгленовых водорослей (если судить по хозяину) являются простейшие кинетопластиды Kinetoplastida. Кинетопластиды подробно рассматриваются в курсе зоологии. Наиболее известными представителями кинетопластид являются свободноживущий, обитающий в воде жгутиконосец бодо Bodo, и внутриклеточные паразиты человека, возбудитель сонной болезни трипаносома Trypanosoma.

Признаки.

Тип таллома. Все эвгленовые водоросли – монады.

Оболочка клетки. Эвгленовые водоросли не имеют клеточной стенки, ее роль берет на себя **пелликула**. Пелликула представляет собой сложную систему прочных белковых тяжей, располагающихся в поверхностном слое цитоплазмы клетки непосредственно под мембраной. Тяжи пелликулы проходят вокруг всей клетки под углом, что придает клетке косую исчерченность.

Жгутик. Имеется два жгутика, покрытых мастигонемами, но у многих эвгленовых водорослей второй жгутик очень короткий и почти не

выступает на поверхность клетки. Жгутики закреплены на переднем конце клетки в углублении, называемом **глоткой**. При движении, клетка эвгленовых водорослей как бы ввинчивается в воду. Имеются представители с редуцированным жгутиком; однако, они тоже могут двигаться благодаря изгибанию своего тела.

Питание. На дне глотки может происходить фагоцитоз. Гетеротрофное питание (как голозойное, так и осмотрофное) играет существенную роль в питании этих организмов, некоторые представители даже вторично утратили хлоропласты и целиком перешли на гетеротрофное питание. Запасным веществом у эвглен является не крахмал, а другой полисахарид, известный под названием **парамилон**.

Хлоропласты эвгленовых водорослей окружены тремя мембранами, и содержат те же пигменты, что у зеленых водорослей. Внутри одной клетки обычно имеется много хлоропластов.

Размножение. Известно только вегетативное размножение эвгленовых водорослей простым делением клетки надвое. Половое размножение не обнаружено.

Представители. Наиболее известным представителем является род эвглена *Euglena*. Эвглену зеленую *E. viridis*, например, часто можно обнаружить в лужах и других водоемах с загрязненной водой (рис. 26, а). Трахеломонас *Trachelomonas* (рис. 26, б) образует вокруг себя особый домик, состоящий из органического вещества, пропитанного солями железа и марганца. Очень интересен род факус *Phacus* (рис. 26, в): этот организм отличается уплощенным телом, скрученным напоподобие гребного винта корабля. Факусы могут очень быстро плавать.

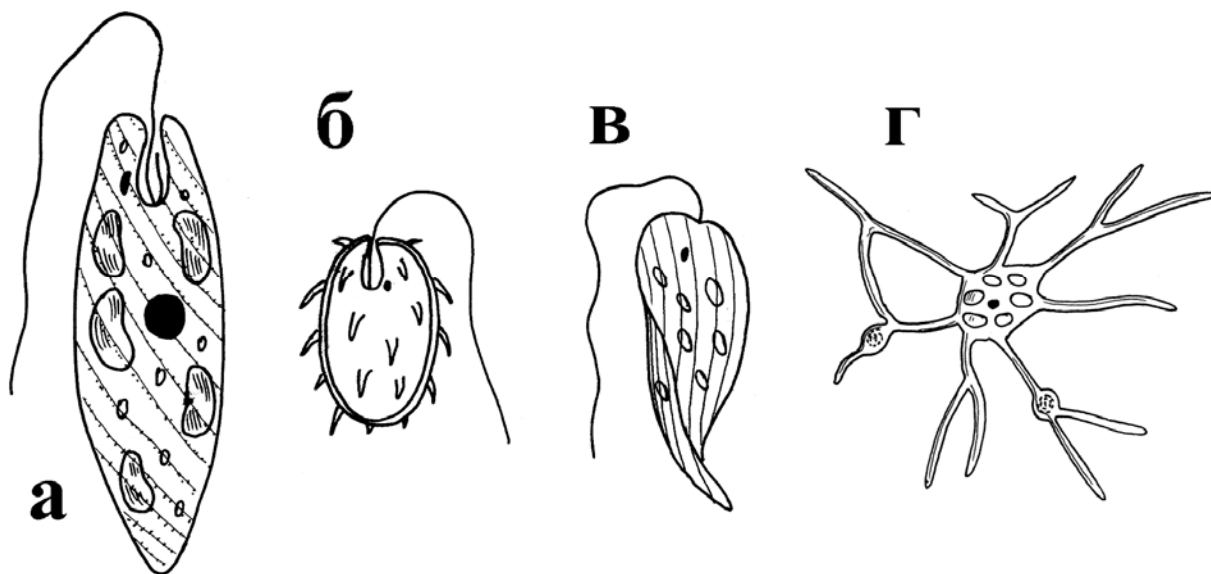


Рис. 26. Эвгленовые (а-в) и хлорарахниевые (г) водоросли.

а – *Euglena*; б – *Trachelomonas*; в – *Phacus*; г – *Chlorarachnion*.

Отдел Chlorarachniophyta – хлорарахниевые водоросли

На настоящий момент известно 9 видов хлорарахниевых водорослей. Все они являются морскими обитателями. Это единственный отдел водорослей, ни один представитель которого не был обнаружен в пресных водоемах. Всплеск научного интереса к этим организмам возник всего лишь в последнее десятилетие, и большинство хлорарахниевых водорослей были открыты уже в XXI веке. До настоящего времени эти организмы остаются еще очень плохо изученной группой.

Происхождение. При возникновении хлорарахниевых водорослей, в качестве хозяина выступал протист из группы ризарий Rhizaria, а симбионтом была зеленая водоросль. Хлорарахниевые водоросли интересны тем, что представляют собой единственный случай появления хлоропласта у ризарий.

Признаки.

Типы талломов. Хлорарахниевые водоросли – в основном амебы с длинными и узкими псевдоподиями. Однако, на некоторых стадиях жизненного цикла они могут находиться в коккоидном, а также в монадном состояниях.

Хлоропласты хлорарахниевых водорослей окружены четырьмя мембранами, и содержат те же пигменты, что и зеленые водоросли. Между средними мембранами располагается нуклеоморф. Внутри одной клетки обычно имеется несколько хлоропластов.

Размножение хлорарахниевых водорослей в основном вегетативное. Половое размножение мало изучено.

Представители. Наиболее давно известным и хорошо изученным представителем этой группы является хлорарахнион *Chlorarachnion reptans* (рис. 26, г). Он обитает на дне океанов в зарослях многоклеточных водорослей, ползая в поисках пропитания по поверхности грунта и слоевищам растений.

Вторичный симбиоз с участием красных водорослей

В эволюции живого мира на Земле внутриклеточный симбиоз с красной водорослью, давший вторичный хлоропласт, произошел в группе протистов, известной под названием хромальвеолаты *Chromalveolata*. Организмы, имеющие хлоропласты, в этой группе перемешаны с организмами, хлоропласты у которых отсутствуют или редуцированы. Считается, что в истории развития *Chromalveolata* вторичный симбиоз происходил однократно, хотя окончательно это не доказано. Однако точно установлено, что у многих гетеротрофных хромальвеолят хлоропласт был утерян вторично. Эти организмы будут упомянуты далее в тексте. Паразитические протисты споровики *Apicomplexa* интересны тем, что хлоропласт у них полностью изменил свои функции, превратившись из фотосинтезирующей органеллы в органеллу, которая участвует в синтезе липидов.

Теория о многократном происхождении хлоропластов хромальвеолят. Сторонники многократного и независимого появления хлоропластов у хромальвеолят допускают по меньшей мере три независимых случая приобретения хлоропласта: у криптофитовых

водорослей, у гаптофитовых водорослей, и у остальных. Иногда предполагается также независимое происхождение хлоропласта у примитивных динофлагеллят.

Отдел Dinophyta – динофитовые водоросли, или динофлагелляты

Динофлагелляты – организмы, сочетающие в себе самые невероятные признаки. Они очень разнообразны, известно около 2000 видов из этой группы. В основном это свободноживущие водные организмы. Около 80% являются морскими, 20% – пресноводными обитателями. Морские динофлагелляты составляют значительную часть морского планктона. Среди динофитовых водорослей довольно много криофильных организмов.

Признаки.

Типы талломов. Среди динофлагеллят преобладают одноклеточные организмы. В основном это монады (рис. 27, а-в), хотя имеются организмы коккоидного, амебоидного и пальмеллоидного обликов. Несколько видов динофлагеллят представляют собой нитчатые организмы из нескольких клеток.

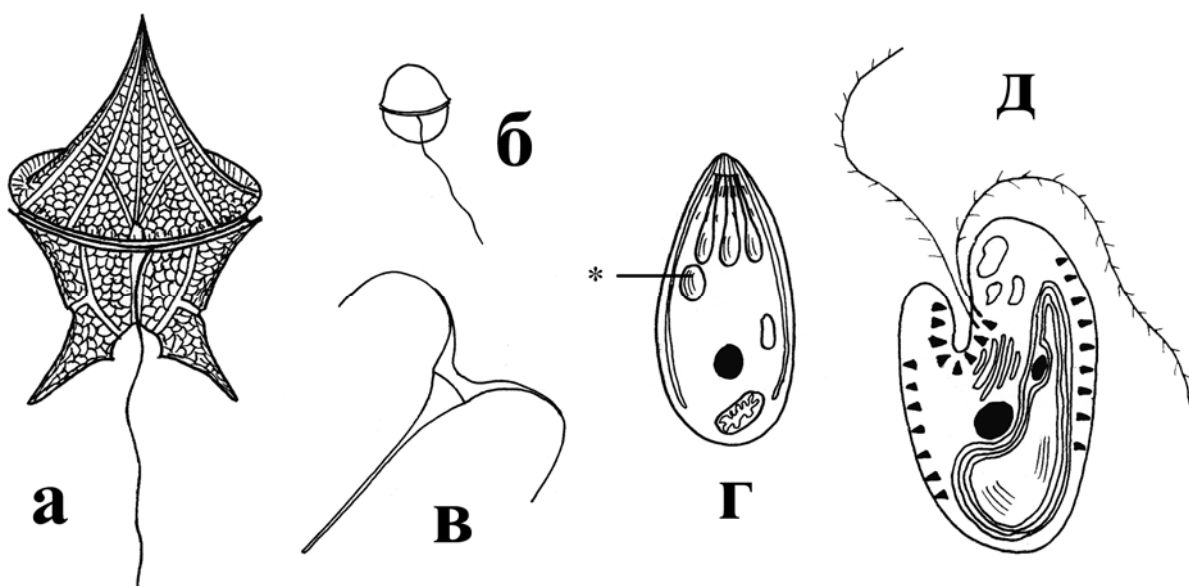


Рис. 27. Динофлагелляты (а-в), споровики (г) и криптомонады (д).

а – Ceratium; б – Peridinium (контур клетки); в – Orthoceratium (контур клетки); г – Plasmodium (стадия спорозонта, апикопласт помечен «*»); д – Cryptomonas.

Оболочка клетки. Для большинства динофитовых водорослей характерно наличие **панциря**. Однако, их панцирь имеет очень необычное строение. Под мембраной клетки в верхнем слое цитоплазмы у всех динофлагеллят находятся **альвеолы** – плоские мешочки, окруженные мембраной. У динофлагеллят, имеющих панцирь, в альвеолах находятся целлюлозные пластины. Поскольку альвеолы располагаются тесно, большое количество

пластин образует прочный панцирь на поверхности клетки. Панцирь состоит из двух частей: **эпивальвы** на верхней половине клетки, и **гиповальвы** на нижней.

Жгутик. Подвижные динофлагелляты имеют два жгутика, крепящиеся в борозде между эпивальвой и гиповальвой. Один жгутик направлен назад, а второй расположен перпендикулярно первому и обернут вокруг клетки. Оба жгутика очень важны для движения, причем второй жгутик обеспечивает вращательную составляющую в движении, что и отражено в названии этих организмов (dinos – вращение).

Хлоропласт. Хлоропласт имеется не у всех, а только у половины видов динофлагеллят. Обычно хлоропласт окружен тремя мембранами и имеет характерный для красных водорослей набор пигментов, за исключением фикобилинов. Однако некоторые динофлагелляты имеют поистине уникальные хлоропласты, происходящие в результате замены исходного вторичного хлоропласта **третичным хлоропластом**, происходящим в результате **третичного эндосимбиоза**.

Размножение. Размножаются Д.в. преимущественно вегетативным путем, половое размножение происходит редко.

Массовое развитие Д.в. Иногда Д.в. столь интенсивно размножаются, что вызывают цветение воды. Например, цератиум *Ceratium* вызывает бурое окрашивание воды пресных водоемов, а лингулодиниум *Lingulodinium* является одной из причин морских **красных приливов**, сопровождающихся **биолюминесценцией** – свечением воды. Биолюминесценция морской воды часто вызывается именно динофитовыми водорослями. Светящаяся вода ядовита, поскольку при массовом размножении динофлагелляты выделяют в воду ядовитые вещества. Считается, что свечение клеток Д.в. является способом защиты от нападающих хищников. Светящиеся вещества образуются при разрушении молекул хлорофилла внутри хлоропласта.

Третичный эндосимбиоз. Это явление пока обнаружено только у динофитовых водорослей. Известно не менее 7 вариантов появления третичных хлоропластов у динофитовых водорослей. В качестве симбионта здесь могут выступать зеленые и красные водоросли, а также представители различных отделов, имеющие вторичный хлоропласт – гаптофитовые, криптофитовые, диатомовые. Третичный хлоропласт может быть окружен различным числом мембран, от двух до пяти. Иногда симбионт сохраняется целиком, без видимых изменений, а иногда он упрощается, как это обычно происходит при вторичном эндосимбиозе. Бывает, что Д.в. переваривают своего симбионта, оставляя только хлоропласт; в таком случае хлоропласт называют **клептохлоропластом** (=украденным хлоропластом). Клептохлоропласт не функционирует как полноценная органелла, поскольку он приспособлен к работе внутри клетки другого хозяина. Клептохлоропласт нестабилен: рано или поздно клетка хозяина его переваривает, и он замещается новым клептохлоропластом, который появляется аналогичным образом. Множественность случаев эндосимбиоза у динофлагеллят говорит о существовании у них неких механизмов, способствующих этому процессу.

Родство. Динофитовые водоросли, как и все остальные организмы, вступившие в симбиоз с красной водорослью, относятся к обширной группе простейших – хромальвеолят

Chromalveolata. Однако, динофитовые водоросли стоят в этой группе особняком от других отделов водорослей. Если другие отделы водорослей относятся к подгруппе хромисты Chromista, то динофлагелляты относятся к другой подгруппе – альвеолаты Alveolata. Общий признак альвеолат – наличие альвеол под мембраной клетки; у разных представителей этой группы альвеолы выполняют различные функции. Помимо динофлагеллят, к альвеолатам относятся инфузории Ciliata и споровики Apicomplexa.

Ciliata – Инфузории

Инфузории подробно изучаются в курсе зоологии. Известнейшим представителем инфузорий является инфузория-туфелька *Paramecium caudatum*.

Поскольку считается более вероятным, что вторичный хлоропласт появился однократно на ранних этапах эволюции хромальвеолат, приходится считать, что все хроальвеолаты без хлоропласта, в том числе и инфузории, утратили его вторично. Для инфузорий это отчасти подтверждается легкостью появления симбионтов. К примеру, один из видов инфузорий, пармечиум бурсария *Paramecium bursaria*, в цитоплазме клетки содержит большое количество симбиотических зеленых водорослей из рода хлорелла *Chlorella*.

Apicomplexa – Споровики

Споровики – большая группа паразитических протистов, насчитывающая около 5000 видов. Споровики являются традиционным объектом изучения зоологов. Однако, недавно у них были обнаружены редуцированные хлоропласты. Поэтому представляет интерес рассмотреть эти организмы также и в курсе альгологии. В связи с паразитическим образом жизни, хлоропласты споровиков не выполняют свою основную функцию – фотосинтез. Однако, такой хлоропласт жизненно важен для споровиков, поскольку в нем происходит синтез липидов. Видоизмененный хлоропласт споровиков называется **апикопластом**. Его хлоропластная природа была установлено только недавно. Апикопласт окружен четырьмя мембранами.

Разнообразие споровиков. Споровики делятся на две большие группы – грегарины *Gregarinea* и кокцидии *Coccidiomorpha*. Грегарины являются в основном паразитами насекомых, а среди кокцидий имеется много возбудителей опасных заболеваний как животных, так и человека. Из группы кокцидий наиболее широко известен малярийный плазмодий *Plasmodium*, возбудитель малярии человека. Он имеет очень сложный жизненный цикл, проходящий в двух хозяевах – в крови и печени человека и в кишечнике и слюнных железах комара. На одной из стадий своего жизненного цикла – **спорозоите** – клетка малярийного плазмодия имеет специфическое строение, обеспечивающее возможность заражения клетки животного-хозяина. (рис. 27, г), На переднем конце спорозоида имеется сложно устроенный **проникающий аппарат**.

Отдел Cryptophyta – криптофитовые водоросли, или криптомонады

Криптофитовые водоросли – небольшая группа из 200 морских и пресноводных монадных организмов. Типичный представитель – криптомонас *Cryptomonas* – изображен на рис. 27 (д).

Признаки. Важной особенностью криптофитовых водорослей является наличие нуклеоморфа – небольшого ядра, оставшегося от симбиотической красной водоросли. Еще одна особенность хлоропластов криптофитовых водорослей состоит в том, что в нем сохраняется полный набор пигментов, характерных для хлоропласта красных водорослей, включая фикобилины. Ни у каких других эукариот, кроме глаукофитовых, красных и криптофитовых водорослей, фикобилины не встречаются. Обычно имеется два жгутика, причем оба покрыты мастигонемами. Хлоропласт криптофитовых водорослей окружен четырьмя мембранами. Клеточной стенки нет, вместо нее имеется перипласт. Размножение криптонад в основном вегетативное. Половое размножение плохо изучено.

Родство. Криптофитовые водоросли занимают неопределенное положение в группе хромальвеолят. По-видимому, они происходят от каких-то очень древних примитивных представителей этой группы. Не исключено, что и хлоропласт криптофитовых водорослей происходит от независимого случая эндосимбиоза.

Особенности строения клетки. Клетки криптонад имеют очень интересное и необычное строение. В их клетке можно различать спинную и брюшную стороны; у них имеется глотка; в клетке имеются особые выстреливающие органеллы – **эджектосомы (=трихоцисты)**, используемые клеткой для обороны; под мембраной клетки залегают особые структуры, поддерживающие форму клетки; уникально крепление жгутика, имеющее особый тяж, пересекающий всю клетку и даже соединенный с ее ядром.

Отдел Haptophyta – гаптофитовые водоросли

Гаптофитовые водоросли (старое название – примнезиевые водоросли Primnesiophyta) – небольшой отдел, насчитывающий около 300 видов преимущественно морских организмов. Однако, в этой группе имеется и несколько пресноводных обитателей. Преобладают организмы монадного строения, но имеются амебы, кокки, пальмеллы и даже просто устроенные нитчатые организмы.

Признаки.

Жгутики. Имеется два жгутика без мастигонем на переднем конце клетки. Между жгутиками находится **гаптонема** – небольшой вырост, являющийся уникальной особенностью этих организмов. Гаптонема, по всей вероятности, участвует в питании этих организмов, а возможно, играет определенную роль при прикреплении клеток к субстрату.

Хлоропласт гаптофитовых водорослей окружен четырьмя мембранами, из пигментов имеются хлорофиллы (а и с), каротины и ксантофиллы.

Оболочка клетки. Снаружи клетки большинства гаптофитовых водорослей покрыты несколькими крупными чешуйками из органического вещества. Каждая такая чешуйка по одной образуется в аппарате Гольджи, а затем в очень крупном мембранном пузырьке

транспортируется на поверхность клетки. Очень интересны представители порядка кокколитофорид Cocolithales: их чешуйки пропитаны карбонатом кальция и часто придают клетке необычный внешний вид (рис. 28, б). Чешуйки кокколитофорид называются **кокколитами** (рис. 28, в-е). Кокколиты древних кокколитофорид (рис. 28, е) играли значительную роль в образовании залежей мела и известняка. Они широко используются в качестве руководящих ископаемых для датировки геологических слоев.

Представители (рис. 28). Наиболее широко известны роды хризохромулина *Chrysochromulina*, павлова *Pavlova*, примнезиум *Prymnesium* и другие. К кокколитофоридам относятся роды кокколитус *Coccolithus*, эмилиания *Emiliana*, дискосфера *Discosphaera* и т.д.

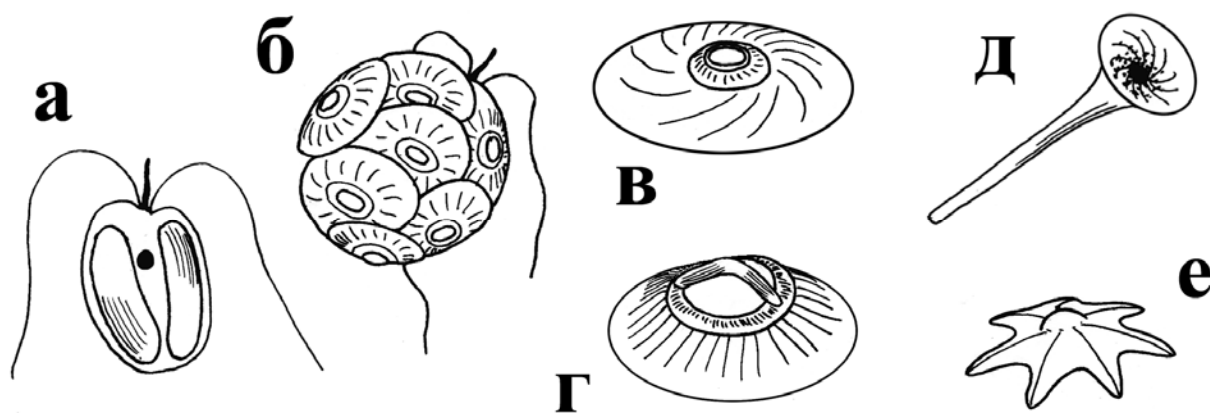


Рис. 28. Гаптофитовые водоросли.

а – *Chrysochromulina*; б – *Emiliana*; в – чешуйка *Calcidiscus*; г – чешуйка *Gephyrocapsa*; д – чешуйка *Discosphaera*; е – чешуйка вымершего представителя рода *Discoaster*.

Родство. Раньше гаптофитовые водоросли рассматривались в составе отдела золотистых водорослей. Теперь оказалось, что эти группы неродственны. Скорее всего, гаптофитовые водоросли находятся в основании родословного древа хромальвеолят, и происходят от каких-то древних, очень примитивных представителей этой группы. Существует предположение, что и хлоропласт гаптофитовых водорослей, как и у криптофитовых, происходит независимо от других вторичных хлоропластов хромальвеолят.

Heteroconta – гетероконтные, или разножгутиковые организмы

Оставшиеся четыре отдела – диатомовые, бурые, золотистые и желто-зеленые водоросли – близкородственны друг другу и теперь нередко объединяются в составе одного отдела гетероконтных, или разножгутиковых водорослей

Heteroconthophyta (их еще называют страменопилы Stramenopila). Этот во всех отношениях правильный и рациональный подход имеет один недостаток. Дело в том, что к разножгутиковым организмам, помимо перечисленных отделов водорослей, относится еще довольно большое число гетеротрофных организмов, традиционно рассматриваемых в курсах микологии (гетероконтные грибоподобные организмы – оомицеты и лабиринтуломицеты) и зоологии (бикосоециды, опалины и некоторые другие). Считается, что предки перечисленных гетеротрофных организмов имели хлоропласт, но в ходе эволюции вторично лишились его. Для того, чтобы не переносить рассмотрение этих организмов в курс альгологии, или, наоборот, не убирать из курса альгологии гетероконтные водоросли, мы оставляем более старую классификацию, согласно которой гетероконтные организмы делятся на несколько отделов. Отметим, что четырьмя перечисленными отделами не исчерпывается все разнообразие гетероконтных водорослей. Существует еще несколько небольших групп гетероконтных водорослей – это рафидофитовые водоросли Raphidophyta, пелагофитовые водоросли Pelagophyta и некоторые другие группы.

Жгутиковая клетка гетероконтных организмов. Многие гетероконтные организмы представляют собой монады, а остальные имеют монадные стадии хотя бы в своем жизненном цикле. Наиболее важная особенность гетероконтных организмов состоит в устройстве жгутикового аппарата. Их жгутиковая клетка обычно несимметрична, чаще всего имеет грушевидную форму и несет два жгутика. Так называемый **незрелый жгутик** направлен вперед и покрыт мастигонемами, в то время как другой – **зрелый жгутик** – более короткий, направлен назад и лишен мастигонем. Мастигонемы на жгутиках имеются и в других группах организмов, но мастигонемы гетероконтных организмов отличаются тем, что состоят из трех частей. При делении клетки незрелый жгутик превращается в зрелый, а незрелый жгутик у обеих образовавшихся клеток создается заново. К примеру, подобное строение имеют гаметы и споры ламинарии (рис. 31).

Исключения. Не все гетероконтные организмы имеют такое строение жгутиковой клетки, как описано выше. Например, у диатомовых водорослей жгутиковая клетка имеет всего один жгутик; часто изменяется характерная грушевидная форма клетки; бывает, что оба жгутика направлены вперед; встречаются даже организмы, не имеющие жгутиковых стадий вообще. Принадлежность таких форм к гетероконтным организмам установлена при помощи современных молекулярных методов определения родства. Считается, что их жгутиковый аппарат видоизменился вторично.

Хлоропласт. Хлоропласт гетероконтных организмов, если он имеется, окружен четырьмя мембранами. Нуклеоморф отсутствует. Из пигментов имеются хлорофиллы а и с, каротины и ксантофиллы.

Отдел Bacillariophyta (=Diatomeae) – диатомовые водоросли

Известно около 10000 видов диатомей. Распространены они очень широко: встречаются в различных водоемах, в почве, на суше в сырых местах (например, их очень много на поверхности мхов на сфагновых болотах), на поверхности тающего снега и льда.

Строение талломов. Большинство диатомей представляют собой малоподвижные или неподвижные коккоидные формы (рис. 29, б-г): навикула *Navicula*, пиннулярия *Pinnularia*, косцинодискус *Coscinodiscus* и многие другие. Иногда они собраны в колонии и даже простейшие нити (рис. 29, д), как у хетоцероса *Chaetoceros* или мелозир *Melosira*. Имеется несколько монадных видов.

Оболочка клетки. Наиболее известная особенность диатомей состоит в том, что их клеточная стенка преобразована в **панцирь**, состоящий из двух створок – **эпитеки** (верхней) и **гипотеки** (нижней). Верхняя створка немного налегает на нижнюю в районе **шва**. Панцирь диатомей состоит из оксида кремния SiO_2 (то есть по своему химическому составу близок к кварцу). Для строительства панциря диатомей используют растворенные в воде соли кремниевой кислоты. Соли кремниевой кислоты малорастворимы, однако диатомей ухитряются добывать их из воды в достаточном количестве. Они химически преобразуют их в цитоплазме, и затем выводят на поверхность, тем самым достраивая панцирь изнутри. Панцири диатомей отличаются очень красивым причудливым узором, разным у разных представителей группы.

Жгутиковые стадии. Даже коккоидные формы диатомовых водорослей имеют монадные стадии в своем жизненном цикле, обычно это гаметы. Монадная стадии диатомей отличаются от типичной монадной клетки гетероконтных организмов отсутствием второго (зрелого) жгутика.

Вегетативное размножение. При обыкновенном вегетативном размножении каждая из образовавшихся клеток получает по одной створке панциря. Поскольку клетка образует панцирь, достраивая его изнутри, она может достраивать себе только внутреннюю створку, гипотеку. Гипотека всегда немного меньше эпитеки, и из-за этого часть потомства с течением поколений постепенно мельчает. Для возвращения к исходным размерам у диатомовых водорослей имеется особая стадия – **ауксоспора**. Образование ауксоспор обычно сопряжено с процессом полового размножения.

Половое размножение (рис. 29, а). На основной стадии жизненного цикла клетки диатомей диплоидны. При половом размножении одна клетка функционирует как мужской, а вторая – как женский гаметангий. В результате мейоза в мужском гаметангии образуется четыре мужские гаметы, а в женском – одна женская. При образовании женской гаметы вначале образуются четыре гаплоидных ядра, но три из них погибают и остается только одно. Половой

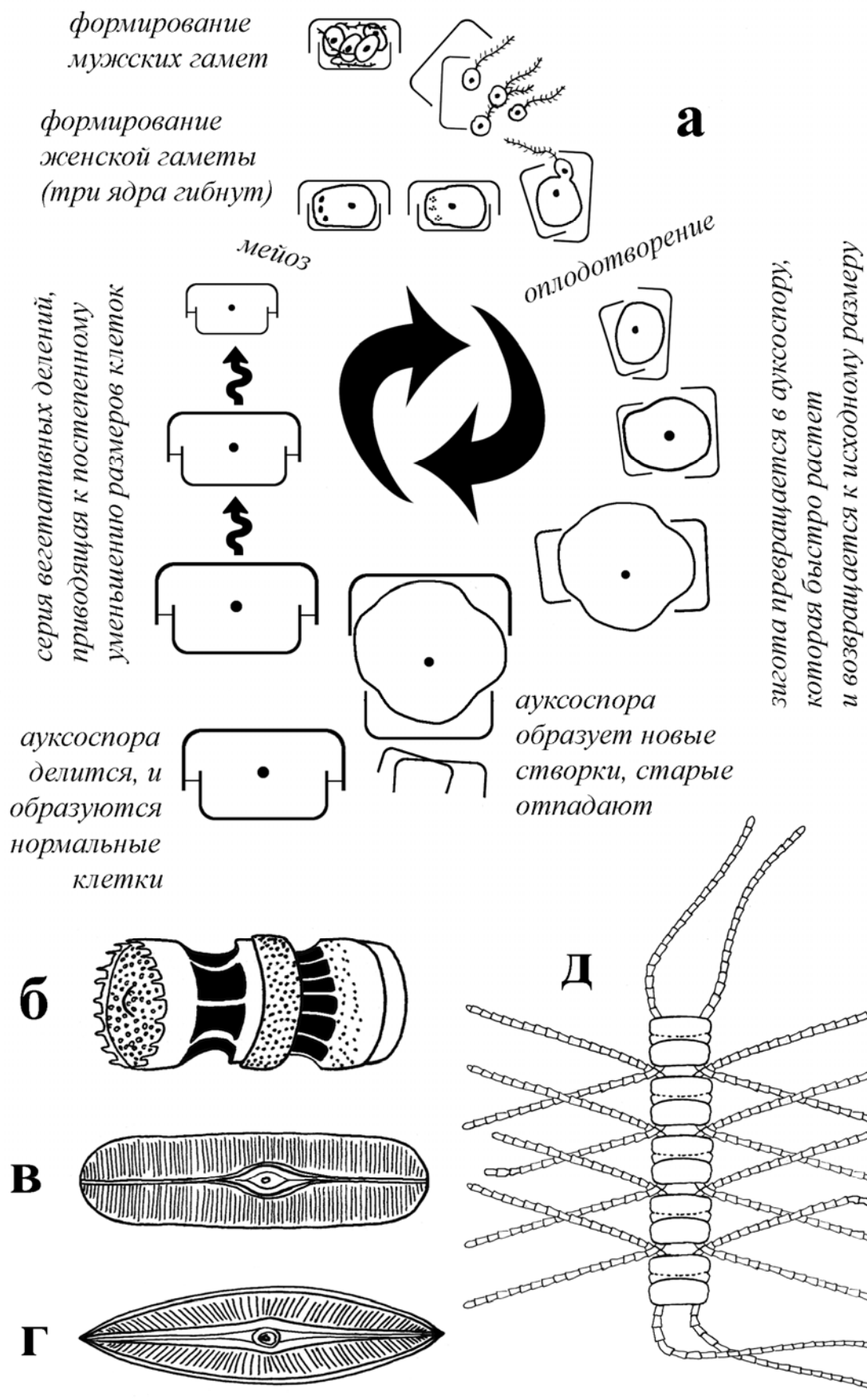


Рис. 29. Диатомовые водоросли: жизненный цикл (а) и представители (б-д).

а – схема жизненного цикла диатомовой водоросли; б – *Stephanopyxis*; в – *Pinnularia*; г – *Navicula*; д – *Chaetoceros* (нитчатый таллом).

процесс у диатомовых водорослей бывает изогамный, гетерогамный или оогамный. В результате слияния гамет образуется диплоидная зигота. Зигота превращается в ауксоспору («растущую спору»), которая растет до размера, нормального для данного вида диатомовой водоросли. Ауксоспора не помещается в старых створках, они раздвигаются и отпадают. После этого образуются новые, более большие створки. Затем ауксоспора делится на две молодые дочерние клетки, створки которых имеют уже характерный для вида рельеф и нормальный размер.

Образование ауксоспор из одной клетки. У некоторых диатомовых водорослей ауксоспора может образовываться из одной клетки. При этом, ядро исходной клетки также делится мейозом, и из четырех образовавшихся ядер два исчезают, а два сливаются между собой. Сразу вслед за этим образуется ауксоспора.

Пеннатные и центрические диатомеи. По форме панциря все диатомеи можно разделить на две группы: **пеннатные** и **центрические**. Центрические диатомеи имеют радиально-симметричное, а пеннатные – билатерально-симметричное (=двусторонне-симметричное) строение панциря.

Значение диатомей для человека. Диатомеи, хотя они невидимы невооруженным глазом, настолько многочисленны, что являются одними из основных продуцентов кислорода и органического вещества на Земле. Многие виды диатомовых водорослей чутко реагируют на изменение химического состава воды. Поскольку в то же время они хорошо отличаются по структуре панциря, их можно использовать для определения чистоты воды. Диатомеи из древних осадочных пород широко используются в качестве руководящих ископаемых. Остатки панцирей древних диатомей слагают особую породу, называемую **диатомитом**. Диатомит обычно рыхлый и окрашен в светлые цвета. Его используют для изготовления фильтров, кирпича, в качестве абразива, а также при изготовлении динамита. Динамит, открытый шведским химиком Альфредом Нобелем и прославивший этого ученого, состоит из диатомита, пропитанного нитроглицерином. Такая обработка делает нитроглицерин менее взрывоопасным, но не снижает его взрывную силу.

Отдел Phaeophyta – бурые водоросли

Бурые водоросли – широко известный отдел водорослей, насчитывающий около 15000 видов. Это преимущественно морские обитатели, однако как исключение, известно несколько видов, способных жить и в пресных водах. В основном талломы бурых водорослей закреплены за дно водоемов, но есть и несколько планктонных форм. К числу планктонных форм относится саргассум *Sargassum*, образующий огромные плавающие заросли, например, в Саргассовом море. Фукус *Fucus* – типичный обитатель литорали (приливно-отливной зоны), способный выдерживать недолгое обсыхание.

Строение талломов. Бурые водоросли – единственный отдел водорослей, все представители которого представляют собой многоклеточные организмы. Преобладают Б.в. с пластинчатыми и ложнотканевыми талломами (рис. 30) (ламинария *Laminaria*, фукус *Fucus*, саргассум *Sargassum*), хотя имеются и более просто устроенные нитчатые и разнонитчатые формы (например, эктокарпус *Ectocarpus*). Самые крупные Б.в. имеют талломы длиной до 50 метров (например, макроцистис *Macrocystis*). Сложно устроенные талломы Б.в. могут быть разделены на подобия органов, напоминающие «стебли» и «листья». К субстрату они крепятся многоклеточными ризоидами. Таллом ламинарии состоит из фотосинтезирующей «пластины» и «ствола», между которыми находится **зона роста**. Старые участки пластины находятся на конце,

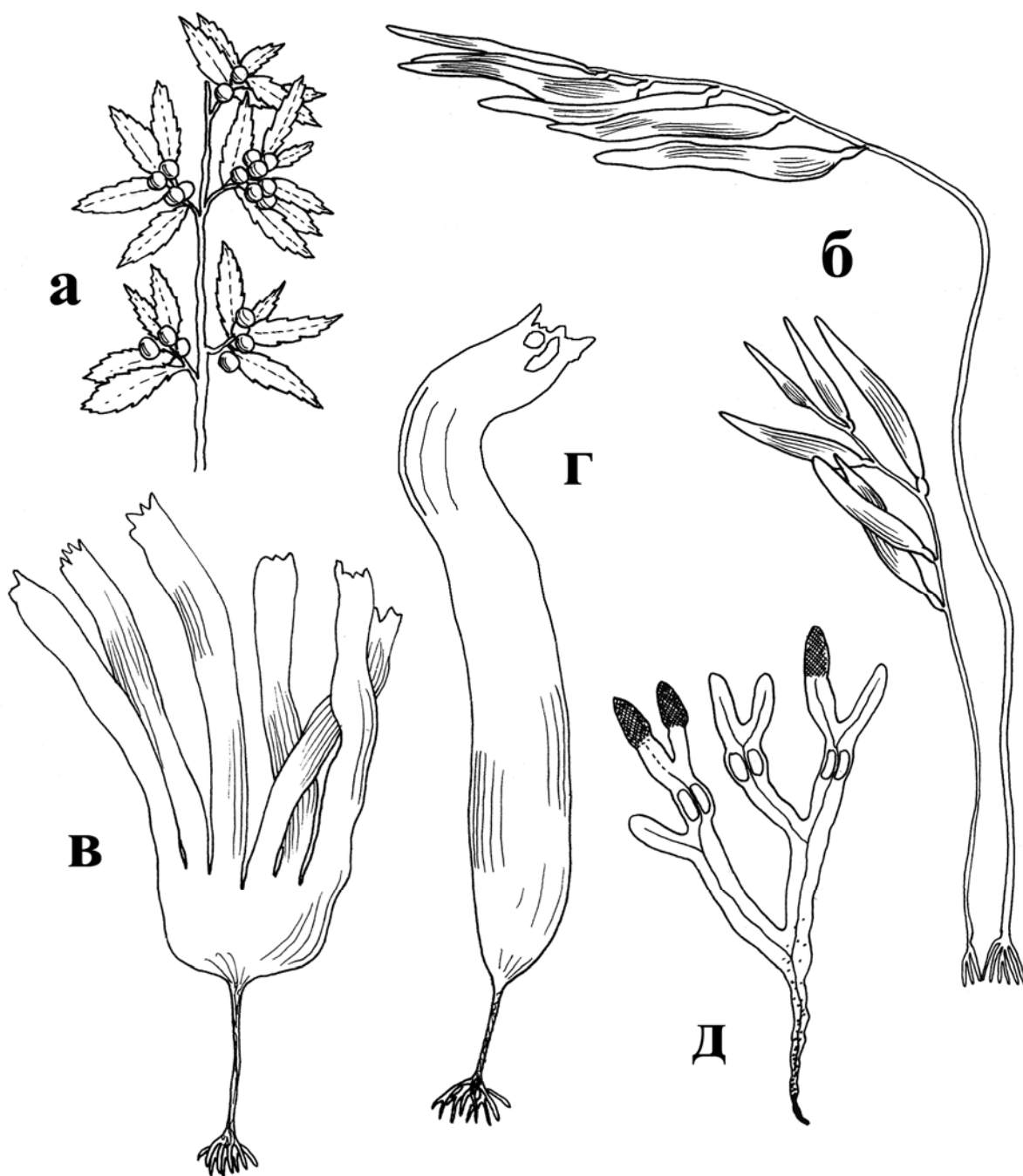


Рис. 30. Разнообразие бурых водорослей.

а – *Sargassum*; б – *Macrocystis*; в – *Laminaria digitata*; г – *Laminaria japonica*; д – *Fucus*.

где постепенно отмирают. За счет зоны роста происходит непрерывное нарастание новых тканей в основании пластины. У фукуса и некоторых других Б.в. имеются особые пузыри, наполненные воздухом. Они регулируют положение таллома в воде. На поперечном срезе ложнотканевые талломы составлены несколькими, иногда многими слоями клеток. Например, у ламинарии наружные слои клеток образуют кору, далее идет промежуточный слой, а внутри находится сердцевина из **трубчатых нитей**, выполняющих проводящую функцию.

Строение клеток. Клетки Б.в. имеют типичное для эукариотических клеток строение, одноядерные. У них имеется толстая клеточная стенка из полисахарида, немного отличающегося от целлюлозы и называемого **альгулозой**. В качестве основного запасного вещества тоже выступает не крахмал, а его аналог полисахарид **ламинарин**.

Размножение Б.в.

Вегетативное размножение состоит в фрагментации талломов и отрыве целых талломов от субстрата. Такие талломы обычно не могут закрепиться заново, но некоторое время могут продолжать существовать в плавающем состоянии, участвуя в расселении своего вида.

Бесполое размножение Б.в. как правило происходит за счет зооспор, имеющих типичное для жгутиковых клеток гетероконтных организмов строение.

Половое размножение Б.в. играет наибольшую роль в размножении этих растений. У Б.в. имеется наблюдается очень большое разнообразие жизненных циклов. Имеются Б.в. как с изоморфными, так и с гетероморфными циклами развития. При гетероморфном цикле развития обычно преобладает спорофит. Гаметофит может быть свободноживущим, а может существовать в прикрепленном к спорофиту состоянии. Жизненные циклы некоторых Б.в. происходят без четкой смены поколений; у таких видов и гаметофит, и спорофит способны к автономному бесполому размножению. Гаметофиты, способные к образованию спор бесполого размножения, называют **гаметоспорофитами**. Половой процесс у Б.в. – различные варианты гаметогамии. Как гаметангии, так и спорангии могут иметь самое различное строение, бывают как одноклеточными, так и многоклеточными.

Половое размножение ламинарии (рис. 31). Ламинария, или морская капуста – один из самых известных представителей Б.в. Жизненный цикл ламинарии гетероморфный, с преобладанием спорофита. На поверхности пластины в определенный период возникает зона, в которой развиваются спорангии и **парафизы**. Парафизы – особые клетки, перемежающиеся со

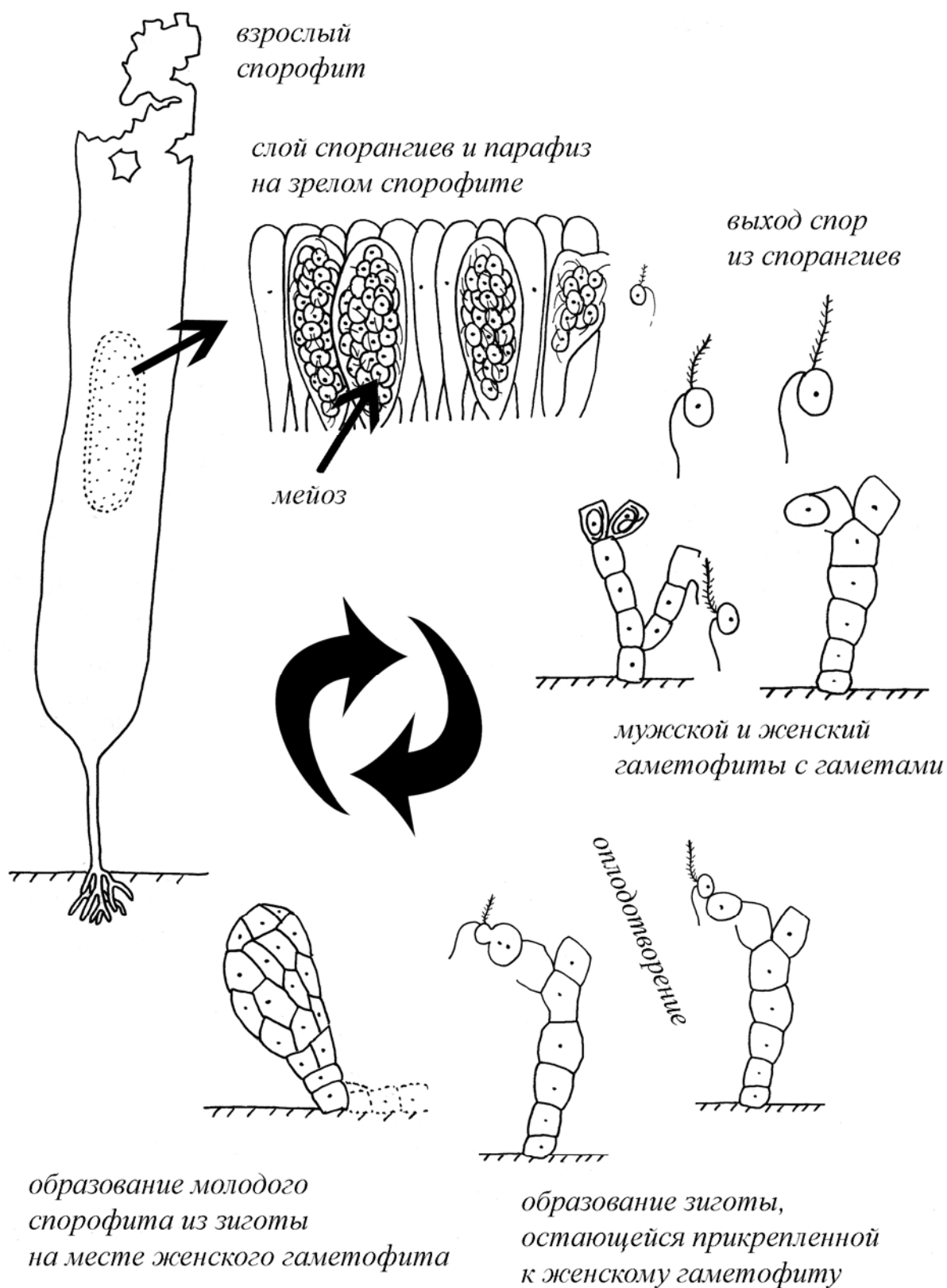


Рис. 31. Жизненный цикл бурых водорослей на примере *Laminaria*.

спорангиями и выполняющими роль защиты от случайных механических воздействий. Спорангии у ламинарии возникают из одной клетки, содержимое которой делится мейозом и несколькими митотическими делениями. В результате в каждой спорангии образуется от 16 до 128 гаплоидных зооспор. Освободившиеся из спорангия зооспоры прикрепляются ко дну, и из них вырастают гаметофиты. Гаметофиты ламинарии раздельнополые, то есть отдельно женские и отдельно мужские. И те, и другие имеют нитчатое строение и обычно микроскопические размеры. На каждом гаметофите образуется несколько гаметангиев, в каждом гаметангии образуется по одной гамете. Половой процесс у ламинарии – оогамия. Подвижная мужская гамета подплывает к яйцеклетке, которая выходит из гаметангия, но не отсоединяется от гаметофита. Из образовавшейся после оплодотворения диплоидной зиготы образуется спорофит, развивающийся прямо на месте женского гаметофита.

Значение Б.в. для человека. Б.в. – одни из основных источников органического вещества в океанах. На мелководьях почти всех морей и океанов Земли они образуют настоящие подводные леса, в которых находят себе пристанище огромные сообщества морских обитателей. Среди зарослей саргассумов в Саргассовом море могут скрываться даже акулы. Многие люди используют Б.в. в пищу; наибольшее значение в этом отношении имеет ламинария, или морская капуста. Выброшенные на берега морей талломы Б.в. используются в качестве удобрений. Из слоевищ Б.в. получают ряд химических соединений, например полисахариды **альгинаты**, широко используемые в пищевой промышленности как эмульгаторы и с другими целями.

Отдел Xanthophyta – желто-зеленые водоросли

Известно около 600 видов Ж.в. Они обитают в основном в пресных водоемах, но есть и морские виды, а некоторые представители обитают на суше на сыром грунте. Среди Ж.в. преобладают одноклеточные представители, однако немало организмов нитчатого и сифонального строения. Половой процесс – гаметогамия. Из представителей Ж.в. (рис. 32, г-д) наиболее известна нитчатая водоросль трибонема *Tribonema*, и сифональные водоросли ботридиум *Botrydium* и вошерия *Vaucheria*. Желто-зеленые водоросли близкородственны бурым водорослям.

Ботридиум Botrydium – сифональный организм, развивающийся на сыром грунте, богатом питательными веществами. Он состоит из надземной фотосинтезирующей округлой головки и бесцветных ризоидов, закрепляющих таллом в субстрате. Диаметр головки может достигать миллиметра, и ботридиум нетрудно заметить невооруженным глазом. Размножение происходит в основном зооспорами, образующимися в верхней части таллома.

Вошерия Vaucheria – широко известная Ж.в., имеющая вид тонких нитей (компонент «тины»). Однако, внутри, как и ботридиум, вошерия имеет сифональное строение.

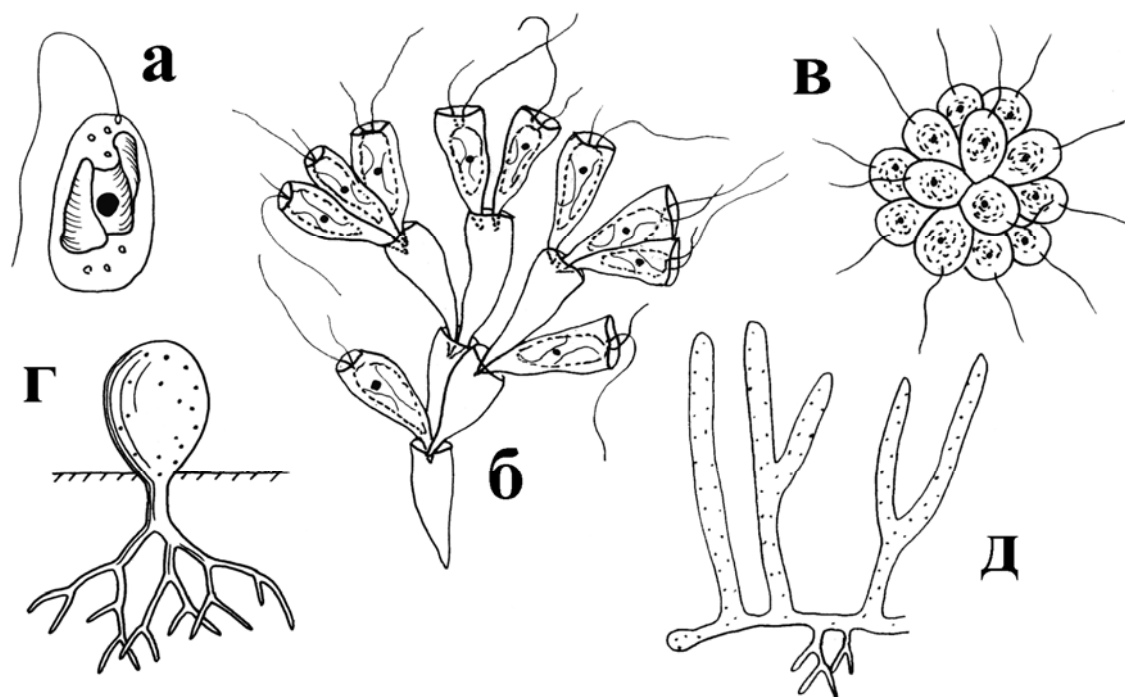


Рис. 32. Золотистые (а-в) и желто-зеленые (г-д) водоросли.

а – *Chromulina*; б – *Dinobryon*; в – *Sinura*; г – *Botrydium*; д – *Vaucheria*.

Отдел Chrysophyta – золотистые водоросли

Золотистые водоросли – небольшая группа преимущественно пресноводных микроскопических водорослей, насчитывающая около 500 видов. З.в. – в основном одноклеточные и колониальные организмы. Их систематика довольно сложна. Во-первых, часть видов з.в. недавно была перемещена в отдел гаптофитовые водоросли. Во-вторых, оставшиеся з.в. скорее всего также не представляют собой единого целого и подлежат разделению на несколько групп. Они имеют и очень разнообразное внешнее строение (рис. 32, а-в). Для многих характерно наличие чешуек из оксида кремния или органических веществ на поверхности клетки. Некоторые з.в. обитают в **домиках**, построенных из органического вещества. Настоящая клеточная стенка обычно отсутствует. Половой процесс – гаметогамия. Кратко рассмотрим несколько наиболее известных представителей.

Хромулина *Chromulina* – род монадных з.в., обычные компоненты пресноводного планктона и нейстона. Огромное количество клеток хромулины иногда придает пленке поверхностного натяжения воды золотистый цвет. Один из жгутиков у хромулины недоразвит. При изменении условий, клетки хромулины могут превращаться в амeboидные формы или переходить в пальмеллоидное состояние. Неблагоприятный период года переживает в виде цист с толстой клеточной стенкой.

Динобрион *Dinobryon* – колониальная з.в., каждая клетка которой находится внутри своего домика. Из отверстия, имеющегося на конце домика, высовывается верхушка клетки с двумя жгутиками. При делении клетки молодые организмы остаются прикрепленными к пустому родительскому домику. Они образуют свои домики, и со временем образуется небольшая колония. Интересно, что колонии динобриона не ведут прикрепленный образ жизни, а активно плавают и являются компонентами планктона. Их часто можно встретить при анализе проб из разных водоемов, но чаще в осеннее время.

Синура *Sinura*, также является колониальным организмом. Клетки синеры покрыты чешуйками, состоящими из оксида кремния.

III. МИКОЛОГИЯ

1. ВВЕДЕНИЕ В МИКОЛОГИЮ

Микология – наука о грибах. На земле известно около 120000 видов грибов, но считается, что их истинное количество превышает это число в 5-10 раз.

Важнейшие особенности грибов. Грибы – обширная группа гетеротрофных эукариотических организмов, характеризующихся осмотротрофным типом питания. Таллом грибов в большинстве случаев представляет собой **мицелий** – систему тонких ветвящихся нитей, называемых **гифами**. Толщина гиф – не более одной клетки. Мицелий крупных грибов называют **грибницей**.

Отличия грибов от типичных растений и животных обобщены в таблице 2.

Строение талломов грибов

Строение клетки грибов. Клетка грибов имеет типичное строение эукариотической клетки. В состав оболочки помимо мембраны обычно входит и клеточная стенка. Клеточная стенка грибов состоит как правило из целлюлозы или из хитина, однако у отдела Chytridiomycota и Nuhyochytridiomycota клеточной стенки нет. В цитоплазме имеется ядро, митохондрии, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, рибосомы и другие органеллы, типичные для эукариот. Хлоропластов в клетках грибов не бывает. В клетках различных грибов может быть одно, несколько или много ядер. У некоторых грибов таллом не разделен на клетки. Встречаются одноклеточные грибы.

Типы талломов грибов (рис. 33). В большинстве случаев таллом грибов представляет собой мицелий. Самый простой тип мицелия – **клеточный мицелий**. Гифы клеточного мицелия разделены на клетки, в каждой из которых находится по одному ядру. Разновидность клеточного мицелия – **дикариотический мицелий**, когда в каждой клетке имеется по два ядра. Встречается **неклеточный мицелий**, когда в гифах отсутствуют клеточные перегородки. У некоторых грибов, например у дрожжей, при делении клетки почти сразу разъединяются – это **почкующийся мицелий**. У многих одноклеточных грибов клетка образует тонкие выросты, образующие подобие мицелия – **ризомиицелий**. Однако, не все грибы имеют мицелий. Таллом большинства слизевиков, например, представляет собой **плазмодий**. Плазмодий – это огромный амебообразный организм, содержащий большое число ядер и не разделенный на отдельные клетки. Некоторые слизевики представляют собой **псевдоплазмодий**, образующийся при объединении (сползании) отдельных амеб в группу. В пределах псевдоплазмодия каждая

амеба сохраняет свою обособленность, имея собственную клеточную оболочку. Некоторые примитивные одноклеточные грибы представляют собой **амебы** или **монады**.

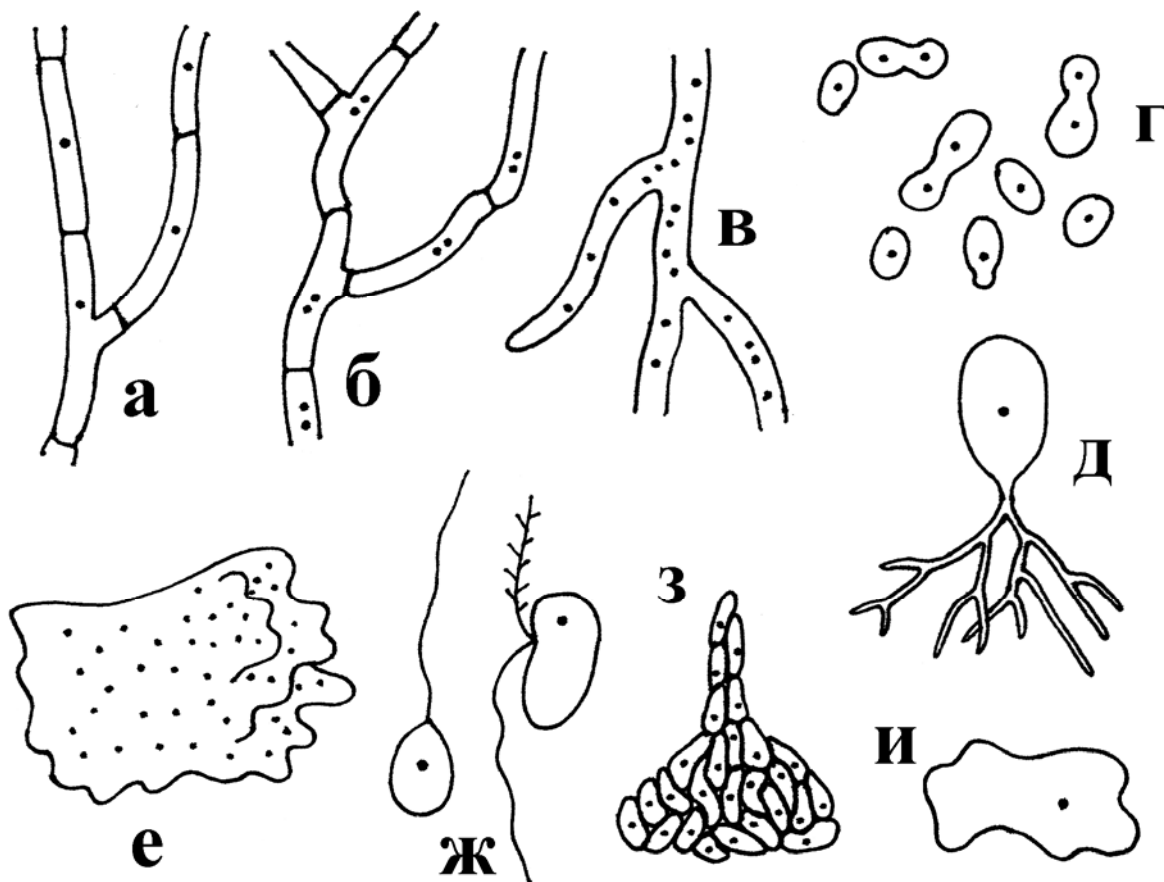


Рис. 33. Типы талломов грибов.

а – клеточный мицелий, б – дикариотический мицелий, в – неклеточный мицелий, г – почкующийся мицелий, д – клетка с ризомицелием, е – плазмодий, ж – монады, з – псевдоплазмодий, и – амеба

Особенности мицелия грибов.

1. Перегородки, разделяющие клетки клеточного мицелия, называются **септами**. Как правило, в септе имеется одна или несколько пор, служащие для передачи химических веществ между клетками. Пores наиболее высокоорганизованных грибов имеют очень сложное строение и фактически представляют собой специализированную органеллу клетки.
2. **Гаустории** – особые выросты мицелия паразитических грибов, напоминающие присоски. Они проникают в клетку растения-хозяина и поглощают из нее питательные вещества. Гаустории могут иметь различное строение, могут быть разветвленными.
3. Для перенесения неблагоприятных условий (зима, сухой период года и т.п.) некоторые грибы могут образовывать **склероции** – плотные переплетения мицелия. Как правило, они встречаются у паразитических грибов, и обычно образуются при плотном сплетении гиф гриба и

мертвых тканей организма – хозяина. В качестве примеров можно привести склероции спорыньи *Claviceps* и гнили яблок *Monilinia*.

4. Многие грибы, например широкоизвестные съедобные виды, образуют **плодовые тела**. Плодовые тела состоят из плотно переплетенных гиф и образуют органы спороношения, являющиеся результатом полового размножения гриба. Особенно хорошо известны плодовые тела **шляпочных грибов**, которые состоят из **шляпки** и **ножки**. Шляпочные грибы относятся к отделу Basidiomycota: белый гриб *Boletus*, шампиньон *Agaricus*, сыроежка *Russula* и другие.

5. Настоящих тканей у грибов, как и у других низших растений, не существует. Плотные переплетения гиф в плодовых телах сложноорганизованных грибов, напоминающие настоящую ткань, называют ложной тканью, **плектенхимой**.

6. Некоторые грибы, например опенок *Armillaria*, образуют **ризоморфы** – толстые тяжи, состоящие из многочисленных плотно прижатых друг к другу гиф. У опенка ризоморфы располагаются под корой и выглядят как толстые (до нескольких миллиметров шириной) тяжи темного цвета. Они служат для вегетативного размножения гриба и для перераспределения питательных веществ в пределах мицелия.

Жгутики грибов. Монадные стадии имеются в жизненном цикле многих, но не всех грибов. Жгутиков обычно один или два. Монадные стадии отсутствуют в отделах Dictyosteliomycota, Acrasiomycota, Zygomycota, Basidiomycota и Ascomycota.

Экология грибов

Грибы широко распространены на нашей планете. Они встречаются как на суше, так и в воде. По типу питания грибы можно разделить на **сапротрофы**, **паразиты** и **симбиотрофы**.

Сапротрофы – это организмы, питающиеся мертвым органическим веществом. Грибы-сапротрофы очень многочисленны.

Паразитические грибы также крайне многочисленны и разнообразны. Они, как правило, паразитируют на растениях, но некоторые являются паразитами животных или даже других грибов, вызывая так называемые **грибковые заболевания** животных и грибов. Особую группу грибов-паразитов составляют **хищные грибы**, способные ловить мелких почвенных беспозвоночных. Как правило, мелкие почвенные беспозвоночные приклеиваются к липким гифам хищных грибов или застревают в особых **ловчих кольцах** (как у рода артроботрис *Arthrobotrys*).

Грибы-симбиотрофы участвуют во взаимовыгодном обмене питательными веществами с другими организмами. Например, симбиотрофные грибы входят в состав лишайников. Однако имеется и огромное количество свободноживущих

симбиотрофных грибов. Они образуют **микоризу** – взаимовыгодный симбиоз между почвенными грибами и корнями высших растений. При этом гриб получает от растений продукты фотосинтеза, а сам передает растениям поглощаемую из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами, таким образом увеличивая поглощающую способность корней. Существует два основных типа микоризообразующих грибов, и соответственно, два основных типа микоризы. Первый тип – **экзотрофная микориза**, образуемая, например, многими базидиомицетами. При таком типе микоризы вокруг корневых окончаний растений образуется чехол из гиф гриба. Этот чехол заменяет растениям корневые волоски. Многие другие грибы образуют **эндотрофную микоризу**. В этом случае чехол из гиф гриба не образуется, зато отдельные гифы проникают глубоко внутрь корня, располагаясь в межклеточном пространстве или даже внутри клеток. В этом случае растения получают от грибов питательные вещества, переваривая фрагменты гиф. Такую микоризу образует, к примеру, гриб из рода гломус *Glomus*. Микориза очень широко распространена. В нашей зоне микоризообразующих растений особенно много в лесах, где она жизненно необходима для многих трав и деревьев (хвойные, брусничные, орхидные и др.). Встречаются растения, которые все питательные вещества получают исключительно от грибов. Поскольку они ничего не отдают грибам взамен, можно считать, что эти растения паразитируют на грибах. Это поддельник, орхидеи неоттия и надбородник и другие.

Значение грибов для человека

Значение грибов для человека крайне велико.

Полезные грибы. Множество грибов используются человеком в пищу, причем многие успешно культивируются с этой целью (шампиньон агарикус *Agaricus*, вешенка плеуротус *Pleurotus*, зимний гриб фламмулина *Flammulina* и другие). Некоторые грибы используются при приготовлении теста и спиртных напитков (различные дрожжи) или сыра рокфор (пеницилл *Penicillium roqueforti*). Из многих грибов получают лекарства, главным образом антибиотики (например, пенициллин из видов рода *Penicillium*). Некоторые представляют собой модельные объекты в биологии (сахаромицес *Saccharomyces*, неуроспора *Neurospora*, диктиостелиум *Dictyostelium*). Микоризообразующие грибы жизненно необходимы для успешного роста многих высших растений. Роль грибов в биосфере огромна, поскольку наряду с бактериями, они участвуют в разложении мертвого органического вещества.

Вредные грибы. Многие грибы являются возбудителями опасных болезней растений. Например, фитофтору картофеля и помидоров вызывает *Phytophthora infestans*, килу капусты – плазмодиофора *Plasmodiophora brassicae*, рак картофеля – синхитриум *Synchytrium endobioticum*, ржавчину злаков – пукциния *Puccinia graminis* и т. д. Некоторые грибы вызывают болезни

животных и даже человека (разнообразные лишай, грибковые заболевания ногтей, волос и др.). Споры многих грибов, обитающих в природных условиях, являются причиной аллергических реакций у чувствительных к ним людей. Многие виды грибов, называемые **плеснями** (=плесневыми грибами), вызывают гниение пищевых продуктов. Некоторые плесени выделяют в среду своего обитания ядовитые вещества – **микотоксины**.

Размножение грибов

Грибы размножаются вегетативным, бесполом и половым способами. При рассмотрении жизненных циклов грибов понятия «спорофит» и «гаметофит» обычно не употребляются.

Вегетативное размножение очень характерно для большинства грибов и происходит при дроблении мицелия. Так как мицелий состоит из очень тонких и длинных гиф, то при переносе даже небольших частиц почвы на новое место вместе с ней могут быть перенесены и грибы, мицелий которых пронизывает эту почву. То же самое происходит и естественным путем: поскольку мицелий грибов недолговечен, связь различных участков мицелия между собой теряется очень быстро. Последствием вегетативного размножения является образование **ведьминых кругов**. Ведьмиными кругами называют явление, когда плодовые тела грибов образуют круг. Это происходит от того, что в центре круга были расположены самые старые участки мицелия, погибшие или переставшие образовывать плодовые тела.

Бесполое размножение происходит посредством образования различных типов спор без полового процесса (рис. 34). Споры грибов могут образовываться двумя путями: **эндогенно** – внутри спорангиев, и **экзогенно** – свободно на концах гиф, без спорангиев. Образование экзогенных спор является одной из характерных особенностей грибов. Такие споры развиваются на концах особых, обычно сильно разветвленных веточек мицелия, называемых **конидиями**. Гифа, на конце которой образуется конидия, называется **конидиеносцем**, а сами споры, отделяющиеся от конца конидии, называют **конидиоспорами**.

Половое размножение грибов своеобразно и протекает по-разному в различных отделах грибов. Жизненные циклы у грибов характеризуются не меньшим разнообразием, чем у водорослей.

Половой процесс. Половой процесс является ключевым этапом полового размножения грибов. Если у водорослей преобладающим типом полового процесса является гаметогамия, и как исключение, в некоторых группах встречается конъюгация, то у грибов встречаются три типа полового процесса (рис. 34): 1) **гаметогамия** – слияние гамет; 2) **гаметангиогамия** – слияние многоядерных гаметангиев, не разделенных на гаметы; 3) **соматогамия** – слияние соматических клеток гиф, аналог конъюгации водорослей.

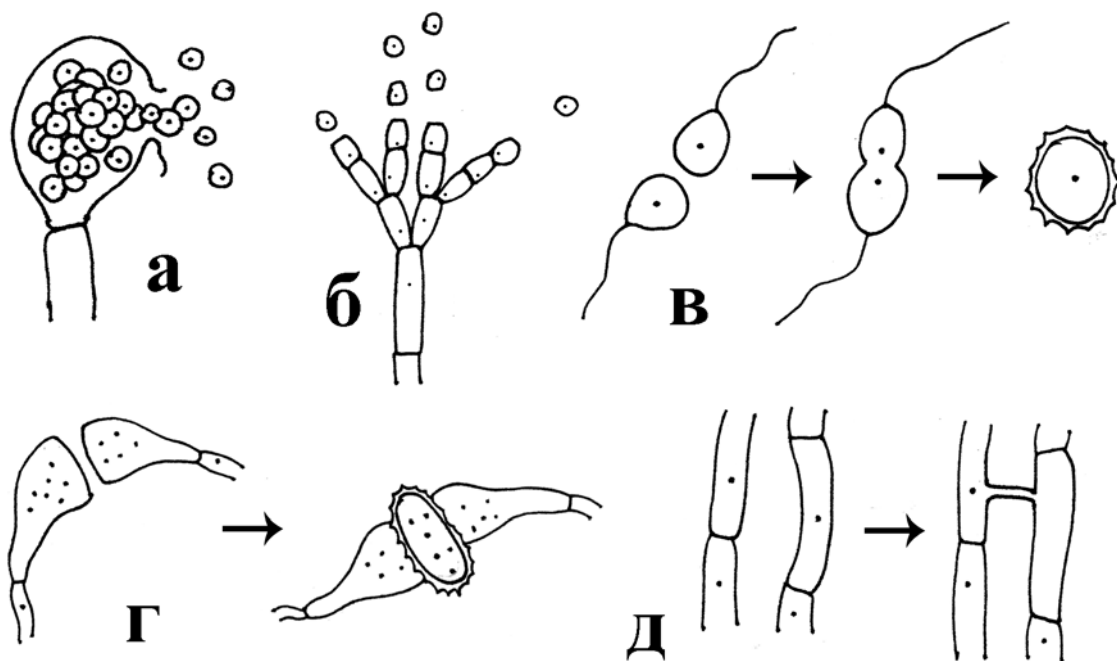


Рис. 34. Бесполое размножение грибов (а-б) и типы полового процесса при половом размножении грибов (в-д).

Бесполое размножение: а – образование эндогенных спор; б – образование экзогенных спор (конидиоспор). Типы полового процесса: в – гаметогамия; г – гаметангиогамия; д – соматогамия.

Оплодотворение. Процесс оплодотворения у грибов также характеризуется своими особенностями. В отличие от водорослей и животных, процесс оплодотворения у многих грибов разделен на два независимых события. Это **плазмोगамия** – слияние оболочек и цитоплазмы клеток, и **кариогамия** – слияние ядер. Эти события имеют место при оплодотворении клеток любых организмов, но обычно плазмोगамия и кариогамия происходят почти одновременно. У грибов же плазмोगамия и кариогамия зачастую происходят в различные моменты времени. После плазмогамии образуются двухядерные клетки, которые делятся, образуя дикариотический мицелий. Пloidность дикариотического мицелия обозначается как « $n+n$ ». И только впоследствии, на определенной стадии жизненного цикла, может произойти кариогамия.

Пол. Среди грибов встречаются как **гомоталлические** (обоеполюе), так и **гетероталлические** (раздельнополюе) представители. У гомоталлических видов половой процесс может происходить между клетками одного и того же мицелия. У гетероталлических видов половой процесс имеет место только при встрече двух мицелиев, различающихся по половому знаку («+» и «-»).

Классификация грибов

Место грибов в классификации эукариотических организмов.

Становление микологии как науки происходило в XVIII-XIX веках. Ученые того времени все живые организмы делили на две группы: животные и растения. На основании поверхностного внешнего сходства, грибы в то время относили к растениям. Теперь хорошо известно, что грибы составляют особую группу, имеющую множество существенных отличий как от животных, так и от растений. Современная микология представляет собой самостоятельную дисциплину, изучающую грибы и организмы, подобные им – так называемые **грибоподобные организмы**.

Выделение грибов в самостоятельную царство живых организмов, наряду с царствами растений, животных и бактерий, произошло в середине XX века. Такая классификация часто используется и в наше время, однако оказалось, что она удобна только для классификации крупных, наиболее заметных многоклеточных организмов. Если обратиться к одноклеточным организмам, то при определении их места в этой классификации в большинстве случаев возникают значительные затруднения. Дело в том, что многие одноклеточные занимают промежуточное положение между этими тремя царствами, а еще большее их число столь своеобразны, что для них потребовалось бы создание особых царств.

Точно та же ситуация возникает и с грибами. Теперь, когда разнообразие грибов изучено гораздо лучше, чем раньше, выяснилось, что грибы – очень разнородная группа. Среди грибов имеются даже одноклеточные организмы, которые могли бы рассматриваться в составе царства протистов. Оказывается, различные отделы грибов занимают независимое друг от друга положение на общем родословном древе эукариотических организмов. Результаты современных биохимических и молекулярных исследований указывают на то, что грибы включают по меньшей мере три самостоятельные **эволюционные линии**, не имеющие непосредственного родства друг с другом. Все три эволюционные линии грибов и грибоподобных организмов произошли от различных групп протистов.

Классификация грибов. В настоящее время обычно выделяют 10 отделов грибов. Эти отделы группируют в три группы в зависимости от того, к каким эволюционным линиям они относятся. Наиболее типичные грибы оказались в одной группе, которая была названа **настоящими грибами**. К настоящим грибам относятся четыре (по другим классификациям, пять) отделов. Другие две группы правильно называть **грибоподобными организмами**. Это **слизевики** (два отдела) и **гетероконтные грибоподобные организмы** (два отдела). Отделы грибов и грибоподобных организмов перечисляются в таблице 4.

Таблица 4. Отделы грибов и грибоподобных организмов.

Эволюционные линии	Отделы
Слизевики	Myxomycota – настоящие слизевики, или миксомицеты
	Dictyosteliomycota – клеточные слизевики, или диктиостелиевые
Гетероконтные грибоподобные организмы	Labyrinthulomycota – лабиринтуломицеты
	Oomycota – оомицеты
Настоящие грибы	Chytridiomycota – хитридиомицеты
	Zygomycota – зигомицеты
	Ascomycota – аскомицеты, или сумчатые грибы
	Basidiomycota – базидиомицеты, или базидиальные грибы

Положение грибов и грибоподобных организмов на общем родословном древе.
 Положение грибов и грибоподобных организмов на родословном древе эукариотических организмов показано на рис. 35. Все три эволюционные линии грибов и грибоподобных организмов произошли от различных групп протистов.

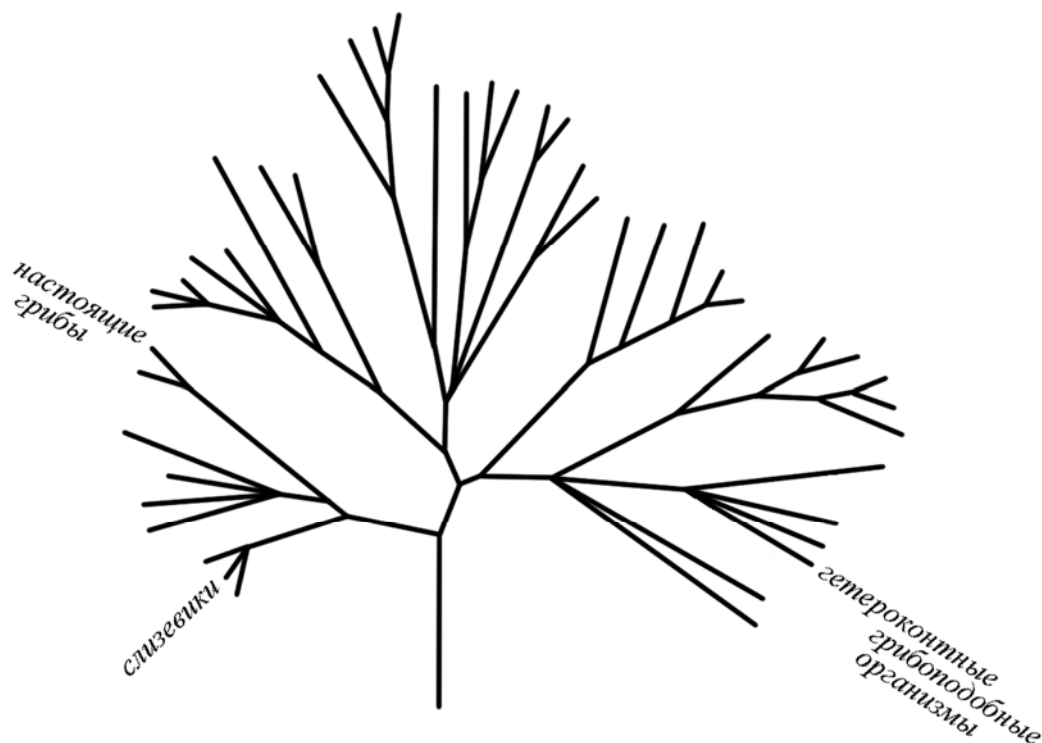


Рис. 35. Место различных грибов и грибоподобных организмов на общем родословном древе эукариотических организмов.

Протисты, недавно перенесенные к грибам. Новейшие исследования показали, что некоторые протисты, прежде не считавшиеся грибами, в действительности относятся к настоящим грибам. Это группа простейших, известных под названием микроспоридии *Microsporidia*, и род пневмоцистис *Pneumocystis*. И те, и другие являются внутриклеточными паразитами, вызывающими различные заболевания животных. Для человека особенно опасен *Pneumocystis*, вызывающий очень тяжелую разновидность пневмонии. В прошлом микроспоридии и пневмоцистис рассматривались в курсе зоологии. Прежде чем выяснилось, что они относятся к грибам, их положение в классификации оставалось неясным. По последним данным, и микроспоридии, и пневмоцистис относятся к настоящим грибам. Их талломы вторично упрощены из-за перехода к паразитическому образу жизни. При этом, оказываясь, что микроспоридии находятся в основании родословного древа настоящих грибов, а пневмоцистис относится к примитивным аскомицетам и родственен широкоизвестному роду грибов – паразитов растений тафрина *Taphrina*.

Гипотеза о примитивности микроспоридий. С микроспоридиями связана одна интересная научная гипотеза. Было выдвинуто предположение о том, что микроспоридии являются наиболее примитивными эукариотическими организмами на Земле. На эту мысль наводило то, что строение клетки микроспоридий оказалось очень простым. Они являются одними из самых мелких эукариот, и долгое время в их клетках не могли обнаружить митохондрии. Предполагалось, что они являются столь древними эукариотами, что произошли еще до того, как в клетках других эукариот появились митохондрии. Однако, позже оказалось, что митохондрии, хотя и в очень упрощенном виде, в клетках микроспоридий все же имеются. Таким образом, гипотеза о примитивности этих организмов не подтвердилась. В настоящее время предполагается, что эукариот без митохондрий не существует и не существовало никогда, поскольку митохондрии появились в клетке еще до того, как она приобрела ядро и другие эукариотические черты.

Ископаемые грибы. В ископаемом виде грибы сохраняются очень плохо из-за отсутствия у них твердых тканей. Ископаемые образцы грибов или представляют собой споры, или отдельные гифы, ассоциированные с ископаемыми растениями (в случае грибов-паразитов и симбиотрофов). Самые старые находки ископаемых настоящих грибов относятся к ордовикскому периоду (возраст этих находок – около 500 миллионов лет). Ископаемые аскомицеты обнаружены в слоях возрастом в 400, базидиомицеты – в 300 миллионов лет. Считается, что первые настоящие грибы возникли на Земле около 800 миллионов лет назад.

Родство настоящих грибов с животными. Современные данные показывают, что настоящие грибы в целом более родственны животным, чем растениям. Время существования общих предков настоящих грибов и настоящих многоклеточных животных оценивается в 1,1 миллиарда лет, тогда как время существования их общих предков с растениями (имеются в виду настоящие водоросли и высшие растения) в 2-4 раза больше.

2. СЛИЗЕВИКИ

Слизевики – группа грибоподобных организмов, включающая два отдела: настоящие слизевики, или миксомицеты *Myxomycota*, и клеточные слизевики – *Dictyosteliomycota*.

Признаки. Таллом представляет собой или плазмодий (*Myxomycota*) или псевдоплазмодий (*Dictyosteliomycota*), мицелий всегда отсутствует. Клеточная стенка, имеющаяся только на стадии спор и у клеток оболочки спорангиев, в большинстве случаев состоит из целлюлозы; хитина нет. Жгутиковая клетка

слизевиков, если она имеется, несет два жгутика без мастигонем на переднем конце клетки, и отличается способностью к образованию небольших псевдоподий.

Родство. Слизевики относятся к обширной группе так называемых амебообразных простейших. К числу амебообразных простейших помимо слизевиков относится обыкновенная амеба и еще сотни различных простейших, являющиеся объектами зоологии.

Родство слизевиков и грибов. Слизевики рассматриваются в курсе микологии традиционно, на основании внешнего сходства их плодовых тел с плодовыми телами настоящих грибов. В действительности, как это было описано выше, они представляют собой самостоятельную эволюционную линию, и не родственны ни настоящим грибам, ни гетероконтным грибоподобным организмам. Существеннейшим отличием слизевиков от других объектов курса микологии является отсутствие у них мицелия. Особое положение слизевиков по отношению к остальным грибам и грибоподобным организмам ученые признали уже очень давно, из-за чего даже в старых учебниках микологии слизевики рассматриваются отдельно от остальных отделов грибов, иногда как самостоятельное царство.

Плазмодиофоромицеты Plasmodiophorida и акразиевые грибки Acrasida. В прошлом, к слизевикам относили еще две группы организмов – так называемые паразитические слизевики, или плазмодиофоромицеты Plasmodiophorida, и акразиевые грибки Acrasida. Теперь известно, что обе эти группы не родственны остальным слизевикам, и занимают совершенно иное положение на родословном древе эукариот. Однако, поскольку эти организмы часто рассматриваются в курсе микологии, в конце раздела приводится их краткая характеристика.

Отдел Мухомycota – настоящие слизевики, или миксомицеты

Миксомицеты – наиболее крупный и хорошо изученный отдел слизевиков, включающий около 400 видов. Это свободноживущие организмы, обитающие в различных сырых местах, богатых разлагающимися органическими веществами: в сырой лесной почве, в компостных кучах, в трухлявых пнях и других подобных местообитаниях.

Признаки. Таллом представляет собой плазмодий, способный к амебообразным движениям по поверхности или внутри субстрата. При половом размножении плазмодии превращаются в **плодовые тела**, у слизевиков называемые **спорокарпами**. Спорокарпы как правило имеют вид спорангиев. Плазмодий образует на диплоидной стадии.

Строение плазмодия. Плазмодии некоторых слизевиков могут быть очень крупными, занимая площадь более десяти квадратных сантиметров. Такие плазмодии образуются в благоприятных условиях, когда субстрат насыщен доступными органическими веществами. Внутри плазмодия находятся тысячи ядер. Перемещаются плазмодии медленно (менее 0,5 мм в минуту), на переднем крае ползущего организма заметны многочисленные мелкие псевдоподии. Перемещение плазмодия происходит по градиенту концентрации воды и

органических веществ (положительный гидротаксис, положительный трофотаксис) и в сторону от источника света (отрицательный фототаксис).

Размножение. Миксомицеты размножаются в основном вегетативным или половым путем. Вегетативное размножение осуществляется при дроблении плазмодия, а также при делении одноклеточных амёб и монад, образующихся на некоторых стадиях жизненного цикла. Половое размножение показано на рисунке 36 (а). Оно происходит следующим образом. Когда плазмодий созревает, он меняет направление своего движения, приобретая отрицательный гидротаксис и положительный фототаксис. Двигаясь таким образом, он выползает на открытую поверхность субстрата. Здесь он перестает двигаться, и превращается в спорокарп, имеющий вид группы спорангиев. Спорокарпы у некоторых видов могут достигать десятков миллиметров, и хорошо заметны невооруженным глазом. При созревании спорокарпа его стенка разрывается, в результате чего освобождается огромное количество спор. У многих видов в споровой массе находится **капиллиций** – тонкие нити, служащие для разрыхления спор. Капиллиций представляет собой остатки плазмодия, не превратившиеся в споры. На представленном жизненном цикле ядра плазмодия диплоидные. Перед образованием спор они делятся мейозом, в результате чего образуются гаплоидные споры. В зависимости от влажности среды, в которую попадают споры, из ее оболочки выходят или амёбы, приспособленные к перемещению во влажном субстрате, или монады, приспособленные к плаванию в воде (небольших лужицах, каплях дождя и т.п.). При смене условий жгутиковые клетки могут превращаться в амёб или наоборот. Оба типа клеток способны к вегетативному размножению. И монады, и амёбы способны сливаться с образованием диплоидной клетки. Слияние обычно происходит между клетками, происходящими от разных организмов. Диплоидная клетка активно питается, растет, ее ядра делятся, образуя крупный многоядерный плазмодий.

Представители (рис. 36, б-г). Миксомицеты довольно обычны в наших лесах, но плохо заметны на стадии плазмодия. Как правило, обращают на себя внимание их спороношения, например ярко-розовые одиночные спорангии слизевика ликогала *Lycogala*, или группы узких коричневых спорангиев слизевика из рода стемонитис *Stemonitis*. Плазмодии этих слизевиков бесцветные, малозаметные и напоминают плесень. Леокарпус *Leocarpus*, напротив, имеет яркий желтый плазмодий. Плазмодии леокарпуса можно часто увидеть, когда они выползают на поверхность почвы. За короткое время плазмодий этого слизевика заползает на невысокие предметы – мхи, травы, основания стволов деревьев, и образует группы мелких блестящих коричневых спорангиев на коротких ножках.

Значение слизевиков для человека. Некоторые виды очень часто используются как модельные объекты в различных биологических и медицинских исследованиях. Хотя слизевики обычно малозаметны, в природе они часто встречаются в больших количествах. Поэтому, им принадлежит существенная

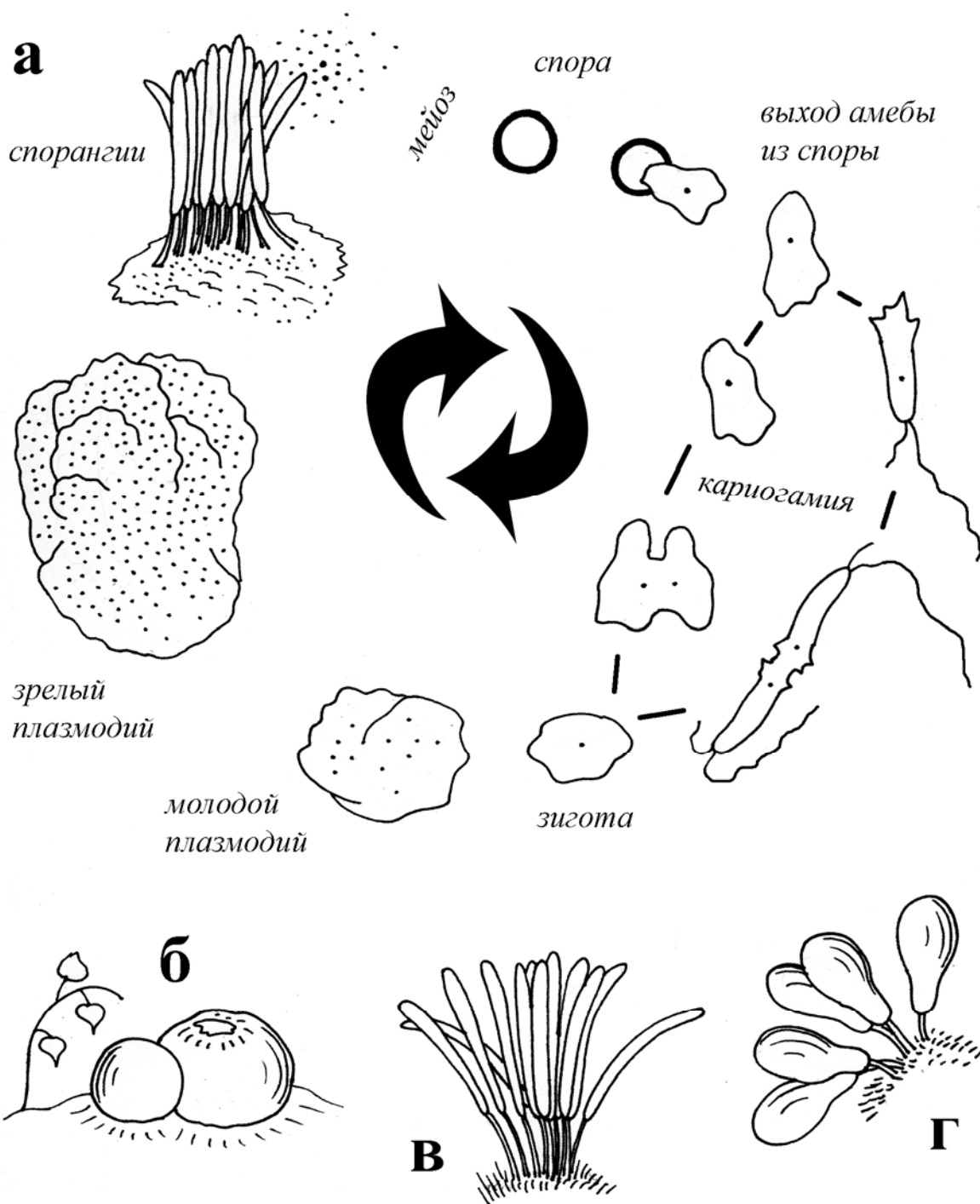


Рис. 36. Настоящие слизевики.

а — жизненный цикл стемонитиса *Stemonitis*; б — спорангии *Lycogala*; в — спорангии *Stemonitis*; г — спорангии *Leocarpus*.

роль в разложении органического вещества на Земле. Кроме того, плазмодии слизевиков активно поедают почвенные бактерии, тем самым участвуя в регуляции численности этих микроорганизмов.

Протостелиевые слизевики Protosteliomycota. Наиболее просто организованные миксомицеты выделяются в составе особого отдела протостелиевых слизевиков Protosteliomycota. Известно несколько десятков видов протостелиевых. В основном это микроскопические свободноживущие организмы, образующие очень небольшие по размерам плазмодии. Исключение составляет довольно крупный, заметный невооруженным взглядом организм церациомикса Ceratiomyxa. Наиболее известная отличительная особенность протостелиевых состоит в образовании одиночных спор на собственных ножках. У всех остальных миксомицетов, называемых миксогастровыми слизевиками, образуются крупные спорангии с большим количеством спор.

Отдел Dictyosteliomycota – клеточные слизевики, или диктиостелиевые

Несколько десятков видов. Свободноживущие организмы.

Признаки. На большей части жизненного цикла диктиостелиевые представляют собой одноклеточные почвенные амебы, размножающиеся вегетативным способом обыкновенным делением. При переходе к бесполому размножению образуется псевдоплазмодий. За эту особенность они названы клеточными слизевиками. Половое размножение мало изучено. Монадные стадии отсутствуют.

Бесполое размножение. При переходе к бесполому размножению вегетативные клетки сползаются в группу, не теряя своей обособленности – образуется псевдоплазмодий (рис. 37). В пределах псевдоплазмодия клеточных делений

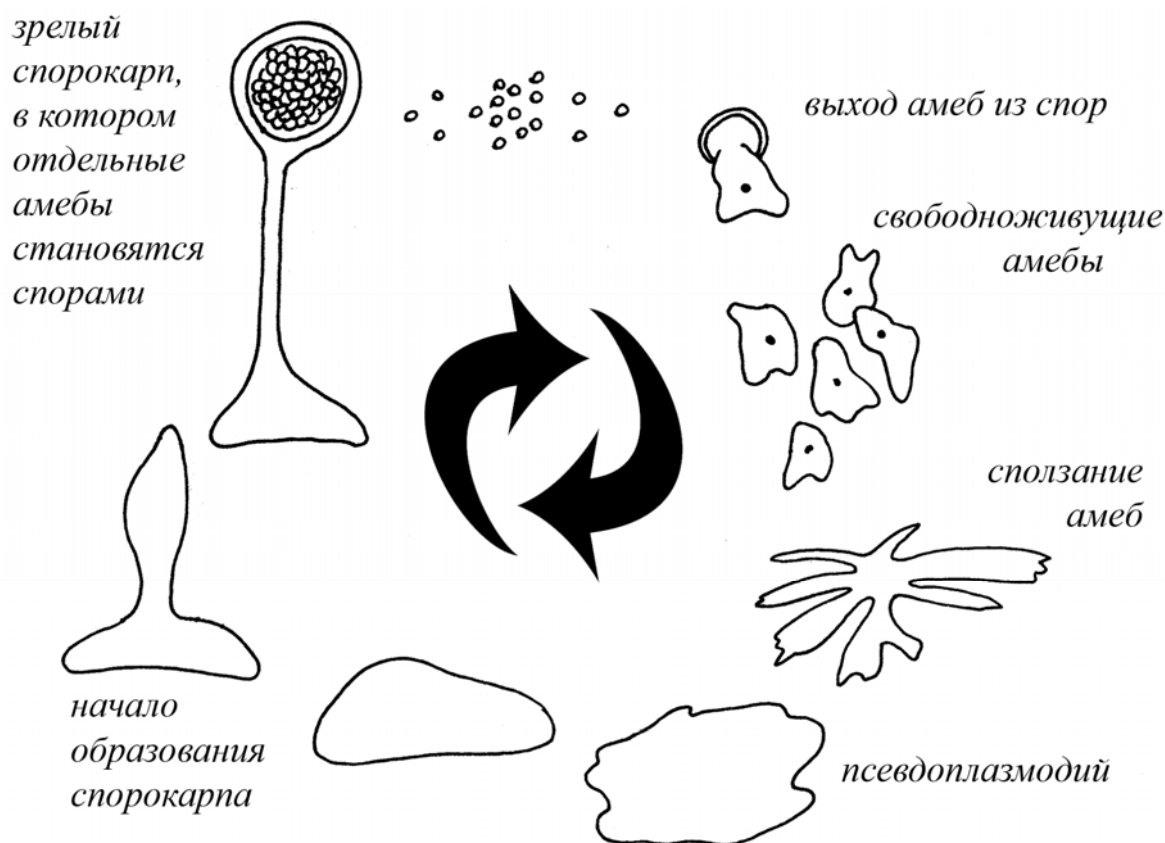


Рис. 37. Схема бесполого размножения *Dictyostelium discoideum*.

уже не происходит. Псевдоплазмодий двигается, выползая на более открытое место. Здесь отдельные амёбы в пределах псевдоплазмодия начинают заползать друг на друга в строгой последовательности, образуя «ножку», и «головку» – **спорокарп**. Спорокарп напоминает спорангий, однако в отличие от настоящего спорангия, каждая клетка спорокарпа, как и ножки, представляет собой отдельный организм. Амёбы в середине спорокарпа округляются и одеваются плотной оболочкой, превращаясь в споры. Спорокарп вскрывается, и споры рассеиваются.

Представители. Наиболее широко известный представитель – *Dictyostelium discoideum*. *Dictyostelium* легко поддается культивированию на питательных средах, и поэтому широко используется как модельный объект для научных исследований.

Организмы, исключенные из группы слизевиков по данным современных исследований

Во многих учебниках можно встретить упоминание еще двух групп слизевиков – это плазмодиофоровые слизевики *Plasmodiophoromycota* и акразиевые слизевики *Acrasiomycota*. Плазмодиофоромицеты внешне сходны с миксомицетами, а акразиевые – с диктиостелиевыми. Однако современные исследования показали, что и плазмодиофоромицеты, и акразиевые грибки не родственны остальным слизевикам, а представляют собой две независимые эволюционные линии грибоподобных организмов.

Plasmodiophorida – плазмодиофоровые, или паразитические слизевики

Всего несколько десятков видов. Внутриклеточные паразиты растений.

Признаки. Имеется настоящий плазмодий, но он мелкий, находится внутри клеток зараженных растений. Эти слизевики имеют сложный цикл развития, в котором плазмодий образуется не только на диплоидной, но и на гаплоидной стадии развития. Оформленные спорангии не образуются. Жгутиковые стадии имеются. В отсутствие организма-хозяина несколько лет могут сохраняться в почве в виде цист.

Плазмодиофора капустная *Plasmodiophora brassicae* (рис. 38) – самый широко известный представитель этого отдела, имеющий большое значение для человека. Рассмотрим плазмодиофору подробнее. Этот организм является возбудителем опасного заболевания крестоцветных, известного под названием кила. Кила особенно опасна для капусты. Зараженные растения вырастают слабыми и не образуют кочанов. Их корни покрыты бесформенными наростами, в которых имеются мертвые клетки капусты с плазмодиями паразита и активно делящиеся живые клетки, вызывающие разрастания корней. Первичное заражение капусты осуществляется гаплоидными одноядерными амёбами. При этом, в поверхностных клетках корня образуется **первичный плазмодий**, все ядра которого гаплоидны. На этой стадии опухоли на корнях не образуются, угнетение растения еще не

наблюдается. Зрелый первичный плазмодий выходит из клеток корня и делится на гаплоидные зооспоры, которые попарно сливаются, образуя диплоидные зооспоры. Диплоидные зооспоры превращаются в амёб, которые вновь заражают клетки корня. Амёбы активно питаются и превращаются во **вторичный плазмодий**, имеющий диплоидные ядра. Вторичные плазмодии вызывают основную, наиболее опасную стадию заболевания, сопровождающуюся образованием характерных разрастаний корней. Когда вторичный плазмодий созревает, его ядра синхронно делятся мейозом, и весь плазмодий распадается на множество гаплоидных спор. При разрушении корней споры оказываются в почве. В дальнейшем, из них выходят зооспоры, превращающиеся в амёбы и способные заново вызывать заражение других растений с образованием первичного плазмодия.

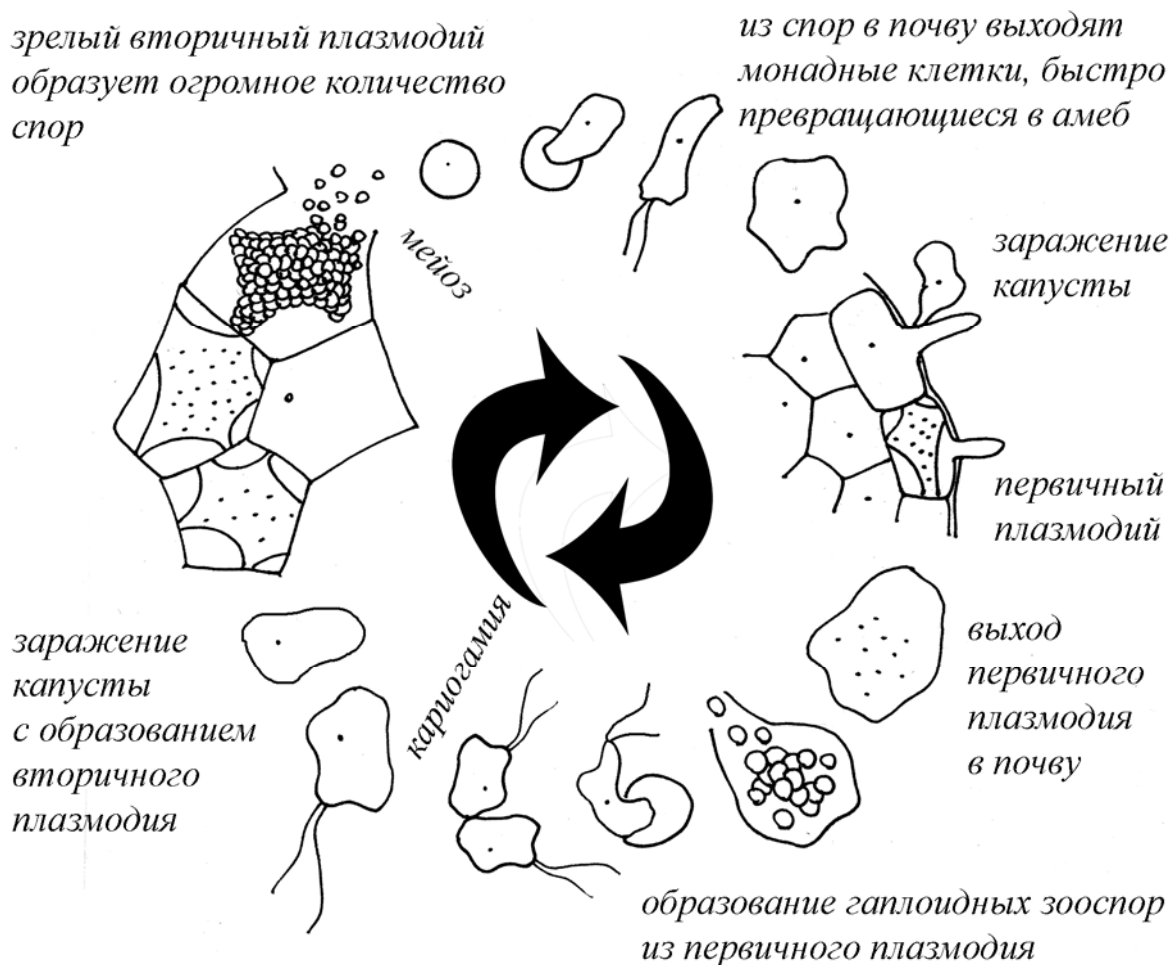


Рис. 38. Жизненный цикл *Plasmodiophora brassicae*.

Родство. Плазмодиофоромицеты относятся к группе фитомиксид Phytomixida, входящей в состав простейших – ризарий Rhizaria. В прошлом их объединяли с миксомицетами на основании наличия настоящего плазмодия и сходства жгутиковых стадий.

Acrasida – акразиевые слизевики

Известно всего несколько видов. Свободноживущие организмы. Наиболее известный представитель – *Acrasia rosea*.

Бесполое размножение. Сходно с диктиостелиевыми. Сползание амёб происходит таким же образом, однако, на верхушке «ножки» образуется не спорокарп, а тонкие нити из цепочек спор, образующихся из отдельных амёб. Ещё одно отличие от Dictyosteliomycota состоит в том, что амёбы, составляющие ножку, не гибнут, а в дальнейшем также превращаются в споры.

Родство. Акразиевые грибки относятся к группе гетеролобозных амёб Heterolobosea, входящей в состав простейших – экскават Excavata.

2. ГЕТЕРОКОНТНЫЕ ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

К этой группе относятся 2 отдела: Лабиринтуломицеты Labyrinthulomycota и Оомицеты Oomycota.

Признаки. В жизненном цикле имеются жгутиковые стадии, аналогичные таковым у гетероконтных водорослей. Жгутиковая клетка гетероконтных организмов имеет грушевидную форму, и снабжена двумя жгутиками, направленными в разные стороны. Один из жгутиков покрыт особыми волосками – **мастигонемами**. Клеточная стенка обычно состоит из целлюлозы.

Родство. Сходство жгутиковых стадий, а также биохимические и молекулярные признаки свидетельствуют о близком родстве гетероконтных грибоподобных организмов с гетероконтными водорослями. Скорее всего, они являются потомками каких-то древних гетероконтных водорослей, утративших хлоропласт и перешедших к гетеротрофному питанию.

Отдел Labyrinthulomycota – лабиринтуломицеты

Около 100 видов. Обитают в воде. В этой группе много паразитов водных растений.

Признаки. В основном одноклеточные организмы. Характерно отсутствие настоящего мицелия.

Лабиринтула Labyrinthula (рис. 39, а) является паразитом высшего водного растения взморник Zostera. При массовом размножении лабиринтула вызывает гибель взморника на больших площадях, что приводит к снижению популяций промысловых рыб, например сельди, нерестящейся в зарослях взморника. На первых стадиях развития лабиринтула представляет собой организм, напоминающий амёбу: он может выпускать псевдоподии через отверстия в клеточной стенке. Эти псевдоподии представляют собой как бы особые органеллы клетки, называемые **сагеногенами**. Сагеногены выделяют большое количество слизи в виде нитей, одевающих клетку слизистым чехлом. Со временем эти чехлы увеличиваются и сливаются в ходы, в которых перемещаются и размножаются делением отдельные амёбы. Слизистые чехлы переходят из клетки в клетку и охватывают все большую часть растения-

хозяина. При бесполом размножении амёбы собираются в группы и внутри каждой клетки образуется несколько зооспор. Зооспоры лабиринтулы имеют строение, типичное для жгутиковых клеток гетероконтных организмов. Половое размножение мало изучено.

Траустохитриум *Traustochytrium* представляет собой ризомицелиальный организм. Представители этого рода развиваются как паразиты на зелёной водоросли бриопсис *Bryopsis*.

Отдел Oomycota – оомицеты

Около 600 видов. Среди оомицетов имеются как водные, так и сухопутные организмы. Очень много паразитов.

Признаки. Для этой группы характерен хорошо развитый неклеточный мицелий. Половой процесс – особая разновидность оогамии (имеет некоторые черты гаметангиогамии). Большая часть жизненного цикла проходит на диплоидной стадии.

Сапролегния *Saprolegnia* (рис. 39, б) – водный гриб, поселяющийся на трупах животных или ослабленных особях. Этот гриб вызывает сапролегниоз – опасную болезнь рыб, ведущую к их гибели. При этом заболевании тело животного пронизывает мицелий, а на поверхность выступают короткие толстые гифы, служащие для бесполого размножения. На концах этих гиф образуются спорангии с большим числом гетероконтных зооспор.

Половое размножение. Половой процесс проходит на гифах, прижатых к субстрату. На одних гифах образуются крупные округлые женские гаметангии, у оомицетов называемые **оогониями**. Внутри одного оогония в результате мейоза образуется одна или несколько яйцеклеток. На других гифах образуются антеридии (мужские гаметангии). Содержимое антеридия не разделено на гаметы, и представляет собой одну крупную клетку с большим числом гаплоидных ядер, образовавшихся также в результате деления мейозом. При половом процессе часть содержимого антеридия с одним ядром «переливается» в яйцеклетку. Один антеридий может участвовать в оплодотворении нескольких яйцеклеток, а один оогоний может оплодотворять несколько антеридиев. После оплодотворения образуются зиготы, имеющие толстые оболочки и способные переносить неблагоприятные условия. При прорастании зиготы образуется короткая гифа со спорангием на конце. Зооспоры способны к заражению других ослабленных или погибших животных.

Фитофтора *Phytophthora infestans* (рис. 39, в) – широко известный паразит пасленовых, вызывающий фитофтороз томатов, картофеля и других овощных культур из этого семейства. В нашей местности заражение пасленовых фитофторой происходит в начале августа, и за короткое время приводит к

полному отмиранию надземной части растений. В зараженных частях растений мицелий распространяется по межклеточным пространствам, образуя многочисленные гаустории. На нижней стороне листа появляется белый налет, представляющий собой длинные ветвящиеся спорангиеносцы, выходящие через устьичные щели. На концах ветвей спорангиеносца образуются одиночные спорангии, имеющие форму лимона. Они обычно опадают целиком, и при наличии воды из спорангия выходят несколько зооспор. При отсутствии воды спорангий не делится на зооспоры, а прорастает непосредственно в гифу. Поэтому, спорангии и спорангиеносцы фитофторы можно называть, соответственно, конидиеносцами и конидиями.

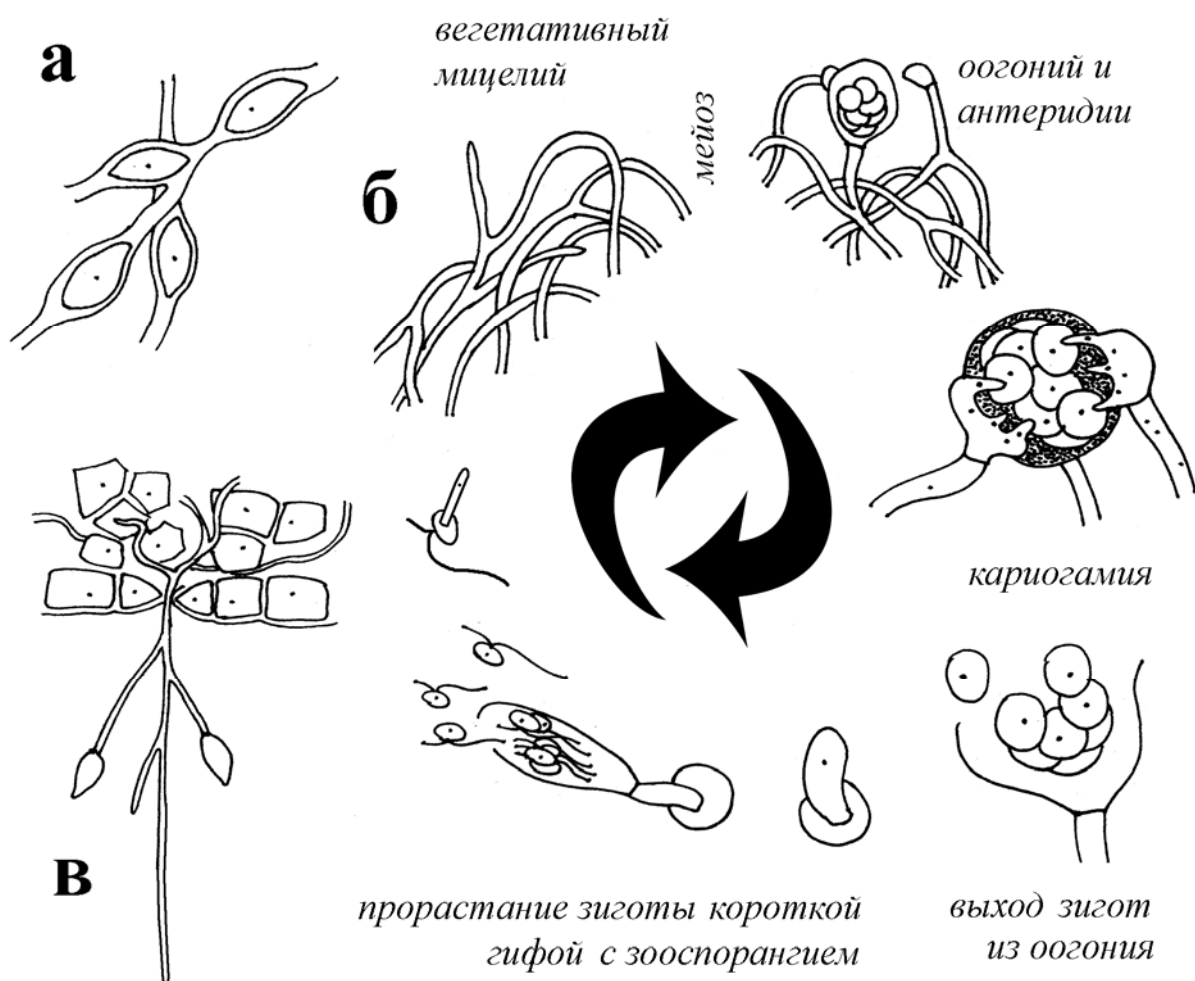


Рис. 39. Лабиринтуломикеты (а) и оомицеты (б-в).

а – *Labyrinthula*; б – *Phytophthora* (спорангиеносец, высовывающийся через устьичную щель на нижней поверхности листа пораженного растения); в – жизненный цикл *Saprolegnia*.

Ложная мучнистая роса. Среди оомицетов имеется много других паразитических грибов, имеющих отрицательное значение для человека. Помимо сапролегнии и фитофторы, широко известна плазмopа виноградная *Plasmopara viticola*, вызывающая опасную болезнь винограда – милдью, или ложная мучнистая роса.

Гифохитридиомицеты *Hyphochytridiomycota*. Некоторые исследователи наряду с отделами оомицеты и лабиринтуломицеты выделяют третий отдел – гифохитридиомицеты. Однако, многие включают этот отдел в отдел оомицеты. Гифохитридиомицеты отличаются отсутствием второго, гладкого жгутика на монадных стадиях и отсутствием клеточной стенки. Скорее всего, как второй жгутик, так и клеточная стенка этих организмов утеряны вторично. Гифохитридиомицеты представляют собой небольшую группу водных, в основном паразитических организмов. Половой процесс – соматогамия. В качестве примера можно привести *Rhizidiomyces* – паразит оогониев *Saprolegnia* и других близкородственных ей оомицетов.

3. НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ (FUNGI, ИЛИ MYCOTA)

4 отдела: хитридиомицеты *Chytridiomycota*, зигомицеты *Zygomycota*, аскомицеты или сумчатые грибы *Ascomycota*, базидиомицеты или базидиальные грибы *Basidiomycota*. Эти отделы различаются особенностями полового размножения, а также типами мицелия и по плодовым телам. Настоящие грибы, половой процесс у которых не был известен – или не был найден, или вторично отсутствует (утрачен в ходе эволюции), прежде выделяли в особую группу **несовершенных (=анаморфных)** грибов. В то время нельзя было определить, к каким отделам эти грибы относятся. Теперь, когда разработаны новые методы определения родства организмов, необходимость в этой группе отпадает.

Признаки. За исключением некоторых хитридиомицетов, имеется типичный мицелий. В клеточной стенке имеется хитин. Жгутиковых стадий (за исключением отдела хитридиомицеты) нет.

Родство. Настоящие грибы представляют собой особую эволюционную ветвь эукариотических организмов, берущую начало от гетеротрофных протистов. Ближайшими родственниками настоящих грибов являются настоящие многоклеточные животные и особая группа протистов (хоанофлагелляты *Choanoflagellata*, ихтиоспореи *Ichtyosporea* и др.). Филогенетическая схема настоящих грибов представлена на рис. 40. Из этой схемы можно видеть, что более древними настоящими грибами является отдел хитридиомицеты. Аскомицеты и базидиомицеты являются наиболее высокоразвитыми настоящими грибами.

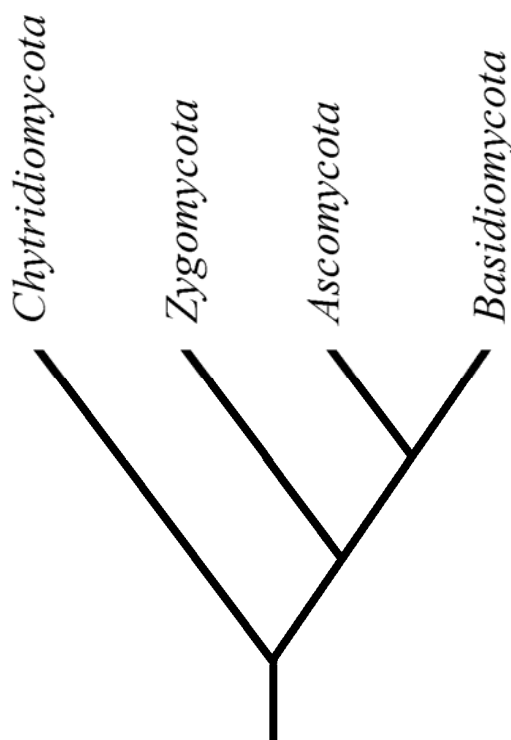


Рис. 40. Родословное древо настоящих грибов.

Отдел Chytridiomycota – хитридиомицеты

Около 500 видов. Имеются как водные, так и сухопутные представители. Очень многие являются внутриклеточными паразитами.

Признаки. Из всех отделов настоящих грибов, Х. имеют наиболее простую организацию таллома. Находятся на низшей ступени эволюции настоящих грибов. Прослеживается эволюция от амeboидных и ризомицелиальных форм к организмам, имеющим хорошо развитый неклеточный мицелий. Плодовые тела как правило не образуются. Х. – единственный отдел настоящих грибов, имеющий жгутиковые стадии. Бесполое размножение осуществляется одножгутиковыми зооспорами. Монадная клетка Х. несет один гладкий жгутик, направленный назад. Половое размножение – гаметогамия (изо-, гетеро- или оогамия). Жизненные циклы Х. довольно сложны, и не входят в программу настоящего курса.

Представители. Среди Х. имеется много возбудителей грибных заболеваний растений (рис. 41): ольпидиум *Olpidium brassicae* – возбудитель черной ножки капусты, синхитриум *Synchytrium endobioticum* – возбудитель рака картофеля, и другие.

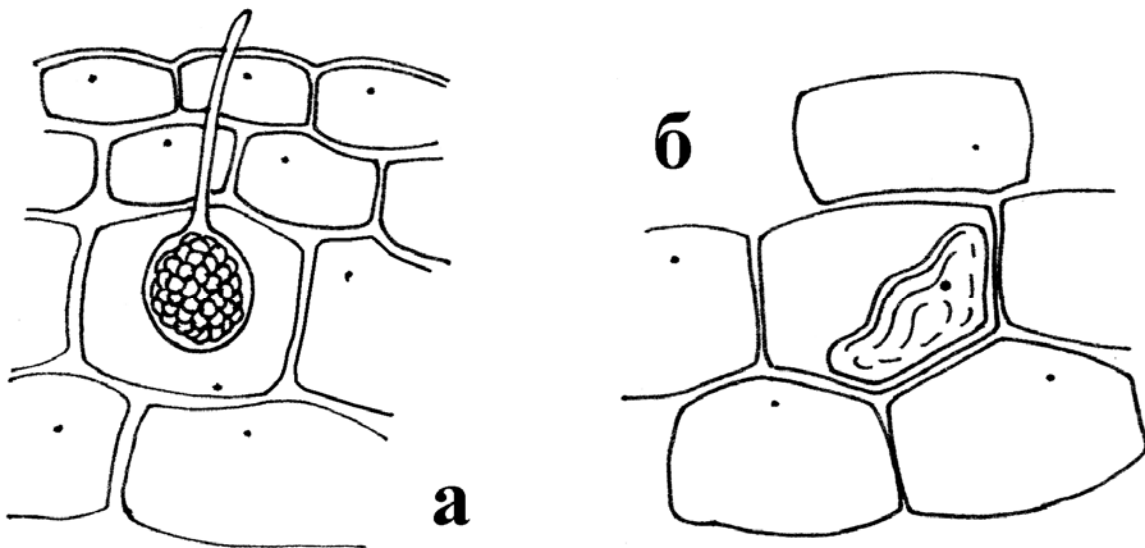


Рис. 41. Хитридиомицеты.

а – спорангий *Olpidium brassicae* в клетке стебля капусты; б – амeboидный таллом *Synchytrium endobioticum* в клетке клубня картофеля.

Данные последних научных исследований свидетельствуют о неоднородности отдела Chytridiomycota. По-видимому, эта группа требует деления на несколько более мелких отделов. Все они занимают положение в основе родословного древа настоящих грибов.

Отдел Zygomycota – зигомицеты

Около 600 видов. Имеются как водные, так и сухопутные представители.

Признаки. Как и хитридиомицеты, З. не достигли большой сложности в устройстве таллома, это одна из «низших» эволюционных ступеней настоящих грибов. Однако, таллом З. устроен сложнее, чем у хитридиомицетов: почти все представители З. имеют неклеточный мицелий. Имеются примитивно устроенные плодовые тела. Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорами, образующимися в эндогенных, или, реже, экзогенных (конидии) спорангиях. Половое размножение – особая разновидность гаметангиогамии. Большая часть жизненного цикла проходит на гаплоидной стадии.

Мукор Мусор (рис. 42, а-б) – один из наиболее широко распространенных плесневых грибов. Он всегда дает обильные спороношения, служащие для бесполого размножения. Крупные спорангии по одному образуются на концах прямостоячих гиф, поднимающихся над субстратом. Внутри спорангия образуется огромное количество спор, способных заражать различные пищевые продукты.

Половое размножение происходит при встрече мицелиев двух различных особей. При этом, оба организма образуют гаметангии, содержимое которых не разделяется на гаметы. Эти гаметангии представляют собой утолщенные гифы с несколькими ядрами, отделяющиеся клеточной перегородкой от несущих их гиф. В результате слияния гаметангиев образуется **зигоспора**, имеющая толстую оболочку. Каждая пара слившихся ядер образует отдельную зиготу, находящуюся внутри зигоспоры. Помимо толстой оболочки, вокруг зигоспоры образуется покров из ветвящихся гиф родительских организмов. Этот покров можно рассматривать как плодовое тело очень примитивного строения. Прорастание зигоспоры происходит после периода покоя. При прорастании происходит мейоз. Продукты мейоза оформляются в виде спор в спорангии, который образуется на конце короткой мицелиальной нити, выходящей из прорастающей зигоспоры. Из спор вырастает новый мицелий мукора.

Другие представители (рис. 42, в-д). Помимо рода *Mucor*, на различных пищевых продуктах часто поселяется сходный гриб из рода ризопус *Rhizopus*. Ризопус способен образовывать мицелиальные столоны, благодаря которым происходит более быстрый «захват территории» на подходящем субстрате. На навозе травоядных животных произрастает очень интересный гриб пилоболус *Pilobolus*, имеющий необычный механизм отбрасывания спорангия, повышающий вероятность более успешного расселения этого организма. Гриб энтомофтора *Entomophthora muscae* вызывает осеннюю болезнь мух. Энтомофтора образует конидии, причем конидиоспоры способны

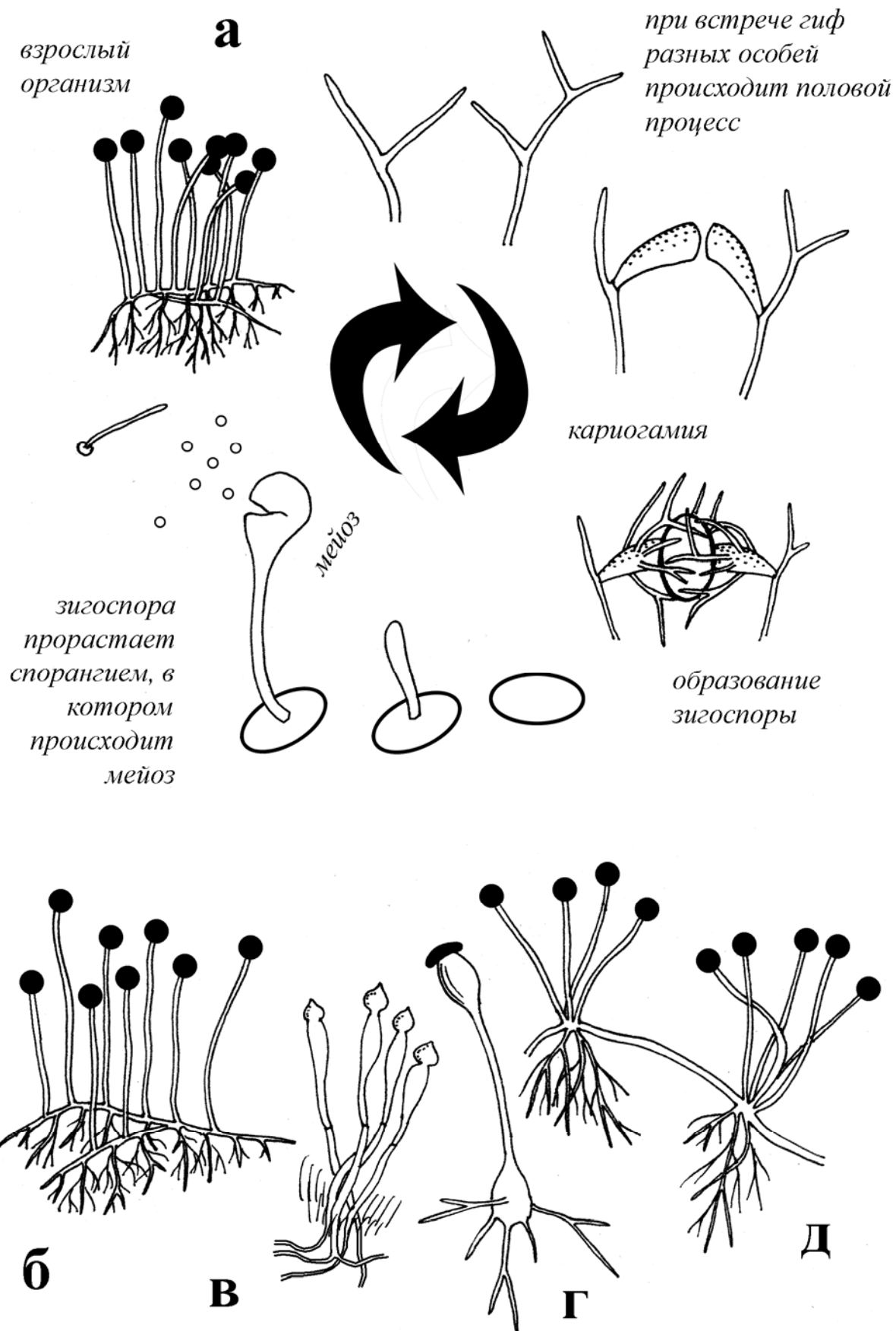


Рис. 42. Зигомицеты.

а – жизненный цикл *Mucor*; б – *Mucor*; в – *Entomophthora*; г – *Pilobolus*; д – *Rhizopus*.

отбрасываться на расстояние в несколько сантиметров. Если конидиоспоры не попали на подходящий субстрат (другую муху), то они способны снова образовывать конидию, которая может отбрасывать новую, но уже более маленькую конидиоспору, и так может повторяться до нескольких раз.

Гломеромицеты *Glomeromycota*. Современные исследования молекулярными методами привели к открытию нового отдела грибов – *Glomeromycota* (как отдел, он был описан в 2001 году). Организмы из этой небольшой группы были известны и прежде (например, род *Glomus*), и включались в отдел *Zygomycota*. Они не привлекали к себе большого внимания исследователей, так как представляют собой микроскопические почвенные грибы, образующие эндотрофную микоризу с высшими растениями. *Glomeromycota* не образуют плодовых тел. Считается, что они размножаются только вегетативным и бесполым способом; половое размножение у них до сих пор не обнаружено. Бесполое размножение происходит путем образования крупных экзогенных неподвижных спор на концах гиф.

Отдел *Ascomycota* – аскомицеты, или сумчатые грибы

Около 30000 видов. Наряду с отделом базидиомицеты, самый высокоорганизованный и многочисленный отдел. Среди А. много как паразитов, так и свободноживущих форм. Большинство представителей обитают на суше.

Признаки. Для А. характерен клеточный мицелий из гаплоидных клеток, хотя у наиболее примитивных представителей встречается почкующийся мицелий (например, у дрожжей). Плодовые тела у более примитивно устроенных представителей отдела отсутствуют, у более сложноорганизованных – имеются. Половой процесс – гаметангиогамия (реже соматогамия). Споры полового размножения образуются в **аске (=сумке)**. Большая часть жизненного цикла проходит на гаплоидной стадии. На этой стадии для А. характерно бесполое размножение конидиями.

Цикл развития А. (рис. 43, а). У А. половой процесс чаще всего происходит по типу гаметангиогамии. Среди А. имеются как гомо-, так и гетероталлические виды. Женский гаметангий носит название **архикарп**, и состоит из двух клеток – более крупного **аскогона** и отходящей от него вверх узкой **трихогины**. Антеридий мельче архикарпа, и при оплодотворении «переливает» свое многоядерное содержимое через трихогину в аскогон. Так осуществляется плазмогамия, но кариогамия сразу не происходит. Ядра архикарпа и антеридия ассоциируются в пары – **дикарионы**. После этого из аскогона вырастают многочисленные **аскогенные гифы**, представляющие собой дикариотический мицелий. На концах аскогенных гиф образуется особая структура, характерная только аскомицетов – **аск**, или **сумка**. В аске происходит слияние ядер дикариона, мейоз и образование гаплоидных **аскоспор**, из которых вырастает новое поколение гриба. У тех А., у которых имеются плодовые тела, плодовое тело как правило образовано гаплоидными клетками, а дикариотизация происходит в гифах, подстилающих гимениальный слой.

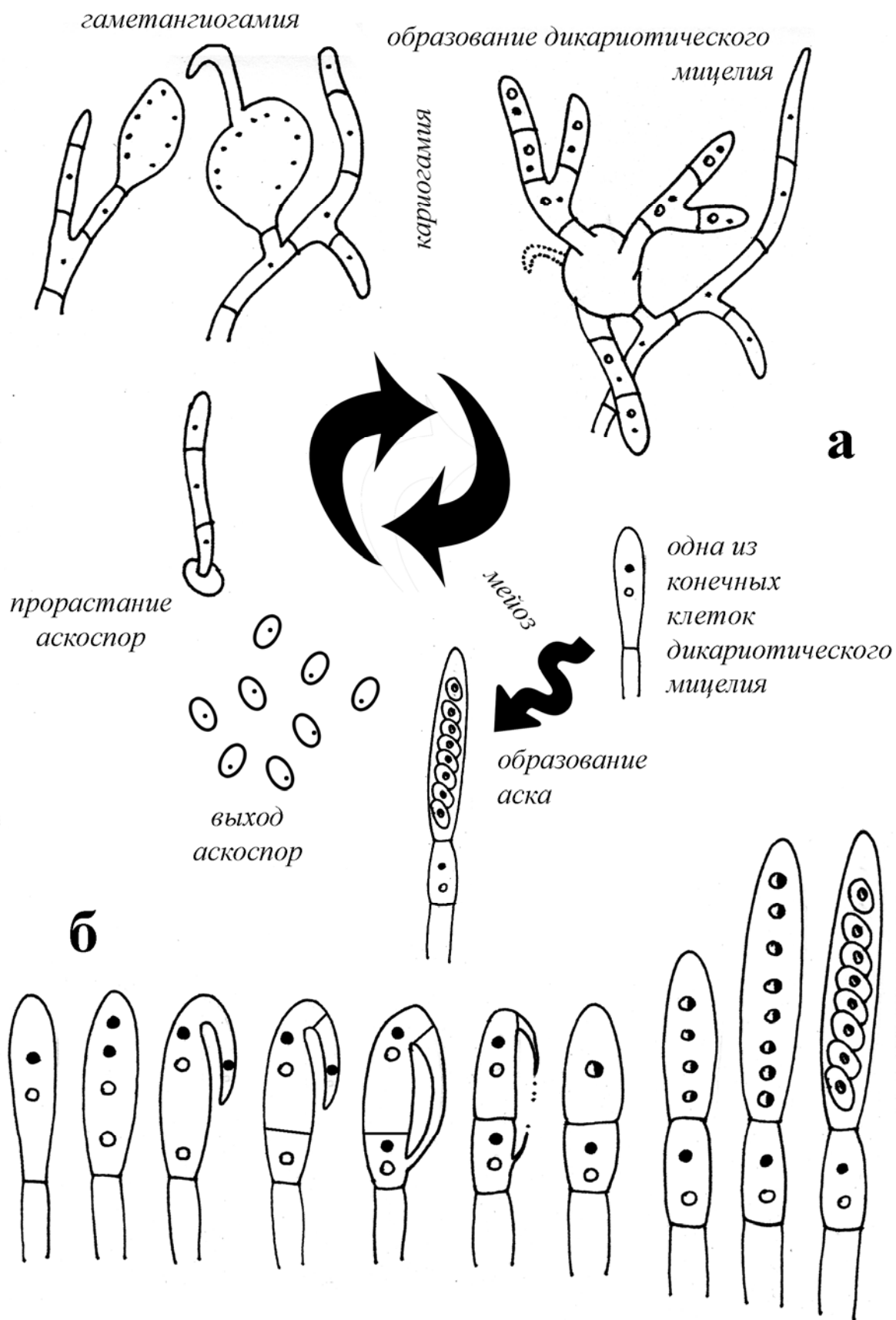


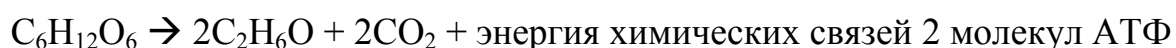
Рис. 43. Половое размножение аскомицетов.

а – обобщенный жизненный цикл аскомицета; б – схема образования аска.

Другие варианты полового процесса у А. У ряда А. половой процесс проходит по типу соматогамии. Дикариотизация у них осуществляется при слиянии соматических клеток гриба.

Образование аска (рис. 43, б). При формировании аска верхушечная клетка аскогенной гифы изгибается **крючком**, и оба ее ядра синхронно делятся. Затем в этой клетке происходит образование двух клеточных перегородок. В результате образуется следующая структура: в основании имеется одна гаплоидная клетка, выше находится дикариотическая клетка, а загиб крючка также представлен гаплоидной клеткой. Верхушка крючка сближается с нижней гаплоидной клеткой, и ядро из крючка переходит в нижнюю клетку, восстанавливая ее дикариотичность. Развитие аска продолжается из клетки, которая была дикариотической на стадии крючка, а вновь образовавшаяся дикариотическая клетка перейдет к образованию аска в дальнейшем. Затем в клетке, дающей аск, происходит кариогамия и сразу же мейоз, вслед за которым происходит еще одно дополнительное митотическое деление всех ядер. Клетка вытягивается, и 8 образовавшихся ядер выстраиваются в линию. Затем происходит формирование клеточных перегородок, приводящее к образованию 8 гаплоидных спор. Аск вскрывается, и споры рассеиваются по воздуху.

Дрожжи. Дрожжи – общее название грибов, имеющих почкующийся мицелий. В основном дрожжи относятся к А. Дрожжи являются одними из самых просто устроенных А. Многие дрожжи известны своей способностью к образованию этилового спирта из глюкозы. Этот химический процесс получил название **спиртовое брожение**. Он происходит по следующей формуле:



Спиртовое брожение представляет собой неполное разложение глюкозы, так как образующийся этиловый спирт представляет собой вещество, которое содержит еще много неиспользованных высокоэнергетических химических связей. Однако, спиртовое брожение не требует кислорода. Поэтому, данный процесс не имеет конкуренции в бескислородных, но богатых питательными веществами средах. Человек издавна использует процесс брожения для получения вина, пива и других продуктов. Как правило, в этих целях используются дрожжи из рода сахаромыцес *Saccharomyces*. В пищевой промышленности используется еще одна особенность дрожжей – выделение большого количества углекислого газа, делающее тесто более рыхлым. С этой целью широко используются так называемые хлебопекарные, или пекарские дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*. Дрожжи используются также при производстве пива, вина и других спиртных напитков. Дрожжи Де-Бари *Debaryomyces* интересны своей способностью развиваться в концентрированном растворе поваренной соли.

Размножение дрожжей. Дрожжи могут неограниченно долго размножаться вегетативным путем. Однако, для них свойственно и

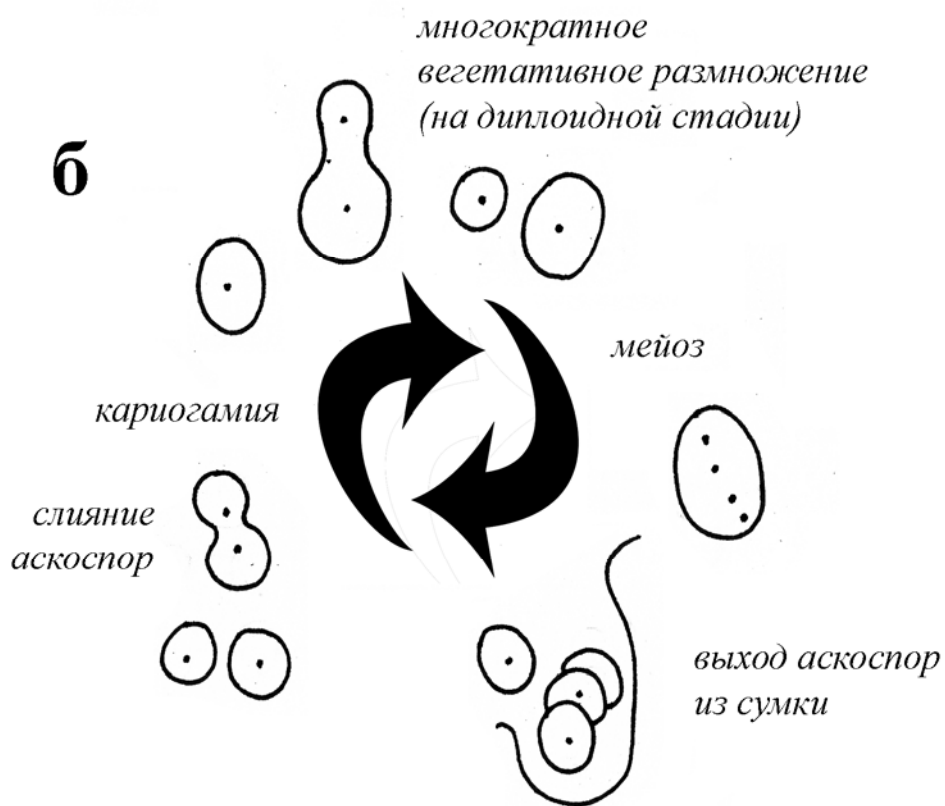
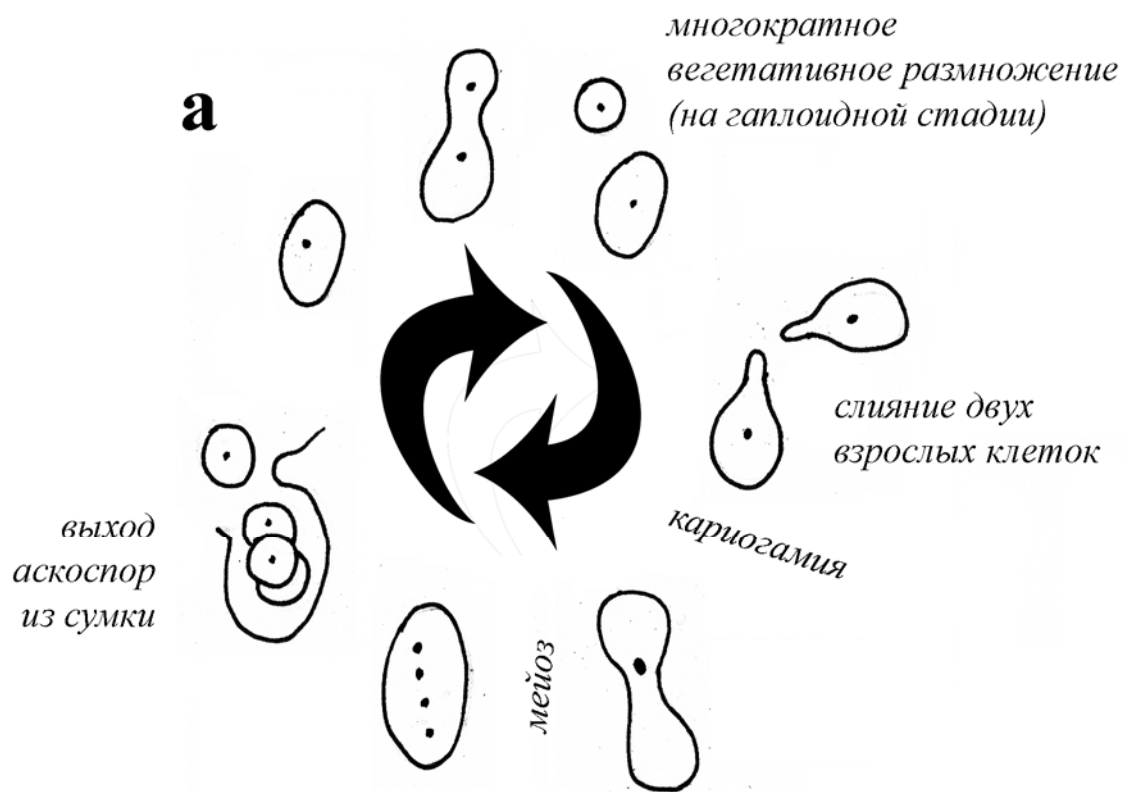


Рис. 44. Дрожжи.

а – жизненный цикл гаплоидных дрожжей; б – жизненный цикл диплоидных дрожжей.

половое размножение с образованием аска. Половой процесс у дрожжей – не гаметангиогамия, а соматогамия. Аск у дрожжей как правило образуется более простым способом, чем было описано выше. Как правило, в нем формируется не 8, а всего 4 споры. Обычно отсутствует и стадия крючка при его формировании. Помимо дрожжей, в жизненном цикле которых преобладает гаплоидное поколение (рис. 44, а), есть дрожжи, в жизненном цикле которых преобладает диплоидное поколение (рис. 44, б). Это достигается, например, слиянием аскоспор или образующихся из них клеток. Например, так происходит размножение дрожжей *Saccharomyces*. Возможен и другой путь, когда образующиеся аскоспоры сливаются попарно еще до своего высвобождения. У таких дрожжей аск образуется на диплоидной стадии, без предшествующего слияния клеток.

Плодовые тела. Различают три типа плодовых тел у А. (рис. 45):

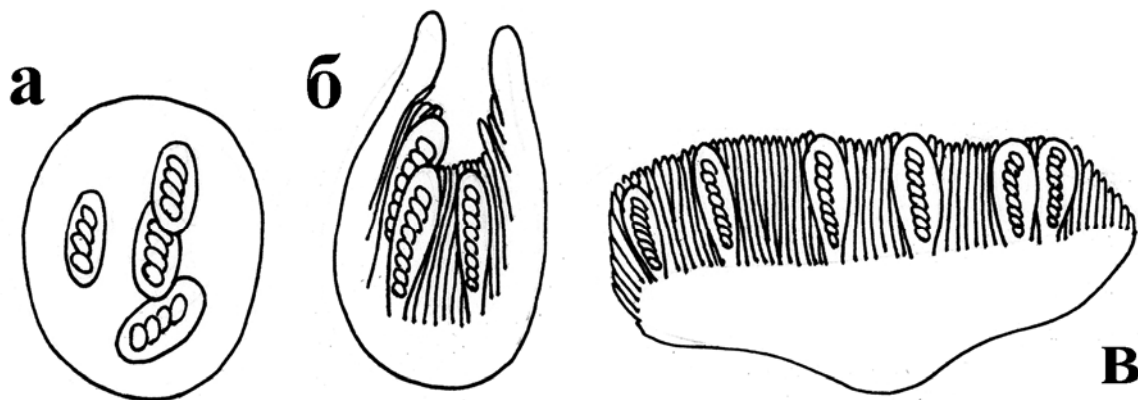


Рис. 45. Схематическое изображение устройства плодовых тел аскомицетов.

а – клейстотеций; б – перитеций; в – апотеций.

Клейстотеций – самый просто устроенный тип плодовых тел А. Клейстотеций – полностью замкнутое плодовое тело; аскоспоры освобождаются только при разрыве его оболочки, называемой **перидием**. Перидий сложен из большого количества клеток. Внутри клейстотеция помимо асков, как правило, имеются многочисленные гифы гриба. Обычно клейстотеции не превышают 2 мм в диаметре. Они образуются, например, у мучнисторосяных грибов – членов порядка эризифовые грибы *Erysiphales* (рис. 46, а).

Мучнисторосяные грибы – очень многочисленная и широко распространенная группа паразитов высших растений. Их мицелий выглядит как белый мучнистый налет на листьях различных растений. Существует большое количество видов мучнисторосяных

грибов, способных поражать самые различные растения. Будучи паразитами, эти грибы внедряют гаустории в клетки растения-хозяина. Они размножаются как бесполым путем с образованием конидий, так и половым способом. Их мелкие, едва видимые невооруженным глазом клейстотеции выглядят как черные крупинки грязи на листьях пораженных растений, лежащие среди белого мицелиального войлока. С использованием увеличительной техники можно увидеть, что перидий клейстотециев мучнисторосяных грибов имеет причудливые выросты. Плодовые тела мучнисторосяных грибов образуются чаще осенью, зимуют и высвобождают аскоспоры уже весной.

Перитеций – более высокоорганизованное плодовое тело, может достигать нескольких сантиметров в диаметре. Этот тип плодовых тел полузакрытый, то есть в верхней части перидия имеется отверстие. Высвобождение аскоспор из перитеция возможно через это отверстие без разрушения всей оболочки. Такой тип плодовых тел можно встретить у широко распространенного сапротрофного гриба нектрия *Nectria* и многих других грибов.

Апотеций – наиболее совершенный тип плодовых тел, имеющий блюдцевидную форму. Аски апотеция располагаются на специальном **гимениальном слое (=гимении)**, состоящем из асков, чередующихся с **парафизами** – особыми клетками, выполняющими защитную функцию. Парафизы предохраняют аски от случайных механических воздействий. Гимениальный слой зрелого апотеция располагается открыто, что обеспечивает более хорошие условия для рассеивания аскоспор. Типичные апотеции можно видеть в порядке пецицевых *Pezizales*, например у пецицы *Peziza* (рис. 46, б) и саркосцифы *Sarcoscypha*. Апотеции с более сложным рельефом поверхности имеют съедобные и полусъедобные грибы сморчок *Morchella* (рис. 46, в) и строчок *Gyromitra*, а трюфель *Tuber* имеет особые, вторичнозакрытые апотеции, появление которых связано с переходом к подземному существованию.

Пеницилл *Penicillium* (рис. 46, г) является примером организма, долгое время рассматривавшегося в составе несовершенных грибов. У пеницилла не было известно половое размножение, и из-за этого его долгое время трудно было отнести к какому-либо из известных отделов грибов. Однако, теперь, когда родство пеницилла удалось определить молекулярными методами, выяснилось, что он относится к А. Размножение пеницилла происходит конидиями. Этот гриб известен как важный источник **антибиотиков** – средств, имеющих эффективное антибактериальное действие. Сам пеницилл часто можно увидеть в виде плесени, развивающейся на испорченных пищевых продуктах.

Другие представители А. К А. относится возбудитель болезни косточковых культур, известной под названием дутые плоды (род тафрина *Taphrina*). Другие

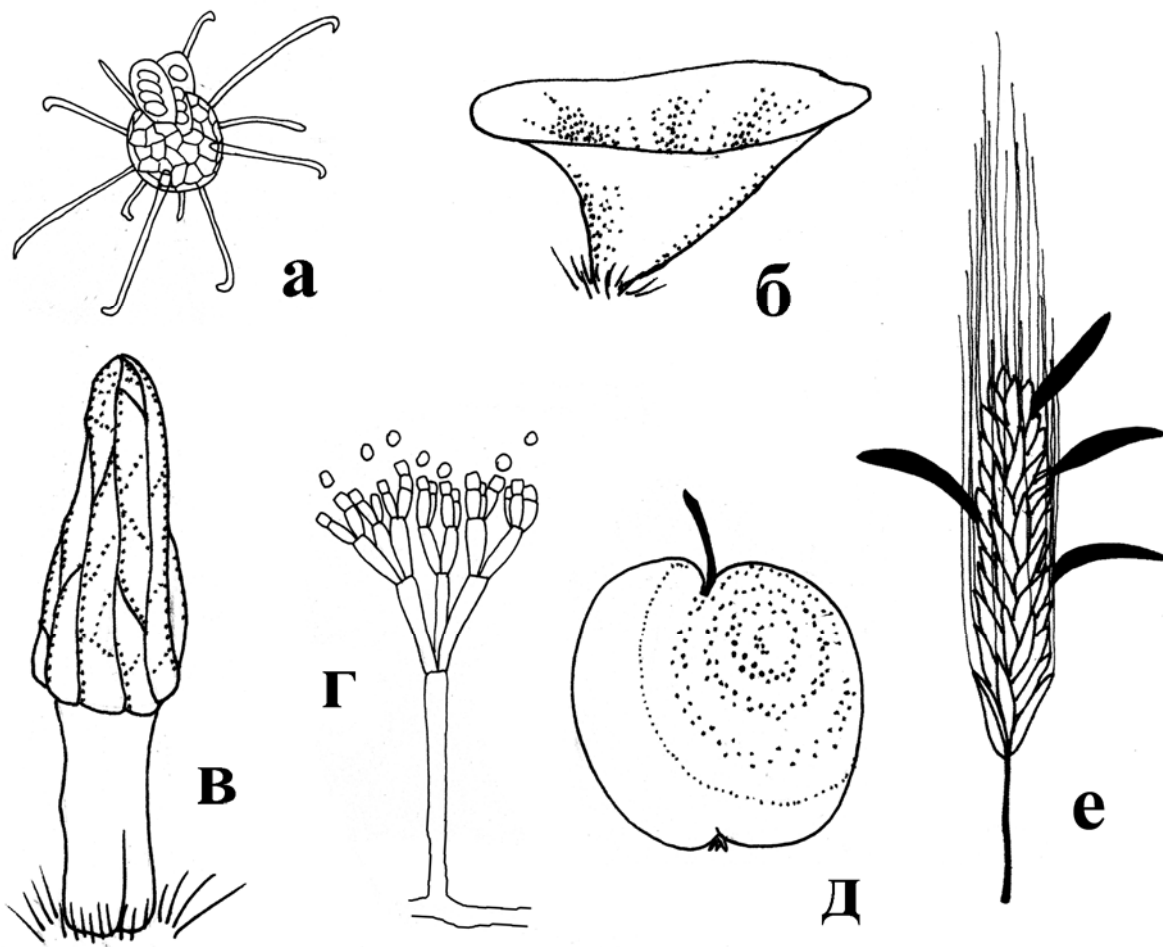


Рис. 57. Разнообразие аскомицетов.

а – клейстотеций мучнисторосяного гриба; б – апотеций *Peziza*; в – апотеций *Morchella*; г – конидия *Penicillium*; д – конидии *Monilinia* на пораженном яблоке; е – склероции *Claviceps* на ржи.

виды этого рода вызывают ненормальное ветвление зараженных деревьев и кустарников – так называемые «ведьмины метлы». Тафрине близкородственны внутриклеточные паразиты человека из рода пневмоцистис *Pneumocystis*, возбудители тяжелой разновидности пневмонии. Этой болезни особенно подвержены люди с ослабленной иммунной системой, в первую очередь больные СПИДом. Из-за паразитического образа жизни, талломы *Pneumocystis* вторично упрощены до одноклеточных организмов. Из-за этого, долгое время их относили к протистам. К А. относится и возбудитель спорыньи злаков – клавицепс *Claviceps*. Гриб *Monilinia* вызывает гниль яблок (рис. 46, д), а *Venturia* – так называемую паршу яблок. Лабульбениевые грибы (порядок *Laboulbeniales*), являясь паразитами членистоногих, известны тем, что не приносят своим хозяевам почти никакого вреда, и при этом отличаются чрезвычайно узкой специфичностью. Плесень *Neurospora crassa*, как и дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces pombe*, используются как

модельные объекты в биохимических, генетических и молекулярно-биологических научных исследованиях, поскольку представляют собой легко культивируемые организмы, способные к быстрому размножению.

Особенности прохождения конидиальной (бесполой) и сумчатой (половой) стадий в жизненном цикле аскомицетов. У паразитических А. конидиальная и сумчатая стадии часто проходят в различных условиях. Например, в роде *Claviceps* конидиальная стадия гриба развивается в колосках злаков в период их цветения. Зараженные цветки вместо нормальных плодов образуют черные рожковидные склероции (рис. 46, е). Осенью они опадают на землю, и гриб зимует. Весной склероции прорастают несколькими перитециями, представляющими собой сумчатую стадию гриба. Аскоспоры вновь заражают злаки, на которых развиваются конидии спорыньи. У некоторых паразитических А. половое и бесполое размножение, сменяющие друг друга в жизненном цикле, приурочены к различным видам растений-хозяев. Напротив, у ряда свободноживущих представителей А., таких, как сморчки, строчки, трюфели и другие, конидиальная стадия выпадает вовсе, и гриб переходит к размножению исключительно половым путем.

Отдел Basidiomycota – базидиомицеты, или базидиальные грибы

Около 30000 видов. Считается наиболее высокоорганизованным и наряду с аскомицетами, наиболее многочисленным отделом. Соответствуют «грибам» в бытовом понимании этого слова: к Б. относятся все съедобные шляпочные грибы (за исключением сморчков, строчков и трюфелей), трутовики, дождевики и многие другие широко известные грибы (рис. 47). Однако, к Б.

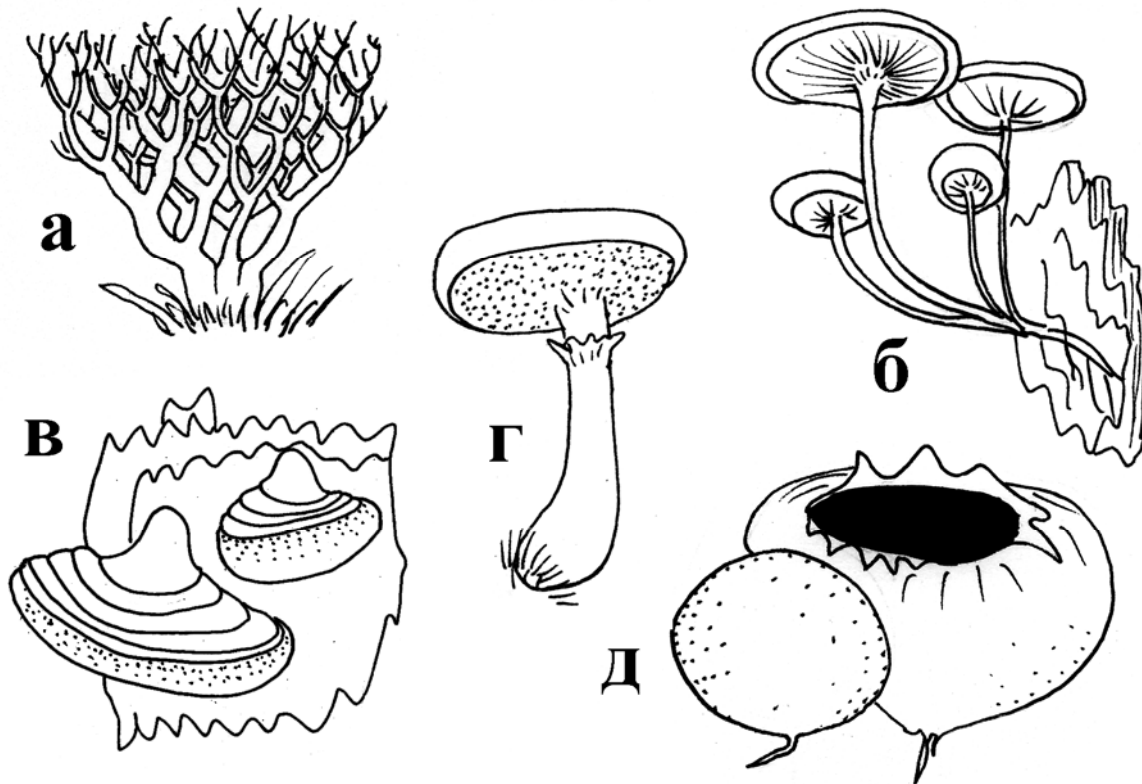


Рис. 47. Плодовые тела базидиомицетов.

а – рогатик *Ramaria*; б – зимний гриб *Flammulina*; в – трутовик *Fomes*; г – масленок *Suillus*; д – порховка *Bovista*.

относится и множество микроскопических паразитических и сапротрофных организмов, не образующих плодовых тел вообще или образующих очень мелкие плодовые тела (например, ржавчинные и головневые грибы).

Признаки. Для Б. характерен клеточный мицелий. Плодовые тела как правило имеются, сложно устроены, однако у многих Б. отсутствуют. Половой процесс – соматогамия. Споры полового размножения образуются в **базидии**. Мицелий образуется как на гаплоидной, так и на дикариотической стадиях. Бесполое размножение характерно главным образом для паразитических Б., не образующих крупных плодовых тел.

Цикл развития Б. (рис. 48, а). Соматогамия происходит на мицелии вне плодовых тел («в грибнице»). Результатом соматогамии является появление дикариотического мицелия, на котором у многих Б. в определенный момент времени могут появляться плодовые тела. На плодовых телах (или непосредственно на дикариотическом мицелии, если плодовые тела отсутствуют) образуются базидии. При формировании базидий происходит кариогамия, причем образовавшееся диплоидное ядро сразу же делится мейозом. Продукты мейоза оформляются в виде четырех гаплоидных **базидиоспор**. Из базидиоспор вырастает новый гаплоидный мицелий.

Образование базидий (рис. 48, б). Как и аски аскомицетов, базидии Б. образуются на верхушечных разветвлениях веточек дикариотического мицелия. При образовании базидии оба ядра в клетке на конце дикариотической гифы синхронно делятся, и одно из ядер, находящихся в верхней части клетки, переходит в особый вырост – **пряжку**. В этот момент самое нижнее ядро отделяется от верхней части клетки перегородкой, и с этой гаплоидной клеткой сливается пряжка. Перемещение ядра из пряжки в нижнюю гаплоидную клетку приводит к восстановлению дикариотичности нижней клетки. Два ядра, оставшиеся в верхней клетке, сливаются, и возникшее диплоидное ядро делится мейозом, образуя 4 новых гаплоидных ядра. После этого в верхней части формирующейся базидии образуется четыре выроста, в каждый из которых отходит по одному ядру – начинается формирование базидиоспор. Базидиоспоры, в отличие от аскоспор, по происхождению являются экзоспорами.

Гимений Б. (рис. 48, в). У Б., имеющих плодовые тела, базидии образуются в гимениальном слое плодового тела. Поскольку плодовые тела Б. часто очень крупные, гимений формируется на складках, находящихся как правило с нижней стороны шляпки. Эти складки стерильной ткани плодового тела, покрытые гимениальным слоем, носят название **гименофора**. Роль гименофора состоит в увеличении площади, занимаемой гимениальным слоем, и в дополнительной защите образующихся базидий. Гименофор бывает **пластинчатым** (как у сыроежки *Russula*), **губчатым** (как у белого гриба *Boletus*), **лабиринтовидным** (нечто среднее между пластинчатым и губчатым),

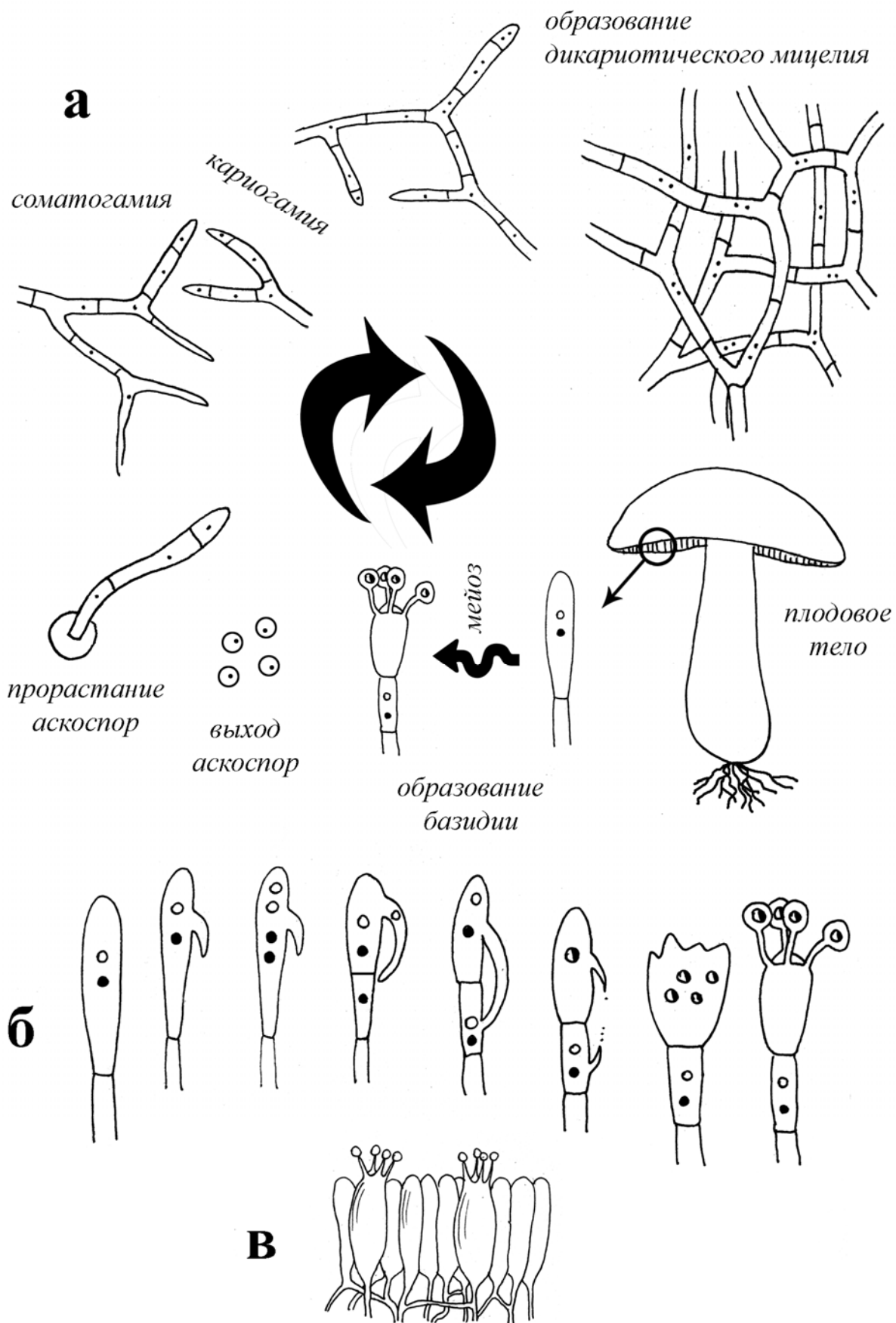


Рис. 48. Половое размножение базидиомицетов.

а – обобщенный жизненный цикл базидиомицета; б – схема образования базидии; в – гимений.

шиповидным (складки имеют вид свисающих вниз палочек) и других типов. Гимений Б. состоит из базидий и **базидиол**. Базидиолы – это молодые или недоразвитые базидии, предохраняющие базидиоспоры от слипания.

Шляпочные грибы. К Б. относятся широко известные шляпочные грибы, плодовые тела которых расчленены на шляпку и ножку. В качестве примера шляпочных грибов можно привести сыроежку *Russula*, млечник *Lactarius* (к этому роду относятся различные грибы, используемые для соления – горькушки, волнушки, рыжики и говорушки), свинушку *Paxillus*, подосиновик или подберезовик *Leccinum* и другие. Многие из них съедобны, но есть и ядовитые, как бледная поганка *Amanita phalloides* или красный мухомор *Amanita muscaria*. Некоторые съедобные грибы успешно культивируют – например, шампиньон *Agaricus*, вешенку *Pleurotus*, зимний гриб *Flammulina* и другие. Плодовые тела некоторых шляпочных грибов на ранних стадиях развития окружены так называемым **покрывалом**. Различают **общее** и **частное** покрывала. Общее покрывало окружает плодовое тело целиком, и на взрослом плодовом теле его остатки сохраняются в виде **влагалища** у основания ножки и в виде **чешуек** на шляпке (пример – красный мухомор). Частное покрывало закрывает только гименофор. Внизу оно прикрепляется к середине ножке, а сверху – к краю шляпки. Его остатки сохраняются только на ножке гриба, и имеют вид «**юбочки**» (пример – масленок *Suillus*).

Паразитические базидиомицеты. Среди Б. много сапротрофных грибов, но есть и паразиты растений. Среди паразитов преобладают микроскопические грибы, например ржавчинные – порядок *Uredinales*, или головневые – порядок *Ustilaginales*. Однако, среди Б. с крупными плодовыми телами также встречаются паразитические виды, например опенок *Armillaria*, многие трутовики. Как правило, эти грибы поселяются на ослабленных деревьях, ускоряя их гибель. Многие из них вызывают гниль древесины и дуплообразование. Широкоизвестным примером таких грибов является ложный осиновый трутовик *Phellinus tremulae*, возбудитель сердцевинной гнили осины.

Продолжительность существования плодовых тел. Как правило, плодовые тела грибов недолговечны. Всем хорошо известно, насколько быстро грибы вырастают после дождя и насколько быстро пропадают, если погода становится неподходящей. Известнейшим примером быстрорастущего гриба является так называемая «дама с вуалью», или сетконоска *Dictyophora*. Плодовые тела этого гриба могут достигать высоты несколько десятков сантиметров, вырастая при этом всего за одну ночь. Однако, среди Б. имеются грибы и с медленно растущими, многолетними плодовыми телами, например трутовики. Хорошо известны настоящий трутовик *Fomes fomentarius*, окаймленный трутовик *Fomitopsis pinicola* и другие виды.

Ржавчинные и головневые грибы. Многие паразитические Б. имеют существенные отличия в жизненном цикле от свободноживущих Б. Например, возбудитель опасной болезни

ржавчины злаков – *Puccinia graminis* (из порядка Uredinales) в своем жизненном цикле меняет двух хозяев – злаки и барбарис. Жизненный цикл этого гриба очень сложен, и состоит из пяти сменяющих друг друга поколений, каждое из которых образует собственные **типы спороношений**. У этого гриба базидиоспоры весной попадают на листья барбариса, образуя спороношения **пикнии** (рис. 49, а), в которых образуются гаплоидные **пикноспоры**. Споры от различных особей сливаются, давая начало дикариотическому мицелию. Дикариотический мицелий также дает спороношения на листьях барбариса, называемые **эциями** (рис. 49, б). **Эциоспоры** переносятся на злаки, образуя на них спороношения, называемые **урединиями**. **Урединиоспоры** многократно перезаражают злаки, образуя характерные ржавые пятна на листьях, за которые грибы такого типа и получили название «ржавчинных» грибов. В конце лета на соломе из урединиоспор вырастают спороношения, называемые **телиями**. Весной **телиоспоры** прорастают базидиями, образующими базидиоспоры, снова заражающими барбарис. Головневые грибы (порядок Ustilaginales), например род *Ustilago*, получили свое название за особый тип поражения растений. Пораженные ими места деформируются, и внутри них вместо ткани растения-хозяина образуется черная масса, представляющая собой гигантские скопления спор головневого гриба. Особенно часто такие спороношения можно видеть вместо цветков в целых бутонах растений или на месте плодов в соплодиях.

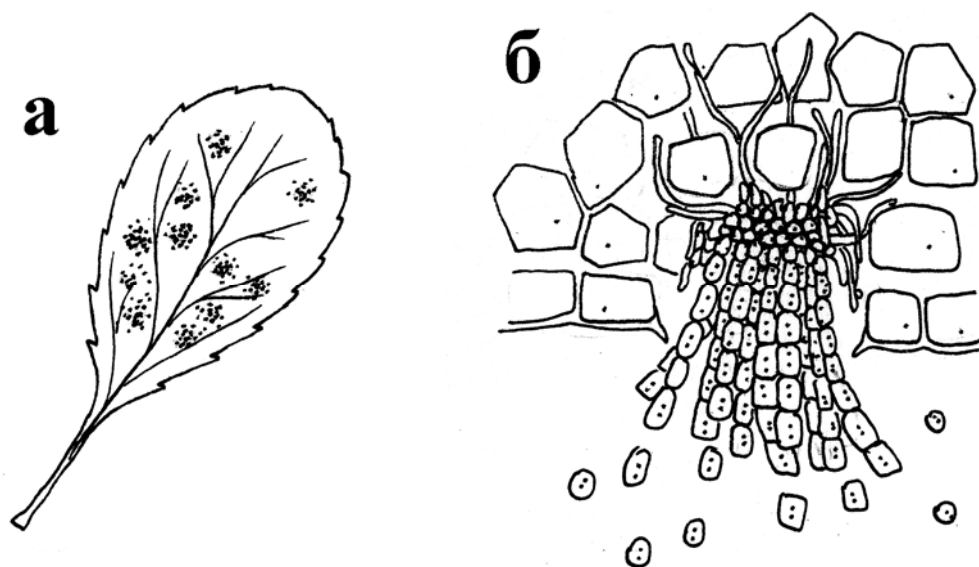


Рис. 49. Примеры спороношений ржавчинных грибов.

а – общий вид листа барбариса с пикниями *Puccinia graminis*; б – срез листа барбариса с эцием *Puccinia graminis*.

Анаморфные, или несовершенные грибы

К этой группе относятся грибы, половой процесс у которых неизвестен. Отсутствие полового процесса до последнего времени не позволяло распределить эти организмы между отделами настоящих грибов. Размножаются А. г. исключительно вегетативным и бесполом путями, главным образом конидиями. Только благодаря применению современных молекулярно-биологических и микроморфологических методов выяснилось, что

большинство А. г. относятся к аскомицетам или к базидиомицетам. К примеру, долгое время в числе А. г. рассматривался аскомицет пеницилл.

В последнее время выяснилось, что А. г. в одних случаях представляют собой грибные организмы, полностью утратившие половой процесс, а в других случаях удалось установить связь между бесполом спороношением (**анаморфой**) и половой стадией (**телеоморфой**) гриба. Такие грибы способны неограниченно долго пребывать на анаморфной стадии и не переходить к половому процессу. Из-за этого, они оказались известны под двумя названиями, соответствующими анаморфной и телеоморфной стадиям. Это единственный случай, когда для организма, относящегося к одному таксону, допускаются два латинских названия. На сегодняшний день А. г. известно примерно столько же, сколько аскомицетов или базидиомицетов – около 30000 видов.

4. ЛИШАЙНИКИ (LICHENES)

Лишайники – уникальная ассоциация двух генетически различных организмов – гриба и водоросли, находящихся в симбиозе. На земле существует не менее 20000 видов лишайников. Л. очень жизнеспособны, и из-за этой особенности преобладают в трудных условиях существования, где высшие растения не растут вовсе или их развитие значительно подавлено, как в зоне тундр или в высокогорных районах.

Компоненты Л. В качестве водорослевого компонента чаще всего выступают зеленые водоросли из родов *Trentepohlia* или *Trebouxia*, реже – цианобактерии. Грибной компонент обычно представлен аскомицетами, реже – базидиомицетами. Водоросли, входящие в состав Л., в природе иногда существуют и в свободном состоянии. Лишайниковые грибы, напротив, самостоятельно не встречаются. Поэтому, Л. называют еще **лихенизированными грибами**. Заметим, что хотя лишайниковые грибы без водорослей в природе не встречаются, их удастся выращивать на питательных средах. Интересно, что в этом случае образуются слоевища, несколько не похожие на исходные лишайники.

Место лишайников в классификации низших растений. Поскольку Л. представляют собой ассоциацию двух организмов, они занимают особое место в классификации низших растений. Их нельзя считать отделом или какой-либо другой группой с определенным таксономическим статусом. Однако, поскольку гриб лишайника не встречается самостоятельно, в последнее время считается более правильной классификация Л. по грибному компоненту. В этом случае они перестают существовать как самостоятельная группа, а их виды распределяются по отделам *Ascomycota* и *Basidiomycota*. Интересно, что существует один лишайник, а точнее, морской лишайникopodobный организм, представляющий собой симбиоз гриба и бурой водоросли.

Типы слоевищ Л. (рис. 50, а-г). По внешнему виду слоевища Л. можно разделить на три группы. Это **накипные** (графис *Graphis*, фликтис *Phlyctis*, леканора *Lecanora*), **листоватые** (гипогимния *Hypogymnia*, ксантория *Xanthoria*, пармелия *Parmelia*) и **кустистые** (кладония *Cladonia*, уснея *Usnea*,

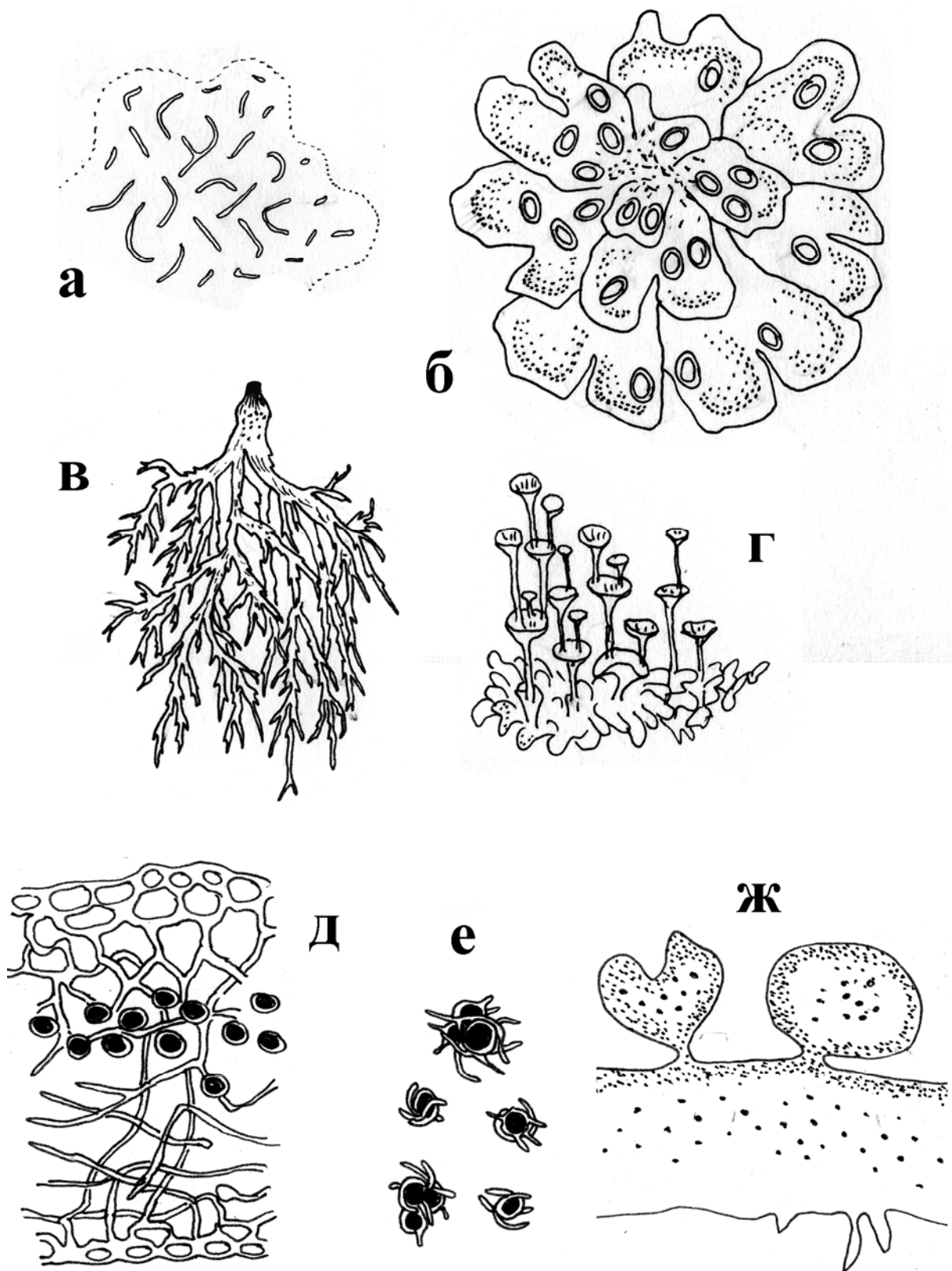


Рис. 50. Лишайники.

а — накипной лишайник *Graphis*; б — листоватый лишайник *Parmelia* с апотециями; в — кустистый лишайник *Evernia*; г — кустистый лишайник *Cladonia*; д — срез слоевища; е — соредии; ж — схема образования изидий.

эверния Evernia) слоевища. Накипные Л. представляют собой очень тонкую корку, неотделимую от субстрата. Листоватые Л. имеют вид лопастных пластинок, приподнятых над субстратом; рост их происходит в основном параллельно субстрату. Они прикрепляются к субстрату с помощью пучков гиф гриба – **ризин**. Кустистые Л. образуют длинные прямостоячие (или свисающие) участки талломов, растущие перпендикулярно субстрату.

Экология Л. Выделяют три основные экологические группы Л.: **эпигейные** – напочвенные, **эпилитные** – растущие на камнях, и **эпифитные** – растущие на других растениях. Эпифитные Л. в большинстве случаев растут на коре деревьев.

Внутреннее строение слоевищ Л. (рис. 50, д). Если сделать срез через слоевище лишайника, то в большинстве случаев можно увидеть, что таллом Л. неоднороден. Сверху и снизу он сложен тесно сплетенными гифами гриба, выполняющими защитную функцию – это **коровой слой**. Под верхней корой располагается **альгальный слой**, где среди рыхло расположенных гиф гриба находятся клетки водоросли или цианобактерий. Между альгальным слоем и нижней корой имеется **сердцевина** – слой грибных гиф, предназначенный для создания внутри таллома определенных условий влажности и аэрации.

Рост Л. Л. растут очень медленно. Все они требуют хороших условий освещения, однако на сильном свете они плохо обеспечиваются водой. Поэтому они часто высыхают. При высыхании компоненты Л. впадают в состояние глубокого покоя, характеризующееся приостановкой всех жизненно важных процессов. В это время Л. могут почти полностью высыхать, оставаясь при этом живыми. При увлажнении росой или дождевой влагой они оживают и снова трогаются в рост. Поэтому рост Л. происходит очень медленно и в большинстве случаев не превышает нескольких миллиметров в год, иногда даже менее. Зато, Л. являются очень долгоживущими организмами: считается, что талломы некоторых накипных антарктических Л., растущих на скалах, могут иметь возраст в несколько сотен лет.

Размножение Л. Основной способ размножения лишайников – вегетативный (рис. 50, е-ж). Отламывающиеся или оторванные от субстрата части таллома в благоприятных условиях способны давать начало новым талломам Л. К вегетативному размножению относятся также несколько особых способов размножения, присущих только Л. – **соредиями** и **изидиями**. Соредии представляют собой несколько клеток водоросли, оплетенные гифами гриба. Как правило, они образуются большими группами в определенных местах таллома – **соральях**, в которых отсутствует верхняя кора. Соредии распространяются ветром наподобие спор. Изидии – выросты поверхности Л., легко отламывающиеся у основания. Они крупнее, чем соредии, и включают участок корового и альгального слоев. Однако вегетативное размножение является не единственным способом размножения Л. Гриб, входящий в состав Л., способен образовывать спороношения без участия водоросли (рис. 50, б). В большинстве случаев, эти спороношения представляют собой небольшие

блюдцевидные апотеции. Вырастающий из аскоспор микроскопический таллом выживает и превращается в Л. только при встрече с клетками соответствующей водоросли. Считается, что этот тип размножения не является основным, но способствует появлению новых форм Л. и образованию новых видов. Водоросли, входящие в состав Л., неспособны к самостоятельному размножению и распространению.

Использование Л. человеком. Л. содержат особый тип химических соединений, называемые лишайниковыми кислотами. Считается, что эти соединения вырабатываются грибами для регуляции своей собственной жизнедеятельности и жизнедеятельности водорослей. Эти особые химические соединения обнаружены только в лишайниках. Многие лишайниковые кислоты находят применение в производстве лекарств. Некоторые Л. целиком заготавливают на лекарственное сырье, например, цетрарию исландскую, или исландский мох *Cetraria islandica*. Л., называемые ягелями (в основном это различные виды рода кладина *Cladina*) используются в пищу оленями. В тундре они образуют сплошной покров на огромных площадях, и являют собой настоящие пастбища для оленей. Некоторые пустынные лишайники, называемые «манной», в прошлом в случаях голода использовались в пищу людьми. Оранжевый лишайник ксантория настенная, или стенная золотянка *Xanthoria parietina* в прошлом служила источником получения оранжевой краски. В настоящее время лишайники крайне используются для **лихеноиндикации**. Лихеноиндикация, как один из методов **биоиндикации**, позволяет определять степень антропогенной нагрузки на окружающую среду по реакции живых организмов. С помощью лишайников определяют загрязнение воздуха. Суть лихеноиндикации состоит в том, что лишайники очень чувствительны к чистоте воздуха. Даже при незначительном его загрязнении численность и видовое разнообразие лишайников заметно сокращается. В городах, например, лишайников заметно меньше, чем в сельской местности. Поэтому измерение количества и видового состава лишайников позволяет делать довольно точные выводы о наличии или отсутствии атмосферных загрязнений.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

- Автотрофное питание, 13
Агар-агар, 41
Азотификсация, 36
Актин, 12
Альвеола, 64
Альгальный слой, 114
Альгинаты, 76
Альгология, 5, 27
Альгулоза, 74
Амеба, 7
Амебоидная клетка, 7
Амебы, 28
Аминокислоты, 7
Анаморфа, 112
Анаморфные грибы, 96
Аноксигенный фотосинтез, 37
Антеридий, 18
Антибиотики, 105
Апикопласт, 66
Апотеций, 105
Аппарат Гольджи, 11
Архегоний, 18
Архикарп, 100
Аск, 100
Аскогенные гифы, 100
Аскогон, 100
Аскоспора, 100
АТФ, 10
Ауксоспора, 70
Базидиола, 110
Базидиоспора, 108
Базидия, 108
Бактериохлорофилл, 37
Белки, 7
Бентос, 30
Бесполое поколение, 34
Билипротеин, 11
Биоиндикация, 115
Биоллюминесценция, 65
Брюшная часть карпогона, 42
Вакуоль, 12
Ведьмины круги, 82
Ведьмины метлы, 106
Вид, 20
Влагалище (у базидиомицетов), 110
Вторичная пора (у Rhodophyta), 41
Вторичный плазмодий, 92
Вторичный хлоропласт, 58
Вторичный эндосимбиоз, 58
Гамета, 18
Гаметангий, 18
Гаметангиогамия, 82
Гаметическая редукция, 34
Гаметогамия, 33, 82
Гаметоспорофит, 34, 74
Гаметофит, 32
Гаплоидная клетка, 9
Гаптонема, 67
Гаустории, 79
Гетерогамия, 33
Гетероморфный жизненный цикл, 32
Гетероталлические организмы, 83
Гетеротрофное питание, 14
Гетерохром, 45
Гетероциста, 36
Гимениальный слой, 105
Гимений, 105
Гименофор, 108
Гипергалинные водоросли, 31
Гиповальва, 65
Гипотека, 70
Гистон, 9
Гифа, 78
Глотка, 62
Глюкоза, 10
Голозойное питание, 14
Гомоталлические организмы, 83
Гормогонии, 37
Грамотрицательные бактерии, 22
Грамположительные бактерии, 22
Грибковые заболевания, 80
Грибница, 78
Грибоподобные организмы, 84
Губчатый гименофор, 108
Деление клеток, 16
Диатомит, 72
Дикарион, 100
Дикариотический мицелий, 78
Диплоидная клетка, 9
ДНК, 7
Домики, 77
Дыхание, 10
Жгуты, 13
Жизненный цикл типа полисифонии, 44
Жизненный цикл типа порфиры, 43
Жирные кислоты, 7

Жиры, 7
 Зигоспора, 98
 Зигота, 18
 Зиготическая редукция, 34
 Зона роста (у ламинарии), 73
 Зооспора, 18
 Зрелый жгутик, 69
 Изидии, 114
 Изогамия, 33
 Изоморфный жизненный цикл, 32
 Капиллиций, 88
 Кариогамия, 83
 Каротин, 11
 Карпогон, 42
 Карпоспора, 42
 Карпоспорангий, 42
 Карпоспорофит, 42
 Кинетосома, 13
 Класс, 20
 Классификация, 20
 Клейстотеций, 104
 Клептохлоропласт, 65
 Клетка, 5
 Клеточная стенка, 8
 Клеточный мицелий, 78
 Клеточный рот, 14
 Клеточный центр, 13
 Клубенек, 54
 Кокки, 28
 Кокколиты, 68
 Конидиеносец, 82
 Конидиоспора, 82
 Конидия, 82
 Конъюгационный канал, 51
 Конъюгация, 33
 Коровой слой (у лишайников), 114
 Красные приливы, 65
 Криофильные водоросли, 30
 Кресты, 10
 Крючок (у аскомицетов), 102
 Ксантофилл, 11
 Кустистые слоевища, 112
 Лабиринтовидный гименофор, 108
 Ламинарин, 74
 Лейкопласт, 11
 Лизосома, 12
 Липиды, 7
 Листоватые слоевища, 112
 Лихенизированные грибы, 112
 Лихеноиндикация, 115
 Ловчие кольца (у грибов), 80
 Ложноножки, 7
 Ложнотканевой таллом, 28
 Мастигонема, 13
 Мастигонемы, 93
 Междоузлие (у харовых водорослей), 54
 Мейоз, 17
 Мембрана клетки, 7
 Мембранные пузырьки, 12
 Микология, 5, 78
 Микориза, 81
 Микотоксины, 82
 Микротрубочки, 12
 Микрофиламенты, 12
 Митоз, 16
 Митохондрия, 10
 Мицелий, 78
 Многоклеточные организмы, 5
 Молекулярная революция, 21
 Молекулярный метод в классификации, 21
 Монада, 13
 Монадная клетка, 13
 Монады, 28
 Моноспора, 42
 Моноспорангий, 42
 Морфологический метод в классификации, 21
 Наземные водоросли, 30
 Накипные слоевища, 112
 Настоящие водоросли, 38
 Настоящие грибы, 84
 Настоящие растения, 38
 Незрелый жгутик, 69
 Нейстон, 30
 Неклеточный мицелий, 78
 Несовершенные грибы, 96
 Нитчатый таллом, 28
 Ножка (у шляпочных грибов), 80
 Нуклеиновые кислоты, 7
 Нуклеоморф, 59
 Нуклеотиды, 7
 Оболочка клетки, 6
 Обрастатели, 30
 Общее покрывало, 110
 Одноклеточные организмы, 5
 Кислородный фотосинтез, 37
 Оогамия, 33
 Оогонии (у оомицетов), 94
 Оогоний (у харовых водорослей), 57
 Оплодотворение, 18
 Орган, 5
 Органелла, 6
 Органеллы, 9
 Органическое вещество, 7

Органоид, 6
 Осмотрочное питание, 14
 Отдел, 20
 Пальмеллы, 28
 Панцирь диатомовых водорослей, 70
 Панцирь динофитовых водорослей, 64
 Парамилон, 62
 Парафизы (у аскомицетов), 105
 Парафизы у бурых водорослей, 74
 Пелликула, 61
 Первичная пора (у Rhodophyta), 41
 Первичный плазмодий, 91
 Первичный хлоропласт, 37
 Первичный эндосимбиоз, 37
 Перешеек, 51
 Перидий, 104
 Перипласт, 9
 Перитеций, 105
 Пигменты, 11
 Пикнии, 111
 Пикноспоры, 111
 Пиноцитоз, 8
 Пиреноид, 11
 Питание клеток, 13
 Пищеварительная вакуоль, 12, 14
 Плазмалемма, 7
 Плазмогамия, 83
 Плазмодий, 78
 Планктон, 30
 Пластинчатый гименофор, 108
 Пластинчатый таллом, 28
 Плектенхима, 80
 Плесень, плесневый грибок, 82
 Плодовое тело, 80, 104
 Плоидность, 9
 Покрывало (у базидиомицетов), 110
 Полисахариды, 7
 Половое поколение, 34
 Полуклетка, 51
 Порядок, 20
 Почвенные водоросли, 30
 Почкующийся мицелий, 78
 Прокариоты, 21
 Проникающий аппарат, 66
 Проросток (у Desmiales), 53
 Простейшие, 23
 Простые органические вещества, 7
 Протисты, 23
 Пряжка (у базидиомицетов), 108
 Псевдоплазмодий, 78
 Псевдоподии, 7
 Пузырьковый транспорт, 12
 Размножение бесполое, 17
 Размножение вегетативное, 17
 Размножение половое, 18
 Разноритчатый таллом, 28
 Редукционное деление, 17
 Ресничка, 13
 Рецепторные белки, 7
 Рибосома, 12
 Ризины, 114
 Ризоиды, 29
 Ризоморфы, 80
 РНК, 7
 Род, 20
 Руководящие ископаемые, 31
 Сагеногены, 93
 Сапротрофные грибы, 80
 Сахара, 7
 Сверлящие водоросли, 30
 Светочувствительный глазок, 11
 Семейство, 20
 Септы (у грибов), 79
 Сердцевина (у лишайников), 114
 Симбиоз, 14
 Симбионт, 15
 Систематика, 20
 Сифональный таллом, 28
 Склеротий, 79
 Слоевище, 5
 Сложные органические вещества, 7
 Смена поколений, 32
 Сократительная вакуоль, 12
 Соматическая редукция, 34
 Соматические клетки, 33
 Соматогамия, 82
 Сорали, 114
 Соредии, 114
 Сперматозоид, 33
 Спермаций, 42
 Спиртовое брожение, 102
 Спора, 17, 32
 Спорангий, 17
 Спорозоит, 66
 Спорокарп, 91
 Спорофит, 32
 Сtigма, 11
 Сумка (у аскомицетов), 100
 Таксон, 20
 Таллом, 5
 Телеоморфа, 112
 Телии, 111
 Телиоспоры, 111
 Термофильные водоросли, 30

Тетраспора, 42
 Тетраспорангий, 42
 Тетраспорофит, 42
 Тилакоид, 10, 11
 Типы спороношений (у ржавчинных грибов), 111
 Типы талломов, 5
 Типы талломов водорослей, 28
 Ткань, 5, 28
 Третичный хлоропласт, 65
 Третичный эндосимбиоз, 65
 Трихогина, 42
 Трихогина (у аскомицетов), 100
 Трихоциста, 67
 Трубочатые нити, 74
 Тубулин, 12
 Узел (у харовых водорослей), 54
 Украденный хлоропласт, 65
 Урединии, 111
 Урединиоспоры, 111
 Фагоцитоз, 8
 Фикобилин, 11
 Фотосинтез, 10
 Хемосинтез, 13
 Хищные грибы, 80
 Хлоропласт, 10
 Хлорофилл, 11
 Хозяин, 15
 Хромопласт, 11
 Хромосомы, 9
 Царство, 20
 Цветение воды, 30
 Цветение снега, 31
 Центриоли, 13
 Цикл полового размножения, 18
 Циста, 29
 Цистерна аппарата Гольджи, 11
 Цитоплазма, 6
 Цитоскелет, 12
 Цитостом, 14
 Частное покрывало, 110
 Чешуйки (у базидиомицетов), 110
 Шиповидный гименофор, 110
 Шляпка (у грибов), 80
 Шляпочный гриб, 80
 Шов, 70
 Эволюционные линии водорослей, 59
 Эволюционные линии грибов и грибоподобных организмов, 84
 Эджектосома, 67
 Экзогенные споры, 82
 Экзоцитоз, 8
 Экотрофная микориза, 81
 Эндогенные споры, 82
 Эндоплазматическая сеть, 11
 Эндоплазматический ретикулум, 11
 Эндосимбиоз, 15
 Эндосимбионт, 15
 Эндотрофная микориза, 81
 Эндоцитоз, 8
 Эпивальва, 65
 Эпигейные лишайники, 114
 Эпилитные лишайники, 114
 Эпитека, 70
 Эпифитные лишайники, 114
 ЭПР, 11
 ЭПС, 11
 Эукариоты, 21
 Эции, 111
 Эциоспоры, 111
 Юбочка (у шляпочных грибов), 110
 Ядро, 9
 Яйцеклетка, 33

ЛИТЕРАТУРА

Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии: Морфология грибов и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учебное пособие. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005.

Жизнь растений. В 6-ти томах. Гл. ред. чл.-корр. АН СССР Ал. А. Федоров. Т. 2., Т. 3. – М.: «Просвещение», 1976, 1977.

American Journal of Botany. Volume 91, Issue 10. [Tree of life]. – St. Louis: Botanical Society of America, 2004.

Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics / Brodie J., Lewis J. (ed.). [The systematics Association Special Volume Series 75]. – Boca Raton, London and New York: CRC Press, Taylor & Francis Group, 2007.

Подписано в печать 11.11.2011. Формат 60x84/16
Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ЗАО «КопиСервис».
Печать ризографическая. Заказ № 1/1111.
П. л. 7.5. Уч.-изд. л. 7.5. Тираж 100 экз.

ЗАО «КопиСервис»
Адрес: 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 3.
тел.: (812) 327 5098