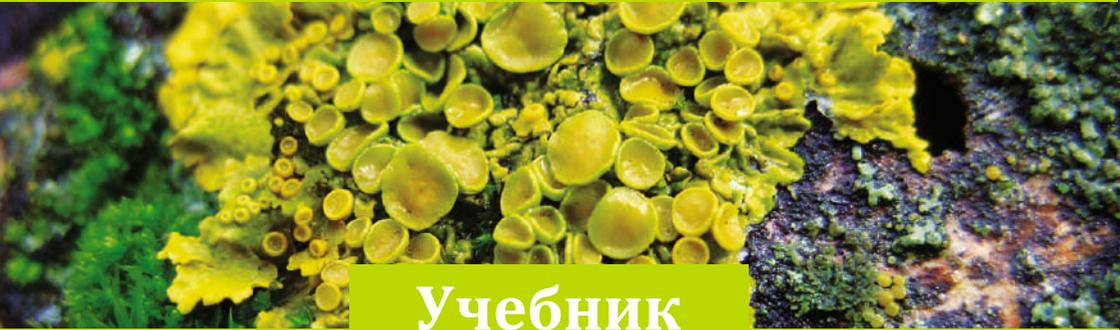


А. М. Иваненко
С. Б. Криворотов
Н. А. Сионова

БОТАНИКА (НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ)



Учебник



МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВО «Кубанский государственный
аграрный университет имени И. Т. Трубилина»

А. М. Иваненко, С. Б. Криворотов, Н. А. Сионова

БОТАНИКА

(НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ)

Учебник

Краснодар
КубГАУ
2019

УДК 581.41(055.8)

ББК 28.591

И18

Рецензенты:

Г. А. Москул — д-р биол. наук, профессор
(Кубанский государственный университет);

С. Н. Щеглов — д-р биол. наук, доцент
(Кубанский государственный университет);

А. С. Замотайлов — д-р биол. наук, профессор
(Кубанский государственный аграрный университет)

Иваненко А. М.

И18 Ботаника (низшие растения) : учебник / А. М. Иваненко, С. Б. Криворотов, Н. А. Сионова. — Краснодар : КубГАУ, 2019. — 426 с.

ISBN 978-5-00097-925-9

В учебнике рассматриваются вопросы классификации низших растений, приводится характеристика отделов, классов, порядков, родов и некоторых видов. Отмечается роль водорослей, миксомицетов, грибов и лишайников в природе и сельском хозяйстве. Предлагаются вопросы для самоконтроля.

Издание предназначено для обучающихся вузов агрономических и биологических направлений подготовки.

УДК 581.41(055.8)

ББК 28.591

© Иваненко А. М., Криворотов С. Б.,
Сионова Н. А., 2019

© ФГБОУ ВО «Кубанский
государственный аграрный
университет имени
И. Т. Трубилина», 2019

ISBN 978-5-00097-925-9

ВВЕДЕНИЕ

Материалы учебника написаны в соответствии с программой дисциплины «Ботаника», предназначены для обучающихся биологических и агрономических направлений подготовки. В нём рассматривается один из разделов курса ботаники «Низшие растения», который условно включает изучение таких организмов, как микоплазмы, бактерии, актиномицеты, миксомицеты, некоторые группы простейших, грибы и лишайники, а также настоящие водоросли.

Водоросли — крайне гетерогенная группа организмов, насчитывающая около 100 *тыс.* (а по некоторым данным до 100 *тыс.* видов только в составе отдела диатомовых) видов. На основании различий в наборе пигментов, структуре хроматофора, особенностях морфологии и биохимии (состав клеточных оболочек, типы запасных питательных веществ) большинством отечественных систематиков выделяется 11 отделов водорослей. Кроме того, традиционно в курсе низших растений рассматривают настоящих бактерий (без архебактерий) в ранге отдела. Грибы — одна из самых обширных и разнообразных групп живых организмов, ставших неотъемлемой частью всех водных и наземных экосистем. За последние десятилетия изменились взгляды на положение грибов в системе живого мира, объём этой группы живых организмов. При выборе системы грибов авторы столкнулись со значительными трудностями, связанными с многообразием материалов и взглядов отдельных микологов и систематиков на объём и структуру отдельных таксонов и групп грибов и грибоподобных организмов.

Из царства настоящих грибов (Fungi, или Mycota, или Mycetalia) была выделена группа грибоподобных организмов, или «псевдогрибов». Эта группа, включающая Оомицеты и Гифохитридиомицеты, отнесена к царству Chromista s.l., или Страменопила (Stramenopila). «Грибы», входящие в эти отделы, интерпретируются здесь как вторично бесцветные, потерявшие хлорофилл организмы, составляющие подцарство Heterocontae. Многие таксоны изменили свой ранг, объём или даже были включены в другие группы (например, несовершенные, или анаморфные грибы и лишайники). Ещё четыре отдела отнесены к простейшим (Protozoa). Эти группы объединены благодаря наличию клеточной стенки из хитина, строением внутриклеточных структур и другими признаками.

В учебнике отражены современные тенденции в микологии, обобщены последние материалы о строении, размножении, систематике и

филогении основных групп и представлена система грибов с учётом данных геносистематики. Содержит новейшие научные представления о системе грибов и грибоподобных организмов. В издании представлены, прежде всего, основные наиболее известные порядки и семейства таксонов грибов и грибоподобных организмов.

В соответствии с современными оценками, на Земле существует от 100 до 250 *тыс.*, а по некоторым оценкам — до 1,5 *млн* видов грибов. По состоянию на 2008 г. в царстве Fungi описано 36 классов, 140 порядков, 560 семейств, 8 283 употребляемых родовых названий и 5 101 родовой синоним, 97 861 вид. Лишайники (Lichenes) — симбиотические ассоциации грибов (микобионт) и микроскопических зелёных водорослей и/или цианобактерий (фотобионт, или фикобионт). Группа насчитывает порядка 25 *тыс.* видов.

Таким образом, предлагаем придерживаться следующей систематики низших растений:

Прокариоты, или Доядерные (Prokaryota)

Царство Бактерии (Bacteria)

Подцарство Эубактерии (Eubacteria)

Отдел Бактерии (Eubacteriophyta)

Подцарство Цианеи (Cyanobionta)

Отдел Сине-зелёные водоросли (Cyanophyta)

Эукариоты, или Ядерные (Eukaryota)

Царство Растения (Plantae)

Подцарство Водоросли (Phycobionta, Algae)

Отдел Зелёные водоросли (Chlorophyta)

Отдел Харовые водоросли (Charophyta)

Отдел Эвгленовые водоросли (Euglenophyta)

Отдел Золотистые водоросли (Chrysophyta)

Отдел Жёлто-зелёные водоросли (Xanthophyta)

Отдел Диатомовые водоросли (Bacillariophyta)

Отдел Динофитовые водоросли (Dinophyta)

Отдел Криптофитовые водоросли (Cryptophyta)

Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta)

Подцарство Багрянки (Rhodobionta)

Отдел Красные водоросли (Rhodophyta)

Царство Хромисты (Chromista)

Грибоподобные организмы

Отдел Лабиринтуломикота, или Сетчатые слизевики (Labyrinthulomycota)

- Отдел Гифохитридиомикота (Hyphochytridiomycota)
- Отдел Оомикота (Oomycota)
- Царство Настоящие грибы (Fungi, Mycota, Mycetalia)
 - Отдел Хитридиомикота (Chytridiomycota)
 - Отдел Зигомикота (Zygomycota)
 - Отдел Аскомикота, или Сумчатые грибы (Ascomycota)
 - Отдел Базидиомикота (Basidiomycota)
 - Отдел Лишайники, или Лихенизированные грибы (Lichenophyta, Lichenes)
- Царство Простейшие (Protozoa)
 - Отдел Миксомикота, или Слизевики (Mycetozoa)
 - Отдел Плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycota)
 - Отдел Диктиостелиомикота (Dictyosteliomycota)
 - Отдел Акрасиевые, или Клеточные слизевики (Acrasiomycota)

Название «низшие» указывает на древность этой группы организмов и простоту их морфологической организации. Общими для них чертами являются примитивное строение органов полового размножения и отсутствие расчленения тела на характерные для большинства высших растений вегетативные органы.

В учебнике представлены характерные особенности строения и жизнедеятельности, а также принципы классификации важнейших групп низших растений — водорослей, миксомицетов, грибов и лишайников. Знание их систематики, основанной на данных структурной организации, биологии и истории развития отдельных форм, позволяет не только представить разнообразие органического мира, но и выявить родственные (филогенетические) отношения между отдельными группами организмов. Наряду с морфолого-систематическими задачами особое внимание уделяется вопросам экологии низших растений, их роли в природе и народном хозяйстве.

Глава 1. БАКТЕРИИ (BACTERIA) И ВОДОРОСЛИ (PHYCOBIONTA)

1.1 Общая характеристика бактерий

Бактерия представляет собой клетку, окружённую плотной трёхслойной оболочкой, внутри неё находятся цитоплазма, ядерное вещество и различные включения. Оболочка бактерий имеет сложную структуру, состоящую из трёх частей: цитоплазматической мембраны, клеточной стенки и ослизняющегося слоя. При утолщении этого слоя его называют *капсулой* (от лат. *capsula* — коробочка), которая предохраняет бактериальную клетку от внешних воздействий и является защитным приспособлением в неблагоприятных условиях окружающей среды. У большинства бактерий оболочка без специальной обработки в обыкновенном световом микроскопе не видна, а её сложный химический состав у разных бактерий не одинаков. В отличие от высших растений оболочка бактерий не содержит клетчатки.

Основным содержимым бактериальной клетки является цитоплазма, представляющая собой полужидкую коллоидальную массу, включающую белки, нуклеиновые кислоты, до 90 % воды и другие химические соединения. Её поверхностный слой получил название *цитоплазматической мембраны*, которая регулирует процессы питания и дыхания бактериальной клетки. Сформированного ядра бактерии не имеют, их ядерный аппарат представлен хроматиновыми образованиями, называемыми *нуклеоидами* (от лат. *nucleus* — ядро и греч. *éidos* — вид). Они не ограничены мембраной от цитоплазмы, имеют неправильную, разветвлённую форму, содержат обе нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и белок.

В бактериальной клетке отсутствуют покрытые мембранами органеллы. Размножаются бактерии вегетативно поперечным делением клетки или спорами. У некоторых бактерий известен половой процесс.

В зависимости от формы клетки бактерии имеют разные названия: кокки, бациллы, вибрионы, спириллы (рисунок 1.1).

По характеру питания бактерии бывают авто- и гетеротрофами; а по способу дыхания делятся на две группы: аэробные и анаэробные.

Бактерии чрезвычайно широко распространены в природе. Они занимают все основные среды жизни. Их нет только в кратерах действующих вулканов и в эпицентре ядерных взрывов.

Бактерии вызывают целый ряд заболеваний человека и животных

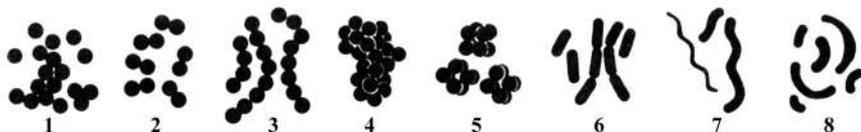


Рисунок 1.1 — Формы клеток бактерий (из Г. Шлегеля, 1987):

1 — микрококки; 2 — диплококки; 3 — стрептококки; 4 — стафилококки; 5 — сарцины;
6 — палочковидные бактерии; 7 — спириллы; 8 — вибрионы

(чума, холера, сибирская язва, ботулизм). Некоторые бактерии патогенны и для растений.

1.2 Отдел Бактерии (Eubacteriophyta)

Отдел Бактерии насчитывает более 3 тыс. видов. Это прокариотные организмы, преимущественно одноклеточные, иногда нитчатые. Обычно они не окрашены и не имеют клеточного ядра.

Размеры бактерий составляют от 0,1—0,5 мкм до нескольких десятков микрометров.

По форме бактерий разделяют на три основные группы (рисунок 1.1): шаровидные — кокки (от греч. *kókkos* — зерно); палочковидные; извитые, или спиралевидные. Внутри каждой из этих групп имеются различия, основанные на расположении бактерий (одиночные, парные и в виде цепочек). Диаметр шаровидных бактерий обычно равен 1—2 мкм, ширина палочковидных форм колеблется от 0,4 до 0,8 мкм, длина равна 2—5 мкм. Реже встречаются очень крупные бактерии. Так, серобактерия *Thiophysa macrophysa* NADSON, 1913 имеет 20 мкм в диаметре, нити других серобактерий (*Beggiatoa* TREVISAN, 1842) видны невооружённым глазом. Известны также очень мелкие бактерии, например *Bdellovibrio* STOLP & STARR, 1963, паразитирующие на бактериях обычных размеров. Некоторые бактерии, например возбудители плевропневмонии рогатого скота, столь малы, что невидимы в оптический микроскоп. Шаровидные бактерии называются кокками, если они располагаются попарно, — диплококками (от греч. *díplōōs* — двойной и *kókkos* — зерно) (рисунок 1.1). Если кокки размножаются поперечным делением и после деления остаются соединёнными, образуя цепочки, то их называют стрептококками (от греч. *streptós* — кручёный, витой; ожерелье, цепочка и *kókkos* — зерно) (см. рисунок 1.1). При делении клеток в трёх взаимно перпендикулярных направлениях образуются пакеты клеток, типичные для сарцин (от лат. *sarcina* — связка, узел)

(см. рисунок 1.1). При делении кокков в различных плоскостях возникают скопления клеток в виде грозди винограда, что характерно для стафилококков (от греч. *staphylē* — виноградная гроздь и *kókkos* — зерно) (см. рисунок 1.1). Палочковидные бактерии, образующие споры, называют бациллами (от лат. *bacillum* — палочка). Палочковидные формы могут иметь «обрубленные» или выпуклые концы и располагаются отдельно или реже в виде цепочки. Бактерии, образующие длинные нити — нитчатые бактерии, обитают преимущественно в воде. Бактерии в форме запятой — вибрионы (франц. *vibrion*, от лат. *vibro* — колеблюсь, извиваюсь) (см. рисунок 1.1), извитые формы с грубыми спиральными завитками — спираиллы (лат. *spira*, от греч. *spéira* — извив, изгиб) (см. рисунок 1.1), с несколькими равномерными тонкими завитками — спирохеты (от греч. *spéira* — извив, изгиб и *cháitē* — длинные волосы). Спирохеты всегда закручены вокруг некоторой оси, в отличие от спираилл, изгибы которых находятся в одной плоскости.

Строение и химический состав бактериальной клетки. Клетки бактерий имеют плотную оболочку, в состав которой входят аминокислота и аминокислоты. Клеточная оболочка (стенка) представляет собой поверхностный слой бактериальной клетки толщиной 0,01—0,04 мкм, расположенный снаружи от цитоплазматической мембраны.

Функции клеточной стенки: защитная; опорная; придание клетке характерной формы (палочки, кокки); поддержание осмотического давления внутри клетки (это обстоятельство свидетельствует о родстве бактериальной и растительной клеток).

Основной структурный компонент клеточной стенки — муреин (гликопептид, мукопептид).

В 1884 г. датский бактериолог Ганс Кристиан Грам предложил особый способ окраски бактериальной клетки, с помощью которого бактерии могут быть разделены на две группы: грамположительные и грамотрицательные. Химический состав клеточных стенок грамположительных и грамотрицательных бактерий различен.

У грамположительных бактерий, кроме муреина, в состав клеток входят полисахариды и теихоевые кислоты (сложные по составу и структуре соединения, состоящие из сахаров, спиртов, аминокислот и фосфорной кислоты).

Строение клеточных стенок у грамотрицательных бактерий в целом сложнее, чем у грамположительных. В частности, в них меньше содержится муреина и значительное количество липидов (жиров), связанных с белками и сахарами в сложные комплексы — липопротеиды и

липополисахариды. Структура клеточных стенок грамположительных бактерий тоже сложна. Стенки грамотрицательных бактерий многослойные. Внутренний слой состоит из муреина. Затем располагается слой из неплотно упакованных молекул белка, покрытый в свою очередь слоем липополисахаридов. Самый верхний слой содержит липопротеиды.

Клеточная стенка проницаема для питательных веществ, которые поступают в клетку, и продуктов обмена, которые выделяются в окружающую среду.

На поверхности клеточной стенки у многих бактерий образуются слизистые капсулы, состоящие из гидратированных полисахаридов. В центральной части бактериальной клетки локализовано ядерное вещество (ДНК).

Цитоплазма молодых бактериальных клеток гомогенна, у старых клеток она сильно гранулирована и имеет небольшие вакуоли. Гранулы представляют собой запасные вещества — крахмал, жир, гликоген, волютин и др. Содержимое клетки, за исключением ядра и клеточной мембраны, погружено в цитоплазму. Жидкая, бесструктурная её часть (матрикс, гиалоплазма) содержит основные клеточные органеллы: рибосомы, митохондрии, пластиды. Цитоплазма окружена цитоплазматической мембраной, которая у бактерий представляет липопротеидный слой.

Цитоплазматическая мембрана выполняет ряд важных функций:

- регулирует поступление веществ в клетку и выделение наружу продуктов обмена;

- в ней происходит синтез некоторых компонентов клеточной стенки и капсулы;

- в ней находятся важнейшие ферменты;

- с ней связаны рибосомы, осуществляющие синтез белка в клетке.

Между цитоплазматической мембраной и клеточной стенкой существует связь в виде *десмозов* — мостиков. Цитоплазматическая мембрана у бактерий представлена многочисленными впячиваниями (инвагинации), которые образуют особые мембранные структуры — *мезосомы*. У бактерий они выполняют различные функции — митохондрий, эндоплазматического ретикулаума и аппарата Гольджи, пластид и осуществляют также процесс фотосинтеза.

Многие бактерии имеют жгутики, с помощью которых они передвигаются. По количеству и характеру их расположения бактерии делятся на одножгутиковые — *монотрихи* (от греч. *mónos* — один,

единственный и *trichōma* — волосы), многожгутиковые — *политрихи* (от греч. *polús* — многочисленный, обширный и *trichōma* — волосы), имеющие жгутики на обоих концах, на одном или по всей поверхности клетки — *перитрихи* (*peri* — вокруг, около, возле и *trichōma* — волосы). Некоторые бактерии могут образовывать пигмент. У одних бактерий он выделяется в окружающую среду, у других окрашивает саму бактериальную клетку, и колонии бактерий имеют коричневый, оранжевый, зелёный и другие цвета.

1.3 Общая характеристика водорослей

Водоросли (*Algae*) — гетерогенная экологическая группа преимущественно фототрофных одноклеточных, колониальных или многоклеточных организмов, обитающих, как правило, в водной среде. В систематическом отношении полифилетическая группа организмов представляет собой совокупность многих отделов, которых некоторые систематики объединяют в подцарство Низшие растения — *Thallophyta*. Известно более 60 *тыс.* видов водорослей, которых объединяют в 11 отделов: диатомовые насчитывают 20—25 *тыс.* видов, зелёные — 13—20 *тыс.*, динофитовые — 5—6 *тыс.*, красные — около 5 *тыс.*, сине-зелёные — около 2 *тыс.*, бурые — около 2 *тыс.*, эвгленовые — около 1 *тыс.*, золотистые — около 800, харовые — не более 700, жёлто-зелёные — около 550 и криптофитовые — около 165 видов. Водоросли всех отделов в процессе эволюции развивались в основном независимо друг от друга. От них, вероятно, происходят наземные хлорофиллоносные растения.

Водорослей объединяет их способность к автотрофному способу питания благодаря наличию фотосинтезирующего аппарата. Вместе с тем для некоторых водорослей, наряду с автотрофным питанием, характерно гетеротрофное. К водорослям относят различное число (в зависимости от классификации) отделов эукариот, многие из которых не связаны общим происхождением, а также часто относят сине-зелёные водоросли или цианобактерии, являющиеся прокариотами. Традиционно водоросли причисляются к растениям. Эти организмы, вступая в симбиоз с грибами, в ходе эволюции образовали совершенно новые организмы — лишайники. Наука о водорослях называется альгологией.

Водоросли — группа организмов различного происхождения, объединённых следующими признаками: наличие хлорофилла и фотоавтотрофного питания; у многоклеточных — отсутствие чёткого деления тела (называемого слоевищем, или талломом) на органы, а также ярко

выраженной проводящей системы; обитание в водной среде или во влажных условиях (в почве, сырых местах и т. п.). Они сами по себе не имеют органов, тканей и лишены покровной оболочки.

Некоторые водоросли способны к гетеротрофии (питанию готовой органикой), как осмотрофной (поверхностью клетки), например жгутиконосцы, так и путём заглатывания через клеточный рот, например эвгленовые (*Euglenophyta*), динофитовые (*Dinophyta*). Размеры водорослей колеблются от долей микрометра, как кокколитофориды (*Coccolithaceae*) и некоторые диатомеи (*Diatomeae*), до 30—50 м, как бурые водоросли — ламинария (*Laminaria* J. V. LAMOUREUX, 1813), макроцистис (*Macrocystis* C. AGARDH, 1820), саргассум (*Sargassum* C. AGARDH, 1820). Таллом бывает как одноклеточным, так и многоклеточным. Среди многоклеточных водорослей, наряду с крупными, существуют микроскопические (например, спорофит ламинариевых). Среди одноклеточных встречаются колониальные формы, когда отдельные клетки взаимосвязаны (соединены через плазмодесмы или погружены в общую слизь).

Структура (организация) водорослей. В отличие от высших растений водоросли в пределах слоевищного типа строения отличаются исключительным морфологическим разнообразием. Тело водорослей может быть одноклеточным, колониальным и многоклеточным. Их размеры в пределах каждой из этих форм отличаются огромным диапазоном — от микроскопических (1 мкм) до гигантских (известны виды, достигающие нескольких десятков метров). С учётом большого морфологического разнообразия вегетативного тела водоросли по структуре можно разделить на несколько категорий, образующих главнейшие ступени морфологической эволюции. Первичной и наиболее примитивной является амёбоидная (ризоподиальная) структура.

Таким образом, у водорослей выделяют несколько основных типов организации таллома (рисунок 1.2). Однако часто чёткую границу между различными типами провести невозможно, так как существуют переходные формы.

Одноядерные одноклеточные (или их колонии)

Амёбоидный, или *ризоподиальный*. Одноклеточные организмы, лишённые твёрдой клеточной оболочки и вследствие этого не способные сохранять постоянную форму тела. Благодаря отсутствию клеточной стенки и наличию особых внутриклеточных структур клетка способна к ползающему движению посредством псевдоподий или ризоподий. Для некоторых видов характерно образование многоядерного плазмо-

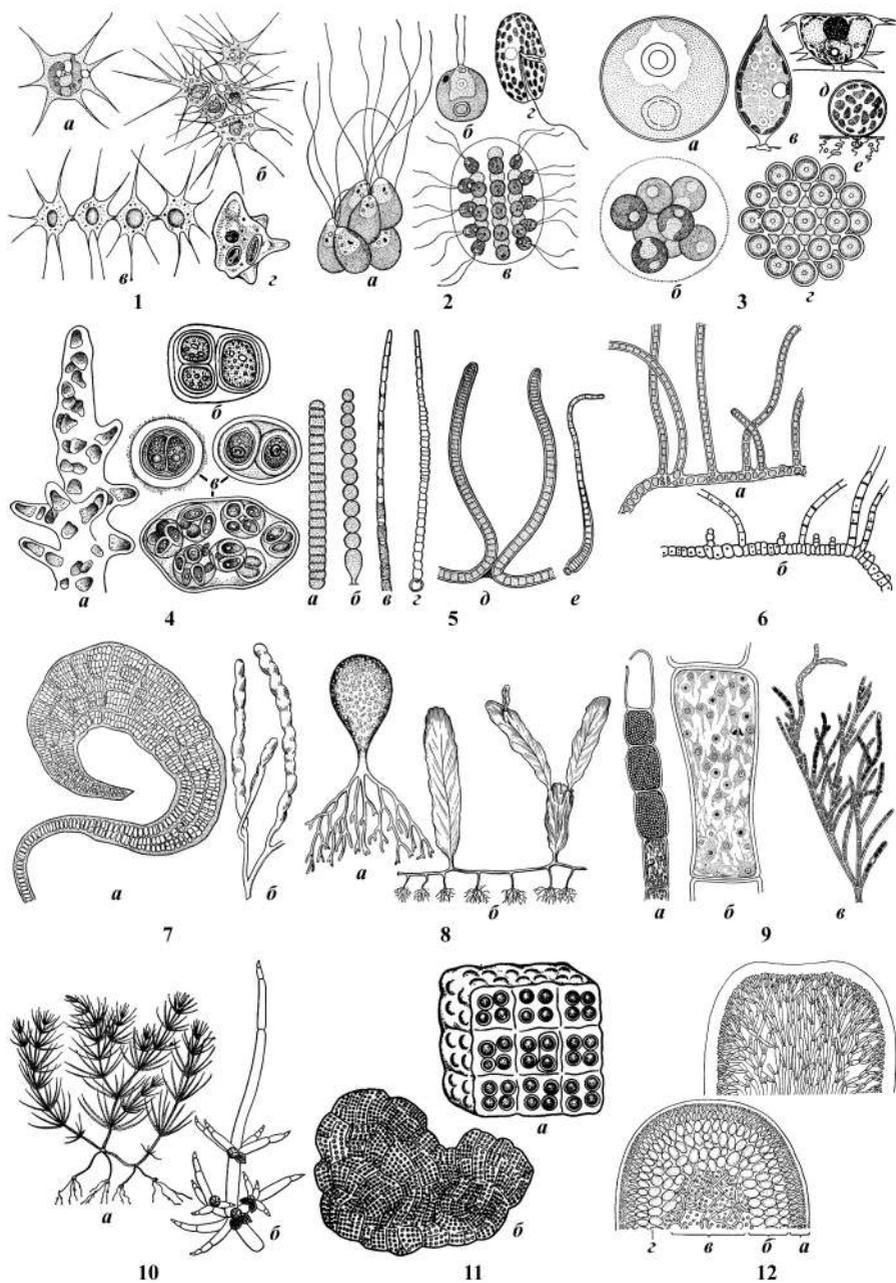


Рисунок 1.2 — Типы морфологической дифференциации таллома водорослей:

1 — амёбоидный тип у золотистых водорослей (a — e) и динофитовой водоросли (z) (a — одиночные клетки *Chrysamoeba*; b — рядовое объединение клеток *Chrysidiastrum*; v — групповое объединение клеток *Rhizochrysis*; z — *Dinamoebidium varians*); 2 — монадный тип у зелёных водорослей (a — e) и динофитовой водоросли (z) (a — колония *Pyrobotrys*, образованная срастанием клеток; b — одиночная клетка *Chlamydomonas*; v — колония *Eudorina*, образованная слизью; z — *Hemidinium nasutum*); 3 — коккоидный тип у зелёных (a — z) и динофитовых (d — e) водорослей (a — одиночная клетка *Chlorococcum*; b — колония *Sphaerocystis*, образованная слизью; v — одиночная клетка *Characium*; z — колония *Coelastrum*, образованная срастанием клеток); 4 — пальмеллоидный тип и пальмеллевидное состояние (a — пальмеллоидная структура у золотистой водоросли *Hydrurus* (часть таллома); b — пальмеллоидная структура у динофитовой водоросли *Gloeodinium montanum*; v — пальмеллевидное состояние у зелёной водоросли *Chlamydomonas*); 5 — нитчатый тип у сине-зелёных водорослей (a — простейшее строение нити с диффузным ростом у *Oscillatoria*; b — нить с дифференцированным основанием у *Endonema*; v — верхушка нити у *Rivularia*, вытянутая в волосок; z — интеркалярный рост у *Gloeotrichia*; d — апикальный рост на концах ветвей у *Scytonema*; e — базальный рост у *Calothrix*); 6 — разноритчатый тип у сине-зелёных водорослей (a — *Fischerella*; b — *Mastigocladus laminosus* — водоросль горячих источников); 7 — пластинчатый тип у зелёной водоросли *Prasiola* (однорядная нить, разрастающаяся в однослойную пластинку); 8 — сифональный тип у зелёных водорослей (a — *Botrydium*; b — *Caulerpa*); 9 — сифонокладальный тип у зелёной водоросли *Cladophora* (a — зооспорангии; b — многоядерная клетка; v — часть нити с зооспорангиями); 10 — харофитный тип (a — молодой экземпляр *Chara*; b — лист однодомного вида толипеллы — *Tolypella prolifera*); 11 — сарциноидный тип у сине-зелёной водоросли солёных водоёмов — хлороглей сарциноидной (*Chlorogloea sarcinoides*) (a — участок колонии с характерным расположением клеток; b — общий вид колонии при небольшом увеличении); 12 — псевдопаренхиматозный тип у красной водоросли *Furcellaria*, продольный срез через вершину (сверху) и поперечный срез слоевища (a — внешняя кора; b — внутренняя кора; v — пучок центральных нитей; z — ризоиды)

дия путём слияния нескольких амёбоидных клеток. Амёбоидное строение могут вторично приобретать некоторые монадные формы путём отбрасывания или втягивания жгутиков.

Монадный, или жгутиковый. Одноклеточные водоросли, имеющие постоянную форму тела, жгутик(и), часто стигму, а пресноводные — сократительную вакуоль. Клетки активно двигаются в вегетативном состоянии. Часто встречается объединение нескольких монадных клеток в колонию, окружённую общей слизью, в некоторых случаях даже соединяясь между собой посредством плазмодесм. У высокоорганизованных форм с многоклеточным талломом часто имеются расселительные стадии — зооспоры и гаметы, имеющие монадную структуру.

Коккоидный. Одноклеточные, лишённые каких-либо органоидов передвижения и сохраняющие постоянную форму тела в вегетативном состоянии клетки. Чаще всего имеется утолщённая клеточная стенка

или панцирь, могут быть различные выросты, поры и прочее для облегчения парения в толще воды. Многим водорослям с такой структурой свойственно образование колоний. Некоторые диатомеи и десмидиевые способны к активному передвижению путём выделения слизи.

Пальмеллоидный, или *капсальный*. Постоянное, достаточно крупное, как правило, прикреплённое к субстрату образование, состоящее из нескольких коккоидных клеток, погружённых в общую слизистую массу. Клетки непосредственно между собой не объединяются — отсутствуют плазмодесмы. Временную стадию жизненного цикла с аналогичной морфологией называют пальмеллевидным состоянием. В него могут переходить многие монадные и коккоидные водоросли при наступлении неблагоприятных условий. Образующиеся при этом пальмеллевидные образования, как правило, мелкие и не имеют постоянной формы.

Многоядерные одноклеточные (или колонии многоядерных одноклеточных)

Сифональный (неклеточный, сифоновый). Отсутствуют клеточные перегородки, в результате чего таллом, часто крупный и внешне дифференцированный, формально представляет собой одну клетку с большим количеством ядер.

Сифонокладальный. Таллом представлен многоядерными клетками, соединёнными в нитчатые или иной формы многоклеточные талломы (Siphonocladales).

Сарциноидный. Колонии, представляющие собой группы (пачки или нитеобразные образования), которые возникают в результате деления одной исходной клетки и заключены в растягивающуюся оболочку этой клетки. Клетки такого типа способны делиться в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях и образовывать объёмные скопления. Сарциноидный тип является переходным между одноклеточными (коккоидными) и многоклеточными (паренхиматозными) водорослями.

Разного рода нитчатые многоклеточные водоросли

Нитчатый, или *трихальный*. Клетки соединены в простые или разветвлённые нити. Они могут свободно плавать в толще воды, прикрепляться к субстрату либо объединяться в колонию. Вегетативно нитчатые водоросли размножаются обычно распадом нити на отдельные фрагменты. Нити могут расти четырьмя путями: диффузным — делением всех клеток нити; интеркалярным — зона роста расположена в середине нити; апикальным — делением конечных клеток; и базальным — делением клеток у основания таллома. Клетки в составе нити не имеют жгутиков и могут быть связаны между собой плазмодесмами.

Разнонитчатый, или *гетеротрихальный*. Существуют две системы нитей: стелющиеся по субстрату горизонтальные и отходящие от них вертикальные. Горизонтальные нити тесно смыкаются либо могут сливаться в псевдопаренхиматозную пластинку и выполняют в основном опорную функцию и функцию вегетативного размножения, вертикальные нити — преимущественно ассимиляторную функцию. При этом могут наблюдаться редукция либо чрезмерное развитие тех или иных нитей, приводящие к вторичной утрате или нарушению характерных черт гетеротрихального строения (при редукции вертикальных нитей, например, таллом может представлять собой простую однослойную пластинку, полностью прикреплённую к субстрату).

Пластинчатый, или *паренхиматозный*. Многоклеточные талломы в форме пластинок состоящих из одного, двух или нескольких слоёв клеток. Возникают при продольном делении клеток, составляющих нить. Число слоёв зависит от характера образования перегородок при делении клеток. Иногда слои могут расходиться, и таллом тогда приобретает трубчатую форму (полый внутри), стенки при этом становятся однослойными.

Харофитный (членисто-мутовчатый). Свойственна только харовым водорослям. Таллом крупный, многоклеточный, состоит из главного побега с ветвями и отходящими от него, иногда ветвящимися, членистыми боковыми побегами. Они отходят от главного в области узлов, часть побега между узлами состоит, как правило, из одной крупной клетки и называется междуузлем.

Псевдопаренхиматозный, или *ложнотканевый*. Представлен слоевищами, которые образовались в результате срастания разветвлённых нитей, нередко сопровождаемого морфофункциональной дифференциацией получающихся ложных тканей.

У части сине-зелёных, зелёных и красных водорослей в слоевище откладываются соединения кальция, и оно становится твёрдым. Водоросли лишены корней и поглощают нужные им вещества из воды всей поверхностью. Крупные донные водоросли имеют органы прикрепления — подошву (уплощённое расширение в основании) или ризоиды (разветвлённые выросты). У некоторых водорослей побеги стелются по дну и образуют новые слоевища.

Строение клетки. Строение клетки большинства водорослей (кроме сине-зелёных) в незначительной степени отличается от организации типичных клеток высших растений, однако имеет ряд особенностей.

Клетка водорослей (за исключением амёбоидного типа) покрыта клеточной стенкой и/или клеточной оболочкой, имеет двухфазную систему, состоит из аморфного матрикса, гемицеллюлозы или пектиновых веществ, в которые погружены волокнистые скелетные элементы — *микрrofибриллы*. У многих водорослей откладываются добавочные компоненты: карбонат кальция (харовые, ацетабулярия, падина), альгиновая кислота (бурые), железо (красные). У некоторых водорослей имеется хитин в виде наружного слоя, одевающего нити (эдогоний, кладофора). Клеточная оболочка представляет собой или внешний кремнийорганический панцирь (у диатомей и некоторых других охрофитовых) или уплотнённый верхний слой цитоплазмы (плазмалемму), в котором могут быть дополнительные структуры, например, пузырьки, пустые или с целлюлозными пластинками (своеобразный панцирь, тека, у динофитовых). Если клеточная оболочка пластичная, то клетка может быть способна к так называемому *метаболическому движению* — скольжению за счёт небольшого изменения формы тела.

Лишь немногие водоросли являются голыми, чаще они покрыты *пелликулой* — плотным эластичным белковым слоем (эвгленовые) или *перипластом* — многослойным более плотным покровом с порами (пирофитовые) и способны изменять форму своего тела. Оболочки некоторых водорослей образуют *теки* — многокомпонентные сложные системы, сформированные над плазмалеммой с трихоцистами и порами (у перидиней), или домики, в которых расположен протопласт.

В жизни растительной клетки важную роль играет наличие в оболочке сначала пектиновой, а затем целлюлозной фракций, обеспечивающих опорную и защитную функции, а также способность к проницаемости и росту. Клеточная стенка бывает цельной или состоит из двух и более частей, пронизана порами, может иметь различные выросты. Под оболочкой находится протопласт, включающий цитоплазму и ядро.

Водоросли — единственная группа, в которой имеют место три типа клеточной организации: прокариотическая (сине-зелёные водоросли, в клетках которых отсутствуют ядра, их роль выполняет ядерное вещество); мезокариотическая (динофлагелляты, содержащие ядро, но примитивное) и эукариотическая (у остальных отделов водорослей, настоящие ядерные организмы).

Цитоплазма у большинства водорослей расположена тонким постенным слоем, окружая большую центральную вакуоль с клеточным соком. Вакуоль отсутствует в клетках сине-зелёных водорослей и монадных форм (у пресноводных монадных форм отмечены пульсирую-

щие вакуоли). В цитоплазме эукариотных водорослей хорошо различимы элементы эндоплазматической сети, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, хроматофоры, клеточные ядра; имеются также лизосомы, пероксисомы, сферосомы.

В клетках водорослей (за исключением сине-зелёных) из органелл особенно заметны *хроматофоры* (хлоропласты), которые в отличие от хлоропластов высших растений разнообразны по форме, числу, строению и местоположению в клетке. Они могут быть чашевидными (хламидомонада), спиральными (спирогира), пластинчатыми (пеннатные диатомеи), цилиндрическими (эдогоний). У многих водорослей хроматофоры многочисленны и имеют вид зёрен или дисков, расположенных в постенной цитоплазме (зелёные с сифоновой организацией, бурые, красные). Хроматофоры окружены оболочкой, состоят из стромы, пластинчатых структур (ламелл), которые напоминают уплощённые мешочки и называются *тилакоидами*. В них сосредоточены пигменты. Кроме того, в матриксе хроматофора находятся рибосомы, скопления ДНК, липидные гранулы и особые включения — *пиреноиды*. Они являются специфическими образованиями, присущими всем водорослям (за исключением сине-зелёных) и небольшой группе мхов. По строению пиреноид сходен с хлоропластами и связан с ними функционально.

Установлено, что пиреноиды — не только место скопления запасных веществ, но и зона, в которой или при участии которой наиболее активно осуществляется их синтез. Пиреноиды остановились в своём развитии и не достигли структурного воплощения в органеллы, что подтверждает их отсутствие в клетках высших растений.

Однако с учётом деталей тонкого строения, касающихся оболочки, расположения тилакоидов и фибрилл ДНК, формы пиреноидов, места образования и отложения зёрен запасных полисахаридов, хроматофоры водорослей обнаруживают достаточно чёткие различия, что позволяет использовать их с совокупностью пигментов, продуктов запаса и строением жгутикового аппарата в качестве таксономических признаков больших групп — отделов водорослей. Так, у зелёных, харовых и красных водорослей оболочка хроматофора образована только двумя параллельными мембранами, у динофитовых и эвгленовых — тремя. Золотистые, жёлто-зелёные, диатомовые и бурые водоросли, одетые четырёхмембранной оболочкой, имеют сложную систему мембран, находящуюся в прямой зависимости от мембраны ядра. Расположение тилакоидов в матриксе хроматофора отличается в разных отделах водорослей, при этом их хроматофоры со сходными пигментами характери-

зуются и аналогичным расположением тилакоидов. Наиболее простое их размещение наблюдается у красных водорослей, у которых тилакоиды размещены в матриксе по отдельности. У остальных эукариотных водорослей тилакоиды группируются, образуя ламеллы, причём число тилакоидов, входящих в состав одной ламеллы, в пределах больших групп, объединяющих родственные водоросли, постоянно. Известны водоросли (криптофитовые), у которых тилакоиды соединены по два. У золотистых, жёлто-зелёных, диатомовых, бурых, пиррифитовых и эвгленовых водорослей они располагаются преимущественно по три. У зелёных, харовых и эвгленовых число тилакоидов может достигать 20. В таких случаях группы тилакоидов расположены очень близко друг к другу, так что пространство между ними исчезает, и тогда эти группы называют гранами.

В матриксе хроматофора между ламеллами и вокруг пиреноида у зелёных и харовых водорослей откладывается крахмал, а у всех остальных — хризоламинарин, ламинарии, крахмал динофитовых водорослей, парамилон и багрянковый крахмал вне хроматофора, в цитоплазме.

У монадных форм имеется красный глазок, или *стигма*, состоящая из пигментонесущих глобул, расположенных плотными рядами, и жгутики, с помощью которых водоросли передвигаются.

Жгутики имеют сложное строение, прикрепляются к особому базальному телу. У некоторых неподвижных форм около ядра отмечены центриоли, связанные с двигательной функцией. В процессе эволюции водорослей жгутиковый аппарат постоянно редуцировался, водоросли становились неподвижными, центриоли в клетках исчезали. Происходил интенсивный формообразовательный процесс, создавался такой тип клеточной организации, который позволил растениям перейти к наземному образу жизни.

Размножение водорослей. У водорослей встречается вегетативное, бесполое и половое размножение. Вегетативное размножение у одноклеточных водорослей осуществляется путём деления клетки, у колониальных и нитчатых — в результате распада колоний или нитей на отдельные фрагменты; у немногих водорослей образуются специальные органы размножения, например клубеньки у харовых, акинеты (особые клетки с большим количеством запасных веществ и пигментов) — у зелёных и др.

Бесполое размножение происходит посредством неподвижных спор (*апланоспор*) или *зооспор* (спор со жгутиками), образующихся путём деления протопласта обычных или особых клеток, называемых

спорангиями. У ряда представителей зелёных водорослей апланоспоры уже в материнской клетке иногда приобретают все отличительные её черты. В таких случаях они являются об *автоспорами*.

Половое размножение заключается в слиянии двух половых клеток (*гамет*), в результате чего образуется *зигота*, вырастающая в новую особь или дающая зооспоры. У водорослей различают следующие формы полового процесса: *хологамию* — слияние двух одноклеточных особей; *изогамию* — слияние одинаковых по строению и величине подвижных гамет; *гетерогамию* — слияние подвижных гамет разных размеров (более крупную считают женской); *оогамию* — слияние крупной неподвижной яйцеклетки с мелкой подвижной мужской гаметой — сперматозоидом или неподвижным, лишённым оболочки спермацием (у красных водорослей); *конъюгацию* — слияние протопластов неспециализированных клеток.

Гаметы образуются в клетках, не отличающихся от вегетативных, или в особых клетках, получивших название *гаметангий*. Если они содержат яйцеклетку (редко несколько), то называются *оогониями*, а те, в которых формируются сперматозоиды или спермации — *антеридиями*. У примитивных водорослей каждая особь способна формировать и споры, и гаметы в зависимости от времени года и внешних условий; у других функции бесполого и полового размножения выполняют разные особи — *спорофиты* (образуют споры) и *гаметофиты* (образуют гаметы). У целого ряда водорослей происходит строгое чередование поколений — гаметофита и спорофита.

Основные типы жизненных циклов водорослей. Они весьма многообразны, отличаются большой пластичностью и предопределяются многими экологическими факторами.

1. *Гаплофазный тип* характеризуется отсутствием чередования поколений. Вегетативная жизнь водорослей проходит в гаплоидном состоянии, т. е. они являются *гаплонтами*. Диплоидна только зигота, прорастание которой сопровождается редукционным делением ядра (*зиготическая редукция*). Развивающиеся при этом растения оказываются гаплоидными. Примером являются многие зелёные (вольвовковые, большинство хлорококковых, конъюгаты) и харовые водоросли.

2. *Диплоидный тип* отличается тем, что вся вегетативная жизнь водорослей осуществляется в диплоидном состоянии, а гаплоидная фаза представлена только гаметами. Перед их образованием происходит редукционное деление ядра (*гаметическая редукция*). Зигота без

деления ядра прорастает в диплоидный таллом. Эти растения являются *диплонтами*. Такой тип развития характерен для зелёных водорослей, имеющих сифоновую структуру, всех диатомовых и некоторых представителей бурых (порядок Фукусовые).

3. *Диплогаметофитный тип* характеризуется тем, что в клетках диплоидных талломов многих водорослей редукционное деление ядра предшествует образованию зоо- или апланоспор (*спорическая редукция*). Споры развиваются в гаплоидные растения, размножающиеся только половым путём. Оплодотворённая яйцеклетка (зигота) прорастает в диплоидное растение, несущее органы бесполого размножения. Таким образом, у этих водорослей имеет место чередование форм развития (*генераций*): диплоидного бесполого спорофита и гаплоидного полового гаметофита. Оба поколения по внешнему виду могут не отличаться и занимать равнозначное место в цикле развития (*изоморфная смена генераций*) или существенно дифференцироваться по морфологическим признакам (*гетероморфная смена генераций*). Изоморфная смена генераций характерна для ряда зелёных (ульва, энтероморфа, кладофора), бурых и большинства красных водорослей. Гетероморфная смена генераций встречается с преобладанием как гаметофита, так и спорофита (свойственна преимущественно бурым, реже зелёным и красным водорослям).

Подробно жизненные циклы будут рассматриваться при описании соответствующих групп водорослей.

Экологические группировки водорослей. Способность водорослей адаптироваться к разнообразным внешним условиям, неприхотливость и высокая физиологическая пластичность способствовали расселению их по всему земному шару. Водоросли встречаются в реках и морях, на поверхности почвы и в её толще, на деревьях, различных постройках, скалах, в снегу и горячих источниках.

Основной средой жизни для водорослей служит вода. Кроме того, исключительно важную роль в их жизнедеятельности играют такие факторы, как свет, температура, солёность воды, химический состав субстрата и др.

В зависимости от экологических условий водоросли образуют различные группировки или сообщества (ценозы), каждое из которых характеризуется более или менее определённым видовым составом.

Различают следующие экологические группировки водорослей: планктонные (*фитопланктон*), нейстонные (*фитонейстон*), бентосные (*фитобентос*), аэрофильные (*аэрофитон*), почвенные (*фитозедафон*),

водоросли горячих источников (*термофитон*), снега и льда (*криофитон*), солёных вод (*галофитон*), известкового субстрата (*кальцефилы*) и др.

Представители первых трёх ценозов — типичные обитатели водной среды. Аэрофильные и почвенные водоросли приспособились к существованию в наземных условиях. Далее следуют группировки водорослей, постоянно находящиеся в крайних условиях существования, связанных с воздействием экстремальных температур (термальные и криофильные водоросли) либо необычного по составу субстрата (галофитон и кальцефилы).

Планктоном называют совокупность преимущественно микроскопических, пассивно плавающих в толще воды растительных (фитопланктон) и животных (зоопланктон) организмов. Для облегчения переноса водой организмы планктона (бактерии, водные грибы, водоросли, беспозвоночные животные) имеют различные приспособления, которые уменьшают удельную массу тела (газовые вакуоли, включения жиров и липоидов, насыщенность водой и студенистость тканей) и увеличивают его удельную поверхность (разветвлённые выросты, приплюснутая форма тела и др.) (рисунок 1.3).

Среди планктонных водорослей зелёные (виды из родов вольвокс, гоний, пандорина, педиаструм, сценедесмус, эвдорина и др.), сине-зелёные (анабена, глеотрихия, микроцистис и др.), диатомовые (мелозира, табеллярия, фрагилярия, циклотелла), динофитовые (перидиний, цераций), золотистые (синура и др.), эвгленовые (трахеломонас, факус, эвглена) водоросли. Золотистые и диатомовые обитают главным образом в чистых холодных водах, сине-зелёные, эвгленовые и зелёные — в тёплых эвтрофных, а десмидиевые — в мягких водах, находящихся под влиянием болот.

Нейстон — совокупность мелких организмов, обитающих у поверхностной плёнки воды (сверху — *эпинейстон*, снизу — *гипонейстон*). Это сообщество организмов чаще встречается в мелких, защищённых от ветра водоёмах (лужи, торфяные карьеры, канавы, пруды).

В пресноводном нейстоне наиболее распространены золотистые (виды рода хромулина), эвгленовые (виды родов эвглена, трахеломонас), зелёные (виды рода хламидомонада) и другие водоросли.

У многих нейстонных организмов для удержания в зоне поверхностной плёнки имеются специальные приспособления в виде слизистых колпачков наподобие маленьких парашютов, плавательных пластинок и т. д.

К *фитобентосу* принадлежат все водоросли, живущие на дне водоёмов или обрастающие различные водные предметы, а также

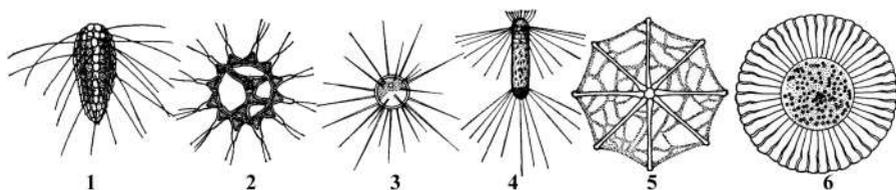


Рисунок 1.3 — Внешние приспособления к планктонному образу жизни у водорослей из разных систематических групп:

1—4 — шиповатые формы (1 — *Mallomonas*, одноклеточный жгутиконосец из золотистых водорослей с кремневыми чешуйками на оболочке, снабжёнными отростками; 2 — колониальная зелёная водоросль педиаструм (*Pediastrum*) с шипами на краевых клетках; 3 — одноклеточная зелёная водоросль голенкиния (*Golenkinia*) с шипами, усеивающими оболочку; 4 — одноклеточная диатомея коретрон (*Corethron*) с тремя венчиками отростков на панцире); 5—6 — парашютные формы (5 — звёздчатая колония диатомеи астерионеллы (*Asterionella*) со слизистыми тяжами между клетками, образующими парашют; 6 — одноклеточная диатомея планктониелла (*Planktoniella*) с плоской формой панциря)

плавающие на поверхности воды зелёные ватообразные скопления, называемые тинной. В составе пресноводных бентосных водорослей представлены все отделы, кроме бурых, — харовые (хара, нителла, нителлопсис), нитчатые зелёные (кладофора, эдогоний, улотрикс, спи-рогира, мужоция, хетофора, драпарнальдия), сине-зелёные (осцилля-тория, носток), диатомовые (навикула, пиннулярия), десмидиевые (го-ний, космарий, кластерий и др.).

Водоросли, прикрепившиеся к стеблям и листьям высших водных растений и другой поверхности, возвышающейся над дном водоёма, относят к *перифитону*.

Наземные, или *аэрофитные* водоросли образуют различные по окраске налёты и плёнки на деревьях, скалах, сырой земле, крышах и стенах домов, на заборах и т. д. Особенно много наземных водорослей встречается в районах с тёплым и влажным климатом.

Для перенесения аэрофитами неблагоприятных условий жизни на суше (резкая смена температуры днём и ночью, летом и зимой, кратковременное увлажнение и т. д.) строение их клеток отличается рядом особенностей. Они имеют слоистые, сильно утолщённые стенки, сли-зистые обёртки, чехлы, удерживающие воду, накапливающиеся в боль-ших количествах масла и более вязкую цитоплазму.

Общее количество наземных водорослей составляет несколько сотен видов, принадлежащих в основном к трём отделам: сине-зелёные, зелёные и диатомовые.

На коре деревьев, например, растут обычно зелёные водоросли (плеврококк, трентеполия, хлорококк, хлорелла и др.), а на поверхности постоянно увлажнённых каменных глыб или стен, наряду с некоторыми зелёными (космарий, цилиндроцистис) и диатомовыми (пиннулярия), преобладают сине-зелёные (в частности, глеокапса, стигонема, носток и др.).

Почвенные водоросли обитают на поверхности почвы или в её самых верхних горизонтах (рисунок 1.4). Некоторые представители проникают на глубину 1—2 м и более. Высказывается предположение о том, что глубоко в почве они переходят на сапротрофное питание. При полном выключении видимой части спектра для фотосинтеза они способны использовать невидимую лучистую энергию.

Известно около 2 тыс. видов, разновидностей и форм почвенных водорослей преимущественно сине-зелёных и диатомовых и в меньшей степени зелёных, жёлто-зелёных и эвгленовых.

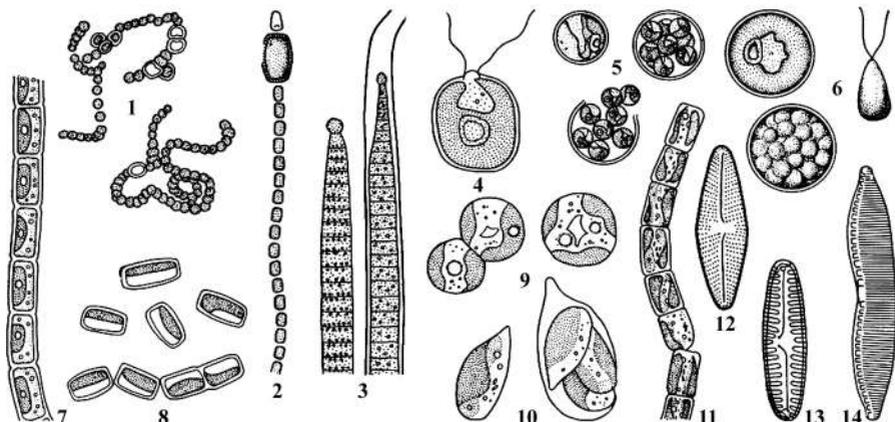


Рисунок 1.4 — Наиболее обычные водоросли, обитающие в почве:

1—3 — сине-зелёные водоросли (1 — *Nostoc microscopicum*, нити из колонии с гетероцистами и спорами; 2 — *Cylandrospermum licheniforme*, отдельная нить с гетероцистой и спорой; 3 — *Phormidium autumnale*, верхние участки двух нитей, одна из них с хорошо выраженным слизистым влагалищем); 4—8 — зелёные водоросли (4 — *Chlamydomonas atactogama*, отдельная клетка в вегетативном состоянии; 5 — *Chlorella vulgaris*, отдельная клетка, образование автоспор и выход их из материнской клетки; 6 — *Chlorococcum humicola*, отдельная клетка, образование зооспор и зооспора отдельно; 7 — *Hormidium nitens*, участок пяти; 8 — *Stichococcus bacillaris*, короткие нити, распадающиеся на отдельные клетки); 9—11 — жёлто-зелёные водоросли (9 — *Pleurochloris magna*, отдельные клетки разных размеров; 10 — *Monodus acuminata*, отдельная клетка и образование автоспор; 11 — *Heterothrix exilis*, участок нити); 12—14 — диатомовые водоросли (12 — *Navicula mutica*; 13 — *Pinnularia borealis*; 14 — *Hantzschia amphioxys*)

Значение водорослей в природе и народном хозяйстве. Водоросли играют существенную роль в жизни биосферы и хозяйственной деятельности человека. Благодаря способности к фотосинтезу, они являются основными продуцентами громадного количества органических веществ в водоёмах, которые широко используются животными и человеком.

Водоросли, поглощая из воды углекислый газ, насыщают её кислородом, необходимым для всех живых организмов. Велика их роль в биологическом круговороте веществ, благодаря циклическому характеру которого решена проблема длительного существования и развития жизни на Земле.

В историческом и геологическом прошлом водоросли принимали участие в образовании горных и меловых пород, известняков, рифов, особых разновидностей угля, ряда горючих сланцев и явились родоначальниками растений, заселивших сушу.

Поскольку в морских водорослях установлено наличие витаминов А, В₁, В₂, В₁₂, С и D, йода, брома, мышьяка и др., они чрезвычайно широко используются в различных отраслях хозяйственной деятельности человека, в том числе в пищевой, фармацевтической и парфюмерной отраслях промышленности. Их возделывают в установках под открытым небом с целью получения биомассы как дополнительного источника белка, витаминов и биостимуляторов, наиболее широко применяющихся в животноводстве и птицеводстве.

Многие водоросли используются в пищу человека. В частности, на Сандвичевых островах из 115 имеющихся видов местное население в пищу употребляет около 60. Наибольшей известностью в качестве лечебного и профилактического средства пользуется морская капуста (некоторые виды ламинарии), применяемая при лечении желудочно-кишечных расстройств, для профилактики склероза, зоба, рахита и ряда других заболеваний.

Водоросли служат сырьём для получения ценных органических веществ: спиртов, лаков, аммиака, органических кислот, альгина, агар-агара. Последнее вещество широко применяется в лабораторных биологических работах как твёрдая среда, на которой с добавлением определённых питательных веществ культивируют грибы, водоросли и бактерии. В больших количествах его используют в пищевой промышленности при изготовлении мармелада, пастилы, мороженого и других изделий.

В сельском хозяйстве водоросли применяют как органические удобрения под некоторые культуры, а также в качестве кормовой добавки в пищевом рационе домашних животных.

Способность хлореллы ассимилировать до 10—18 % световой энергии (против 1—2 % у остальных растений) позволяет использовать эти микроводоросли для регенерации воздуха в замкнутых биологических системах жизнеобеспечения человека (длительные космические полёты и условия подводного плавания).

Некоторые водоросли (например, хлорелла) способны накапливать радионуклиды, что может быть использовано для дополнительной очистки слабоактивных сточных вод атомных электростанций.

Активное размножение водорослей может наносить значительный ущерб хозяйственной деятельности человека. Наряду с другими организмами они участвуют в обрастании морских судов, ухудшая тем самым их эксплуатационные качества. Некоторые водоросли, особенно сине-зелёные, вызывают «цветение» воды, придавая ей неприятный вкус и запах. Наиболее губительные последствия вызывает массовое развитие таких водорослей, как афанизоменон, микроцистис, анабена, примнезиум и др. Токсины, которые они выделяют, — это алкалоиды, близкие к ядам бледной поганки, токсину ботулизма и т. п. В результате происходит массовый замор и отравление рыбы.

1.4 Методы изучения водорослей

Работа с живым материалом является необходимым условием успешного изучения преобладающего большинства эвгленофитовых, криптофитовых, динофитовых, хлоромонадофитовых, золотистых, многих зелёных, жёлто-зелёных и других водорослей, изменяющих форму тела, форму и окраску хроматофоров, теряющих жгутики, подвижность или даже полностью разрушающихся при фиксации.

Водоросли в живом состоянии в зависимости от размеров и других особенностей изучают с помощью бинокулярного стереоскопического микроскопа (МБС-10) или световых микроскопов различных марок с использованием разных систем окуляров и объективов, в проходящем свете или методом фазового контраста, с соблюдением обычных правил микроскопирования.

Для микроскопического изучения водорослей готовят препараты: на предметное стекло наносят каплю исследуемой жидкости и накрывают её покровным стеклом. Если водоросли обитают вне воды, то их помещают в каплю водопроводной воды или обводнённого глицерина. Следует помнить, что при длительном изучении препарата жидкость под покровным стеклом постепенно высыхает и время от времени её

необходимо добавлять. Для уменьшения испарения по краям покровного стекла наносят тонкий слой парафина.

При необходимости длительных наблюдений над одним и тем же объектом эффективный результат обеспечивает метод висячей капли. На чистое покровное стекло, края которого покрыты парафином, парафиновым маслом или вазелином, наносят маленькую каплю исследуемой жидкости, после чего его накладывают каплей вниз на специальное предметное стекло с лункой посередине так, чтобы капля не касалась её дна. Такой препарат можно изучать в течение нескольких месяцев, сохраняя его в перерывах между работой во влажной камере.

При изучении водорослей, имеющих монадную структуру, серьёзным затруднением служит их подвижность. Однако при подсыхании препарата движение постепенно замедляется и приостанавливается. Торможению движения способствуют также осторожное нагревание препарата или добавление вишнёвого клея. Подвижные водоросли рекомендуется фиксировать парами оксида осмия (при этом хорошо сохраняются жгутики), кристаллического йода (фиксация парами йода позволяет не только сохранить жгутики, но и окрасить крахмал, если он есть, в синий цвет, что имеет диагностическое значение), 40%-го формальдегида, слабым раствором хлоралгидрата или хлороформа. Длительность экспозиции над парами фиксаторов устанавливают экспериментально в зависимости от специфики объекта. Наиболее подходящими для изучения являются слабо фиксированные препараты, в которых часть водорослей утратила подвижность, а другие продолжают медленно двигаться. Препараты следует изучать немедленно после фиксации, так как в течение короткого периода водоросли (особенно лишённые клеточных оболочек) деформируются.

Во многих случаях, кроме сравнительно-морфологического анализа признаков, прибегают к цитологическим методам изучения материала. При исследовании внутриклеточных структур, особенно у мелких жгутиковых, применяют окрашивание с помощью слабых растворов (0,005—0,0001 %) нейтрального красного, метиленового голубого, нейтрального голубого, трипанового красного, бриллиант-крезилового синего, конго красного, зелени Януса, позволяющих более чётко выявить клеточную оболочку, папиллы, слизь, вакуоли, митохондрии, аппарат Гольджи и другие органеллы.

Многие красители обеспечивают получение эффективного результата после применения специальных методов фиксации (при изучении фиксированных формальдегидом проб успешное использование кра-

сителей возможно только после тщательного отмывания исследуемого материала дистиллированной водой). Наиболее действенный фиксатор для цитологического исследования водорослей, в том числе для изучения их ультраструктуры — 1—2%-й раствор оксида осмия (раствор не подлежит длительному хранению). Водоросли, не имеющие настоящих клеточных оболочек, хорошо и быстро фиксируются метанолом. Раствор Люголя (1 г йодида калия и 1 г кристаллического йода в 100 мл воды) не только хорошо фиксирует водоросли, но и одновременно окрашивает крахмал в синий цвет.

Для изучения ядер успешно используют спиртово-уксусный фиксатор Кларка (три части 96%-го этилового спирта и одна часть ледяной уксусной кислоты) или жидкость Корнуа (шесть частей 96%-го этилового спирта, три части хлороформа и одна часть ледяной уксусной кислоты). Водоросли выдерживают в свежеприготовленном растворе фиксатора в течение 1—3 ч, затем промывают 96%-м этиловым спиртом (2 мин) и водой (10 мин). Следует подчеркнуть, что при цитологическом изучении водорослей в большинстве случаев в зависимости от специфики объектов экспериментальным путём подбирают наиболее эффективные фиксаторы, красители и время экспозиции. Применяются также другие методы окраски ядер.

Жгутики изучают в световом микроскопе с помощью окраски по Леффлеру. Для этого материал фиксируют оксидом осмия, на короткое время погружая в абсолютный спирт, и оставляют высохнуть. Затем добавляют несколько капель красителя (смесь 100 мл 20%-го водного раствора танина, 50 мл насыщенного водного раствора сульфата железа (FeSO_4) и 10 мл насыщенного спиртового раствора основного фуксина) и нагревают над пламенем горелки, не доводя до кипения, до появления пара. После ополаскивания дистиллированной водой препарат в течение 10 мин докрашивают карболовым фуксином (100 мл 5%-го водного раствора свежеперегнанного фенола и 10 мл насыщенного спиртового раствора основного фуксина; смесь отстаивают в течение 48 ч, фильтруют и хранят длительное время), затем снова ополаскивают дистиллированной водой, дают высохнуть и заливают канадским бальзамом. С помощью этого метода можно установить наличие или отсутствие на жгутиках волосков. Наблюдения за длиной жгутиков, характером их движения, местом прикрепления проводятся на живом материале методом фазового контраста.

Хроматофоры следует изучать на живом материале, так как при фиксации они деформируются. Точно так же трудно сохранить и стигму.

Белковое тело пиреноида после предварительной фиксации окрашивают по Альтману. Краситель состоит из одной части насыщенного раствора пикриновой кислоты в абсолютном этиловом спирте и семи частей насыщенного водного раствора фуксина. Окрашивание длится не менее 2 ч.

Окраску белковых тел пиреноидов можно осуществить и без предварительной фиксации материала с помощью уксусного азокармина G. Для этого к 4 мл ледяной уксусной кислоты добавляют 55 мл воды и 5 г азокармина G. Полученную смесь кипятят около часа, используя обратный холодильник, охлаждают, фильтруют и хранят в сосуде из тёмного стекла. Раствор красителя добавляют в каплю воды с водорослями, находящимися на предметном стекле, накрывают покровным стеклом и наблюдают под микроскопом. Белковое тело пиреноида окрашивается в интенсивный красный цвет, остальная часть клетки — в светло-розовый.

Крахмал окрашивается в синий цвет под воздействием любых реактивов, содержащих йод. Наиболее чувствительный из них — хлорал йода (мелкие кристаллики йода в растворе хлоралгидрата) — позволяет обнаружить наиболее мелкие зёрнышки крахмала и отличить его расположение вокруг пиреноида от строматического. Присутствие парамилона можно обнаружить, растворив его 4%-м гидроксидом калия (КОН). Наличие хризоламинарина выявляется лишь с помощью сложных микрохимических реакций. Масло и жиры окрашиваются суданом (0,1 г судана в 20 мл абсолютного этилового спирта) в красный цвет или оксидом осмия — в чёрный.

Вакуоли с клеточным соком становятся более заметными благодаря прижизненной окраске слабым раствором нейтрального красного. Пульсирующие вакуоли можно наблюдать на живом материале в световом микроскопе благодаря их периодическому наполнению и опорожнению. Применение фазово-контрастного устройства, добавление 1%-го водного раствора танина, а также фиксация материала оксидом осмия упрощает выявление этих органелл.

Митохондрии хорошо окрашиваются (при свободном доступе кислорода) 0,1%-м раствором зелени Януса. Поэтому каплю воды с водорослями на предметном стекле накрывают покровным стеклом через определённое время после добавления красителя.

При фиксации материала оксидом осмия аппарат Гольджи темнеет. Его можно окрасить также 0,5%-м водным раствором трипанового голубого. Содержимое клетки окрашивается в синий цвет 0,01%-м раствором метиленового голубого, в то время как аппарат Гольджи остаётся бесцветным.

При изучении видового состава водорослей определяют их линейные размеры, являющиеся важными диагностическими признаками. Для измерения микроскопических объектов применяют окуляр-микрометр с измерительной линейкой. Цену делений прибора определяют с помощью объект-микрометра (предметное стекло с нанесённой на нём линейкой длиной 1 мм, разделённой на 100 делений, с расстояниями в 0,01 мм, цена каждого деления равна 10 мкм) индивидуально для каждого микроскопа и объектива (рисунок 1.5) по формуле:

$$\Pi_{\text{ок}} = \Pi_{\text{об}} \cdot (A/B),$$

где $\Pi_{\text{ок}}$ — цена деления окуляр-микрометра, мкм; $\Pi_{\text{об}}$ — цена деления объект-микрометра (обычно с делением 0,01 мм или 0,1 мм, соответственно либо 10, либо 100 мкм), мкм; А — число интервалов на линейке объект-микрометра,

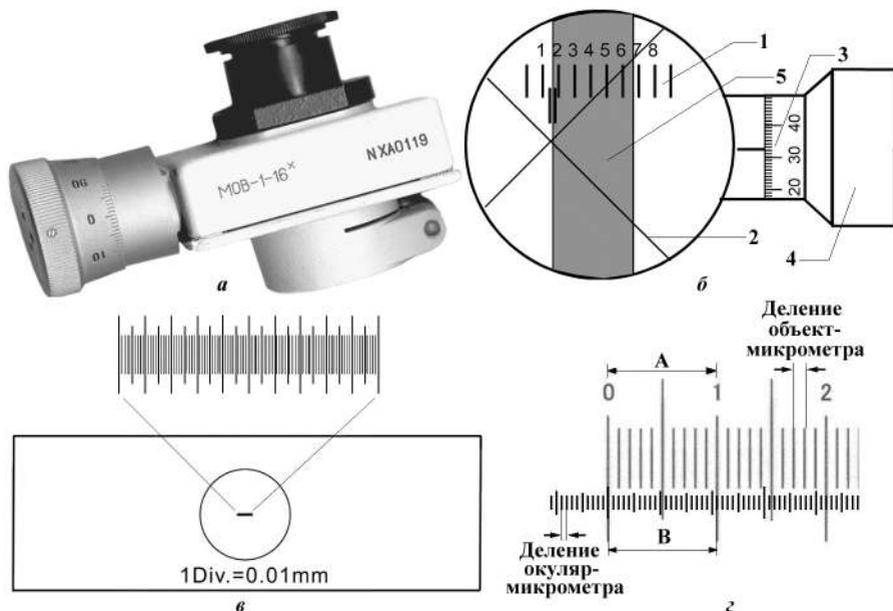


Рисунок 1.5 — Инструменты для микроскопических измерений:

a — окуляр-микровинтовой МОВ 1-16; *б* — поле зрения и абрис в окуляр-микрометре МОВ 1-16 (1 — неподвижная шкала; 2 — подвижное перекрестье; 3 — барабан микрометрического винта; 4 — ручка барабана микровинта; 5 — измеряемый объект); *в* — объект-микрометр проходящего света с вынесенной шкалой; *г* — схема определения цены деления окуляр-микрометра (А — число интервалов на линейке объект-микрометра, которые совпадают с целым числом делений окуляр-микрометра, В — число делений шкалы окуляр-микрометра, совпадающих с объект-микрометром)

которые совпадают с целым числом делений окуляр-микрометра; В — число делений шкалы окуляр-микрометра, совпадающих с объект-микрометром.

Так, исходя из примера, приведённого на рисунке 1.5 *з*, цена деления шкалы окуляр-микрометра будет равна: $10 \cdot (10/21) = 4,76$ мкм.

В распоряжении кафедры биологии и экологии растений имеются окуляр-микрометры двух типов: окуляр Гюйгенса с увеличением $\times 10$, внутри которого установлена микрометрическая шкала на отдельной стеклянной пластинке и винтовой окулярный микрометр МОВ 1-16 (см. рисунок 1.5 *а*) с собственным увеличением $\times 16$ и ценой деления неподвижной шкалы 1 мм, цена деления шкалы барабана микрометрического винта — 0,01 мм.

При изучении линейных размеров водорослей измерения проводят для большого количества экземпляров (10—100) с последующей статистической обработкой полученных данных.

Все изучаемые объекты тщательно зарисовывают с помощью рисовальных аппаратов (РА-4, РА-5) или фотографируют цифровой микрофотокамерой ДСМ-900 для микроскопа.

При идентификации водорослей следует добиваться точности их определения. При изучении оригинального материала необходимо отмечать любые, даже незначительные отклонения в размерах, форме и других морфологических особенностях, фиксировать их в описаниях, на рисунках и микрофотографиях.

Методика количественного учёта водорослей. Количественному учёту могут подвергаться пробы фитопланктона, фитобентоса и перифитона. Данные о численности водорослей являются исходными для определения их биомассы и пересчёта других количественных показателей (содержание пигментов, белков, жиров, углеводов, витаминов, нуклеиновых кислот, зольных элементов, интенсивность дыхания, фотосинтез и т. д.) на клетку или единицу биомассы. Численность водорослей может быть выражена в количестве клеток, ценобиев, отрезков нитей определённой длины и др.

Учёт численности планктонных водорослей производят при помощи счётных камер. Камера Горяева (рисунок 1.6), предложенная русским врачом, профессором Казанского университета Н. К. Горяевым (1875—1943), представляет собой прозрачный параллелепипед (предметное стекло), с бороздами и нанесённой микроскопической сеткой. Размеры малых делений клетки сетки составляют 0,05 мм, а больших — 0,2 мм. При этом она нанесена на площадку (участок стекла),

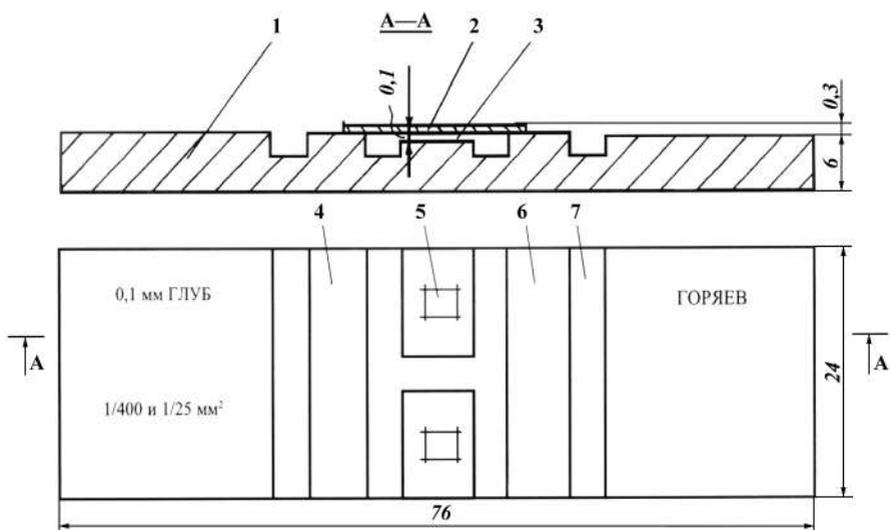


Рисунок 1.6 — Камера Горяева:

1 — предметное стекло; 2 — специальное шлифованное покровное стекло; 3 — камера для суспензии; 4, 6 — площадка для покровного стекла; 5 — сетка для подсчёта клеток; 7 — прорезь для введения суспензии; все размеры в миллиметрах

расположенную на 0,1 мм ниже двух соседних площадок. Они служат для притирания покровного стекла.

В результате объём жидкости над квадратом, образованным большими делениями сетки Горяева, составляет 0,004 мкл. Для подсчёта клеток в жидкостях, содержащих их в меньших концентрациях, используют сходные по конструкции камеры Фукса — Розенталя и Нажотта, имеющие бóльшую глубину — 0,2 и 0,5 мм соответственно. Полученное по меньшей мере из трёх вариантов подсчёта среднее количество водорослей пересчитывают на определённый объём воды.

Субстратом для распространения водорослей могут быть подводные предметы (камни, сваи, растения, животные и т. п.), поэтому в одних случаях их количество рассчитывают на единицу поверхности, в других — на единицу массы. Например, при обильном обрастании водорослями высших водных растений или водорослей-макрофитов можно применять *метод непосредственного взвешивания*: сначала определяют общий вес обросшего растения, затем после удаления с него эпифитов. Разница в весе даёт биомассу обрастаний. Когда оно необильно, используют *расчётный метод*, т. е. с целого макрофита или с определённой его навески смывают обрось и разбавляют водой до известного объёма

(обычно не более 500 мл). Полученную взвесь просчитывают под микроскопом так же, как и при обработке планктонных сборов, и пересчитывают на весь объём взвеси. Таким образом получают количество клеток эпититных водорослей для всего растения или его навески.

Для учёта крупных водорослей — донных макрофитов (*Fucus* и др.) — можно употреблять квадратные рамки размером 0,5×0,5 м (0,25 м²), 0,25×0,25 м (0,0625 м²), 0,17×0,17 м (0,0289 м²); для мелких водорослей типа *Corallina* и др. — размером 0,1×0,1 м (0,01 м²) и 0,05×0,05 м (0,0025 м²). Рамка накладывается на заросли, и все попавшие в неё водоросли выбирают с помощью скальпеля или ножа и взвешивают на технических весах в лаборатории с точностью до 0,1 г. Биомасса вычисляется путём пересчёта весовых данных на 1 м². Количественная характеристика распределения макрофитов определяется путём разрезов в наиболее типичных местах. Ширина разреза может составлять 5—10 м, а протяжённость разреза, измеряемая рулеткой, зависит от уклона дна. На всём протяжении разреза через 0,5—25 м закладываются рамки количественного учёта. Используя эту методику, можно определить общую биомассу макрофитов и отдельных форм. Для её выяснения необходимо знать площадь покрытия дна в пределах исследуемой зоны. Она определяется визуально или точно (измерением).

1.5. Отдел Сине-зелёные водоросли (Cyanophyta)

Сине-зелёные водоросли, или цианеи представляют собой древнейшую уникальную в морфологическом и физиологическом отношении группу растительных организмов. Многие свойства сине-зелёных водорослей (фиксация азота, прижизненные выделения органических веществ, особый тип фотосинтеза) определяют их чрезвычайно важную роль в почве и водоёмах. В последнее время цианеи стали объектами исследований биохимиков и физиологов, гидро- и микробиологов, генетиков и растениеводов, а также специалистов в области космической биологии.

Отдел включает одноклеточные, колониальные и многоклеточные (нитчатые), от микроскопических до видимых простым глазом организмы различной морфологической структуры. Колониальные формы существуют на протяжении всей жизни или на отдельных стадиях развития водоросли. Многоклеточные цианеи живут отдельными нитями или собраны в дернинки. Они имеют симметричные или асимметричные, простые или разветвлённые трихомы (тела), *интеркалярную* (от

лат. *intercalarius* — вставной, добавочный) или *апикальную* (лат. *apicalis*, от *apex*, *apicis* — верхушка) зоны роста. У ряда нитчатых цианей имеются специализированные клетки — *гетероцисты* с сильно утолщёнными бесцветными двухслойными оболочками. Они принимают участие в размножении и процессе фиксации азота.

Клетка одета сложной по строению и составу пектиновой оболочкой, часто ослизняющейся, под которой располагается протопласт, как правило, лишённый вакуолей с клеточным соком. В клетке отсутствуют обособленное ядро, хроматофоры, аппарат Гольджи, митохондрии, эндоплазматическая сеть. Цитоплазма делится на бесцветную центральную часть — *центроплазму* (нуклеоплазму) и окрашенную периферическую — *хроматоплазму*. Резкой границы между центроплазмой и хроматоплазмой установить невозможно. Строение центроплазмы — аналога ядра у сине-зелёных водорослей — близко к идентичным структурам бактериальных клеток и существенно отличается от строения клеток с оформленными ядрами.

В хроматоплазме расположены фотосинтезирующие ламеллярные структуры и пигменты: хлорофилл *a*, каротиноиды и билихромопротеиды (фикоцианин, фикоэритрин и аллофикоцианин), поглощающие свет в области 540—630 нм, которая слабо используется всеми другими фотосинтезирующими организмами (такой способностью обладают и красные водоросли). Благодаря уникальному и лабильному составу пигментов цианей способны к поглощению света с различными длинами волн.

Запасные вещества представлены гликогеном, волютином, цианофициновыми зёрнами. У многих сине-зелёных водорослей в цитоплазме имеются газовые вакуоли.

Цианей размножаются вегетативно и спорами. Вегетативное размножение осуществляется делением клеток, колоний, фрагментацией нитей на отдельные участки таллома — *гормогонии* (от греч. *hormáō* — привожу в движение и *gonḗ*, *gonéia* — (за)рождение, произведение на свет, потомство), способные прорасти в новые талломы, а также *гонидиями* (от греч. *gonḗ* — порождающее, семя), *кокками*, *планококками*. Гонидии — мелкие клетки со слизистой оболочкой, отделяющиеся от таллома или располагающиеся внутри эндоспор. Кокки — одноклеточные фрагменты таллома, не имеющие чётко выраженной оболочки. Планококки — одноклеточные фрагменты сине-зелёных водорослей, лишённые оболочек, способные к активному движению и прорастанию в новые особи.

Многие нитчатые цианеи образуют из одной, а иногда из двух и более соседствующих вегетативных клеток споры — *акинеты* (от греч. *akínētos* — неподвижный, малоподвижный), которые служат главным образом для перенесения неблагоприятных условий. Спорообразование свойственно ностоковым и хамесифоновым, у последних образуются экзо- и эндоспоры, служащие для размножения.

Половой процесс и подвижные жгутиковые формы и стадии развития не выявлены.

Сине-зелёные водоросли распространены в пресных и солёных водах, на поверхности почвы, скалах, в горячих источниках, входят в состав лишайников. Цианеи совместно с бактериями обогащают почву органикой и азотом, способствуют эвтрофированию водоёмов, являются кормом для зоопланктона и рыб, могут быть использованы для получения ряда ценных веществ, продуцируемых ими в процессе жизнедеятельности (аминокислоты, витамин В₁₂, пигменты и др.). В период массового размножения в водоёмах, так называемого «цветения» воды, некоторые цианеи токсичны для водных животных. Отдельные виды могут использоваться в пищу.

Сине-зелёные водоросли делят на три класса: Хроококковые (*Chroococcophyceae*), Хамесифоновые (*Chamaesiphonophyceae*) и Гормогониевые (*Hormogoniophyceae*). Классификация основана на особенностях строения таллома и размножения цианей.

Класс Хроококковые (*Chroococcophyceae*)

Класс включает колониальные и одноклеточные организмы. Колонии образуются в основном не разошедшимися после деления клетками, реже путём их адгезии. Клетки в колонии располагаются преимущественно беспорядочно. Они не дифференцированы на основания и вершину. Размножаются вегетативным путём. Гетероцисты, а также эндо- и экзоспоры отсутствуют. В классе 2 порядка и 35 родов.

Порядок Хроококковые (*Chroococcales*) объединяет широко распространённые одноклеточные и колониальные формы, не образующие слоевища, свободноплавающие или лежащие на субстрате. Отдельные представители ведут прикреплённый образ жизни.

Род Микроцистис (*Microcystis* KÜTZING ex LEMMERMANN, 1907) — это микроскопические, как правило, бесформенные комочки слизи, в которую погружены беспорядочно расположенные мелкие клетки шаровидной, эллипсоидной, а иногда палочковидно-цилиндрической формы. Размеры клеток составляют 2—6 мкм, колоний — до 1 мм. У

многих видов клетки под микроскопом кажутся почти чёрными из-за обилия в них газовых вакуолей, благодаря которым колонии всплывают на поверхность воды. Очертания слизи этой колонии могут быть самыми разнообразными, причём иногда в слизи возникают своеобразные ячейки, благодаря чему они становятся сетчатыми (рисунки 1.7). Это частые возбудители «цветения» воды почти во всех климатических зонах, некоторые содержат (или выделяют) ядовитые вещества.

Известно около 25 трудноопределяемых видов, обитающих в пресных и морских водоёмах, а также в почве. Встречаются в водохранилищах, озёрах и реках. Наиболее распространёнными видами являются *M. синева-то-зе-лё-ный* (*M. aeruginosa* (KÜTZING) KÜTZING, 1846), *M. «цветения» воды* (*M. flosaquae* (WITTROCK) KIRCHNER, 1898) и *M. порошководный* (*M. pulvereae* (H. C. WOOD) FORTI, 1907).

Род **Глеокапса** (*Gloeocapsa* KÜTZING, 1843) характеризуется обычно шаровидными клетками и особым строением слизи. Когда материнская клетка, одетая широкой слизистой обвёрткой, делится и вокруг дочерних клеток образуются свои ослизняющиеся оболочки, то студенистый слой материнской клетки не расплывается, а по-прежнему окружает обе дочерние клетки с их уже собственными слизистыми капсулами

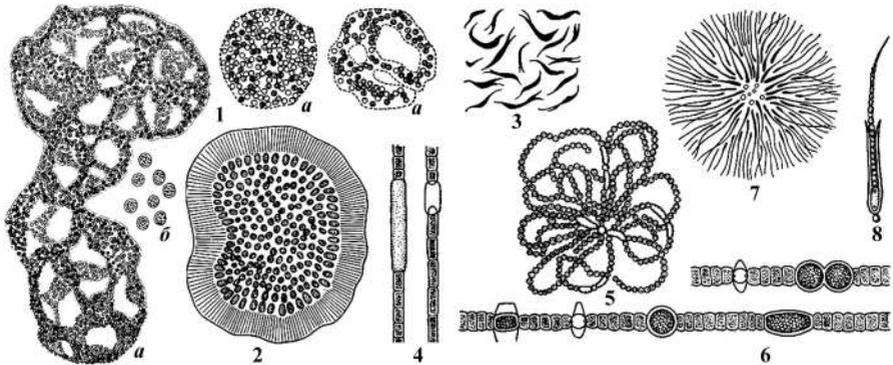


Рисунок 1.7 — Планктонные сине-зелёные водоросли с газовыми вакуолями в клетках, вызывающие «цветение» воды:

1 — три колонии микроцистиса (*Microcystis aeruginosa*), образованные бесструктурной слизью (*a* — общий вид колонии; *b* — отдельные клетки); 2 — колония воронихинии (*Woronichinia naegeliana*) с штриховатой наружной слизью; 3, 4 — афанизоменон (*Aphanizomenon flosaquae*) (3 — чешуйки из нитей в натуральную величину; 4 — участки нитей при большом увеличении); 5 — собранные в клубочек нити анабены (*Anabaena lemmermannii*); 6 — плавающие отдельные нити анабены (*Anabaena scheremetievii*); 7, 8 — колония и отдельная нить глеотрихии (*Gloeotrichia echinulata*) при разных увеличениях; газовые вакуоли под микроскопом кажутся чёрными

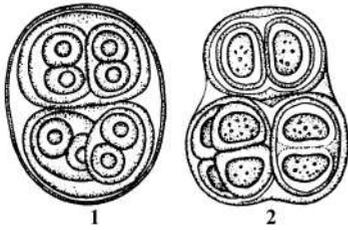


Рисунок 1.8 — Виды рода *Gloeocapsa*:

1 — *G. alpina*; 2 — *G. magma*

(рисунок 1.8). Дальнейшие деления, при которых ослизняющиеся оболочки всех поколений сохраняются, приводят к возникновению сложной системы вставленных друг в друга слизистых оболочек, или слизистых пузырей. У многих видов глеокапсы слизь может быть окрашена в ярко-красный, жёлтый, синий и фиолетовый цвета. Одни виды глеокапсы (обычно с бесцветной слизью) распространены в воде, другие (преимущественно с окрашенной слизью) встречаются на суше (на влажных камнях, скалах, стенах), образуя на их поверхности налёты и корочки.

Наиболее часто встречаются Г. озёрная (*G. limnetica* (LEMMERMANN) HOLLERBACH in ELENKIN, 1938), Г. меньшая (*G. minor* (KÜTZING) HOLLERBACH in ELENKIN, 1937), Г. пухлая (*G. turgida* (KÜTZING) HOLLERBACH in ELENKIN, 1937), Г. осадочная (*G. magma* (BRÉBISSEON) KÜTZING, 1847).

Класс Гормогониевые (Hormogoniophyceae)

Класс объединяет многоклеточные водоросли нитчатой или трихомной формы, у которых протопласты соседних клеток взаимосвязаны плазмодесмами. Трихомы голые или покрытые слизистыми влажными оболочками. Многим из них свойственны гетероцисты. Размножение происходит гормогониями, реже акинетами. Класс насчитывает свыше 10 порядков. Наиболее важными из них являются Осцилляториевые (Oscillatoriales) и Ностоковые (Nostocales).

Порядок Осцилляториевые (Oscillatoriales). Включает виды, имеющие однорядные трихомы, которые состоят из одинаковых клеток, за исключением верхушечной. Трихомы не имеют гетероцист и почти всегда лишены спор, часто подвижны в вегетативном состоянии. К порядку относится большинство нитчатых сине-зелёных водорослей.

Род Осциллятория (*Oscillatoria* VAUCHER ex GOMONT, 1892) включает виды, часто образующие сине-зелёные плёнки, покрывающие влажную землю после дождя, подводные предметы и растения, затягивают илистое дно и поверхность воды стоячих водоёмов.

Осциллятория представляет собой длинные нити сине-зелёного цвета. Наблюдая за концом нити живой водоросли под микроскопом, можно заметить её колебательные движения. Они сопровождаются вращением нити вокруг собственной оси и её поступательным движением.

При большом увеличении микроскопа видно, что нити сложены из одинаковых цилиндрических клеток, за исключением верхушечных, которые по форме несколько отличаются от остальных (рисунков 1.9). Внутри клетки можно видеть зернистые включения — цианофициновые зёрна, располагающиеся, как правило, вдоль поперечных перегородок. Нить размножается путём распада на отдельные участки — гормогонии, вырастающие в новые нити.

Род представлен более 100 видами. Обитают в бентосе и планктоне преимущественно пресных водоёмов, иногда вызывая их «цветение». Прикрепляются к подводным предметам. Живут в иле, на сыром песке или почве, а также встречаются в сточных водах. Наиболее распространены в планктоне прудов и озёр: *O.* озёрная (*O. limnetica* LEMMERMANN, 1900), *O.* планктонная (*O. planctonica* WOLOSZYNSKA, 1912), *O.* тонкая (*O. tenuis* C. AGARDH ex GOMONT, 1892). Повсеместно на сваях, камнях, поверхности стоячих вод встречается *O.* стройная (*O. formosa* BORY DE SAINT-VINCENT ex GOMONT, 1892).

Род Лингбия (*Lyngbya* C. AGARDH ex GOMONT, 1892) близок к осциллятории и объединяет свыше 100 видов. Отличительный признак — плотное трубчатое влагалище, или чехол, в который заключена нить (рисунков 1.10).

Образующиеся при размножении гормогонии выскальзывают из влагалища и после некоторого периода движения вырабатывают новые влагалища и вырастают в новые нити.

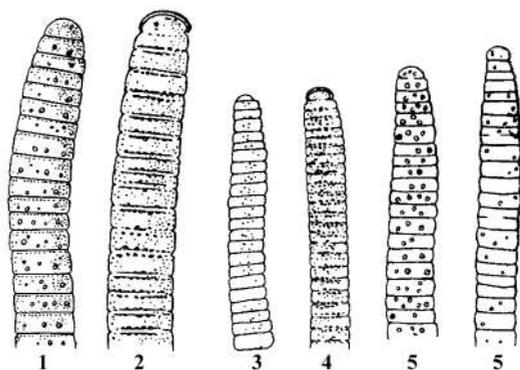


Рисунок 1.9 — Общий вид нитей видов рода *Oscillatoria*:

1 — *O. bonneimaisonii*; 2 — *O. margaritifera*;
3 — *O. annae*; 4 — *O. sancta*; 5 — *O. subcapitata*

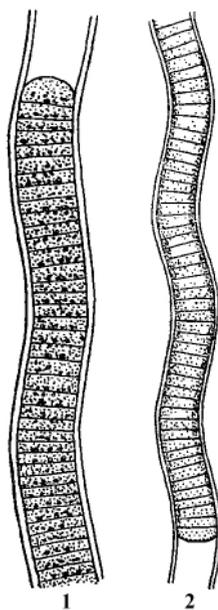


Рисунок 1.10 — Общий вид нитей *Lyngbya spirulinoides* (1) и *L. spiralis* (2)

В горячих источниках, в пресной и солёной воде широко распространён очень изменчивый вид *Lyngbya aestuarii* LIEBMAN ex GOMONT, 1892, только в солёных водоёмах — *L. confervoides* C. AGARDH ex GOMONT, 1892.

Порядок Ностоковые (Nostocales). Объединяет гормогониевые водоросли с гетероцитными неразветвлёнными нитями или нитями с ложным ветвлением (за счёт прорыва трихома в сторону), часто с акинетами. Трихомы бывают как с влагалищами, так и без них.

Род Анабена (*Anabaena* BORY DE SAINT-VINCENT ex BARNET & FLAHAULT, 1886) одноимённого семейства представлен одиночными или собранными в неправильные скопления трихомами. Трихомы симметричны, состоят из округлых или бочкообразных вегетативных клеток с промежуточными гетероцистами, преимущественно свободноплавающие, прямые или изогнутые.

Виды рода Анабена встречаются как в планктоне, так и в бентосе. Размножение осуществляется гормогониями, на которые нити распадаются, как правило, по гетероцистам. Гормогонии растут только за счёт поперечных делений клеток. Кроме того, у этих водорослей отдельные вегетативные клетки за счёт сильного разрастания превращаются в акинеты (рисунок 1.11). Они значительно крупнее вегетативных клеток и выделяются своей яркой сине-зелёной окраской на почти чёрном от газовых вакуолей фоне остальных клеток.

Содержимое акинет обычно зернистое, что в большинстве случаев обусловлено накоплением цианофициновых зёрен.

Известно около 100 видов рода *Anabaena*, встречаются в планктоне пресных вод, некоторые в солоноватых водах и на влажной почве. Наи-

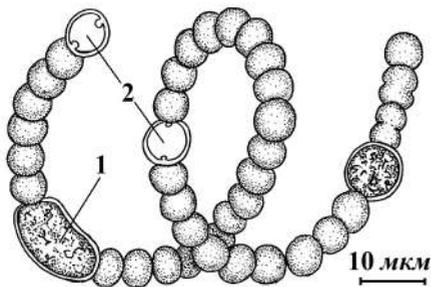


Рисунок 1.11 — Фрагмент нити *Anabaena*:

1 — акинета; 2 — гетероцисты

более распространены *A. Гассалья* (*A. hassalii* WITTRICK ex LEMMERMANN, 1907), *A. Шереметьевой* (*A. scheremetievii* ELENKIN, 1909), *A. изменчивая* (*A. variabilis*), *A. спиралевидная* (*A. spiroides* КЛЕВАНН, 1895), *A. «цветения» воды* (*A. flosaquae* BRÉBISSON ex BARNET & FLAHAULT, 1886) и др. (рисунок 1.12).

Род Носток (*Nostoc* VAUCHER ex BARNET & FLAHAULT, 1886) характеризуется сложными сли-

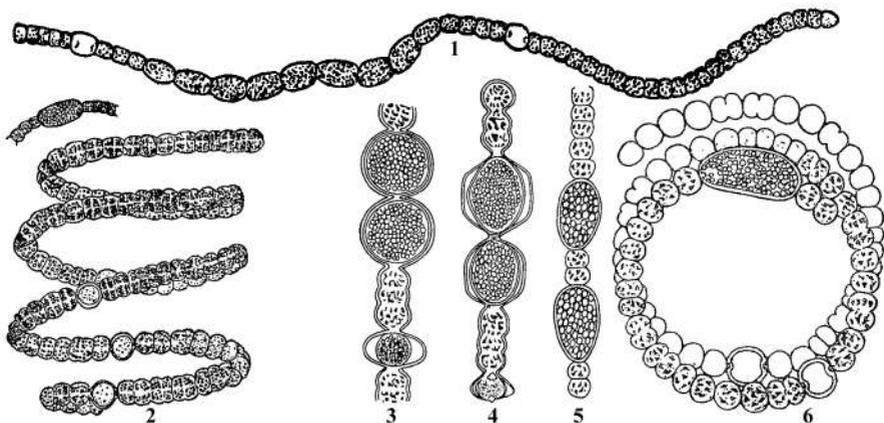


Рисунок 1.12 — Виды рода *Anabaena*:

1 — *Anabaena variabilis*; 2 — *A. spiroides*; 3 — *A. scheremetievii* forma *rotundospora*;
 4 — *A. scheremetievii* forma *ovalispora*; 5 — *A. scheremetievii* forma *ovospora*;
 6 — *A. flosaquae* forma *aptekariana*

зистыми или студенистыми колониями разных размеров (от микроскопически мелких до крупных, достигающих размера сливы) и формы, часто сферической. В слизи находятся сложно переплетённые нити, похожие на нити анабены (рисунок 1.13).

Размножается носток посредством гормогониев. Они становятся подвижными и покидают материнскую колонию, слизь которой к этому времени расплывается. После некоторого периода движения гормогонии останавливаются, теряют газовые вакуоли (у бентосных видов) и прорастают в спирально извитые нити. Затем в результате многократных делений клеток гормогония с помощью продольных или косых пе-

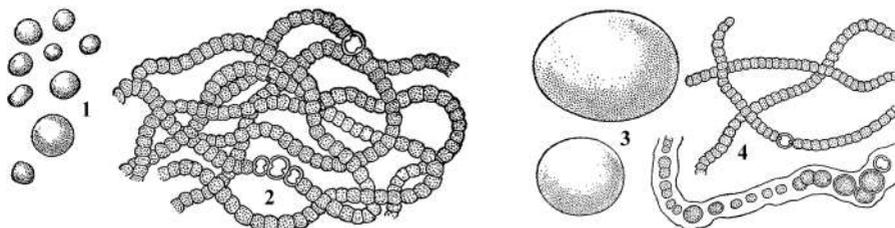


Рисунок 1.13 — Виды рода *Nostoc*:

1 — колонии *N. coeruleum* в натуральную величину; 2 — трихомы *N. coeruleum* с гетероцистами; 3 — колонии *N. pruniforme* в натуральную величину; 4 — трихомы *N. pruniforme* с гетероцистами и со спорами

регородок формируется зигзагообразная нить, свойственная ностокам.

Развившиеся нити ностока покрываются обильной слизью, и таким образом возникает молодая колония.

Наблюдается спорообразование, при котором многие вегетативные клетки превращаются в акинеты, обычно мало отличающиеся по форме и размерам от вегетативных клеток.

Виды ностока (около 50) широко распространены в водоёмах и на почве. Некоторые виды являются съедобными. Типичный представитель рода — Н. сливовидный (*N. pruniforme* C. AGARDH ex BORNET & FLAHAULT, 1886). У *N. pruniforme* колонии большей частью шаровидные или эллипсоидные, реже приплюснутые, диаметром 1—8 см, внутри более жидкие, сверху кожистые, распространены преимущественно в воде в зоне умеренного климата. Н. обыкновенный (*N. commune* VAUCHER ex BORNET & FLAHAULT, 1888) встречается на почве и на камнях как в арктических и субарктических районах, так и в степях и пустынях. Колонии его в сухом состоянии чёрные, во влажном чёрно-оливково-зелёные. На почве они образуют значительные скопления.

Род Глеотрихия (*Gloeotrichia* J. AGARDH ex BORNET & FLAHAULT, 1886) включает виды, у которых нити соединяются общей слизью в шаровидные или полусферовидные колонии. Бичевидные нити внутри слизи располагаются радиально, имеют расширенные концы, несущие гетероцисты и акинеты, обращённые внутрь колонии (рисунок 1.14). Размножается посредством гормогониев.

Известно 15 видов. Встречаются преимущественно в стоячих пресных водоёмах; вначале прикреплены к субстрату, затем плавают свободно; из них только два вида — планктонные организмы.

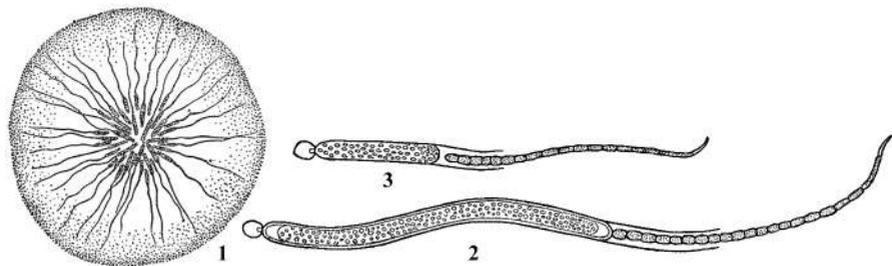


Рисунок 1.14 — *Gloeotrichia pisum*:

1 — колония в разрезе; 2 — отдельная нить из колонии со зрелой спорой; 3 — отдельная нить из колонии с молодой спорой

Широко распространены Г. плавающая (*G. natans* RAVENHORST ex BARNET & FLAHAULT, 1886) и Г. гороховидная (*G. pisum* THURET ex BARNET & FLAHAULT, 1886). Г. колючая (*G. echinulata* P. G. RICHTER, 1894) ведёт планктонный образ жизни, вызывая «цветение».

Контрольные вопросы

1. Чем отличается строение клетки сине-зелёных водорослей от строения клетки других растений?
2. Какие формы организации таллома и размножения известны у цианей?
3. Какие пигменты и запасные продукты отмечены в клетках сине-зелёных водорослей?
4. В чём заключается уникальность фотосинтезирующего аппарата сине-зелёных водорослей?

1.6 Отдел Зелёные водоросли (Chlorophyta)

Отдел включает одноклеточные, колониальные, ценобиальные и многоклеточные организмы зелёного цвета разной морфологической структуры таллома, кроме амёбоидной и тканевой, размером от 1 мкм до нескольких десятков сантиметров. Хроматофоры содержат хлорофилл *a* и *b*, каротиноиды, ксантофиллы. Клетки у большинства видов одеты целлюлозной, целлюлозно-пектиновой или пектиновой оболочкой, одно- или многоядерные. Хроматофоры могут быть различной формы, как правило, с пиреноидами. Запасное вещество — крахмал, редко масло. У подвижных зелёных водорослей есть глазок (стигма), 2—4 и более жгутиков, обычно одинаковой длины. Размножение вегетативное (деление клетки, фрагментация нити или колонии на части), бесполое (зоо- или апланоспоры), половое (изо-, гетеро-, оогамия, хологамия и конъюгация). Для некоторых водорослей характерно чередование поколений — споро- и гаметофита. Они обитают в пресных водоёмах, некоторые в морях и влажной местности. Планктонные и бентосные организмы, есть эпифиты на растениях и животных, симбионты с другими организмами (например, лишайники).

Принятая классификация зелёных водорослей окончательно не проработана. Однако в последнее время многие исследователи группируют их в пять классов: Вольвоксовые (Volvocophyceae), Протококковые (Protococophyceae), Улотриксковые (Ulothrichophyceae), Сифоновые (Siphonophyceae, Bryopsidophyceae) и Конъюгаты (Conjugatophyceae) по основ-

ным ступеням морфологической дифференцировки таллома, начиная от примитивных подвижных одноклеточных организмов и заканчивая более совершенными прикрепленными многоклеточными формами.

Класс Вольвоксовые (Volvocophyceae), или Равножгутиковые (Isocontae)

К классу Вольвоксовые относятся наиболее примитивные одноклеточные, ценобиальные и колониальные представители отдела Зелёные водоросли, имеющие монадную структуру тела. У немногих форм клетки голые, у остальных покрыты оболочкой, снабжены двумя или четырьмя жгутиками равной длины (отсюда название равножгутиковые). Вольвоксовые размножаются вегетативным, бесполом и половым способами. Половой процесс может быть изо-, гетеро- и оогамным. Водоросли способны переходить в пальмеллевидное состояние. Рост ценобия происходит за счёт увеличения размеров клеток, а колонии — их деления.

Среди вольвоксовых встречаются фото-, гетеро- и миксотрофы. В цикле их развития доминирует гаплоидная фаза, диплоидны лишь зиготы и покоящиеся споры. К ним относят свыше 250 видов, встречающихся в мелких пресноводных водоёмах. Деление класса на порядки во многом определяется особенностями морфологической дифференцировки таллома.

Порядок Хламидомонадовые (Chlamydomonadales). Одноклеточные водоросли с плотной оболочкой, с двумя или четырьмя равными жгутиками. У ряда представителей оболочки инкрустированы солями кальция, кремнезёма или железа. Они могут быть цельными и двустворчатыми, с различными выростами и без них. В зависимости от строения оболочки выделяют три семейства, основное из них — Хламидомонадовые (Chlamydomonadaceae).

Род Хламидомонада (*Chlamydomonas* EHRENBERG, 1833) включает многочисленные одноклеточные виды, обитающие в лужах, канавах, мелких водоёмах, почве, на наземных субстратах (как аэрофиты), на снегу. При их массовом развитии вода часто принимает зелёную окраску.

Сферическая или эллипсоидная клетка одета оболочкой, нередко отстающей от протопласта на его заднем конце. На переднем конце хламидомонада несёт два жгутика, с помощью которых клетка активно передвигается в воде. Протопласт содержит одно ядро, обычно чашевидный хроматофор, в который погружены 1—2 пиреноида, глазок и пульсирующие вакуоли, находящиеся в передней части клетки (рисунок 1.15).

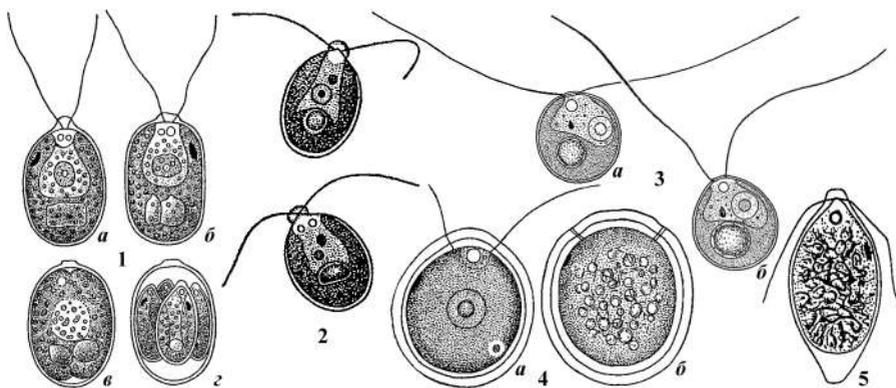


Рисунок 1.15 — Виды рода *Chlamydomonas*:

1 — *Ch. angulosa* (а — взрослая клетка; б—г — стадии деления); 2 — *Ch. debaryana*; 3 — *Ch. flosculariae* (а — взрослая вегетативная особь; б — молодая особь); 4 — *Ch. immobilis* (а — клетка с нормальными и укороченными жгутиками; б — клетка без жгутиков); 5 — *Ch. brevicauda*

При благоприятных условиях хламидомонады размножаются бесполом и половым путями. При бесполом размножении клетка останавливается, теряет жгутики и протопласт последовательно делится на 2, 4 или 8 частей, которые одеваются собственной оболочкой, вырабатывают жгутики и превращаются в зооспоры, покидающие материнскую клетку. От последней они отличаются только размерами. После непродолжительного роста молодые особи приступают к размножению. Половой процесс у большинства видов хламидомонады изогамный, реже гетеро- или даже оогамный. Зигота прорастает после периода покоя, как правило, четырьмя гаплоидными зооспорами. Гаметы образуются внутри материнской клетки так же, как и зооспоры, но в большем количестве (32—64) и соответственно меньших размеров.

При недостатке кислорода и пересыхании водоёмов хламидомонады переходят в пальмеллевидное состояние; у них исчезают жгутики, выделяется обильная слизь и клетка начинает размножаться вегетативно.

Известно 500—600 видов хламидомонад. Широко распространены Х. Акимовой (*Ch. akimovii* VAULINA, DOROGOSTAJSKAJA, NOVICZKOVA & SDOVNIKOVA, 1959), Х. плотная (*Ch. conferta* KORSHNIKOV in PASCHER, 1925), Х. Дебари (*Ch. debaryana* GOROSCHANKIN [GOROZHANKIN], 1891), Х. неподвижная (*Ch. immobilis* KORSHNIKOV, 1938) и др. Они являются хорошими санитарами и обеспечивают биологическое самоочищение воды.

Порядок Вольвоксовые (*Volvocales*) включает наиболее высокоорганизованных представителей класса. Сюда относятся только ценобиальные и колониальные формы. Их клетки построены по типу хламидомонад. Они срастаются краями оболочек или соединяются общей слизью.

Род Гониум (*Gonium* O. F. MÜLLER, 1773) объединяет виды, ценобии которых имеют форму пластинок, состоящих из 4—32 двухжгутиковых клеток, расположенных в один слой и соединённых слизью. Если колония состоит из 16 клеток, то в центре располагаются 4 клетки, остальные 12 — по четырём сторонам, по три клетки на каждую сторону (рисунок 1.16).

У наиболее распространённого вида *G. pectorale* O. F. MÜLLER, 1773 клетки соединяются друг с другом углами, образуя в общей слизистой оболочке однослойный 16-, реже 8—4-клеточный пакетик. Их жгутики направлены в одну сторону. Размножение бесполое — делением протопласта на 4—16 частей. После формирования оболочки, жгутиков и слизи зооспоры образуют новый ценобий внутри материнской клетки, откуда выходят в воду. Половой процесс изогамный.

Известно 7 видов: Г. пекторальный (*G. pectorale* O. F. MÜLLER, 1773) и Г. общественный (*G. sociale* (DUJARDIN) WARMING, 1876) и др. Встречаются в реках, озёрах и мелких водоёмах.

Род Пандорина (*Pandorina* BORY DE SAINT-VINCENT, 1824) (рисунок 1.17) имеет ценобии микроскопически мелкие, образованные клетками хламидомонадного типа, эллипсоидальные или почти шаровидные, состоящие из 16 или 32, реже из меньшего (8—4—2) числа двухжгутиковых клеток, расположенных по периферии. Клетки лежат в слизи очень тесно, давят друг на друга, вследствие чего имеют яйце-, конусовидную или многогранную форму. Общая полость очень мала.

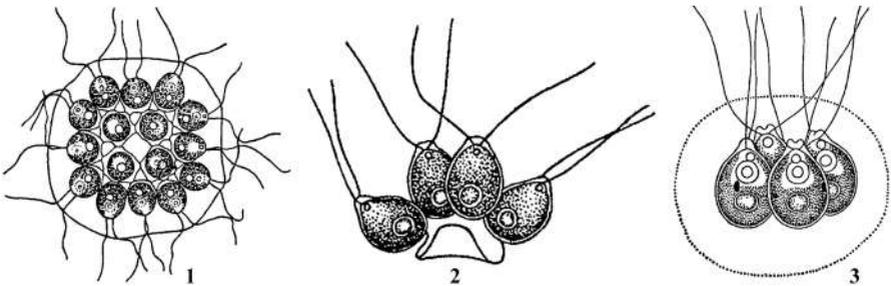


Рисунок 1.16 — Ценобии видов рода *Gonium*:

1 — *G. pectorale*; 2 — *G. sacculiferum*; 3 — *G. sociale*

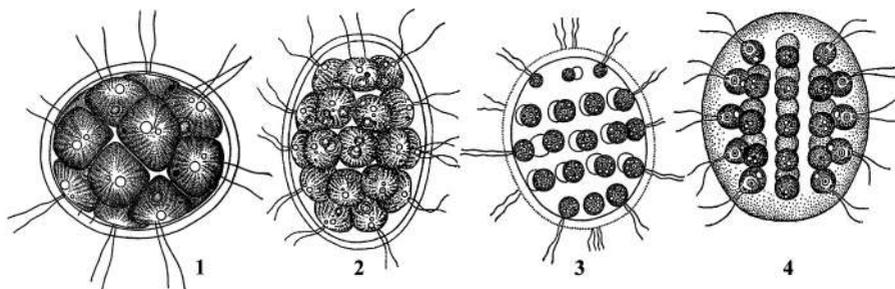


Рисунок 1.17 — Некоторые ценобиальные зелёные водоросли:

1 — *Pandorina morum*; 2 — *P. charkoviensis*; 3 — *Eudorina illinoensis*; 4 — *E. elegans*

Размножение бесполое (путём последовательного деления протопласта всех клеток ценобия на 16—32 дочерних) и половое — гетерогамия. Ценобии двудомные. Поскольку все жгутики обращены наружу, пандорина вращается в воде как мяч. Когда клетки достигают максимального размера, колония опускается на дно, где каждая клетка делится, образуя дочернюю колонию. Последние остаются вместе, пока у всех не разовьются жгутики. Потом комочек слизи вскрывается, подобно ящику Пандоры (отсюда и название водоросли), выпуская в воду новые организмы.

Известно два наиболее распространённых вида: П. ежевиковая (*P. morum* (O. F. MÜLLER) BORY DE SAINT-VINCENT in LAMOUREUX, BORY DE SAINT-VINCENT & DESLONGSCHAMPS, 1824) встречается в различных водоёмах и часто вызывает «цветение» воды, П. харьковская (*P. charkoviensis* KORSHNIKOV, 1923) отмечена в почве.

Род **Эвдорина** (*Eudorina* EHRENBURG, 1832) (см. рисунок 1.17) образует слизистые эллипсоидные ценобии, по периферии которых под плотным слоем слизи расположены 32, 64 или 128 клеток, а центр занят менее плотной слизью. Клетки ориентированы таким образом, что их передние концы со жгутиками направлены к периферии ценобия, что имеет важное значение для движения эвдорины. Поскольку каждая клетка имеет жгутики и, если они работают согласованно, то колония довольно быстро передвигается в толще воды. Размножение бесполое — делением протопласта на 32 зооспоры, половое — оогамное. У двудомных организмов антеридии и оогонии формируются в разных ценобиях. При неблагоприятных условиях переходят в пальмеллевидное состояние.

Известно 9 видов эвдорин, распространённых в небольших стоячих водоёмах, где летом часто вызывают «цветение» воды. Широко

распространённым видом является Э. изящная (*E. elegans* EHRENBERG, 1832). От гониума и пандорины отличается тем, что некоторые меньшие других клетки на переднем относительно направления движения её конце не могут размножаться с образованием новых колоний. Таким образом, началась функциональная специализация клеток.

Род Вольвокс (*Volvox* LINNAEUS, 1758) (рисунок 1.18) включает наиболее высокоорганизованных представителей класса. Их ценобии имеют вид слизистых, подвижных, диаметром 1—2, до 3 мм шаров, в периферическом слое которых расположено от 200 до 50 000 хламидомонадоподобных клеток, сросшихся своими боковыми стенками друг с другом и соединённых одна с другой плазмодесмами.

В отличие от колониальных вольвоксовых, где все клетки одинаковы и в равной мере способны к размножению, у вольвокса наблюдается дифференциация или специализация клеток на вегетативные, не способные к размножению, и репродуктивные. Последних немного, и они расположены в задней (по движению) части ценобия. Около десятка из них — клетки бесполого размножения, так называемые *партеногонидии*. Происходит перпендикулярное поверхности шара митотическое деление этих клеток. В результате формируется пластинка, которая выворачивается, смыкается краями и образует дочерний шар. Дочерние клетки высвобождаются, разрастаясь и разрывая материнский организм. Половой процесс у вольвокса оогамный (рисунок 1.19). Оогонии и антеридии формируются из репродуктивных клеток. В грушевидных, с тёмно-зелёным содержимым оогониях возникает одна яйцеклетка. В антеридиях образуется 32—64 вытянутых двухжгутиковых сперматозоида, сложенных в виде пакетика (пластинки). После проникновения сперматозоида в оогоний происходит слияние гамет и образование

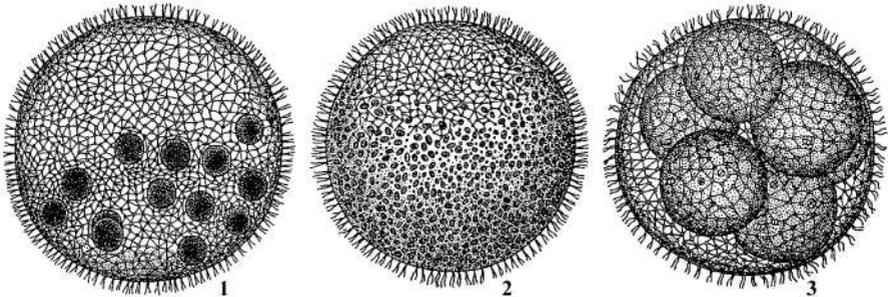


Рисунок 1.18 — *Volvox aureus*:

1 — ценобий с оогониями; 2 — ценобий с антеридиями; 3 — ценобий с дочерними ценобиями

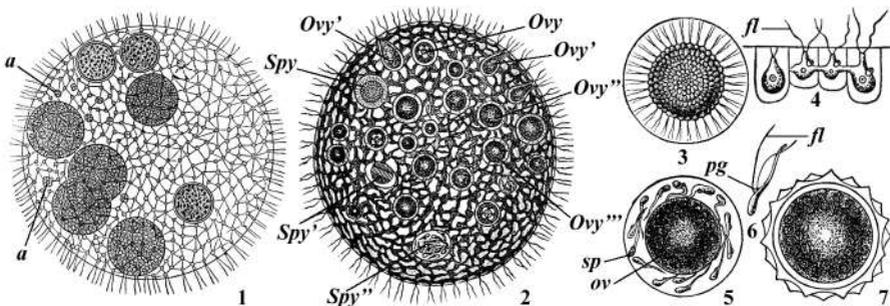


Рисунок 1.19 — *Volvox globator* (из Parker, 1900):

1 — общий вид ценобия, включая несколько дочерних колоний; 2 — то же самое в период половой зрелости; 3 — зоид, преобразованный в массу микрогамет (сперматозоидов); 4 — четыре зоида в оптическом разрезе; 5 — макрогамета (яйцеклетка) окружённая микрогаметами; 6 — микрогамета; 7 — зигота; *a* — ранние стадии формирования дочерних колоний; *fl* — жгутик; *ov*, *Ovy* — макрогаметы (яйцеклетки); *pg* — пятно пигмента; *sp* — микрогамета (сперматозоид); *Sps* — зоиды, содержащие микрогаметы

зиготы ($2n$) — ооспоры, — с многослойной шиповатой снаружи оболочкой (рисунок 1.19). После периода покоя (обычно весной) ооспора прорастает в молодую особь. Сначала происходит мейоз, а затем наблюдается множество митотических делений. Новый вольвокс вновь гаплоиден. В жизненном цикле лишь зигота имеет двойной набор хромосом. Вольвоксы чаще бывают одно-, реже двудомными.

Известно 17 видов, из них чаще встречаются *V. шаровидный* (*V. globator* LINNAEUS, 1758) и *V. золотистый* (*V. aureus* EHRENBERG, 1832), которые распространены в прудах, старицах, мелководных озёрах. Массовое развитие вызывает «цветение» воды.

Класс Протококковые (Protococophyceae), или Хлорококковые (Chlorococophyceae)

Класс объединяет одноклеточные, ценобиальные, колониальные, изредка примитивно нитчатые либо пластинчатые организмы, неподвижные в вегетативном состоянии. Они имеют микроскопические размеры, и лишь водяная сеточка достигает 1 м.

У протококковых преобладает бесполое размножение при помощи зоо-, гемизоо- и автоспор. *Гемизооспоры*, или *амёбониды* — самые примитивные специализированные клетки бесполого размножения. Они не имеют жгутиков и оболочек, способны передвигаться амёбонидно. Половой процесс наблюдается редко. Обычно это изогамия, реже гетеро- и оогамия. Покоящимися стадиями служат акинеты и цисты.

В теоретическом отношении протококковые интересны тем, что в процессе эволюции зелёных водорослей на этом этапе впервые возникла и утвердилась коккоидная, типично растительная структура тела с целлюлозными оболочками, от которых развились новые ступени морфологической организации таллома — сифональная, сифонокла- дальная, нитчатая и пластинчатая.

Протококковые встречаются во всех водоёмах, в планктоне и бентосе, в наземных и почвенных биоценозах. По количеству видов они уступают лишь диатомовым.

В классе выделяют три порядка: Вакуольные (Vacuolales), Хлорококковые (Chlorococcales) и Прототриховые (Prototrichales). Наиболее типичным представителем этого класса является порядок Хлорококковые. Вакуольные являются переходным звеном между вольвоксовыми и протококковыми, а прототриховые — между протококковыми и улотриховыми.

Порядок Хлорококковые (Chlorococcales). Объединяет водоросли с наиболее выраженной коккоидной структурой, т. е. имеются плотные оболочки, а у вегетативных клеток отсутствуют пульсирующие вакуоли. У них нет ни глазка, ни псевдоцилий (первичные полости), не наблюдается тенденции к образованию многоклеточного таллома. Преимущественно одноклеточные формы, хотя есть колониальные и ценобиальные. Размножение хлорококковых осуществляется зоо- и автоспорами. Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. В порядке более 20 семейств.

Род Хлорелла (*Chlorella* ВЕYЕРИНСК [ВЕJЕРИНСК], 1890) широко распространён в пресных водоёмах, на сырой земле, коре деревьев, входит в состав лишайников. Одиночные шаро- или эллипсовидные клетки одеты гладкой оболочкой, содержат пристенный, цельный, рассечённый или лопастный чашевидный хроматофор с пиреноидом и ядро (рисунок 1.20).

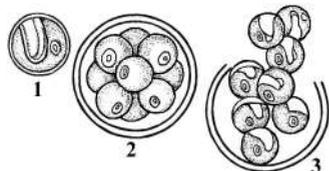


Рисунок 1.20 — *Chlorella*:

- 1 — вегетативная клетка;
- 2 — образование автоспор;
- 3 — выход автоспор из материнской клетки

Размножается хлорелла автоспорами, которые образуются по 2—4, 16—64 в клетке. Известны покоящиеся стадии — акинеты. Половое размножение не отмечено.

Практическое значение хлореллы чрезвычайно велико. Она используется для очистки сточных вод на сахарных и других заводах, для регенерации воздуха в замкнутых биологических системах (например,

в космических кораблях). Белки хлореллы содержат все незаменимые аминокислоты. Широко распространены Х. обыкновенная (*Ch. vulgaris* BEYERINCK [BEIJERINCK], 1890), Х. почвенная (*Ch. terricola* GOLLERBACH [HOLLERBACH], 1936), Х. эллипсоидная (*Ch. ellipsoidea* GERNECK, 1907).

Род **Хлорококк** (*Chlorococcum* МЕНЕГНИНИ, 1842) (рисунок 1.21) включает представителей с шаро- или эллипсоидными клетками, с гладкой, у отдельных видов слоистой оболочкой. Их отличительным признаком является наличие глубокочашевидного, толстого, постенного, с одним крупным пиреноидом хроматофора. Ядро одно, в старых клетках их несколько. По внешним признакам виды данного рода сходны с хлореллой, но отсутствуют жгутики и нет пульсирующей вакуоли, а также они крупнее и размножаются двухжгутиковыми зооспорами, изредка апланоспорами.

Распространены в тех же биотопах, что и хлорелла. Их можно встретить в виде зелёного налёта на коре деревьев и на деревянных конструкциях.

Известно более 40 видов хлорококков, наиболее часто встречаются Х. наземный (*Ch. humicola* (NÄGELI) RAVENHORST, 1868), Х. кочковатый (*Ch. grumosum* ARCHIBALD, 1979), Х. инфузионный (*Ch. infusionum* (SCHRANK) МЕНЕГНИНИ, 1842).

Род **Гидродикцион**, или **Водяная сеточка** (*Hydrodictyon* РОТН, 1797) интересен тем, что его ценобий имеет вид сетчатого мешка (рисунок 1.22), размеры которого могут достигать в длину до 1 м (чаще 15—

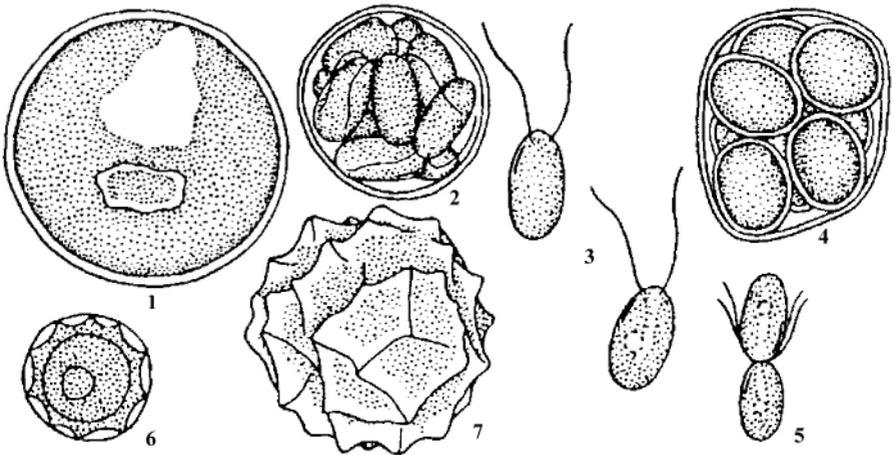


Рисунок 1.21 — *Chlorococcum echinozygotum*:

- 1 — зрелая клетка; 2 — зооспорангий; 3 — зооспоры; 4 — апланоспорангий; 5 — слияние гамет; 6 — незрелая зигота; 7 — зрелая зигота

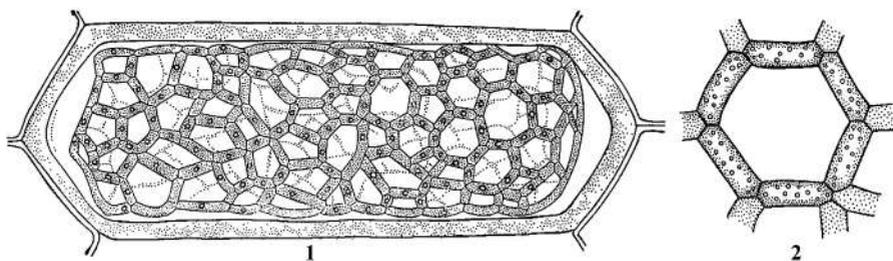


Рисунок 1.22 — *Hydrodictyon reticulatum*:

1 — молодая сеточка внутри материнской клетки; 2 — часть сеточки увеличена

20 см), а в ширину — 10—15 см. В состав ценобия входит несколько тысяч клеток. Клетки ценобия крупные, длиной до 1—1,5 см, цилиндрической формы, одеты целлюлозными оболочками. Они соединяются между собой (по 3—4) концами таким образом, что образуют 4—6-угольные пустотные ячейки и внешне напоминают рыболовную сеть.

Протопласт клеток содержит сетчатый хроматофор с многочисленными пиреноидами и до 20 000—30 000 ядер. Центральную часть клетки занимает крупная вакуоль.

При бесполом размножении в любой из клеток ценобия образуется до 20 000 зооспор, внутри которой они теряют жгутики и складываются в новую сеточку. Освобождение дочернего ценобия происходит после ослизнения оболочки материнской клетки. В дальнейшем ценобий растёт за счёт увеличения размеров клеток.

Половой процесс изогамный. В клетках развиваются мелкие двухжгутиковые гаметы (до 30 000), которые выходят в воду и, попарно копулируя, образуют зиготу. После периода покоя зигота прорастает 2—4-гаплоидными зооспорами. Каждая зооспора превращается в многоугольную звездообразную пластинку — *полиэдр*. Он увеличивается в размерах, становится многоядерным и распадается на двухжгутиковые зооспоры, которые внутри него слагают водяную сеточку.

Гидродикцион обитает в реках, прудах, ямах, богатых азотистыми соединениями. Известно 10 видов. В нашей стране встречается один вид — Г. сеточный (*H. reticulatum* (LINNAEUS) BORY DE SAINT-VINCENT, 1824).

Род **Педиаструм** (*Pediastrum* MEYEN, 1829) имеет однослойные плоские, пластинчатые ценобии округлой или звёздчатой формы, состоящие из 4—128 (обычно 32—64) клеток, которые плотно прилегают друг к другу или образуют межклетники в виде отверстий в ценобии (рисунок 1.23). Клетки одноядерные (старые многоядерные), периферийные (краевые), в отличие от внутренних, сильно выемчатые, с 1—4

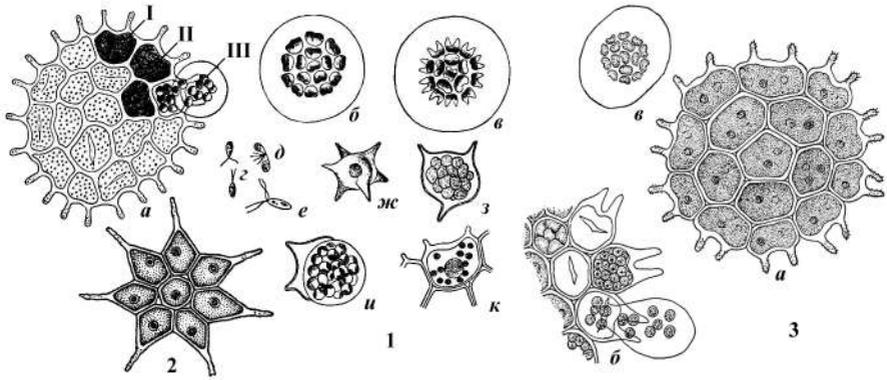


Рисунок 1.23 — Ценобии и стадии развития рода *Pediastrum*:

1 — *P. granulatum* (а — ценобий с клетками, находящимися в делении (I и II), а также с выходящими молодыми ценобиями (III); б, в — формирование молодого ценобия; з—е — гаметы и копуляция гамет; ж — полиэдр; з — делений содержимого полиэдра (формирование ценобия); и — выход молодого ценобия; к — краевая клетка ценобия во взрослом состоянии окрашенная гематоксилином, видны многочисленные ядра); 2 — *P. simplex* var. *echinulatum*; 3 — *P. boryanum* (а — общий вид колонии; б — вид краевых клеток колонии, показывающий формирование новой колонии; в — одна из этих новых колоний)

лопастями и выростами. Оболочки клеток гладкие, бородавчатые, морщинистые, складчатые. Хроматофоры зелёного цвета пристенные, пластинчатые, реже рассечённые, с одним пиреноидом.

Размножение бесполое — двухжгутиковыми зооспорами. Они выходят из клеток в слизистом пузыре и, ещё находясь в нём, складываются в дочерний ценобий. Половой процесс и развитие зиготы сходны с половым процессом водяной сеточки и включают стадию полиэдра. Известны стадии покоя — акинеты.

Выделяют более 400 видов и форм данного рода, наиболее известны П. угловатый (*P. angulosum* EHRENBERG ex MENEGHINI, 1840), П. паутиновидный (*P. araneosum* (RACIBORSKI) RACIBORSKI, 1890), П. двухлучевой (*P. biradiatum* MEYEN, 1829), П. простой (*P. simplex* MEYEN, 1829), у которого краевые клетки с одним выростом.

Этот род чрезвычайно обилен в чистых прудах, болотах, реках, озёрах, водохранилищах, в зарослях тростников и камышей, а иногда и в планктоне. Осенью попадает массово в полосе озёрного приобья.

Род **Сценедесмус** (*Scenedesmus* MEYEN, 1829) (рисунок 1.24) включает ценобии, имеющие вид плоских, прямых или изогнутых пластинок из 4—8 (реже 2—32) продолговатых или округлых клеток, соединён-

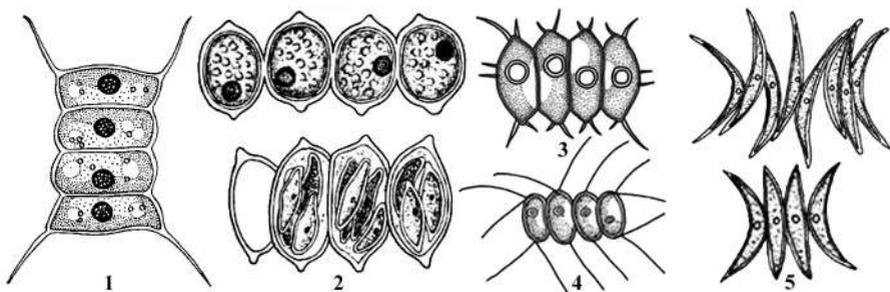


Рисунок 1.24 — Ценобии рода *Scenedesmus*:

1 — *S. quadricauda*; 2 — *S. acutus* (внизу делящиеся клетки); 3 — *S. flavescens*;
4 — *S. multicauda*; 5 — две формы *S. acuminatus*

ных сторонами в простые или двойные ряды. Оболочки гладкие или с бородавками, рёбрами, шипами или сосочками, часто на концах клеток с длинными шипами или рогами. Хлоропласт пластинчатый, с боковым пиреноидом и центральным ядром. Размножается автоспорами, которые внутри материнской клетки складываются в дочерний ценобий.

Сценедесмус широко распространён в планктоне, часто встречается в прибрежной зоне среди нитчаток, мхов и др. Известно более 500 видов и форм. Часто встречаются *S. четырёхрогий* (*S. quadricauda* (TURPIN) BRÉBISSON in BRÉBISSON & GODEY, 1835), *S. остроконечный* (*S. acuminatus* (LAGERHEIM) CHODAT, 1902), *S. мелкозубчатый* (*S. denticulatus* LAGERHEIM, 1882) и др.

Класс Улотриковые (Ulothrichophyceae)

Класс объединяет нитчатые и пластинчатые одноядерные водоросли. Среди нитчатых форм есть свободноживущие и прикреплённые, ветвящиеся и неветвящиеся, разнонитчатые, живущие одиночно или скоплениями. Пластинчатые формы бывают одно-, двух- или местами многослойными, распростёртыми по субстрату и прикреплёнными только в одном месте.

Улотриковые являются продолжением эволюционной линии зелёных водорослей с более высокой степенью организации. Это выражается в многоклеточности их представителей и способности всех клеток делиться и наращивать таллом.

В классе 7 порядков, из которых большой интерес представляют Улотриковые (Ulothrichales), Ульвовые (Ulvales) и Хетофоровые (Chaetophorales).

Порядок Улотриковые (Ulothrichales). Слоевище улотрик-

совых построено по типу однорядной неразветвлённой нити. Клетки таллома похожи друг на друга по строению и функции, за исключением базальной, которая образует прикрепляющийся к субстрату ризоид. Все клетки, кроме базальной, способны делиться и участвовать в росте растения, а также формировать репродуктивные клетки (споры и гаметы). Порядок включает более 16 родов.

Род Улотрикс (*Ulothrix* Kützing, 1833) (рисунок 1.25) встречается преимущественно в пресных, реже морских и солоноватых водоёмах, а также в почве. Водоросли прикрепляются к подводным предметам, формируя ярко-зелёные кустики, размером до 10 см и более.

Неразветвлённые нити улотрикса, состоящие из одного ряда цилиндрических или бочонковидных клеток с толстыми целлюлозными оболочками. Все клетки нити одинаковы, за исключением базальной, которая вытягивается в короткий ризоид и служит для прикрепления к субстрату. Характерной особенностью представителей этого рода является строение хроматофора. У улотрикса опоясанного он имеет вид постенной пластинки, края которой не смыкаются, а образуют незамкнутый пояс. У других видов хроматофор представляет собой замкнутое кольцо (цилиндр). Хорошо заметны многочисленные пиреноиды. Все клетки, кроме базальной, способны делиться, обуславливая непрерывное нарастание таллома в течение вегетативной жизни, и формировать репродуктивные клетки. Вегетативное

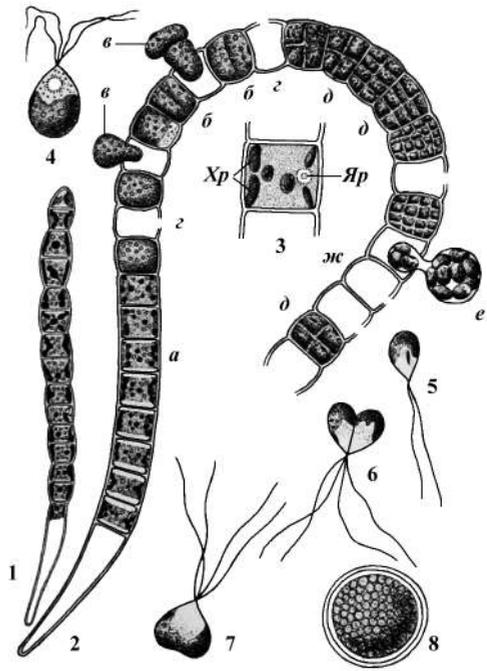


Рисунок 1.25 — *Ulothrix zonata*:

1 — молодая нить; 2 — более старая нить с формирующимися зооспорами и гаметами (а — вегетативные клетки; б — начинающееся образование зооспор; в — выход зооспор; з, ж — опорожнённые клетки; д — образование гамет; е — выход гамет); 3 — вегетативная клетка (Яр — ядро; Хр — части хроматофоров); 4 — зооспора; 5 — гамета; 6, 7 — копуляция гамет; 8 — зигота

размножение осуществляется фрагментацией нити на короткие сегменты или акинетами. Для бесполого размножения служат апланоспоры и четырёхжгутиковые зооспоры, которые образуются по 2—16 (32) во всех клетках нитей, кроме базальной. Зооспоры выходят из материнской клетки в слизистой обёртке, которая вскоре расплывается. После периода движения зооспора останавливается, сбрасывая один за другим жгутики, прикрепляется боком к субстрату и прорастает в нить.

Половой процесс изогамный. После слияния двухжгутиковых гамет зигота (*планозигота*) вначале двигается, затем оседает, вырабатывает плотную оболочку и слизистую ножку, прикрепляющую её к субстрату. Это покоящийся спорофит (диплонт). После периода покоя он прорастает 4—16 (большой частью 8) четырёхжгутиковыми зооспорами с редукцией числа хромосом. Таким образом, у улотрикса опоясанного происходит гетероморфная смена половой и бесполой форм развития: нитчатый многоклеточный гаметофит сменяется одноклеточным спорофитом. Для некоторых морских видов улотрикса характерен изоморфный цикл развития: зигота прорастает непосредственно в диплоидную нить, а редукция происходит при формировании зооспор.

Известно около 40 видов улотрикса, из них чаще других встречаются *У. опоясанный* (*U. zonata* (WEBER & MOHR) KÜTZING, 1843), *У. утончённый* (*U. tenuissima* KÜTZING, 1833), *У. изменчивый* (*U. variabilis* KÜTZING, 1849) и др.

Порядок Ульвовые (Ulvales). Включает водоросли со слоевищами пластинчатой, трубчатой или мешковидной формы, паренхимного строения и относительно крупных размеров. Слоевища ульвовых слабо дифференцированы и состоят почти из однотипных клеток. Только у основания они более крупные и снабжены ризоидными отростками, с помощью которых осуществляется прикрепление водорослей. Строение клеток ульвовых сходно со строением клеток улотриксковых. Размножаются ульвовые вегетативным, бесполом (четырёхжгутиковыми зооспорами, реже апланоспорами) и половым (изо- и гетерогамия) путями. Специальных органов размножения у них нет; зооспоры и гаметы образуются в вегетативных клетках.

В цикле развития большинства ульвовых осуществляется изоморфная смена генераций.

Обитают ульвовые в основном в морях, реже в пресных водоёмах. В порядке четыре семейства, центральным и наиболее обширным из которых является семейство Ульвовые (Ulvaceae).

Род Ульва (*Ulva* LINNAEUS, 1753) представляет собой двухслойное слоевище в виде широкой пластинки ярко-зелёной окраски. На начальных стадиях развития ульвы образуется однорядная нить, которая переходит в трубчатую стадию. Для ульвы характерна изоморфная смена поколений (одинаковые по виду спорофит и гаметофит). Спорофит размножается четырёхжгутиковыми зооспорами, а гаметофит — половым путём — копуляцией изо- или анизогамет. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит, у которого любая клетка может функционировать как зооспорангий.

Перед образованием зооспор происходит редукционное деление ядра (мейоз). Из гаплоидных зооспор развиваются гаплоидные гаметофиты, которые по внешнему виду не отличаются от спорофита. У ульвы наблюдается гетероталлизм, копулируют гаметы с разными половыми знаками (рисунок 1.26).

Оба поколения различаются только цитологически, и по развивающимся у них органам размножения они внешне неотличимы. Такая смена форм развития получила название изоморфной. У некоторых видов отмечено партеногенетическое развитие гамет в новую особь.

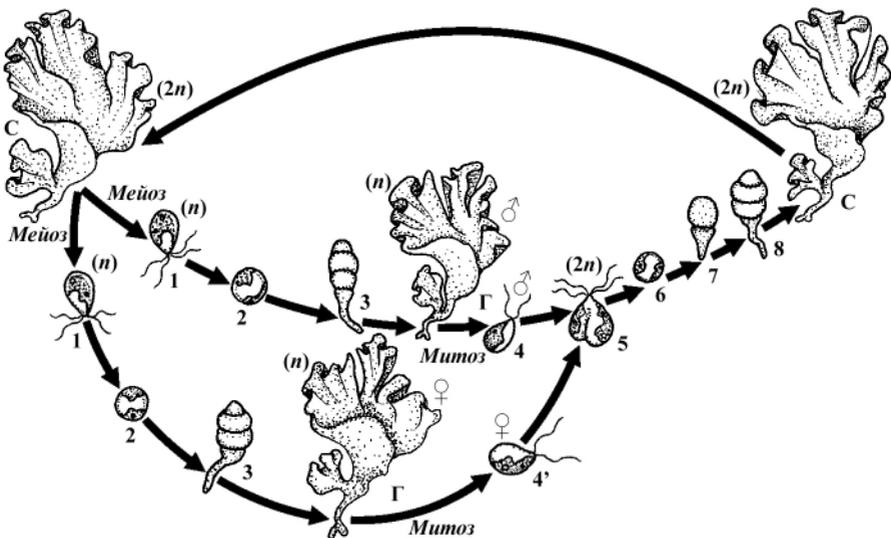


Рисунок 1.26 — Жизненный цикл *Ulva lactuca*:

С — спорофит (2n); Г — гаметофит (n); 1 — зооспоры; 2 — зооспоры, сбросившие жгутики; 3 — первичный нитчатый таллом; 4, 4' — гаметы; 5 — анизогамная фертилизация; 6 — зигота (2n); 7, 8 — прорастание зиготы в первичный нитчатый таллом

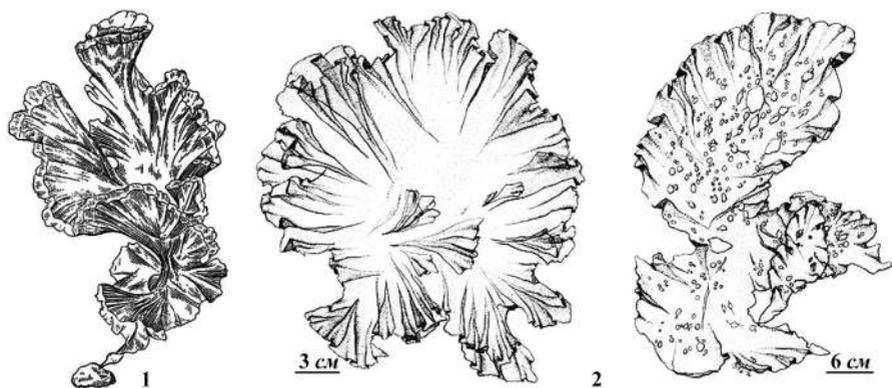


Рисунок 1.27 — Внешний вид таллома рода *Ulva*:

1 — *U. lactuca*; 2 — *U. fenestrata* (слева молодой и справа старый таллом)

Род представлен более чем 100 видами (рисунок 1.27), из которых широко распространены *У. жёсткая* (*U. rigida* С. AGARDH, 1823) и *У. латук* (*U. lactuca* LINNAEUS, 1753). В ряде стран некоторые виды ульвы употребляют в пищу («морской салат»).

Род **Энтероморфа** (*Enteromorpha* LINK, 1820) характеризуется трубчатым строением таллома. Стенка трубки однослойная, таллом полый, простой или ветвящийся, вначале прикреплённый, позднее часто свободно плавающий (рисунок 1.28).

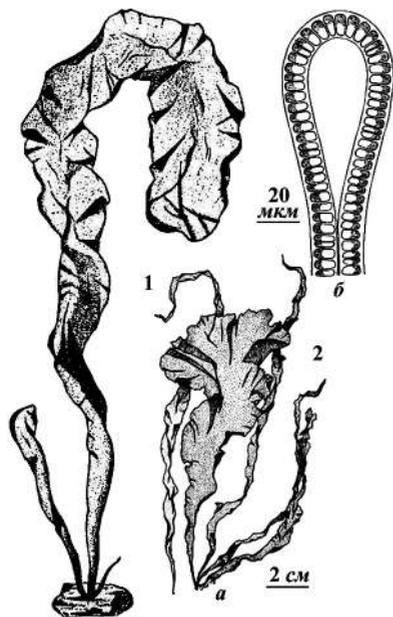


Рисунок 1.28 — Талломы *Enteromorpha*:

1 — *E. intestinalis*; 2 — *E. linza*
(а — внешний вид таллома; б — разрез
стенки таллома)

На ранних стадиях таллом имеет вид двухслойной пластинки, как и у ульвы, но в дальнейшем слои расходятся, сохраняя связь по краям. В результате между ними образуется полость.

Род характеризуется изоморфной сменой форм развития. При прорастании зооспор и зигот энтероморфа, как и все ульвовые, проходит стадию однорядной нити, которая позднее преобразуется в трубчатое слоевище (рисунок 1.29).

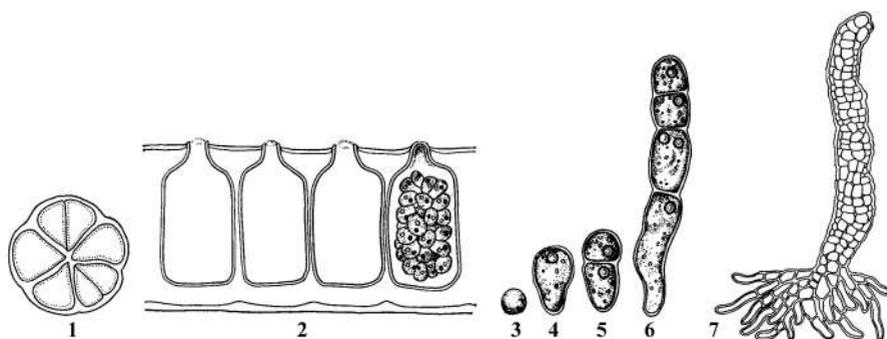


Рисунок 1.29 — Строение *Enteromorpha*:

1 — поперечный срез через молодое слоевище; 2 — часть поперечного среза с зрелыми спорангиями; 3—7 — последовательные стадии прорастания зооспор

Встречается преимущественно в морских водоёмах, реже — в пресноводных; растёт на твёрдых грунтах, каменистых склонах в слабозагрязнённых местах, где занимает до 60—70 % поверхности дна.

Всего род содержит около 40 видов. В России встречается примерно 10 видов. Наиболее распространённый вид — Э. кишечница (*E. intestinalis* (LINNAEUS) NEES, 1820).

Порядок Хетофоровые (Chaetophorales) включает разнотчатые ветвящиеся формы. Подавляющее большинство водорослей этого порядка на слоевище имеет волоски или щетинки. Бесполое размножение происходит при помощи четырёхжгутиковых зоо- и апланоспор. Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. Гаметы двух- или четырёхжгутиковые. Многие хетофоровые обнаруживают черты высокой специализации в строении вегетативной и репродуктивной систем.

Распространены в пресных водоёмах, реже встречаются в морях и на почве. В порядке содержится пять семейств. Наибольший интерес представляют два из них: Хетофоровые (Chaetophogaceae) и Трентепольевые (Trentepohliaceae). Из семейства хетофоровых наиболее типичны роды Стигеоклоний, Драпарнальдия и Плеврококк.

Род Стигеоклоний (*Stigeoclonium* KÜTZING, 1843) встречается в водоёмах в виде небольших нежных кустиков, прикреплённых к субстрату ризоидами или подошвой, представленной в виде стелющихся по субстрату нитей. От них берут начало восходящие нити, супротивно или дихотомически ветвящиеся, конечные клетки которых заканчиваются длинным бесцветным волоском (рисунок 1.30). Строение клетки и размножение такое же, как и у улотрикса.

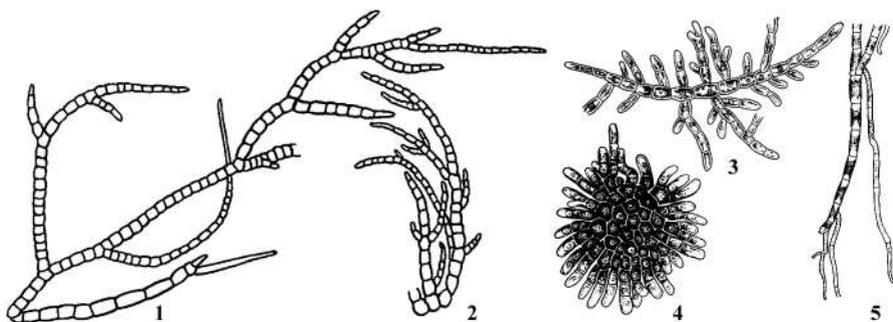


Рисунок 1.30 — *Stigeoclonium nanum*:

1, 2 — общий вид таллома; 3, 4 — строение стелющейся части слоевища; 5 — ризоиды

Род включает более 30 видов, стигеоклонии обитают в пресных и солоноватых водах в виде обрастаний разных субстратов.

В России широко распространены *S.* щетинконосный (*St. setigerum* KÜTZING, 1845), *S.* тонкий (*St. tenue* (C. AGARDH) KÜTZING, 1843), *S.* наполненный (*St. farctum* BERGHOLD, 1878).

Род Драпарнальдия (*Draparnaldia* BORY DE SAINT-VINCENT, 1808)

представляет собой слизистые светло-зелёные кустики, состоящие из многократно ветвящихся однорядных нитей с чёткой дифференциацией на ствол и боковые ветви (ассимиляторы). Клетки ствола крупные, прозрачные, иногда слегка вздутые. Хроматофор в них продырявленный, с большим числом пиреноидов. Боковые ветви короткие, расположены мутовками и состоят из сильно ветвящихся тонких нитей, оканчивающихся длинными волосками. Драпарнальдия прикрепляется ризоидом (рисунок 1.31). Половое размножение изогамное или гетерогамное, бесполое — четырёхжгутиковыми зооспорами.

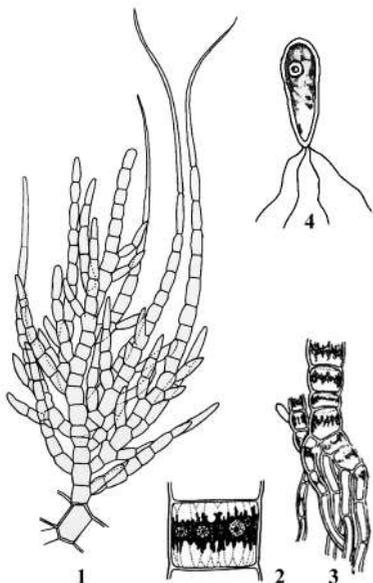


Рисунок 1.31 — Морфология рода *Draparnaldia*:

1 — общий вид таллома *D. glomerata*; 2 — клетка главной оси; 3 — ризоиды; 4 — зооспора *D. plumosa*

Известно более 20 видов драпарнальдии, распространённых в прибрежной полосе озёр, проточных

холодных водах и растущих на разных субстратах. Широко распространены Д. скрученная (*D. glomerata* (VAUCHER) C. AGARDH, 1812), Д. перистая (*D. plumosa* (VAUCHER) C. AGARDH, 1812), Д. маленькая (*D. pulchella* KÜTZING, 1833) и др.

Род Плеврококк (*Pleurococcus* MENEGHINI, 1837) встречается в виде зелёного порошистого налёта на коре деревьев, на стенах, камнях и старых заборах. Клетки плеврококка округлые, одиночные или сросшиеся вместе по 3—4 и более, часто образуют характерные пакетики. Они одеты довольно толстой целлюлозной оболочкой с одним хроматофором, как правило, без пиреноида (рисунок 1.32).

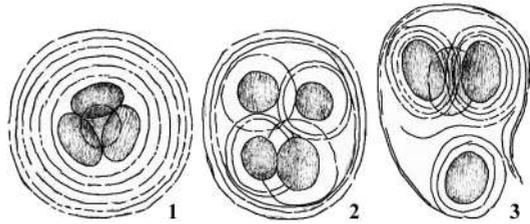


Рисунок 1.32 — *Pleurococcus superbus*:

- 1—4 клетки без индивидуальных оболочек, окружённые шестислойной мембраной от деления;
- 2 — отдельные клетки получают свои оболочки;
- 3 — первоначальная оболочка рвётся и отдельные клетки освобождаются

Размножение только вегетативное. Материнские оболочки после деления срастаются с дочерними. Часто в результате деления в одном направлении образуются нити, поэтому многие систематики считают плеврококк нитчатой водорослью. Способен переносить полное высыхание.

Известно 6 видов, чаще других встречаются П. обыкновенный (*P. vulgaris* MENEGHINI, 1837), П. Негели (*P. naegelii* CHODAT, 1902). Некоторые учёные объединяют все виды в один.

Род Трентеполия (*Trentepohlia* MARTIUS, 1817) одноименного семейства включает аэрофильные водоросли, обитающие на коре деревьев, камнях, деревянных зданиях, образуя на них налёт кирпично-красного или жёлтого цвета (за счёт гематохрома, растворённого в каплях масла) (рисунок 1.33). Гетеротрихальный таллом состоит из стелющихся по субстрату и вертикальных нитей. Первые — короткие, разветвлённые, без ризоидов, нередко распадающиеся на отдельные клетки, которые разносятся токами воздуха или воды, обеспечивая тем самым вегетативное размножение и расселение. Клетки их овальные, одеты толстыми, часто слоистыми оболочками. Хроматофоры в виде дисков, без пиреноидов. На стелющихся нитях образуются шаровидные или эллипсоидные гаметангии.

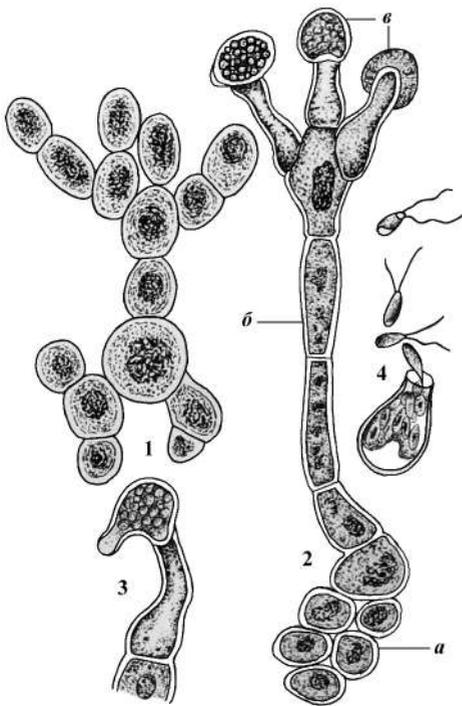


Рисунок 1.33 — *Trentepohlia odorata*:

1 — вегетативная стадия; 2 — нить со спорангиями на ножках (а — стелющаяся часть; б — вертикальная нить; в — спорангий на ножке); 3 — спорангий; 4 — гаметангий с гаметами

На концах восходящих нитей, образованных более вытянутыми цилиндрическими клетками, формируются овальные или шаровидные зооспорангии. Они легко отделяются и переносятся ветром или водой. Размножение бесполое, двух-, четырёхжгутиковыми зооспорами, половое — двухжгутиковыми изогаметами, которые развиваются в сидячих гаметангиях. Гаметы копулируют не всегда. Они могут прорасти в нити, как зооспоры, либо превращаться в апланоспоры. Вегетативное размножение осуществляется участками нитей.

Известно около 60 видов трентеполии, широко распространены *T. затенённая* (*T. umbрина* (KÜTZING) BORNET, 1873), *T. золотистая* (*T. aurea* (LINNAEUS) C. F. P. MARTIUS, 1817), *T. смолистая* (*T. piceana* MEYER, 1938) и др.

Порядок Эдогониевые (*Oedogoniales*). Он объединяет нитчатые, одноядерные, преимущественно неветвящиеся прикреплённые формы, с особыми «колпачками», которые образуются на оболочках клеток при их делении. Зооспоры и сперматозоиды многожгутиковые, жгутики располагаются венцом. Половое размножение оогамное. Порядок включает одно семейство эдогониевых (*Oedogoniaceae*), представленное тремя родами.

Род Эдогоний (*Oedogonium* LINK ex HIRN, 1900) характеризуется тем, что его слоевище построено по типу длинных неразветвлённых нитей, прикрепляющихся к субстрату с помощью базальной клетки; среди зрелых нитей встречаются свободноплавающие. Нити состоят из цилиндрических клеток с гладкими оболочками. Верхушечные клетки часто

заостряются и заканчиваются щетинкой. Клетки содержат крупное ядро и пристенный сетчатый хроматофор со многими пиреноидами.

Характерным признаком, по которому эдогоний можно легко отличить от других нитчатых, служат «колпачки», формирующиеся на делящихся клетках (рисунок 1.34). Особенно они заметны на пустых, мёртвых клетках или над оогониями в виде поперечных штрихов на оболочке у верхнего конца клетки. По бокам в этих местах оболочка имеет как бы зазубренный край.

«Колпачки» возникают в результате своеобразного деления клеток эдогониевых. Незадолго до деления ядра в верхней части клетки из внутренних слоёв боковой стенки возникает кольцевое утолщение в форме валика.

Валик быстро растягивается, наружные, нерастягивающиеся слои материнской оболочки не выдерживают создающегося напряжения и разрываются кольцевой трещиной. К этому времени делится ядро, и

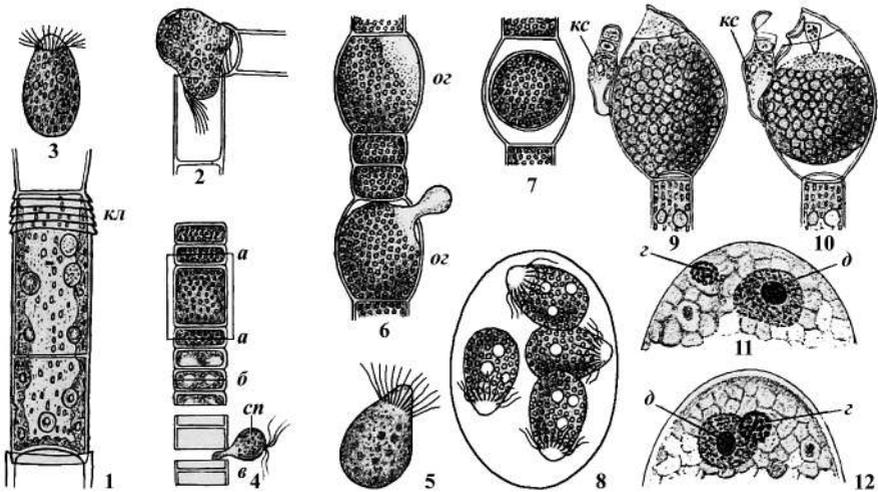


Рисунок 1.34 — *Oedogonium* sp. (1—3), *Oe. diplandrum* (4—8), процессы оплодотворения у *Oe. ciliatum* (9—10) и *Oe. boscai*: (11—12):

1 — 2 — вегетативные клетки с характерным для *Oedogonium* видом перегородок (кл — «колпачки» клеток); 2 — зооспора в момент выхода; 3 — зооспора; 4 — образование антеридиев (а — молодой антеридий; б — то же ранее; в — во время выхода сперматозоида — сп); 5 — сперматозоид; 6 — образование оогония; 7 — оогоний со зрелыми ооспорами; 8 — прорастание ооспоры, содержащей 4 зооспоры; 9—10 — процесс оплодотворения (кк — мужские карликовые растениец (наннандрии) с антеридиями); 11—12 — процесс клеточного оплодотворения (z — ядро сперматозоида; d — ядро яйца)

валик ещё сильнее растягивается в длину. Одно из дочерних ядер переходит в растягивающуюся часть, а снизу образуется поперечная перегородка. Оставшуюся над местом разрыва часть клетки называют «колпачком», а расположенную под ним — футляром. При повторных делениях новые кольцевые утолщения формируются всегда под краем колпачка, поэтому оказываются непосредственно под старыми. Число «колпачков» свидетельствует о количестве делений клетки, и если их много, то они напоминают резьбу на конце клетки.

Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией нити и акинетами. Для бесполого размножения служат крупные зооспоры, особенностью которых является венец жгутиков на переднем, лишённом хлоропласта конце. Они образуются по одной в клетке.

Половой процесс оогамный. У ряда видов антеридии, как и оогонии образуются на нитях обычного строения, однако большинство двудомных видов характеризуется половым диморфизмом. У таких видов антеридии образуются на особых карликовых растеньицах — *наннандриях* («мужчинках»). В каждой антеридии образуется по два сперматозоида с венцом жгутиков на переднем конце (см. рисунок 1.34).

Оогонии — крупные, почти сферические клетки, производящие единственную яйцеклетку. Сперматозоид проникает в оогоний через пору. Зигота одевается толстой оболочкой, приобретает красно-бурую окраску и превращается в ооспору. При её прорастании образуется четыре зооспоры, которые вырастают в новые нитчатые растения.

Известно около 500 видов, распространённых преимущественно в небольших пресных водоёмах, чаще других встречаются Э. упсальский (*Oe. upsaliense* WITTRÖCK ex HIRN, 1900), Э. микрогониумный (*Oe. microgonium* PRESCOTT, 1944) и др.

Класс Сифоновые (Siphonophyceae), или Бриопсидофициевые (Bryopsidophyceae)

Класс включает водоросли, у которых таллом имеет сифональную структуру. Их слоевище представляет собой гигантскую одно- или многоядерную клетку или сегментировано своеобразными перегородками на отдельные участки с многочисленными ядрами. Несмотря на отсутствие клеточных перегородок, они не являются одноклеточными организмами. Их слоевище скорее напоминает комплекс не вполне разделившихся клеток. Увеличение количества ядер можно рассматривать как результат незаконченного процесса клеточного деления, когда ядро делится, а цитоплазма остаётся неразделённой.

Оболочка клеток целлюлозная, каллезная или пектиновая, у некоторых форм она пропитана известью. В постенном слое цитоплазмы есть многочисленные дисковидные хроматофоры без пиреноидов, а под ними — ядра. Если хроматофор один, он — сетчатый. В хроматофорах, кроме обычных пигментов, свойственных зелёным водорослям, имеются специфические — сифонеин и сифоноксантин из группы каротиноидов.

Сифоновым водорослям свойственны все типы размножения: вегетативное (выводковые почки, акинеты), бесполое (зоо- и апланоспоры) и половое (изо-, гетеро- и оогамия). Они дипло- или диплогапобионты с изоморфной, реже гетероморфной сменой форм развития.

Класс делится на три порядка: Сифоновые (*Siphonales*), или Бриопсидовые (*Bryopsidales*), Дазикладовые (*Dasycladales*) и Сифонокладовые (*Siphonocladales*), каждый из которых представляет собой самостоятельную эволюционную линию.

Сифоновые обитают главным образом в тропических морях.

Порядок Сифоновые (*Siphonales*), или Бриопсидовые (*Bryopsidales*). Слоевище водорослей лишено перегородок, только в основании ветвей и изредка гаметангиев возникают своеобразные пробки. В пристенном слое цитоплазмы содержатся многочисленные ядра и хроматофоры с пиреноидами или без них.

Размножение осуществляется преимущественно половым путём. Зооспоры известны лишь у немногих видов. Некоторые могут размножаться вегетативно отрывающимися или распадающимися при разрастании легко регенерирующими участками тела: оболочка в местах отрыва очень быстро восстанавливается. В порядке 10 семейств, наиболее важные три: Бриопсидовые (*Bryopsidaceae*), Каулерповые (*Caulerpaceae*) и Кодиевые (*Codiaceae*).

Род Бриопсис (*Bryopsis* J. V. Lamouroux, 1809) одноименного семейства объединяет виды, у которых слоевище состоит из коротких малоразветвлённых ризомов (аналогов корней) и системы довольно крупных вертикальных побегов, имеющих главную ось с веточками первого и второго порядков. У одних видов ветви располагаются супротивно и в одной плоскости (таллом напоминает перо птицы), у других — вокруг главной оси (схожи с метёлкой злаков) (рисунок 1.35).

Вегетативное размножение происходит путём отделения «пёрышек», которые закупориваются в точке отрыва и затем вырастают в новые растения (рисунок 1.36). Кроме того, участки протопласта, вытекающие из таллома при его повреждениях, округляются, формируют оболочку и развиваются в новое растение. Некоторые представители

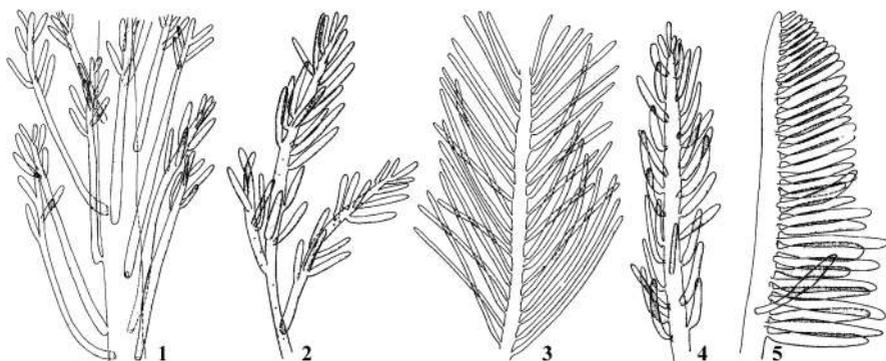


Рисунок 1.35 — Вид таллома *Bryopsis vestita* (1, 2), *B. plumosa* (3) и *B. australis* (4, 5):

1 — ось с веточками первого и второго порядков; 2 — веточка первого порядка с нерегулярно расположенными веточками второго порядка; 3 — часть оси с двурядными веточками; 4 — ось с двусторонними веточками в перемежённых линиях; 5 — ось с односторонними веточками

образуют выводковые почки. Бесполое размножение обнаружено лишь у тех видов, у которых наблюдается гетероморфная смена форм развития. Оно осуществляется крупными шаровидными зооспорами с несколькими ядрами, хроматофорами и венцом жгутиков.

Половой процесс — анизогамный, как и у других сифоновых. Гаметы образуются в конечных веточках, которые, перед тем как стать гаметангиями, не меняя формы, отделяются перегородкой от слоевища. Вышедшие из гаметангиев мужские и женские гаметы попарно

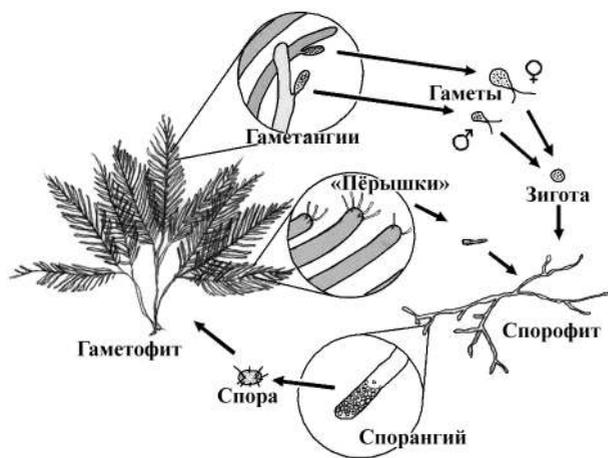


Рисунок 1.36 — Цикл развития растений рода *Bryopsis*

копулируют, и образовавшаяся зигота немедленно начинает прорастать в первичную нить (*протонему*), из которой развиваются гаметофиты или зооспоры. В последнем случае протонема функционирует как спорофит (рисунок 1.36). Таким образом, у одних видов бриопсиса в

цикле развития доминирует гаметофит (диплоидна лишь зигота), у других же происходит гетероморфная смена поколений.

Наиболее известный вид Б. перистый (*B. plumosa* (HUDSON) C. AGARDH, 1823) обитает в Чёрном, Азовском и других морях, поселяется на скалах, камнях, раковинах и т. д.

Род Кодий (*Codium* STACKHOUSE, 1797) (рисунки 1.37—1.38) одноимённого семейства содержит около 60 видов, которые характеризуются тем, что нити, имеющие типичное сифоновое строение, плотно сплетаются, образуя компактные псевдопаренхиматозные талломы.

В талломе имеются две зоны. Внутренняя зона образована пучком тонких бесцветных нитей, от периферической части которых отходят кортикальные пузыри, или *утрикулы*, образующие поверхностный слой таллома (рисунок 1.38).

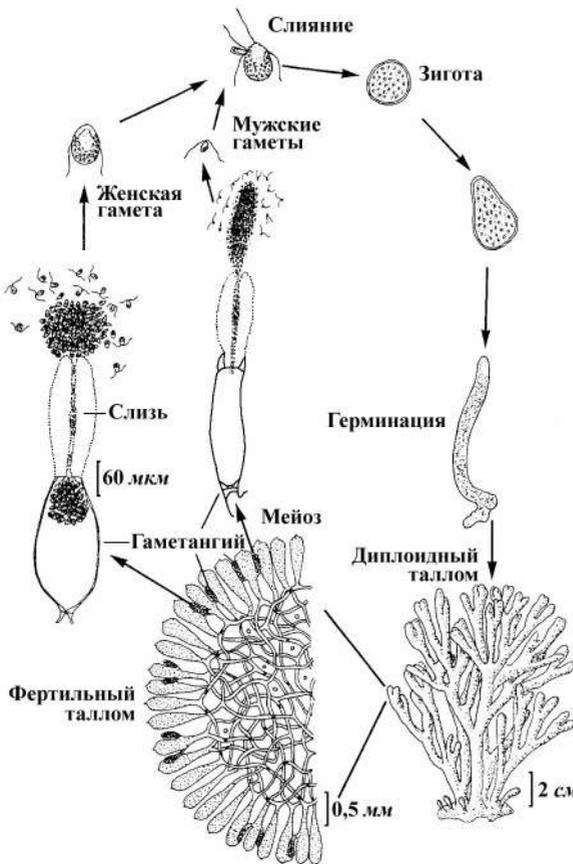


Рисунок 1.37 — Цикл развития кодия (*Codium* sp.)

Утрикулы являются своеобразными ассимиляторами. Оболочки клеток каллозопектиновые с небольшой примесью целлюлозы. Размножается вегетативно — отрезками слоевища и специальными пузырьками, развивающимися у основания таллома (рисунок 1.38).

Половой процесс — гетерогамный. Гаметангии формируются по бокам утрикул. Мужские и женские гаметангии можно различить ещё до того, как образуются гаметы благодаря золотисто-жёлтой окраске первых и тёмно-зелёной окраске

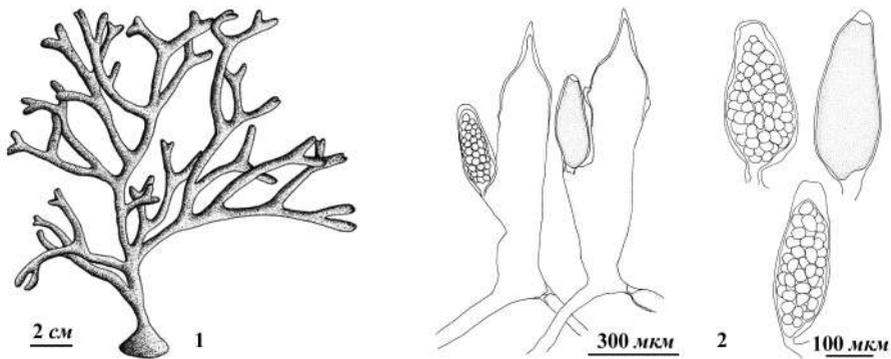


Рисунок 1.38 — Кодий ломкий (*Codium fragile*):

1 — внешний вид таллома; 2 — схемы утрикул с гаметангиями и гаметангий

вторых. Зигота непосредственно прорастает в новое растение (см. рисунок 1.37).

Кодиевые являются более высокоорганизованными, что проявляется в паренхиматозном строении таллома, дифференцировке гаметангиев и полной утрате бесполого размножения.

Виды кодия встречаются в тропических морях, реже в более холодных. Они поселяются на различных твёрдых грунтах. Всего насчитывается более 130 видов. В Чёрном море произрастает кодий червеобразный (*Codium vermilara* (OLIVI) DELLE CHIAJE, 1829).

Род Каулерпа (*Caulerpa* J. V. LAMOUROUX, 1809) одноимённого семейства объединяет виды, у которых слоевище расчленяется на стелющиеся трубковидные ризомы с ризоидами и вертикальные ассимиляционные побеги. В талломе развивается своеобразный внутренний скелет в виде радиальных или перпендикулярных тяжей, функции которых пока не выяснены (рисунок 1.39).

Особенностью каулерпы является наличие в составе оболочки каллозы (вместо целлюлозы), пектиновых и других веществ, а также лейкопластов, участвующих в накоплении крахмала.

В роде *Caulerpa* около 60 видов, обитающих главным образом в тропических и субтропических морях. Некоторые виды (особенно *C. lentillifera* J. AGARDH, 1837 и *C. racemosa* (FORSSKÅL) J. AGARDH, 1873), получившие название «морской виноград», употребляются в пищу (рисунки 1.39—1.40).

К. прорастающая (*C. prolifera* (FORSSKÅL) J. V. LAMOUROUX, 1809) — типичный представитель рода. Её ризомы могут достигать в длину 1 м, а вертикальные листовидные побеги не превышают 30 см. Каулерпа

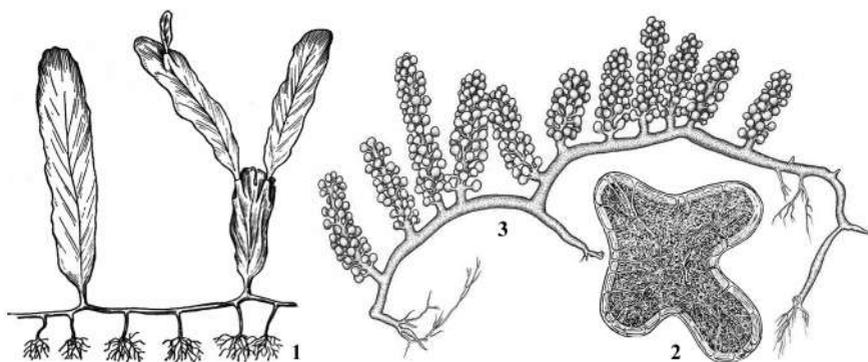


Рисунок 1.39 — Внешний вид таллома *Caulerpa*:

1 — *C. prolifera*; 2 — поперечный разрез ризома *C. prolifera*; 3 — *C. lentillifera*

размножается за счёт отрастания новых побегов, а также путём отделения частей слоевища, способных вновь прикрепляться. Бесполое размножение не отмечено, а половое — гетерогамное. Гаметы образуются в любой ассимиляционной части таллома.

При образовании гамет часть многоядерной цитоплазмы сгущается, становится тёмно-зелёной, ядра делятся редуционно. В результате образуются одноядерные двухжгутиковые гаметы, выходящие из таллома через длинные выросты — *папиллы*. Затем гаметы сливаются, а образовавшаяся зигота вскоре прорастает в новую особь. Такое размножение называется голокарпией. В цикле развития каулерпы доминирует диплоидная фаза. Гаплоидны лишь гаметы.

Род насчитывает около 100 видов. Каулерпа обитает на скалах, камнях, в песчаном грунте Средиземного, Чёрного и других морей. Алкалоид каулерпин, находящийся в «морском винограде», может вызвать

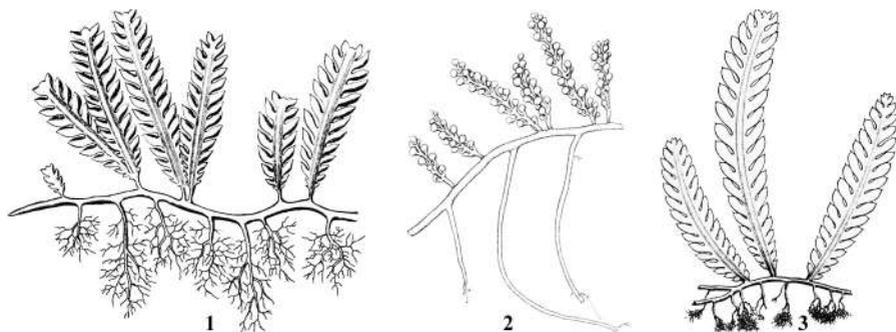


Рисунок 1.40 — Виды рода *Caulerpa*:

1 — *C. crassifolia*; 2 — *C. racemosa*; 3 — *C. taxifolia*

отравление. Эта водоросль также губит планктон, которым питаются многие морские животные, что, следовательно, приводит к их гибели. Единственное, что может погубить водоросли — южноамериканские улитки. Они такие же ядовитые, как и сами водоросли. *C. taxifolia* (M. VANL) C. AGARDH, 1817 — «водоросль-убийца», — была занесена в Средиземное море в середине 80-х гг. XX в., когда сотрудник музея океанографии в Монако во время очистки аквариумов сбросил в море ярко-зелёные водоросли. В настоящее время *C. taxifolia* распространилась на 130 км вдоль побережья Франции, Испании, Италии и Хорватии, разрушая экосистему Средиземного моря. Остановить этот процесс в силу глобальности процесса пока не представляется возможным.

Порядок Сифонокладовые (Siphonocladales). Объединяет водоросли, имеющие сегментированное слоевище. Сегменты образуются за счёт сегрегативного деления цитоплазмы на многоядерные участки различной формы и размеров. Каждый из этих участков вырабатывает собственную мембрану. Разрастаясь, они смыкаются, создавая впечатление многоклеточности. Таким образом, деление цитоплазмы и образование сегментов у них не связано с делением ядер.

Все сифонокладовые на начальных фазах развития проходят стадию первичного пузыря, что свидетельствует об их родстве с сифоновыми. Сегментация наступает позже. Строение клетки сифонокладовых сходно со строением клетки сифоновых водорослей.

Сифонокладовые размножаются половым и бесполом путями. Имеется изо- и гетероморфная смена форм развития.

Распространены главным образом в тропических морях и лишь некоторые в пресных водоёмах.

Порядок включает несколько семейств, различающихся строением слоевища. Наиболее высокоорганизованным и широко распространённым является семейство Кладофоровых (Cladophoraceae) с типовым родом Кладофора (*Cladophora* KÜTZING, 1843).

Род Кладофора (*Cladophora* KÜTZING, 1843) (рисунок 1.41) объединяет виды, у которых слоевище представляет собой разветвлённые нити кустистой или шаровидной формы. Каждая ветка кладофоры состоит из цилиндрических, бочонко- или эллипсоидных сегментов, располагающихся в один ряд. Сегменты имеют целлюлозные оболочки, многочисленные хроматофоры, представляющие собой сетчато продырявленные постенные пластинки с многочисленными пиреноидами. Цитоплазма содержит по несколько ядер. В центре сегмента находится крупная вакуоль.

Вегетативное размножение осуществляется частями таллома или акинетами.

При бесполом размножении кладофоры в конечных клетках её ветвей, выделяющихся своим густо-зелёным цветом, образуется масса мелких четырёхжгутиковых зооспор. Половое размножение изогамное, при помощи двухжгутиковых гамет, которые формируются в любом сегменте гаметофита.

Из зиготы морских видов вырастает спорофит, внешне сходный с гаметофитом, но продуцирующий четырёхжгутиковые зооспоры. В цикле их развития происходит изоморфная смена поколений. У пресноводных видов преобладает диплоидная фаза, зооспоры диплоидны. В цикле развития этих видов осуществляется лишь смена ядерных фаз. При прорастании зооспоры и зиготы вначале формируется сифональная структура булавовидного слоевища и происходит дифференцировка его на базальную и апикальную части. Позже апикальная часть сегментируется. Таким образом, онтогенез кладофоровых свидетельствует об их родстве с сифоновыми.

Известно более 190 видов, обитающих в морях и пресноводных водоёмах. Широко распространены К. эгагропильная (*C. aegagropiles* (LINNAEUS) TREVISAN, 1845), К. речная (*C. rivularis* (LINNAEUS) НОЕК, 1963), К. скрученная (*C. glomerata* (LINNAEUS) KÜTZING, 1843) и др.

Род Ризоклоний (*Rhizoclonium* KÜTZING, 1843) (рисунок 1.42) образует пучки тесно переплетающихся длинных, тонких, прямых или изогнутых, иногда слегка ветвящихся нитей, свободно плавающих или прикрепляющихся к субстрату. Клетки цилиндрические с толстыми оболочками, 1—8 ядрами, сетчато продырявленным хроматофором и многочисленными пиреноидами. У прикреплённых форм базальная клетка образует пальчато-разветвлённые ризоиды. Размножение осу-

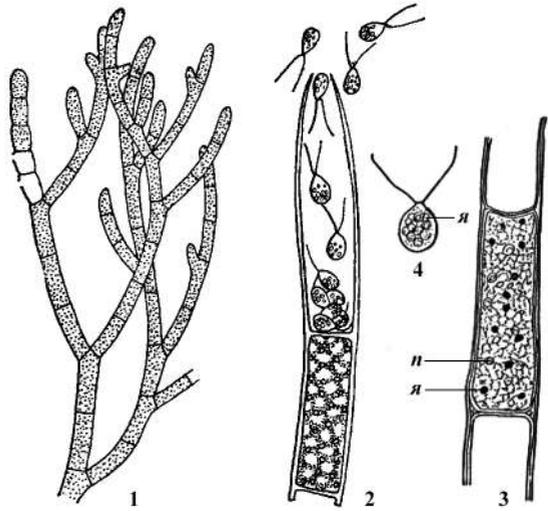


Рисунок 1.41 — *Cladophora glomerata*:

1 — часть нити с пустыми спорангиями; 2 — выход зооспор; 3 — многоядерная клетка; 4 — зооспора увеличено; я — ядро; n — пиреноид

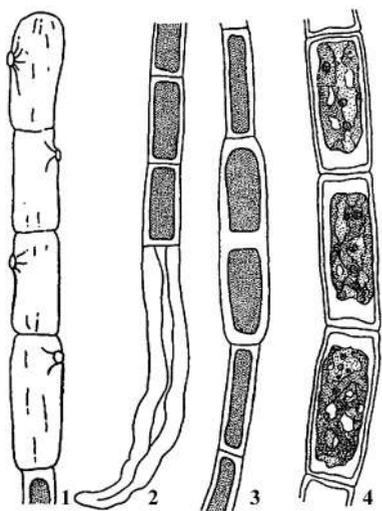


Рисунок 1.42 — Ризоклониум прибрежный (*Rhizoclonium riparium*):

- 1 — пустые спорангии; 2 — нижний конец нити; 3 — уплощённые клетки (начало образования спорангиев); 4 — структура хроматофора

Это одно- и многоклеточные нитчатые организмы, изредка колониальные. Таллом большинства их видов имеет симметричное строение с перетяжкой посередине или без неё. У нитчатых форм клетки не перешнурованы. Оболочки клеток целлюлозные, ослизняющиеся. Протопласты содержат по одному ядру, крупные осевые или постенные хроматофоры, имеющие пластинчатую, лентовидную, звёздчатую, спиралевидную форму, пиреноиды.

Конъюгаты размножаются вегетативным и половым способами.

Вегетативное размножение осуществляется за счёт деления клеток и распада нитей на отдельные участки и даже на клетки, способные регенерировать всю нить. Кроме того, изредка могут формироваться *партеноспоры*, а также акинеты, служащие для переживания неблагоприятных условий и размножения.

Половое размножение — конъюгация — представляет собой слияние амёбоидных протопластов вегетативных клеток. Если скорость их перетекания одинакова, то слияние происходит в копуляционном канале. В этом случае процесс условно называют изогамным. Протопласты

ществуется фрагментацией нитей, двухжгутиковыми зооспорами и акинетами, половое — двухжгутиковыми гетерогаметами.

Известно около 30 морских, солоновато- и пресноводных видов. Чаще других встречается *R. hieroglyphicum* (C. AGARDH) KÜTZING, 1845), который является космополитом.

Класс Конъюгаты, или Сцеплянки (Conjugatophyceae), или Зигнемофициевые (Zygnemotophyceae)

Класс объединяет водоросли, характерной чертой которых являются полная потеря подвижных жгутиковых стадий и половой процесс в виде конъюгации, смысл которой заключается в слиянии протопластов двух вегетативных клеток.

двух клеток могут перетекать с разной скоростью, тогда слияние происходит в одной из них, и тогда воспринимающую клетку называют женской, а клетку с более подвижным протопластом — мужской. Половой процесс в этом случае имеет название *физиологической гетерогамии*. После периода покоя зиготы прорастают 1—4 жизнеспособными проростками, что сопровождается редукцией числа хромосом. В цикле развития доминирует гаплоидная фаза, диплоидны лишь зиготы. Известно около 4 700 видов конъюгатов, распространённых на всех континентах.

Конъюгаты — космополиты, приуроченные преимущественно к пресным водоёмам. Имеются также наземные виды, встречающиеся на сырой земле, скалах, мхах, ледниках высокогорий.

В классе три порядка: Мезотениевые (*Mesotaeniales*), Зигнемовые (*Zygnematales*) и Десмидиевые (*Desmidiiales*). В основе такой классификации лежат строение клеток и количество жизнеспособных проростков.

Порядок Мезотениевые (*Mesotaeniales*). Представители этого порядка одноклеточные, со сплошными, однослойными, гладкими оболочками без пор, покрытые слизистой обёрткой или чехлом. Особенно ослизнены неводные обитатели. Клетки могут быть цилиндрической, эллипсоидной или веретеновидной формы, без перетяжки. Хроматофоры имеют разную форму и размеры с пиреноидами. Ядро одно.

Мезотениевые размножаются вегетативным (делением клетки надвое) и половым (конъюгация) способами. Зиготы после периода покоя прорастают четырьмя жизнеспособными проростками. По этой причине мезотениевых считают самыми примитивными среди конъюгатов.

К мезотениевым относится около 50 видов. Обитают преимущественно в торфяных водоёмах. На севере некоторые из них вызывают красное «цветение» снега.

Род Спиротения (*Spirotaenia* BRÉBISSON, 1848) объединяет виды, клетки которых имеют постенные или осевые спиралевидные хроматофоры с пиреноидами (рисунки 1.43).

Клетки цилиндрические, эллипсоидные или веретеновидные, прямые, одиночные, покрытые слизью или объединённые в слизистые колонии. Оболочки клеток гладкие, бесцветные. Размножение вегетативное (деление клетки) и половое (конъюгация).

Известно более 30 пресноводных видов, распространённых преимущественно в заболоченных водоёмах, канавах, лужах. Повсеместно встречаются *S. сжатая* (*S. condensata* BRÉBISSON in RALFS, 1848) и *S. тёмная* (*S. obscura* RALFS, 1848).

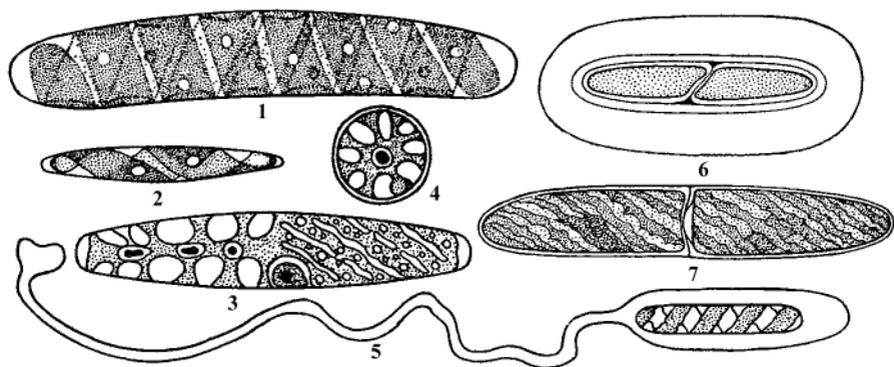


Рисунок 1.43 — Виды рода *Spirotaenia*:

1 — *S. condensata*; 2 — *S. erythrocephala*; 3 — *S. obscura*; 4 — поперечный разрез клетки *S. obscura*; 5 — образование слизи и слизистой «ножки» у *S. condensata*; 6 — схема клеточного деления *Spirotaenia*; 7 — *S. obscura* с вполне развившейся поперечной перегородкой

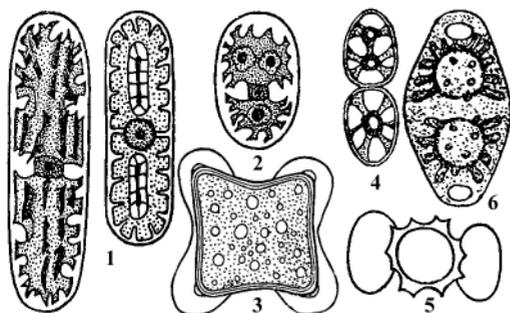


Рисунок 1.44 — Виды рода *Cyliandrocytis*:

1 — *C. brebissonii*; 2 — *C. crassa*; 3 — зигота *C. brebissonii*; 4 — *C. acanthospora*; 5 — зигота *C. acanthospora*; 6 — *C. obesa*

Род Цилиндроцистис
(*Cyliandrocytis* MENEGHINI
ex DE BARY, 1858) (рисунок 1.44) характеризуется двумя осевыми звёздчатыми хроматофорами с пиреноидом в каждом из них. Клетки эллипсоидные или цилиндрические, с закруглёнными концами. Изредка окружены слизью. Оболочка гладкая, бесцветная, тонкая. Размножение вегетативное (поперечное деле-

ние клеток) и половое (конъюгация).

Известно более 15 видов цилиндроцистиса, распространённых преимущественно в водах с низкой кислотностью, во влажных местах и среди мхов. Чаще встречаются три вида: Ц. толстый (*C. crassa* DE BARY, 1858), Ц. Бребиссона (*C. brebissonii* (RALFS) DE BARY, 1858) и Ц. взрывной (*C. obesa* WEST & G. S. WEST, 1902).

Порядок Зигнемовые (*Zygnematales*). Это нитчатые, неветвящиеся, обычно свободноплавающие водоросли с цилиндрическими одноядерными клетками, с целлюлозной оболочкой, покрытые слизи-

стым чехлом. Строение хроматофоров строго определено и служит диагностическим признаком для каждого рода (рисунок 1.45). Размножение осуществляется фрагментацией нити на отдельные короткие участки, апланоспорами и акинетами, конъюгация лестничная или боковая. Зигота прорастает одним проростком.

Большинство видов живут в стоячих или слабопроточных пресных водоёмах. Порядок включает более 15 родов и около 700 видов, объединённых в три семейства: Спирогировые (*Spirogyraceae*), Зигнемовые (*Zygnemataceae*) и Мужоциевые (*Mougeotiaceae*).

Род Спирогира (*Spirogyra* LINK, 1820) широко распространён в стоячих и медленно текущих водах, нередко образуя большие массы тины ярко-зелёного цвета.

Нити спирогиры, свободно плавающие или прикреплённые ризоидами к субстрату, состоят из длинных цилиндрических, расположенных в один ряд клеток, с хорошо заметной и довольно толстой оболочкой. Снаружи нити одеты слизистым чехлом.

Характерным признаком представителей рода Спирогира является то, что пристенный хроматофор их клеток имеет вид спирально изогнутой ленты, с городчатыми или рассечёнными краями. По средней линии хроматофора или по его гребню расположены хорошо заметные пиреноиды (рисунок 1.46).

Полость клетки заполнена большой вакуолью. В центре клетки находится крупное ядро с ядрышком, заключённое в цитоплазматический мешочек и подвешенное на тяжах из цитоплазмы.

При половом размножении обычно две нити располагаются параллельно друг к другу и срастаются при помощи копуляционных отростков или мостиков. Оболочки в месте их соприкосновения растворяются и образуется сквозной канал, через который сжавшееся содержимое одной клетки перемещается в другую и сливается с её протопластом (рисунок 1.47).

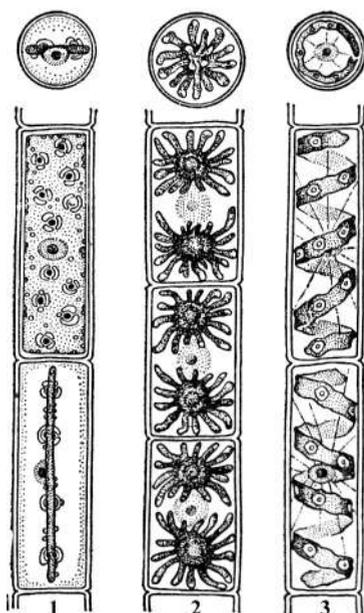


Рисунок 1.45 — Клетки водорослей порядка Zygnematales:

1 — *Mougeotia* sp.; 2 — *Zygnema* sp.; 3 — *Spirogyra* sp.

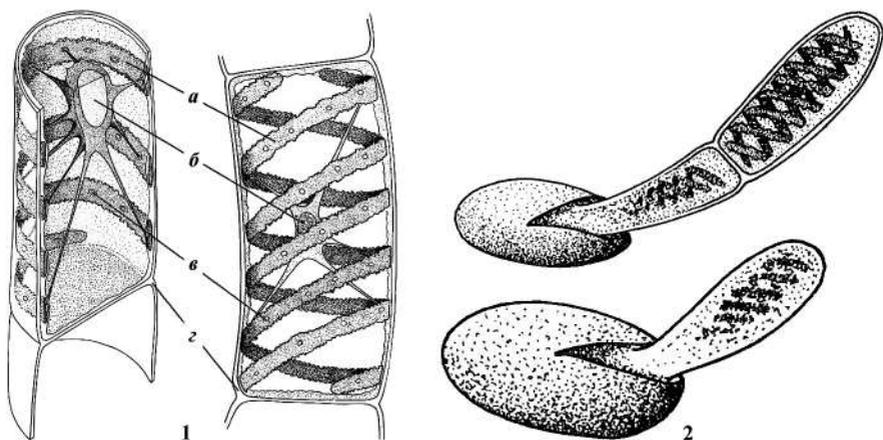


Рисунок 1.46 — Схема клетки *Spirogyra* (1) и прорастание зигоспоры (2):

а — хлоропласт; б — ядро; в — пиреноид; г — клеточная стенка

Кроме так называемой лестничной конъюгации, изредка наблюдается и боковая: через боковой канал над поперечной перегородкой содержимое клетки переходит в соседнюю клетку той же нити. Зиготы, одетые толстой трёхслойной оболочкой, после периода покоя прорастают (рисунок 1.46). Этому предшествует редукционное деление ядра: из четырёх получающихся гаплоидных ядер три отмирают, а одно остаётся ядром единственного проростка, выходящего через разрыв наружных слоёв оболочки зиготы.

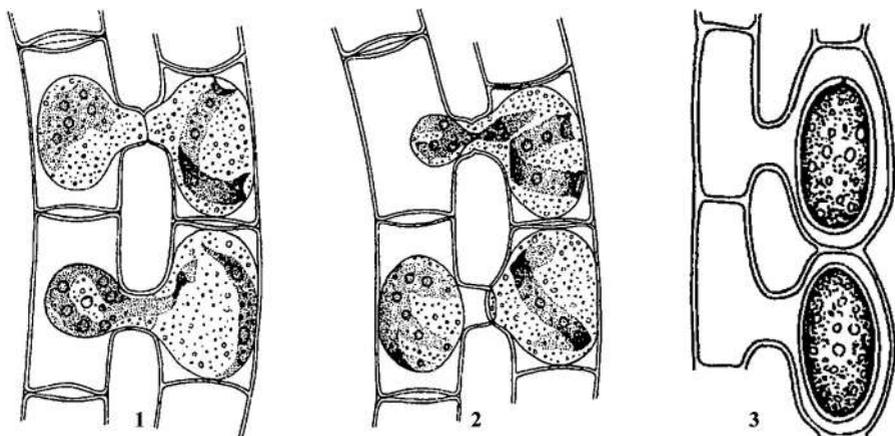


Рисунок 1.47 — Лестничная конъюгация у *Spirogyra*:

1, 2 — начальные стадии конъюгации у *S. decimina* f. *longata*; 3 — финальная стадия конъюгации у *S. fluviatilis* f. *ramosa*

Известно более 500 видов рода Спирогира, широко распространены *S. сжатая* (*S. condensata* (VAUCHER) KÜTZING, 1849), *S. речная* (*S. fluviatilis* HILSE, 1863), *S. толстая* (*S. crassa* (KÜTZING) KÜTZING, 1843), *S. простая* (*S. neglecta* (HASSALL) KÜTZING, 1849) и др.

Род **Зигнема** (*Zygnema* С. AGARDH, 1817) (рисунок 1.48) встречается часто в тех же условиях, что и спирогира. Её нити тоньше, с короткими цилиндрическими клетками, чаще всего одиночные, неветвящиеся. Отличительным признаком является наличие в клетках зигнемы симметрично расположенных двух крупных звёздчатых осевых хроматофоров с пиреноидом в центре каждого. Хроматофоры соединены цитоплазматическим мостиком, в котором располагается ядро с ядрышком.

Зигнема размножается так же, как и спирогира.

С момента выделения этого рода шведским ботаником Я. Г. Агардом в 1817 г. в мире описано 216 видов, из них в России найдено около 20. Обитает в стоячих и проточных водоёмах, в прудах, заводях рек, болотах, канавах, преимущественно в прибрежной зоне водоёмов, на влажной почве. Зигнема, развиваясь в больших количествах, наносит вред рыбному хозяйству. Некоторые виды зигнемы могут служить пищей для ли-

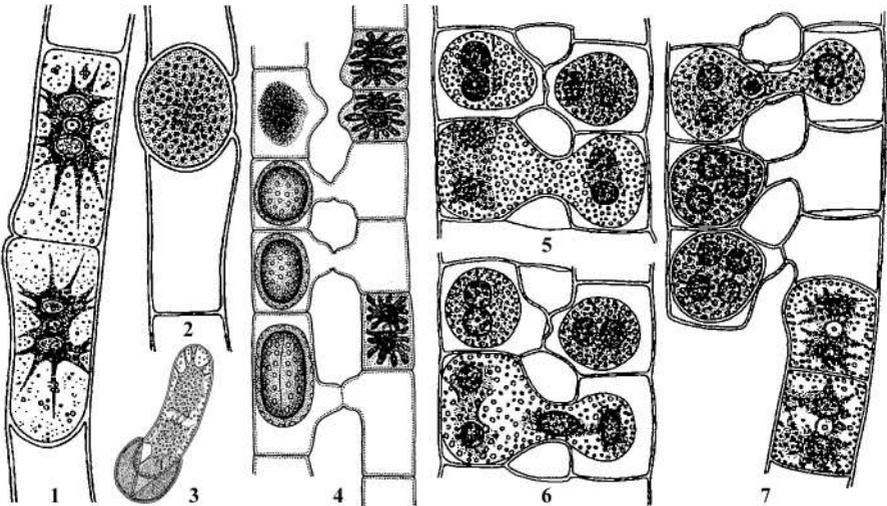


Рисунок 1.48 — Строение клеток и конъюгация рода *Zygnema*:

1 — начало боковой конъюгации у *Z. rhynchonema*; 2 — незрелая зигота у *Z. rhynchonema*; 3 — прорастание зигоспоры у *Z. leiospermum*; 4 — зигоспоры в разных положениях, лестничная конъюгация у *Z. melanosporum*; 5—7 — различные стадии конъюгации у *Z. leiospermum*

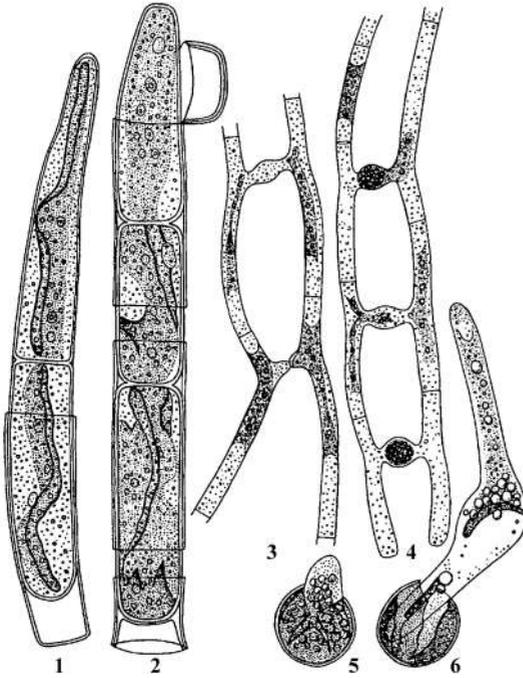


Рисунок 1.49 — Виды рода *Mougeotia*:

- 1, 2 — строение нитей и клеток *M. genuflexa*;
 3, 4 — различные стадии конъюгации *M. tenuissima*;
 5, 6 — прорастание зигоспоры у *M. parvula*

Клетки длинные, цилиндрические, с одним пластинчатым хроматофором, расположенным в срединной плоскости клетки по длинной её оси, с несколькими пиреноидами.

У мужоции хроматофоры способны поворачиваться внутри клеток на 90°, что можно наблюдать при разной интенсивности освещения водорослей. При сильном освещении хроматофоры принимают вид узкой зелёной полоски, а при снижении его интенсивности возвращаются в обычное положение и видны в клетке со стороны пластинки.

Иногда в клетке одна половинка хроматофора повернута ребром, а другая обращена к наблюдателю широкой стороной. Ядро расположено в центре и видно в тех клетках, где хроматофор повернут ребром.

Известно более 150 видов, из них широко распространены *M. лестничная* (*M. scalaris* HASSALL, 1842), *M. слизистая* (*M. gelatinosa* WITTRÖCK in WITTRÖCK & NORDSTEDT, 1889), *M. зелёная* (*M. viridis* (KÜTZING) WITTRÖCK, 1872).

чинок водных насекомых. Широко распространены 3. украшенная (*Z. insigne* (HASSALL) KÜTZING, 1849), 3. звёздчатая (*Z. stellinum* (O. F. MÜLLER) C. AGARDH, 1824), 3. крестовая (*Z. cruciatum* (VAUCHER) C. AGARDH, 1817), 3. гладкосеменная (*Z. leiospermum* DE BARY, 1858) и 3. тонкая (*Z. subtile* KÜTZING, 1849).

Род Мужоция (*Mougeotia* C. AGARDH, 1824) (рисунок 1.49) обитает в стоячих и медленно текущих водоёмах, иногда сплошь затягивая их поверхность в виде желтовато-зелёной тины.

Нить мужоции однорядная, неразветвлённая, со слизистым чехлом, иногда с ризоидами.

Порядок Десмидиевые (Desmidiales) объединяет преимущественно одноклеточные водоросли, реже колониальные в виде нитей или цепочек с резко выраженной двухсторонней симметрией клеток. У подавляющего большинства они разделены перетяжкой на две симметричные половинки; у немногих родов, не имеющих перетяжки, двухсторонняя симметрия отмечена в расположении и строении хроматофоров. Оболочка клеток состоит из двух половинок, плотно сомкнутых в плоскости симметрии, трёхслойная и имеет сложно устроенный порывый аппарат. Таким образом, талломы представителей порядка состоят из двух симметричных полуклеток.

Хроматофоры десмидиевых имеют разную форму и строение, но всегда сохраняют симметрию полуклеток. Количество пиреноидов зависит от размеров хроматофоров и колеблется в пределах от 1 до 100. Ядро одно, располагается в перешейке.

Типичная клетка десмидиевых водорослей состоит из двух симметричных полуклеток, каждая из которых является зеркальным отражением другой (рисунок 1.50). Благодаря своеобразному способу деления клеток десмидиевых, одна полуклетка всегда старше другой. Обе полуклетки соединены между собой более узкой частью — перешейком. Угол, возникающий между двумя полуклетками в результате сжатия или сужения клеток называют *синусом*. Он может быть узким и длинным, закрытым или открытым, с краями, расходящимися наружу от острой или закруглённой верхушки.

Внешний вид клеток десмидиевых в большинстве случаев зависит от их положения под микроскопом: вид спереди (с широкой лицевой стороны), вид сбоку и вид сверху или снизу (рисунок 1.50). Таким образом, клетки десмидиевых имеют три плоскости симметрии. Разнообразие очертаний клетки при взгляде с различных позиций имеет большое значение в их систематике. Некоторые виды имеют очень сходные очертания при рассмотрении их спереди, но при этом резко отличаются друг от друга при рассмотрении сбоку или сверху. Однако клетки некоторых видов из родов *Docidium* BRÉBISSEON ex RALFS, 1848, *Actinotaenium* (NÄGELI)

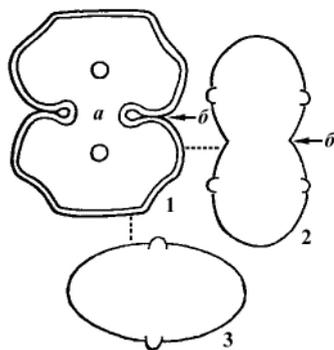


Рисунок 1.50 — Строение типичной клетки Desmidiales:

- 1 — вид спереди; 2 — вид сбоку;
3 — вид сверху; а — перешеек;
б — синус

TEILING, 1954 сверху округлые и, следовательно, имеют одинаковые очертания при любых поворотах вокруг продольной оси.

Вегетативное размножение осуществляется посредством деления клетки в плоскости симметрии, при этом каждая полуклетка достраивает недостающую половинку. Половой процесс — конъюгация между двумя клетками. Зигота прорастает двумя проростками. Десмидиевые водоросли способны формировать партеноспоры из непроспермированных клеток, а также *апано-* и реже *хламидоспоры*.

Представители порядка — преимущественно пресноводные обитатели. Они предпочитают воду с кислой реакцией, бедную кальцием. Поэтому наиболее разнообразно и обильно они представлены в низинных сфагновых болотах. Многие из них живут в неглубоких лужах и торфяниках, на почвах, в чистой воде горных озёр и др.

В порядке выделяют четыре семейства: Пениевые (Peniaceae), Кластериевые (Closteriaceae), Десмидиевые (Desmidiaceae) и Гонатозиговые (Gonatozygaceae) с типичными одноимёнными родами и видами (около 4 000).

Род **Кластерий** (*Closterium* NITZSCH ex RALFS, 1848) (рисунок 1.51) объединяет виды, живущие одиночными клетками или иногда склеенные в пучки. Клетки у большинства видов, изогнуты в форме по-

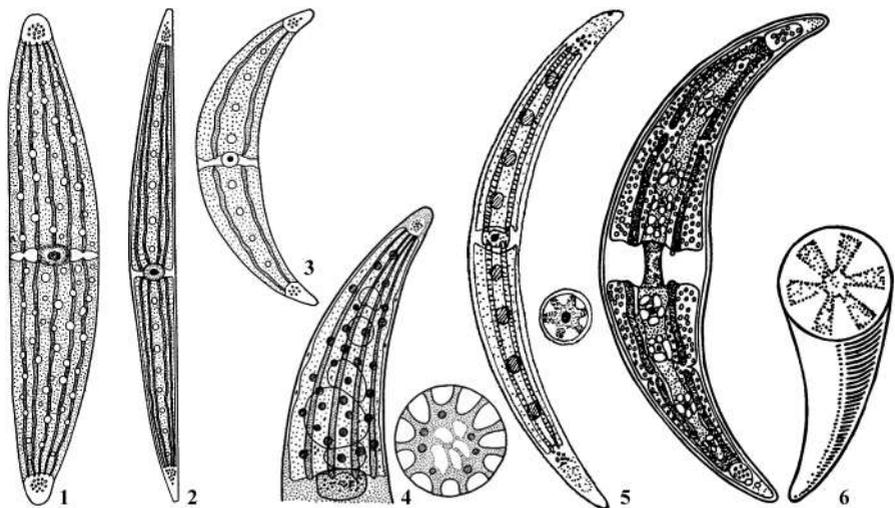


Рисунок 1.51 — Виды рода *Closterium*:

1 — *C. lunula*; 2 — *C. acerosum*; 3 — *C. leibleinii*; 4 — *C. ehrenbergii* (вид клетки сбоку и поперечный разрез клетки); 5 — *C. diana* (вид клетки сбоку и поперечный разрез клетки); 6 — *C. moniliferum* (вид клетки сбоку и схема поперечного разреза клетки)

лумесяца, реже прямые. Перетяжек посередине клетки нет. Оболочка состоит из двух половин, спаянных в плоскости симметрии, гладкая или с продольными штрихами. В каждой полуклетке находится по одному осевому хроматофору, состоящему из нескольких продольных пластинок, радиально расходящихся от общего стержня, расположенного вдоль длинной оси хроматофора, реже беспорядочно разбросаны от 1 до 20 пиреноидов.

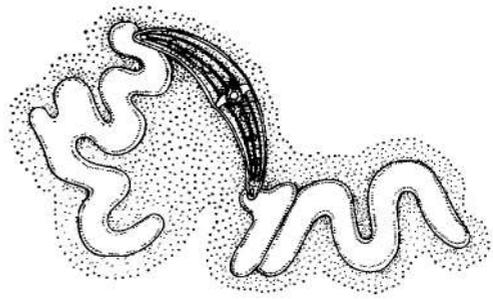


Рисунок 1.52 — Скользящее движение *Closterium* sp. за счёт выделения слизи

Середина клетки клостерия, не занятая хроматофорами, бесцветна и представляет собой цитоплазматический мостик, в котором помещается крупное ядро. На концах клетки размещены по 1—3 вакуоли и поры, выделяющие слизь, за счёт которой осуществляется передвижение водоросли (скользящее передвижение) (рисунок 1.52).

Известно более 300 видов, обитающих в пресноводных водоёмах, широко распространены в водохранилищах, реках, прудах, озёрах и торфяных болотах, среди них К. ланцетовидный (*C. lanceolatum* KÜTZING ex RALFS, 1848), К. чётконосный (*C. moniliferum* EHRENBERG ex RALFS, 1848), К. серповидный (*C. lunula* EHRENBERG & HEMPRICH ex RALFS, 1848), К. малый (*C. parvulum* NÄGELI, 1849).

Род Космарий (*Cosmarium* CORDA ex RALFS, 1848). Виды рода космарий имеют форму двух полукруглых или слегка удлинённых половинок, соединённых перетяжкой (рисунок 1.53). В полуклетках располагаются по одному, реже по два осевых хроматофора. У некоторых видов

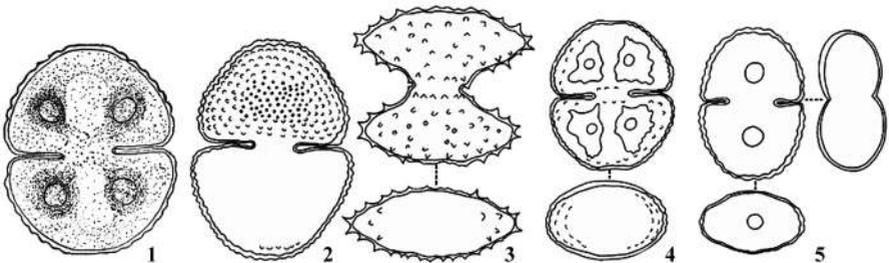


Рисунок 1.53 — Виды рода *Cosmarium*:

1 — *C. botrytis*; 2 — *C. b. var. botrytis*; 3 — *C. furcatum*; 4 — *C. obtusatum*; 5 — *C. speciosum*

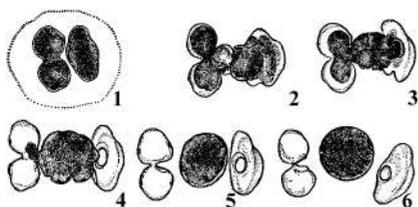


Рисунок 1.54 — Различные стадии конъюгации у *Cosmarium botrytis*:

1 — ранняя стадия (одна клетка лежит боком, другая — в поперечной плоскости, вид сверху); 2 — выработка копуляционного канала и начало копуляции; 3, 4 — слияние содержимого обеих клеток; 5, 6 — формирование зиготы

Повсеместно распространены К. пухловидный (*C. subtumidum* NORDSTEDT in WITTRÖCK, NORDSTEDT & LAGERHEIM, 1889), К. чётковидный (*C. moniliforme* RALFS, 1848), К. Менегини (*C. meneghinii* BRÉBISSEON ex RALFS, 1848), К. зернистый (*C. granatum* BRÉBISSEON ex RALFS, 1848) и др.

Род Стаураструм (*Staurastrum* MEYEN ex RALFS, 1848) (рисунок 1.55) включает большое количество видов одноклеточных водорослей с разнообразной формой клеток — 3—5-угольной, у некоторых — радиальной. Часто углы полуклеток образуют всевозможные

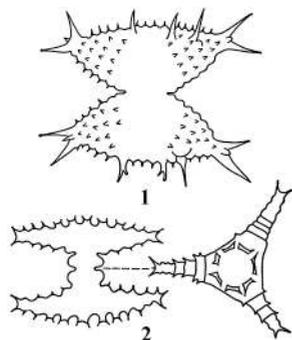


Рисунок 1.55 — Виды рода Стаураструм:

1 — *Staurastrum pelagicum*;
2 — *Staurastrum cyclacanthum*,
справа — вид сверху

выросты. Сбоку она напоминает космария. Оболочка клеток может быть гладкой или, у большинства водорослей, различным образом орнаментирована (гранулы, шипы, зубчики и др.). Хроматофоры обычно осевые, по одному в каждой полуклетке, с лопастями и одним пиреноидом, иногда постенные. Ядро лежит в перешейке. Размножение преимущественно вегетативное (поперечным делением в области перешейка) и половое — конъюгация. Зигота прорастает одним — четырьмя проростками.

Известно около 600 видов стаураструма. Они распространены в различных водоёмах: реках, озёрах, прудах, среди планктона и обрастаний высших водных растений.

космария они постенные, лентовидные и имеют по одному пиреноиду. Ядро находится в перетяжке.

Как и у других представителей класса, конъюгация совершается безжгутиковыми апланогаметами, которые выполняют функцию половых клеток. Гаметы двух клеток сливаются, образуя зиготу (рисунок 1.54).

Обитают космарии в планктоне рек, прудов, в болотах, предпочитают кислые водоёмы с торфяным грунтом.

Известно более 1 000 видов.

Стаураструм служит пищей микроскопическим рачкам. Часто встречаются *S. четырёхрогий* (*S. tetracerum* RALFS ex RALFS, 1848), *S. тонкий* (*S. gracile* RALFS ex RALFS, 1848), *S. удивительный* (*S. paradoxum* MEYEN ex RALFS, 1848) и др.

Контрольные вопросы

1. Каково значение сине-зелёных водорослей в природе и народном хозяйстве?
2. Каковы особенности строения и функции гетероцист и акинет?
3. Охарактеризовать строение клетки протококковых.
4. Какие типы размножения характерны для протококковых?
5. Каково различие между зоо-, аплано-, гемизоо- и автоспорами? Какие из них являются более совершенными и почему?
6. Каковы общие черты в образовании колоний у протококковых и вольвоксовых?
7. Приведите характеристику цикла развития водяной сеточки.
8. Каково теоретическое и практическое значение протококковых водорослей?
9. Охарактеризовать строение клетки вольвоксовых, роль всех её структурных компонентов.
10. Каково строение и размножение ценобиальных форм вольвоксовых?
11. Опишите строение и жизненный цикл вольвокса.
12. Каково значение вольвоксовых в природе и народном хозяйстве?
13. Опишите строение и жизненный цикл улотрикса.
14. В чём заключаются особенности деления клетки и размножения эдогониевых?
15. В чём заключается сходство и различие улотриковых и протококковых водорослей?
16. Каковы особенности строения и размножения хетофорных водорослей?
17. Охарактеризовать особенности строения, размножения и цикла развития сифоновых водорослей на примере бриопсиса и каулерпы.
18. Чем отличается сифональная структура от сифонокладальной?
19. Каковы особенности размножения и смены ядерных фаз у представителей порядка Сифонокладовые?
20. Какие особенности сифоновых позволяют использовать их в качестве модельных объектов при изучении ядерно-цитоплазматических взаимоотношений?

21. Охарактеризовать половой процесс у сеплянок в виде лестничной и боковой конъюгации.

22. Каковы особенности порядков мезотениевых и десмидиевых водорослей?

1.7 Отдел Харовые водоросли (Charophyta)

Харовые (харофиты, лучицы) представляют собой своеобразную высокоорганизованную группу макроскопических пресноводных водорослей, достигающих в высоту 20—30 см, иногда 1—2 м и по внешнему виду похожих на высшие растения — хвощи (рисунок 1.56).

Харофиты имеют мутовчато разветвлённое тело, главная ось которого расчленена узлами на длинные междуузлия. Узел состоит из центральных и нескольких очень коротких одноядерных периферических клеток, из которых развиваются боковые побеги. Междуузлие образовано одной длинной (до 10 см) многоядерной клеткой, часто покрытой корой. Клетки коры берут начало от базальных клеток боковых ветвей соседних узлов, разрастаются и направляются в виде полосок навстречу друг другу, соединяясь посередине междуузлия.

По аналогии с высшими растениями осевые побеги называют «стеблями», а боковые — «листьями». Строение листьев такое же, как и стебля, только клетки междуузлия короткие, а строение коры проще.

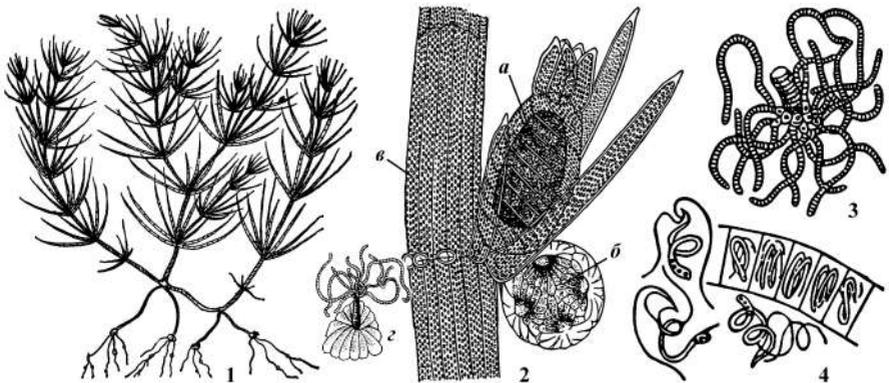


Рисунок 1.56 — *Chara fragilis*:

1 — общий вид таллома молодой водоросли; 2 — органы полового размножения (а — оогоний; б — антеридий; в — «лист»; г — щиток антеридия с манубриумом и сперматогенными нитями); 3 — манубриум со сперматогенными нитями; 4 — участок сперматогенной нити и сперматозоиды

Прикрепление водорослей происходит за счёт бесцветных, нитевидных ризоидов.

Рост стебля верхушечный, неограниченный. Верхушечная клетка расположена в почке, прикрытой мутовками неразвившихся листьев.

В результате деления верхушечной клетки она отчленяет от себя поочередно двояковогнутые и двояковыпуклые клетки, из которых формируются соответственно узлы и междоузлия.

Клетки лучиц покрыты плотной, толстой оболочкой. Внутренний их слой целлюлозный, а наружный состоит из каллозы и пропитан известью. В цитоплазме различают два слоя: постенный тонкий с многочисленными дисковидными хроматофорами и внутренний более толстый с многочисленными ядрами. Внутренний слой цитоплазмы способен двигаться с большой скоростью (1,5—2 мм/мин). Центр клетки занят вакуолью с клеточным соком. Набор ассимиляционных пигментов сходен с таковым у зелёных водорослей (хлорофилл *a* и *b*, каротиноиды). Запасной продукт — крахмал.

Вегетативное размножение осуществляется клубеньками, которые возникают на ризоидах или на погружённых в грунт частях стебля, и отдельными участками таллома.

Половой процесс у харовых оогамный. Органы полового размножения устроены сложно: многоклеточные, крупные, их можно увидеть невооружённым глазом. У обоеполых видов оогонии располагаются в пазухах «листьев», а антеридии — на их внешней стороне.

Антеридии шаровидной формы, в диаметре достигают 0,5 мм, сначала они зелёные, а по мере созревания становятся оранжевыми или красными. Антеридий состоит из 8 щитков, плотно соединённых зазубренными краями. С внутренней стороны на щитке имеется рукоятка — *манубриум* (от лат. manus — рука) с первичной головкой, а на ней 6 вторичных головок, на которых развиваются сперматогенные нити, состоящие из 200—300 клеток. В каждой из них образуется по одному сперматозоиду с двумя жгутиками. При созревании антеридия щитки его разъединяются и сперматозоиды через щели выходят в воду (см. рисунок 1.56).

Оогонии на ножке имеют эллипсоидную форму, длиной до 1 мм, состоят из удлинённой яйцеклетки, окружённой пятью спирально закрученными клетками, сверху с коронкой из 5—10 коротких клеток (рисунок 1.57). Через щели в коронке сперматозоиды проникают в яйцеклетку, и один из них оплодотворяет её. В результате развивается ооспора тёмно-красного цвета, с толстой оболочкой и значительным запасом питательных веществ. После периода покоя ооспора прорастает. Предварительно происходит редукционное деление ядра ооспоры и

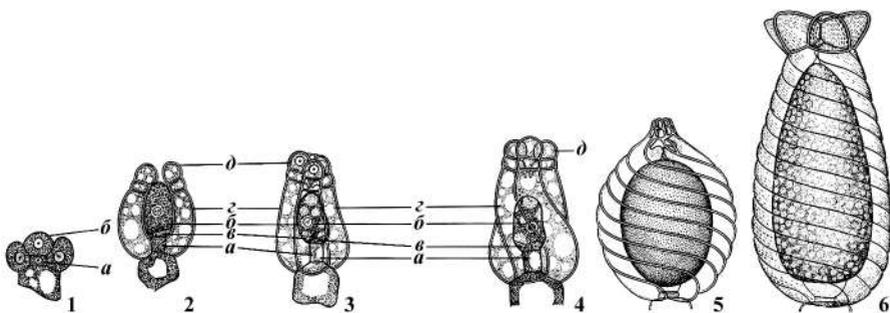


Рисунок 1.57 — Строение оогония харофитов:

1—4 — последовательные стадии образования оогония: 1 — начальная стадия, 2—4 — последующие стадии формирования яйцеклетки и обволакивающих спиральных клеток; 5 — зрелый оогоний нителлы (*Nitella*); 6 — зрелый оогоний хары (*Chara*); *a* — клетка листового узла; *b* — яйцеклетка; *в* — поворотные клетки; *z* — обволакивающие клетки; *d* — клетки коронки

протопласта на две клетки: нижнюю (большую с тремя ядрами) и верхнюю (меньшую с одним ядром). Верхняя клетка вторично делится на две, из одной развивается проросток таллома, а из другой — ризоид.

Харофиты образуют заросли на илистом или песчаном грунте в прудах, озёрах, тихих заводях рек на глубине до 1—5 м и более, предпочитая водоёмы с чистой жёсткой водой, насыщенной растворимыми солями кальция.

Харовые водоросли имеют большое значение в образовании органического вещества в водоёмах, их самоочищении, а также являются своеобразными экологическими нишами и кормовой базой для водных животных. Крупные клетки харофитов служат хорошей моделью для биохимических и физиологических исследований, в частности для изучения проницаемости плазматических мембран, биоэлектрических потенциалов клетки и других процессов.

Класс Харовые (*Charophyceae*)

Все представители (около 300 видов) харовых водорослей объединяются в один класс, в пределах которого выделяют один порядок *Charales*, подразделяемый на два семейства — собственно Харовые (*Characeae*) и Нителловые (*Nitellaceae*).

Род *Хара* (*Chara* LINNAEUS, 1753) включает виды, «стебли» и «листья» которых полностью или частично покрыты корой. «Листья» членистые, линейные, имеют двойной венчик прилистников, иногда однорядный. «Листочки» расположены по 4 и более в каждом листовом узле. Растения одно- и двудомные. У одноимённых видов оогоний с

коронкой, состоящей из 5 клеток, расположен над антеридием, что является характерным признаком рода (см. рисунок 1.56).

Известно более 200 видов, распространённых в чистых пресных и солоноватых водоёмах различных типов на всём земном шаре, кроме Антарктиды. Широко распространённые виды; *X. ломкая* (*Ch. fragilis* A. N. DESVAUX in J. LOISELEUR DESLONGSCHAMPS, 1810), *X. обыкновенная* (*Ch. vulgaris* LINNAEUS, 1753), *X. грубая* (*Ch. rudis* (A. BRAUN) H. VON LEONHARDI, 1864), *X. нитчатая* (*Ch. filiformis* H. HERTZSCH, 1855) и др.

Род Нителла (*Nitella* C. AGARDH, 1824) объединяет виды, у которых «стебли» и «листья» без коры, отсутствуют прилистники (рисунок 1.58). «Листья» правильно одно- и многократно вильчатые, реже простые. Антеридии образуются на вершине члеников и развилках «листа», между его ветвлениями. Оогонии с 10-клеточной коронкой у однодомных видов располагаются по одному или по несколько непосредственно над антеридием, у двудомных — на женских экземплярах.

Известно около 200 видов нителлы. Растут преимущественно на мягких илистых грунтах в чистой спокойной воде, реже в водоёмах с песчаным грунтом. Очень чувствительны к загрязнению окружающей среды. Могут служить растениями-индикаторами.

Широко распространены *N. гибкая* (*N. flexilis* (LINNAEUS) C. AGARDH, 1824), *N. тусклая* (*N. opaca* (C. AGARDH ex BRUZELIUS) C. AGARDH, 1824), *N. стройная* (*N. gracilis* (J. E. SMITH) C. AGARDH, 1824) и др.

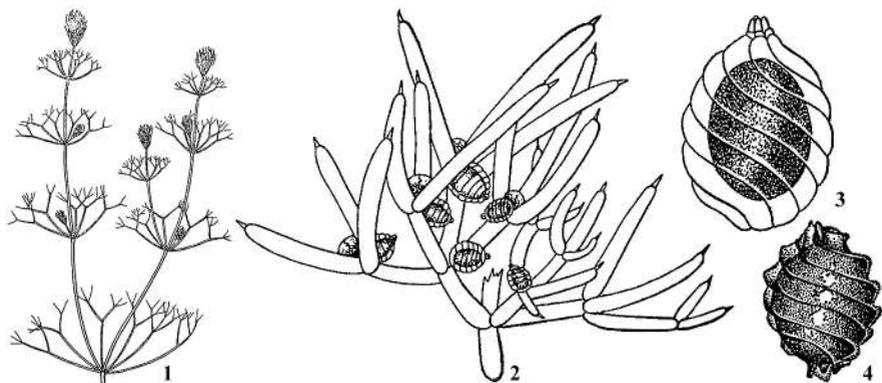


Рисунок 1.58 — *Nitella mucronata*:

1 — общий вид таллома; 2 — плодоносящие «листья»; 3 — оогоний; 4 — ооспора

Контрольные вопросы

1. Какие признаки в организации харовых подтверждают высокую организацию водорослей этого отдела?
2. Охарактеризовать строение таллома и органов полового размножения харовых водорослей.
3. Приведите схему цикла развития харофитов.
4. Каковы возможные филогенетические связи харовых с зелёными водорослями?
5. Каково значение харовых в природе и хозяйственной деятельности человека?

1.8 Отдел Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta, Diatomeae*)

Отдел объединяет микроскопические одноклеточные и колониальные формы, имеющие покровы в виде кремнезёмного панциря, который плотно примыкает к наружному уплотнённому слою протопласта клетки — *плазмалемме*. Панцирь состоит из двух половинок, надевающихся друг на друга, как крышка на коробку (рисунок 1.59). Наружная, бóльшая часть панциря (*эпитека*) находит своими краями на внутреннюю половину — *гипотеку*. Эпитека и гипотека имеют створки с загнутыми краями (загибами), к которым прилегают поясковые ободки в форме колец. Они образуют боковые стороны панциря. Поясковый ободок эпитеки плотно прилегает к пояску гипотеки, образуя закрытый панцирь. У многих диатомей между загибом створки и поясковым ободком образуется от одного до нескольких вставочных ободков, имеющих большое био-

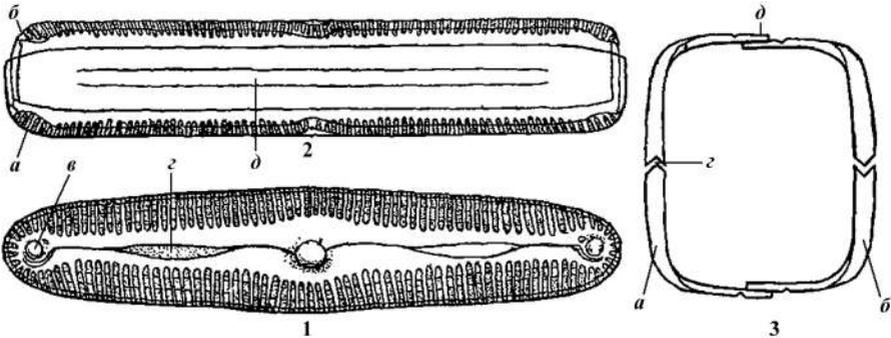


Рисунок 1.59 — Панцирь *Pinnularia viridis*:

- 1 — панцирь со створки; 2 — панцирь с пояска; 3 — поперечный разрез панциря;
а — эпитека; б — гипотека; в — узелок; г — шов; д — поясок

логическое значение, так как они способствуют увеличению объёма клетки и её росту (рисунок 1.60).

При работе с диатомеями их принято изучать в двух ракурсах — со створки и с пояска.

Створки отличаются сложной структурой, пронизаны многочисленными порами и камерами. У более примитивных форм поры расположены бессистемно, хотя встречается кольцевое расположение в виде полос, штрихов. Постепенное перемещение пор от центра к периферии способствует образованию центрального, или осевого поля, когда бесструктурная часть проходит по оси створки.

В створках панциря некоторых диатомей отмечены одна-две слизевые поры, через которые выделяется слизь, способствующая прикреплению водорослей к субстрату и образованию колоний в виде цепочек, лент, звёздочек, кустиков и др. Кроме того, в створках имеются мелкие (*ареолы*) и крупные (*камеры*) отверстия, через которые клетка сообщается с внешней средой. Кроме обозначенных структур у большинства диатомовых водорослей на внешней и внутренней поверхностях створок отмечены различные выросты, выпуклости, шипы, бороздки, рёбра, щетинки и др. У подвижных форм вдоль медиальной линии образуются щель или канал — *шов* и утолщения — *узелки*: два полярных и один центральный, в которых проходят вертикальные каналы (см. рисунок 1.59). Через щель происходит выделение слизи и постоянная циркуляция цитоплазмы, благодаря этому осуществляется реактивное передвижение водоросли.

Развитие порового аппарата панциря диатомей имеет важное биологическое значение. Наличие пор обеспечивает обмен веществ между протопластом клетки и окружающей средой, уменьшает массу панциря, способствует передвижению и парению планктонных форм в воде.

Цитоплазма располагается в клетке тонким постенным слоем или скапливается в центре, где помещаются диплоидное ядро, хроматофоры и вакуоли. Хроматофоры имеют вид жёлтых либо жёлто-бурых (за счёт хлорофиллов *a* и *c*, каротина, ксантофилла, диатомина) пластинок,

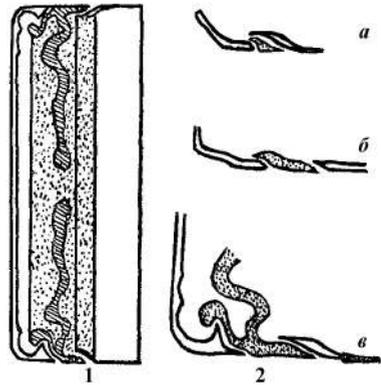


Рисунок 1.60 — Вставочные ободки у *Grammatophora maxima*:

1 — половина панциря с двумя вставочными ободками и одной септой (вид с пояска); 2 — три последовательные стадии (*a*, *б*, *в*) развития восточного ободка с септой

зёрен, дисков. Мёртвые клетки диатомей обесцвечиваются или становятся зелёными, поскольку бурые пигменты быстро растворяются в воде, а зелёные сохраняются дольше. Продукты ассимиляции — масло, волутин, хризаламинарин.

Диатомеи размножаются вегетативно и половым путём (рисунок 1.61).

Вегетативное размножение осуществляется делением клетки на две половинки. Перед делением масса протопласта увеличивается в объёме, вследствие чего эпитека и гипотека панциря расходятся. При этом вначале митотически делится ядро, а затем весь протопласт. Каждая новая клетка получает одну створку панциря, являющуюся эпитекой, а гипотека достраивается каждой клеткой. Таким образом, образовавшиеся клетки отличаются по размерам: одна клетка, получившая эпитеку, сохраняет размеры материнской клетки, а другая, получившая материнскую гипотеку, ставшую в новой клетке эпитекой, уменьшается. В результате последующих делений размеры клеток в популяции прогрессивно сокращаются. Уменьшению размеров клеток диатомей при вегетативном размножении препятствуют прежде всего увеличение их в результате полового процесса, а также возможность раздвигания частей панциря благодаря тому, что они не срастаются, а сочленяются между собой подвижным механизмом, напоминающим сустав.

Бесполое размножение у диатомей не отмечено, хотя у многих планктонных представителей обнаружены микроспоры по 8—16 и более в клетке, со жгутиком и без него, с хроматофорами и бесцветные, природа которых до настоящего времени не выяснена.

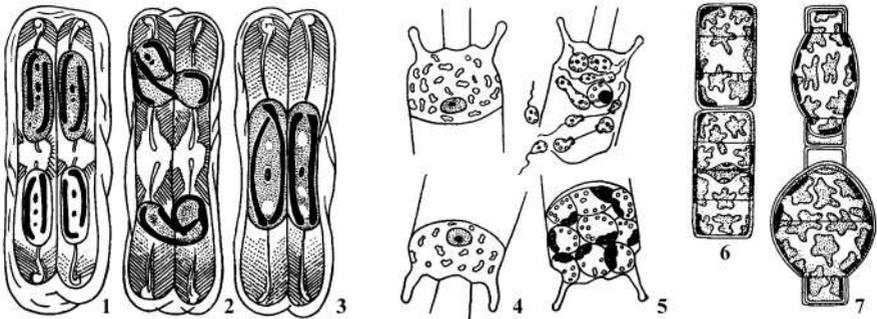


Рисунок 1.61 — Половой процесс (1—5) и образование аукоспор (6—7) у диатомей:

1—3 — анизогамный половой процесс у *Pinnularia sp.*; 4—5 — оогамный половой процесс у *Biddulphia mobilensis*; 6 — *Melosira varians* со стороны пояса; 7 — образование аукоспор у *Melosira varians*

У диатомей половой процесс может быть изо-, гетеро- (анизо-) и оогамным. При изо- и анизогамии (у пеннатных водорослей) две сближившиеся клетки выделяют слизь, в каждой из которых ядро редуционно делится на четыре гаплоидных ядра. Затем у одних видов дегенерируют три ядра, а у других — два. В первом случае протопласт каждой клетки становится гаметой, во втором — образует две гаметы. Гаметы, амёбообразно двигаясь, выползают из раздвинувшихся створок панциря, копулируют и образуют зиготу. У видов с одной гаметой в клетках наблюдается половой процесс изогамия, с двумя гаметами — физиологическая анизогамия.

В случае анизогамии в каждой клетке одна гамета неподвижна, другая (мужская) способна к амёбообразным движениям. Мужские гаметы переползают к неподвижным, в результате слияния которых образуются две зиготы. Они быстро растут, увеличиваются в размерах и превращаются в *ауксоспоры* (от лат. *auxi* — расширять, увеличивать) (см. рисунок 1.61). В конце роста она становится крупнее исходной клетки, принимает типичную для вида форму. У неё вырабатывается кремнезёмная оболочка. При изо- и анизогамном процессах происходит не размножение, а лишь «омоложение» и восстановление размеров клеток.

У центрических диатомей обнаружен оогамный половой процесс. В одних клетках образуется четыре сперматозоида, в других также происходит редуционное деление ядра, но в клетке при этом остаётся только одно жизнеспособное ядро. Эта клетка соответствует оогонию с одной яйцеклеткой. Свободноплавающие сперматозоиды проникают в оогоний и оплодотворяют эту клетку. Зигота одевается плотной оболочкой и превращается в ауксоспору. У ряда видов ауксоспорообразование происходит за счёт автогамии, т. е. после мейоза жизнеспособными остаются два ядра, которые и сливаются внутри своей клетки.

Таким образом, в цикле развития диатомей доминирует диплоидная фаза, гаплоидны лишь гаметы.

У некоторых видов образуются *покоящиеся споры*, чему предшествуют или обильная вегетация вида, или наступление неблагоприятных условий. При этом протопласт сжимается, округляется, вырабатывает новые по структуре и строению створки и выпадает из материнского панциря (рисунок 1.62). В каждой клетке развивается обычно только одна спора. После периода покоя она, подобно ауккоспоре, увеличивается в объёме и даёт начало новой клетке, вдвое превышающей исходную.

У представителей многих родов покоящиеся споры возникают периодически как обычное явление в жизненном цикле.

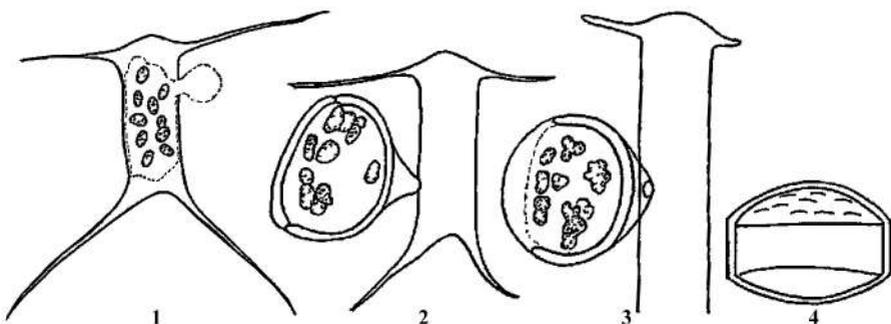


Рисунок 1.62 — Последовательные стадии (1—4) образования покоящейся споры у *Chaetoceros heterovalvatus*

Диатомовые обитают в планктоне и бентосе морских и пресных вод и часто встречаются в обрастаниях высших растений, камней и других подводных предметов в виде буроватого налёта. Некоторые виды обитают в верхних слоях почвы, на влажных скалах, в горячих источниках, на снегу.

В основу систематики диатомовых положены морфология панциря и прежде всего характер расположения структурных элементов (ареолы, альвеолы) на створках. Кроме того, принимаются во внимание некоторые особенности размножения, характер местообитания и другие критерии. Это позволяет устанавливать родственные связи между таксонами внутри отдела, включающего два класса: Центрические (*Centrophyceae*) и Пеннатные (*Pennatophyceae*) диатомеи.

Класс Центрические диатомеи (*Centrophyceae*)

Класс Центрические диатомеи объединяет одноклеточные или колониальные формы, у которых клетки имеют радиальную симметрию, содержат многочисленные хроматофоры в виде дисков, зёрен или мелких пластинок. Характерными особенностями являются отсутствие активной подвижности (панцирь у них без шва) и оогамный половой процесс. Центрические диатомеи — в основном морские формы.

Класс Центрические диатомеи включает пять порядков, различающихся главным образом формой панциря и очертаниями створок.

Порядок Косцинодисковые (*Coscinodiscales*). У представителей порядка клетки одиночные или соединены в нитевидные колонии. Панцирь линзовидный, эллипсоидный, шаровидный или цилиндрический. Створки круглые, иногда со вставочными ободками.

Структура стенки створок представлена ареолами и рёбрами, а также различного рода выростами. Порядок Косцинодисковые включает четыре семейства и много родов.

Род Мелозира (*Melosira* C. AGARDH, 1824) включает водоросли, клетки которых соединены створками с помощью слизи или шипами в плотные нитевидные колонии (рисунок 1.63). Панцирь цилиндрический, бочонковидный, реже эллипсоидный при почти шаровидный. Диск створки плоский или выпуклый, иногда по краю с тонкой кольцевой пластинкой (киль). Многие виды на загибе створки имеют кольцевую бороздку. Хроматофоры многочисленные, пластинчатые.

Известно более 100 видов, распространённых в планктоне и бентосе пресных, солоноватых и морских водоёмов. Чаще других встречаются *M. зернистая* (*M. granulata* (EHRENBERG) RALFS in PRITCHARD, 1861), *M. изменчивая* (*M. varians* C. AGARDH, 1827), *M. исландская* (*M. islandica* O. F. MÜLLER, 1906), *M. итальянская* (*M. italica* (EHRENBERG) KÜTZING, 1844) и др.

Род Циклотелла (*Cyclotella* (KÜTZING) BRÉBISSEON, 1838) включает одиночные клетки, реже они соединены слизью или щетинками в рыхлые или плотные цепочки; очень редко клетки заключены в слизистые шнуры или расположены по периферии шаровидной или бесформенной массы слизи. Панцирь дисковидный. Створки круглые, тангентально-, радиально- или концентрически-волнистые. Краевая зона имеет радиально-простые или сложные штрихи, которые разделены рёбрами (рисунок 1.64).

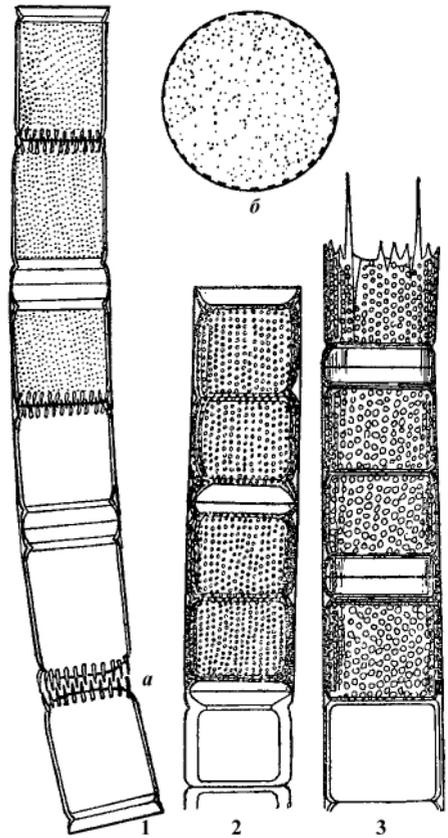


Рисунок 1.63 — Виды рода *Melosira*:

- 1 — *M. italica* (а — колония; б — створка);
2 — *M. islandica*; 3 — *M. granulata*

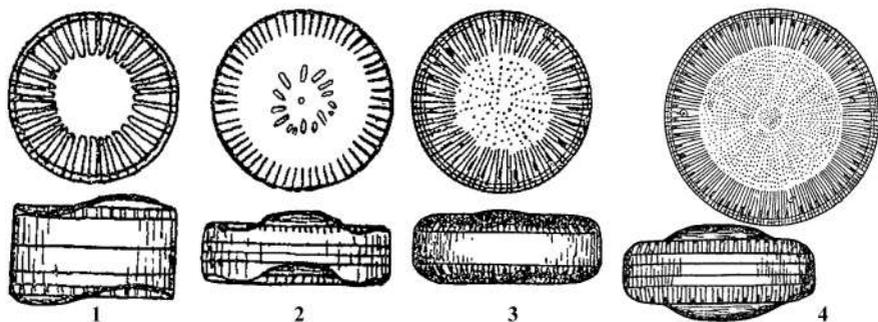


Рисунок 1.64 — Виды рода *Cyclotella*:

1 — *C. meneghiniana*; 2 — *C. stelligera*; 3 — *C. comta*; 4 — *C. bodanica*; сверху — вид со створки и внизу — вид с пояски

Центральное поле с радиальными или рассеянными точками или бесструктурное. Хроматофоры многочисленные, пластинчатые, прилегают к створкам.

Известно более 150 видов, распространённых преимущественно в планктоне пресных, реже солоноватых водоёмов, очень редко в морях. Наиболее часто встречаются Ц. Кютцинга (*C. kützingiana* CHAUVIN in A. SCHMIDT, 1900), Ц. глазковая (*C. ocellata* PANTOCSEK, 1901), Ц. украшенная (*C. comta* (EHRENBERG) KÜTZING, 1849), Ц. Менегини (*C. meneghiniana* KÜTZING, 1844), Ц. баденская (*C. bodanica* EULENSTEIN ex GRUNOW, 1878) и др.

Класс Перистые, или Пеннатные диатомеи (Pennatophyceae)

Класс включает одноклеточные и колониальные формы. Клетки линейные или ланцетовидные, реже эллипсовидные или округлые, с двусторонней симметрией (через их створки можно провести одну-две плоскости симметрии), часто со вставочными ободками и септами. Встречаются асимметричные панцири. Створки обычно имеют штриховатую, ребристую или другую структуру. Ареолы располагаются поперёк створки параллельными рядами, которые у полюсов несколько сходятся или радиально расходятся к её краям. По продольной оси створки проходит бесструктурная узкая полоса — осевое поле, прерывающее ареолы или штрихи и рёбра. У большинства видов вдоль середины осевого поля расположен щелевидный шов.

Пеннатные диатомеи — пресноводные и морские формы, обитающие в бентосе на различных субстратах, и только единичные виды планктонные. Класс Пеннатные диатомеи филогенетически моложе

центрических, окончательно он сформировался в конце миоцена. Более молодыми и совершенными считаются виды, у которых панцирь со швом. Отсутствие или наличие швов является критерием для выделения порядков — бес-, одно-, двух- и каналшовные.

Порядок Бесшовные (*Araphales*). Порядок объединяет одиночные и колониальные водоросли, в створках панциря которых отсутствует щелевидный шов. В порядке два семейства: Фрагиляриевые (*Fragilariaceae*) и Табелляриевые (*Tabellariaceae*) и около 30 родов.

Род Фрагилярия (*Fragilaria* **LYNGBYE, 1819**) одноимённого семейства объединяет виды, образующие длинные лентовидные колонии, соединяясь слизью или шипиками, расположенными по краю створки (рисунок 1.65). Панцирь с пояска удлинённо-четырёхугольный или линейный. Створки от узколинейных до ланцетных, часто расширенных посередине с поперечными штрихами, иногда волнистые.

Известно около 100 видов. Наиболее часто встречаются Ф. кро- тонская (*F. crotonensis* **KITTON, 1869**), Ф. короткоштриховая (*F. brevistriata* **GRUNOW in VAN HEURCK, 1885**), Ф. капюшоная (*F. capucina* **DESMAZIÈRES 1830**), Ф. вздутая (*F. inflata* (**HEIDEN**) **HUSTEDT, 1931**), Ф. средняя (*F. intermedia* **GRUNOW in VAN HEURCK, 1881**) и др.

Род Астерионелла (*Asterionella* **HASSALL, 1850**) включает виды, обитающие в планктоне морей и пресных водоёмов. Они образуют колонии в виде изящной звёздочки. Каждая клетка представляет собой тонкую палочку со слегка расширенными концами (рисунок 1.66). Панцирь тонкий, с пояска линейный. Вставочные ободки и септы отсутствуют. Хроматофоры мелкие, пластинчатые или зернистые.

На панцире штрихи слабые, параллельные расположены поперёк створки. Клетки, соединённые только уголками, форми-

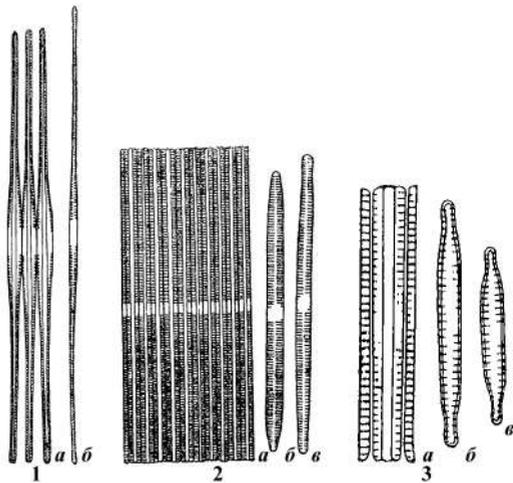


Рисунок 1.65 — Виды рода *Fragilaria*:

- 1 — *F. crotonensis* (а — колония б — створка);
- 2 — *F. capucina* (а — колония б, в — створки);
- 3 — *F. intermedia* (а — с пояска б, в — со створки)

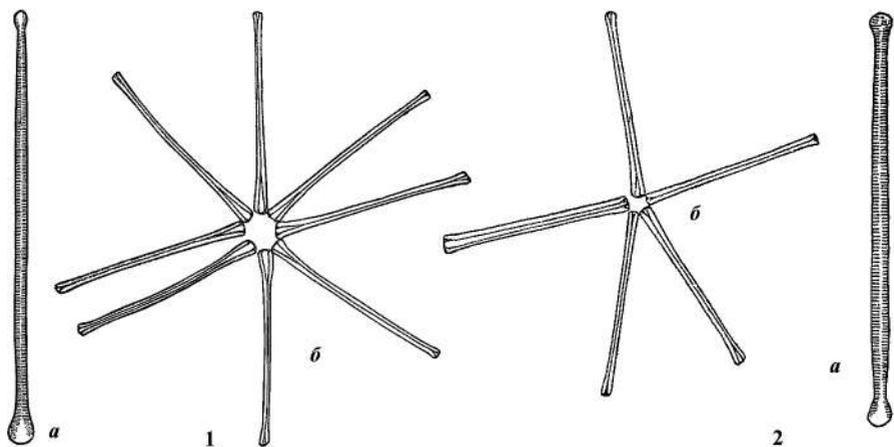


Рисунок 1.66 — Виды рода *Asterionella*:

1 — *A. formosa* (а — створка; б — колония); 2 — *A. gracillima* (а — створка; б — колония)

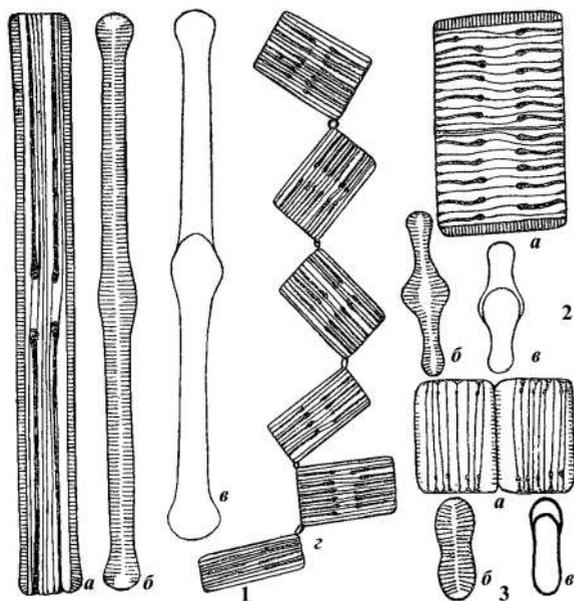


Рисунок 1.67 — Виды рода *Tabellaria*:

1 — *T. fenestrata* (а — панцирь с пояса; б — панцирь со створки; в — септа; з — колония); 2 — *T. flocculosa* (а — панцирь с пояса; б — панцирь со створки; в — септа); 3 — *T. binialis* (а — панцирь с пояса; б — панцирь со створки; в — септа)

руют колонии в виде звёздочек.

Известно около 25 видов, встречающихся преимущественно среди планктона морей. В пресноводных водоёмах известны *A.* складная (*A. formosa* HASSALL, 1850) и *A.* грациознейшая (*A. gracillima* (HANTZSCH) HEIBERG, 1863), распространённые в России, Европе и Северной Америке.

Род **Табеллярия** (*Tabellaria* EHRENBERG ex KÜTZING, 1844) (рисунок 1.67) одноимённого семейства имеет клетки, соединённые в ленто- или зигзаговид-

ные цепочки. Панцирь со стороны пояска прямоугольный, со вставочными ободками и септами. Створки линейные, на концах или посередине расширенные. Поперечные штрихи тонкопунктирные.

Известно почти 40 видов табеллярий, распространённых в основном в пресных, реже солоноватых водах. Наиболее часто встречается *T. продырявленная* (*T. fenestrata* (LYNGBYE) KÜTZING, 1844).

Род Диатома (*Diatoma* BORY DE ST-VINCENT, 1824) (рисунок 1.68) имеет колонии, схожие с колониями табеллярии, но клетки с пояска удлинённо-прямоугольные, часто со вставочными ободками и без септ. У диатом клетки соединены в лентовидные колонии, иногда в звёздчатые. Если клетки смыкаются только концами створки, то возникают зигзагообразные цепочки. Панцирь диатом с пояска линейный, с прямыми углами, иногда имеются вставочные ободки, септы отсутствуют. Створки по форме от эллиптических до линейных, их структура состоит из поперечных грубых рёбер и нежных поперечных штрихов. Осевое поле нитевидное, едва заметное. Римопортулы располагаются на концах створки. Хроматофоры мелкие, зернистые, многочисленные. Нередко встречаются в обрастаниях пресных водоёмов, виды преимущественно бентические.

Род насчитывает около 200 видов. Чаще встречаются *Д. обыкновенная* (*D. vulgaris* BORY DE SAINT-VINCENT, 1824), *Д. обоюдоострая* (*D. anceps* (EHRENBERG) KIRCHNER, 1878), *Д. зимняя* (*D. hiemale* (EHRENBERG) CLEVE-EULER, 1953).

Род Синедра (*Synedra* EHRENBERG, 1830) содержит виды, клетки которых живут одиночно или соединены в пучковидные колонии (рисунок 1.69). Панцирь с пояска прямой, палочковидный, со створки — от линейного до ланцетного, на концах часто суженный, с поперечными

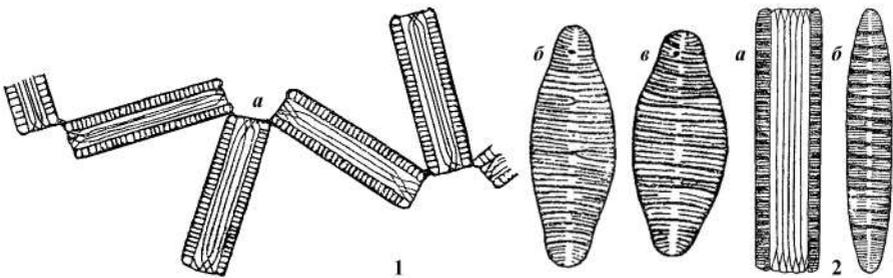


Рисунок 1.68 — Виды рода *Diatoma*:

1 — *D. vulgaris* (a — колония; б, в — вид со створки); 2 — *D. hiemale* (a — вид с пояска; б — вид со створки)

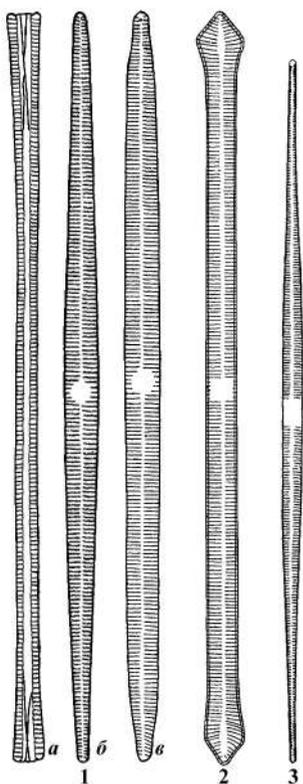


Рисунок 1.69 — Виды *Synedra*:

1 — *S. ulna* (а — с пояска; б, в — со створки); 2 — *S. capitata*;
3 — *S. acus*

штрихами. Большинство синедр на одном или обоих концах имеют по слизистой поре. Клетки свободно плавают или прикреплены к субстрату.

Известно более 100 видов синедры. Наиболее распространены в пресных водоёмах С. игольчатая (*S. acus* KÜTZING, 1844), С. головчатая (*S. capitata* EHRENBERG, 1836), С. локтевая (*S. ulna* (NITZSCH) EHRENBERG, 1832).

Порядок Одношовные (Monogaphales). Порядок включает виды, у которых на нижней стороне створки имеется шов, расположенный по её продольной оси, а верхняя створка без шва, но с продольным гладким осевым полем. Обе створки с поперечными рёбрами, чередующимися с поперечными рядами ареол.

Клетки обычно одиночные, прикрепляющиеся к субстрату нижней створкой или студенистыми ножками, реже они собраны в лентовидные колонии. Порядок содержит одно семейство Ахнантовые (Achnanthesaceae) и пять родов, как ископаемых, так и современных.

Род Ахнантес (*Achnanthes* BORY DE SAINT-VINCENT, 1822) имеет одиночные

клетки или в виде лентовидных и кустиковидных колоний, прикреплённых к субстрату слизистыми ножками или всей поверхностью нижней створки (рисунок 1.70). Панцирь изопольный, изогнутый по продольной оси, без вставочных ободков и септ. Нижняя створка со швом, шов нитевидный прямой, реже S-образно изогнутый; верхняя створка без шва, только с осевым полем, прямым или реже S-образно изогнутым. На верхней створке сбоку на месте срединных штрихов (редко на обеих створках) иногда имеется подковообразное пятно.

Структура створок состоит из простых (в отдельных случаях двойных) пунктирных, реже гладких, большей частью тонких штрихов или из рядов грубых ареол. Хроматофоры представлены в виде одной-двух пластинок, прилегающих к верхней створке, или двух-четырёх пласти-

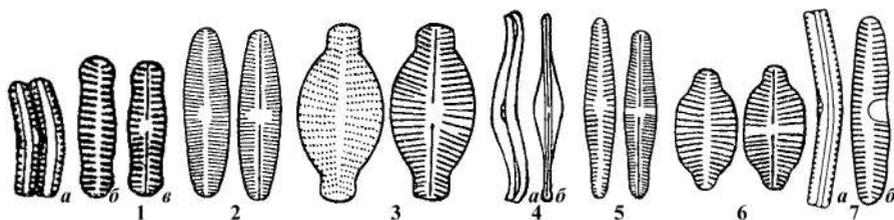


Рисунок 1.70 — Виды рода *Achnanthes*:

- 1 — *A. nodosa* (a — с пояска; б, в — со створки); 2 — *A. linearis*; 3 — *A. laterostrata*;
 4 — *A. gracillima* (a — с пояска; б — со створки); 5 — *A. affinis*; 6 — *A. exigua*;
 7 — *A. lanceolata* (a — с пояска; б — со створки)

нок, расположенных на поясковой стороне. Реже встречаются многочисленные хроматофоры мелкой, зернистой структуры.

Виды рода широко распространены в обрастаниях пресных, солоноватоводных и морских водоёмов всех типов, особенно на орошаемых скалах и влажных мхах. Известно более 200 видов рода Ахнантес. В России чаще встречаются *A. сходный* (*A. affinis* GRUNOW in CLEVE & GRUNOW, 1880), *A. изящнейший* (*A. gracillima* HUSTEDT, 1927), *A. ширококлювый* (*A. laterostrata* HUSTEDT, 1933), *A. линейный* (*A. linearis* (W. SMITH) GRUNOW in CLEVE & GRUNOW, 1880), *A. узловатый* (*A. nodosa* CLEVE, 1900), *A. небольшой* (*A. exigua* GRUNOW in CLEVE & GRUNOW, 1880) и др.

Род Кокконеис (*Cocconeis* EHRENBERG, 1836) объединяет виды, клетки которых имеют эллипсоидную форму и прикрепляются к субстрату всей плоскостью нижней створки, снабжённой прямым нитевидным швом. Верхняя створка без шва с прямым линейным или ланцетным осевым полем. Панцирь изопольный, без вставочных ободков и септ, иногда с периферическим кольцом рудиментарных камер (рисунок 1.71). Продольная и центральные оси панциря прямые, поперечная согнутая.

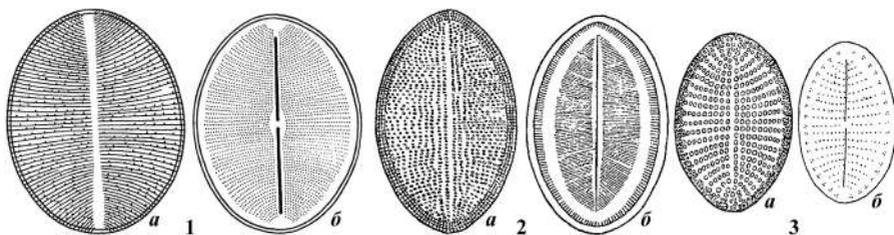


Рисунок 1.71 — Виды рода *Cocconeis*:

- 1 — *C. pediculus*; 2 — *C. placentula* var. *intermedia*; 3 — *C. scutellum*; a, б — верхняя и нижняя створки соответственно

Структура створок состоит из поперечных пунктирных, реже гладких штрихов или рядов ареол; точки и ареолы часто образуют также продольные прямые или волнистые ряды. Хроматофор в виде пластинки с лопастными или рассечёнными краями прилегает к верхней створке.

Известно около 150 видов, распространённых в пресных, морских и солоноватых водоёмах, часть из них — ископаемые. Виды рода Коконеис преимущественно эпифиты в обрастаниях на водорослях и высших водных растениях. Чаще распространены К. блиновидный (*C. placentula* EHRENBERG, 1838), К. дисковатый (*C. disculus* (SCHUMANN) CLEVE in CLEVE & JENTZSCH, 1882), К. тюменский (*C. thumensis* A. MAYER, 1919), К. Скворцова (*C. skvortzowii* (SKVORTZOV) SHESHUKOVA-PORETZKAYA, 1962).

Порядок Двухшовные (Diphyales). Порядок объединяет водоросли, у которых панцирь имеет простой или сложный шов на обеих створках. Панцирь изо-, реже гетеропольный, иногда с камерами вдоль краёв ободка. Створки в очертаниях линейные, эллипсоидные, изредка изогнутые S-образно. Структура стенки обеих створок одинаковая, представлена штрихами и рёбрами или ареолами, расположенными поперечными рядами. Представители порядка живут большей частью одиночно, реже колониями в виде лент или кустиков.

Этот обширный порядок разделён на три семейства, центральным из которых является семейство Навикуловые (Naviculaceae). Это одно из наиболее обширных семейств диатомей. Клетки у навикуловых одиночные или образуют кустиковидные колонии. Панцирь с пояска удлиненно-четырёхугольной формы. Створки линейные, ланцетные, эллиптические, прямые, сигмоидные или дорсовентральные, с разнообразной формой концов. Семейство богато родами и видами, обитающими в морях, пресных и солоноватых водоёмах, обычно в сублиторали.

Меньшее значение имеет семейство Гомфоцимбеловые (Gomphosymbellaceae). У представителей этого семейства клетки одиночные или образуют кустиковидные колонии, прикреплённые к субстрату студенистыми ножками. Панцирь с пояска линейный, клиновидный или эллиптический. Створки линейно-ланцетные, ладьевидные или полулунные, слегка асимметричные по продольной или поперечной оси. Шов обычно слегка изогнутый. Семейство включает 6 родов.

Род Пиннулярия (*Pinnularia* EHRENBERG, 1843) включает одноклеточные подвижные виды (рисунок 1.72). Клетки симметричные, одиночные, реже соединённые в ленты, прямоугольные с пояска и линейно-эллипсоидные и ланцетные со створки. Концы створок тупые,

округлые, вытянутые, клювовидные или головчатые. Поперечные рёбра являются перегородками внутренних камер створки, которые сообщаются между собой и со швом. У мелких форм рёбра очень тонкие, гладкие, похожи на штрихи. Шов простой, нитевидный или двухконтурный, цельный, прямой или изогнутый с хорошо развитыми центральным и концевыми узлами в виде светлых кружков.

Два пластинчатых хроматофора расположены вдоль поясковых сторон клетки. Они по одному располагаются вдоль стенки каждой створки и имеют различный вид при рассмотрении со створки и с пояска.

Известно более 500 видов пиннулярий (часть видов ископаемые), распространённых преимущественно в прибрежной зоне и на дне пресных, реже солоноватых и морских водоёмов. Широко распространены П. большая (*P. major* (KÜTZING) CLEVE), П. зелёная (*P. viridis* (NITZSCH) EHRENBERG, 1843), П. горбатая (*P. gibba* (EHRENBERG) EHRENBERG, 1843), П. перетянутая (*P. mesolepta* (EHRENBERG) W. SMITH, 1853) и др.

Род **Навикула** (*Navicula* BORY DE SAINT-VINCENT, 1822) (рисунок 1.73) имеет клетки большей частью одиночные, реже собраны в лентовидные или кустистые колонии; прямоугольные с пояска и лодочковидные, эллипсовидные, ланцетовидные или линейные, реже ромбические со створки. Концы закруглённые, заострённые, тупые, оттянутые, клювовидные или головчатые. В середине створки щелевидный шов с центральным и двумя концевыми узелками. Очень редко шов может быть смещён к краю створки. Осевое поле линейное или ланцетное, часто есть центральное поле. В клетке два (редко один) пластинчатых хроматофора, прилегающих к пояску.

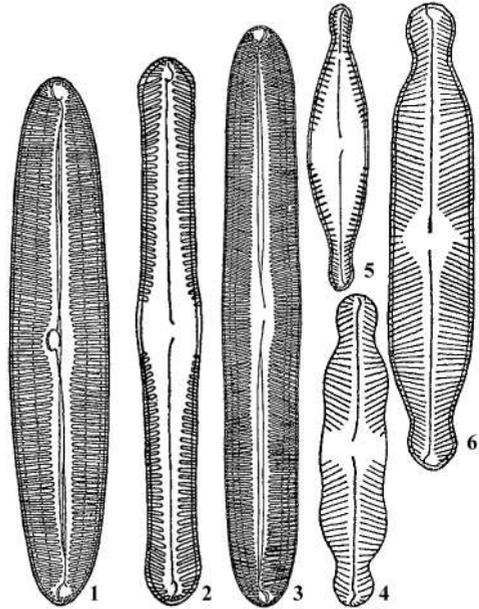


Рисунок 1.72 — Панцирь видов рода *Pinnularia* со створки:

- 1 — *P. viridis*; 2 — *P. gibba*; 3 — *P. major*;
4 — *P. mesolepta*; 5 — *P. braunii*;
6 — *P. interrupta*

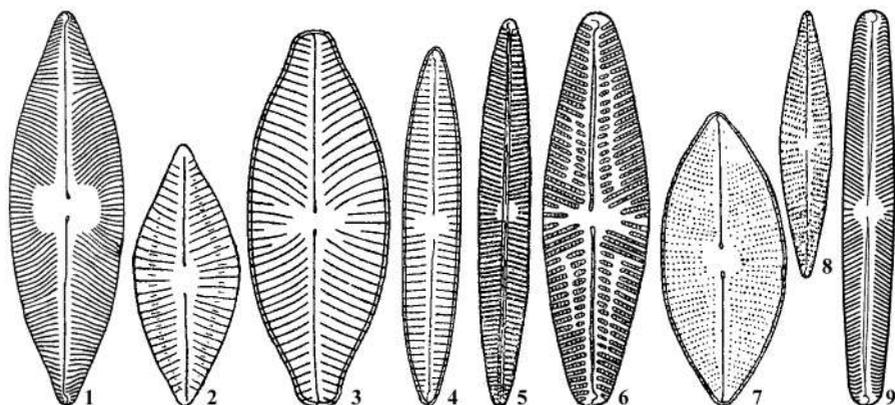


Рисунок 1.73 — Виды рода *Navicula* (вид со створки):

- 1 — *N. elegans*; 2 — *N. compositestriata*; 3 — *N. gastrum*; 4 — *N. gracilis*;
 5 — *N. pseudogracilis*; 6 — *N. lacus*; 7 — *N. lacustris*; 8 — *N. lanceolata*;
 9 — *N. oblonga*

Известно более 1 100 видов навикул. Наиболее распространёнными в водоёмах разного типа являются Н. брюшная (*N. gastrum* (EHRENBERG) KÜTZING, 1844), Н. венгерская (*N. hungarica* GRUNOW, 1860), Н. грациозная (*N. gracilis* EHRENBERG, 1832), Н. ланцетная (*N. lanceolata* (C. AGARDH) KÜTZING, 1844), Н. продолговатая (*N. oblonga* (KÜTZING) KÜTZING, 1844), Н. светло-зелёная (*N. viridula* (KÜTZING) EHRENBERG, 1836) и др.

Род Гомфонема (*Gomphonema* EHRENBERG, 1832) (рисунок 1.74) включает водоросли, имеющие клетки одиночные, прикреплённые к субстрату студенистыми ножками, реже слагаются в ветвистые колонии. Панцирь клиновидный с пояска. Створки асимметричные по отношению к поперечной оси, булавовидные, ланцетные, часто перешнурованные; концы створок закруглённые, головчатые, иногда заострённые. Шов нитевидный или широкий.

Гомфонемы растут на камнях, водных растениях, сваях и других предметах целыми подушками в быстро текущих реках, на порогах, у водопадов, в полосе морского или озёрного приобья и менее обильно — в медленно текущих водах, чаще у самой их поверхности.

Род содержит более 100 видов, преимущественно пресноводных. Часть видов ископаемые. Чаще других встречаются Г. оливково-зелёная (*G. olivaceum* (HORNEMANN) EHRENBERG, 1838), Г. булавовидная (*G. clavatum* E. REICHARDT, 1999), Г. ромбическая (*G. rhombicum* FRICKE, 1904), Г. Клеве (*G. clevei* FRICKE in SCHMIDT et al., 1902), Г. короткоштриховая (*G. brevistriata* HÉRIBAUD-JOSEPH, 1903).

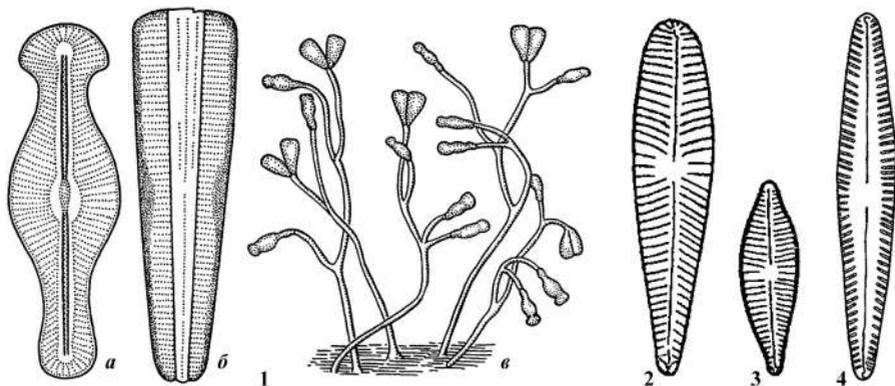


Рисунок 1.74 — Виды рода *Gomphonema*:

1 — *G. constrictum* (а — панцирь со створки; б — панцирь с пояска; в — колония);
2 — *G. olivaceum*; 3 — *G. parvula*; 4 — *G. clevei*

Род Цимбелла (*Symbella* С. AGARDH, 1830) включает свободно-живущие одиночные водоросли, клетки которых могут прикрепляться к субстрату слизистой ножкой. Иногда клетки находятся в студенистых трубках, в которых они могут легко передвигаться. Вставочные ободки и септы отсутствуют. Створки полулунные, чаще асимметричные, один конец уже другого. Спинная сторона выпуклая, а брюшная прямая или вогнутая. Концы различной формы — от закруглённых до головчато и клювовидно оттянутых. Шов обычно располагается ближе к брюшному краю. Хроматофор один, находится с поясковой стороны (рисунок 1.75).

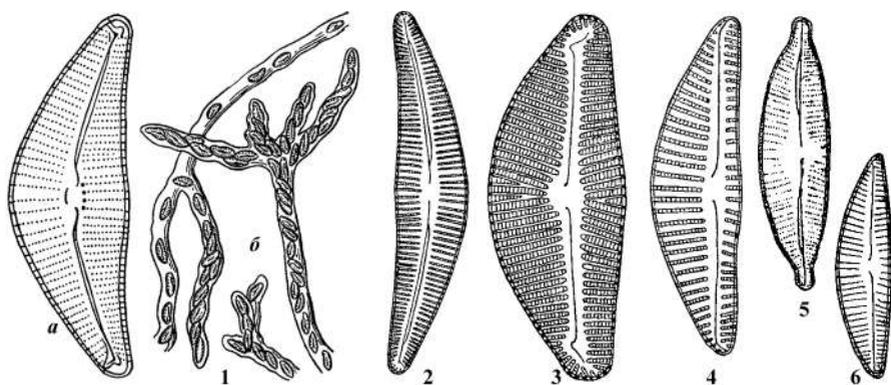


Рисунок 1.75 — Виды рода *Symbella*:

1 — *C. cistula* (а — панцирь со створки; б — колония в студенистой трубке);
2 — *C. cymbiformis*; 3 — *C. prostrata*; 4 — *C. turgida*; 5 — *C. naviculiformis*; 6 — *C. hebridica*

Наиболее распространены преимущественно пресноводные формы. Одиночные водоросли живут в литоральной зоне на дне водоёмов и в обрастаниях, реже в планктоне. Род насчитывает около 280 видов. Чаще встречаются Ц. сходная (*C. affinis* KÜTZING, 1844), Ц. коробчатая (*C. cistula* (EHRENBERG) O. KIRCHNER, 1878), Ц. ладьевидная (*C.ymbiformis* C. AGARDH, 1830), Ц. гебридская (*C. hebridica* (GRUNOW) CLEVE, 1894), Ц. Эренберга (*C. ehrenbergii* KÜTZING, 1844), Ц. челнообразная (*C. naviculiformis* (AUERSWALD ex HEIBERG) CLEVE, 1894).

Порядок Каналошовные (*Aulonographales*). Он объединяет виды, у которых панцирь в киле- или крыловидном выросте створки имеет каналовидный шов. Это в основном одиночные, подвижные, реже сидячие, неподвижные клетки, очень редко соединённые в лентовидные колонии.

Совпадающие по структуре обе створки представлены ареолами, штрихами, рёбрами и другими элементами, расположенными поперечными рядами.

Порядок включает три семейства (*Epithemiaceae*, *Nitzschiaceae*, *Suirellaceae*), 14 родов и несколько сотен повсеместно распространённых видов.

Род **Нитцшия** (*Nitzschia* HASSALL, 1845) объединяет водоросли, имеющие одиночные клетки, изредка соединённые в нитчатые или разветвлённые колонии. Створки линейные, реже ланцетные или эллипсовидные, иногда S-образно изогнутые. Киль, в котором находится канал — шов, проходит по краю или ближе к оси створки. Кили обеих створок проходят по диагонали. Хро-

матофор в форме пластинки расположен иногда по диагонали от одного кила к другому, чаще же прилегает к пояску (рисунок 1.76). Килевые точки хорошо заметны. Поперечные штрихи гладкие или пунктирные, изредка в виде рёбер (рисунок 1.77).

Известно около 600 видов. Встречаются преимущественно в бентосе литоральной части водоёмов, реже в планктоне или почве. Повсеместно распространены Н. маленькая (*N. parvula* W. SMITH, 1853), Н. тупая (*N. obtusa* W. SMITH, 1853), Н. игловидная (*N. acicularis* (KÜTZING) W. SMITH,

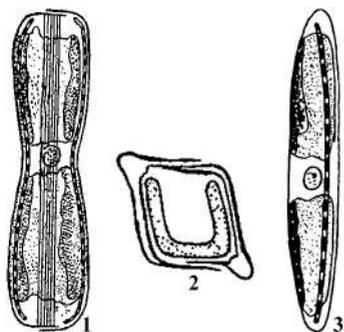


Рисунок 1.76 — Панцирь *Nitzschia* с изображением хроматофора:

1 — с пояска; 2 — поперечное сечение; 3 — со створки

1853), Н. кластериевидная (*N. closterium* (EHRENBERG) W. SMITH, 1853) и др.

Род Бациллярия (*Bacillaria* J. F. GMELIN, 1791) (рисунок 1.78) объединяет виды со своеобразным движением клеток. У этих водорослей палочко- или веретеновидные клетки.

Клетки бацилляррии соединены створками в лентовидные колонии, в которых они движутся одна относительно другой, изменяя форму колонии. Киль центральный. Штрихи на створке пунктирные, параллельные.

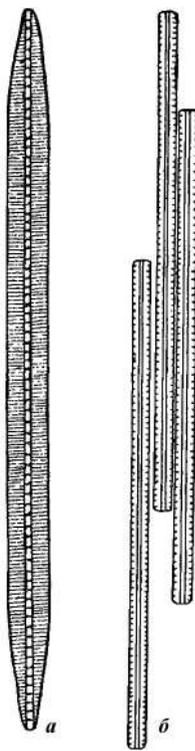


Рисунок 1.78 — *Bacillaria paradoxa*:

a — вид со створки;
б — колония

Известно более 60 видов бациллярий. Обитают в морях и пресноводных водоёмах. Широко распространена в пресных водоёмах Б. странная (*B. paradoxa* J. F. GMELIN in LINNAEUS, 1791).

Род Сурирелла (*Surirella* TURPIN, 1828)

включает одноклеточные формы. Створки линейной, эллиптической, яйцевидной формы, иногда суженные посередине. С пояска панцирь прямоугольный, трапециевидный, иногда закрученный по продольной оси. Вдоль каждой створки по краям находится по два кила. Следовательно, панцирь имеет четыре кила. В каждом из них проходит по каналовидному шву. Всего в панцире суриреллы четыре шва (рисунок 1.79).

Род насчитывает более 200 видов, нередко встречающихся в бентосе как пресных и солоноватых (равнинных и горных) водоёмов, так и морей. В пресных водах встречаются *S. ovalis* BRÉBISSEON, 1838), *S. изящная* (*S. elegans* EHRENBERG, 1841), *S. двурядная* (*S. biseriata* BRÉBISSEON in BRÉBISSEON & GODEY, 1835), *S. двойная* (*S. didyma* KÜTZING, 1844).

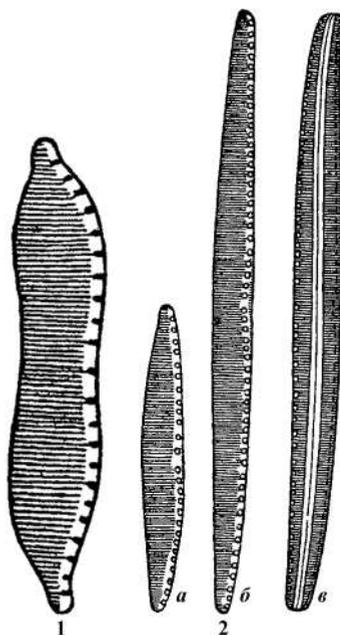


Рисунок 1.77 — Водоросли рода *Nitzschia*:

1 — *N. parvula*; 2 — *N. filiformis*
(*a*, *б* — клетка со створки;
в — клетка с пояска)

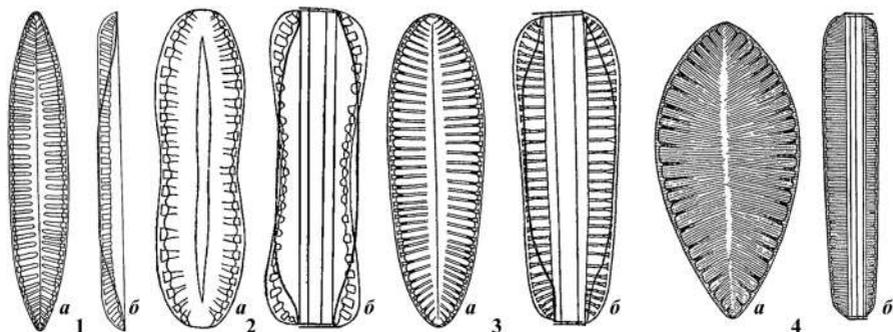


Рисунок 1.79 — Виды рода *Surirella*:

1 — *S. biseriata*; 2 — *S. didyma*; 3 — *S. elegans*; 4 — *S. ovalis*; а — вид со створки;
б — вид с пояска

Контрольные вопросы

1. Опишите строение кремнезёмного панциря диатомей.
2. Какими пигментами определяется окраска диатомовых водорослей?
3. Какие формы размножения известны у диатомей?
4. На какие классы делится отдел Диатомовые водоросли и чем они отличаются по строению, образу жизни и распространению в природе?
5. Чем обуславливается подвижность диатомей и какой их группе она преимущественно свойственна?
6. Как происходит половой процесс у центрических и у пеннатных диатомей?
7. Как осуществляется смена ядерных фаз у центрических и пеннатных диатомей, и как её можно сравнить с тем же явлением у зелёных водорослей?
8. С каким отделом водорослей намечаются родственные связи диатомовых и на основании каких признаков?
9. Каково значение диатомовых в природе и для человека?

1.9 Отдел Динофитовые водоросли (Dinophyta)

Динофитовые водоросли — в большинстве своём одноклеточные монадные организмы, представители коккоидной и нитчатой структур немногочисленны. Как правило, клетки окрашены в тёмно-бурый, красный, иногда в жёлтый или в жёлто-зелёный цвет, существуют бесцветные формы. Клетки дорсовентральные, покрыты *текой*, с двумя

жгутиками — поперечным и продольным. У фотосинтезирующих видов есть хлорофиллы *a* и *c* (хлорофилла *b* нет), β -каротин и ксантофиллы (перидинин, диноксантин, диадиноксантин, фукоксантинподобные пигменты и др.). Запасные продукты — внепластидный крахмал, хризоламинарин, масла, иногда гликоген. Ядро одно, обычно крупных размеров, в нём без окрашивания видны хромосомы. У динофитовых они слабо дифференцированы по длине, не претерпевают циклических преобразований и находятся в конденсированном состоянии. В процессе митоза, имеющего черты сходства с мембранным разделением ДНК прокариот, ядерная оболочка не исчезает, веретено деления не образуется. Свободноживущие фото-, миксо- и гетеротрофы — симбиотические и паразитические организмы.

Динофитовые водоросли характеризуются разнообразной формой тела, среди которой преобладает шаровидная, эллипсоидная, яйцевидная, грушевидная; некоторые виды имеют форму пирамиды (рисунок 1.80).

Размеры индивидов динофитовых колеблются от нескольких микрометров до 1,5—2 мм (ночесветка — *Noctiluca miliaris* SURIRAY in LAMARCK, 1816).

Клетки динофитовых водорослей имеют брюшную плоскую и спинную, более выпуклую стороны. На брюшной стороне расположена продольная борозда, по экватору клетки проходит поперечная кольцевая или спиральная борозда. В районе пересечения бороздок на брюшной стороне расположено место выхода жгутиков.

У монадных клеток динофитовых водорослей имеется сложно устроенный покров — *тека*, часто образующая сплошной панцирь (рисунок 1.80). У наиболее примитивных шаровидных форм клеточный по-

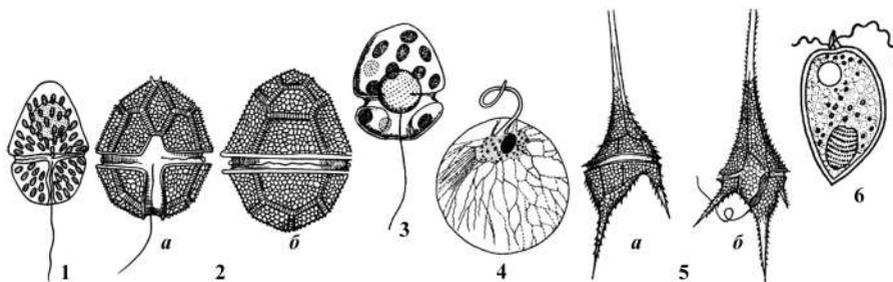


Рисунок 1.80 — Форма клеток динофитовых водорослей:

- 1 — *Gymnodinium*; 2 — *Peridinium*; 3 — *Katodinium*; 4 — *Noctiluca*; 5 — *Ceratium*; 6 — *Prorocentrum*; *a* — с брюшной стороны; *б* — со спинной стороны

кров представлен тонким и нежным перипластом. Под плазмалеммой клетки в один слой располагаются компоненты теки — уплощённые пузырьки или везикулы, окружённые одиночной мембраной. Число пузырьков в теке варьирует от двух (пророцентрум — *Prorocentrum* C. G. EHRENBERG, 1834) до нескольких сотен (гимнодиний — *Gymnodinium* F. STEIN, 1878). Если везикулы тесно примыкают друг к другу, не имеют плотного содержимого, приобретают многоугольную форму, то в световом микроскопе такие клетки выглядят как голые, беспанцирные. У других видов в пузырьках или везикулах находятся целлюлозные пластинки по одной в пузырьке, и чем больше везикул составляет теку, тем тоньше пластинки в пузырьках. У родов Перидиний (*Peridinium* EHRENBERG, 1830), Цераций (*Ceratium* F. SCHRANK, 1793) (см. рисунок 1.80) пластинки в пузырьках очень толстые и могут иметь шипы, выросты или сетчатый узор. Такие пластинки создают вокруг клетки плотный целлюлозный панцирь.

Панцирь состоит из трёх частей: верхней — *эпивальвы*, нижней — *гиповальвы* и соединяющего их по экватору *пояска*. Пластинки панциря имеют форму неправильных многоугольников, ромбов, квадратов, трапеций или других фигур. Форма, число и характер расположения пластинок в панцире являются важными таксономическими признаками, на которых основана идентификация динофитовых водорослей. Между пластинками эпивальвы или гиповальвы имеются швы, которые бывают либо узкими, либо широкими. Швы — это зоны роста панциря, за счёт их разрастания увеличивается его длина и ширина. Поперечная борозда обычно проходит по экватору панциря или реже смещена к переднему (амфидиний — *Amphidinium* É. CLAPERÈDE & J. LACHMANN, 1859) или к нижнему (катодиний — *Katodinium* B. FOTT, 1957) концу клетки (см. рисунок 1.80). Продольная борозда проходит только по гиповальве, редко переходит и на эпивальву. В верхней части панциря у многих имеется апикальная пора.

В пластинках теки есть специальные отверстия — *поры* для *трихоцист*, состоящих из узкой шейки и широкого тела, прикрепляются к внутренней мембране панциря. При раздражении клетки трихоцисты выбрасывают через особую пору длинную стрекательную нить.

Монадные клетки имеют два неравных по длине и строению жгутика — поперечный и продольный. Поперечный жгутик имеет вид волнистой ленты, выходит из верхней жгутиковой поры в панцире, опоясывает клетку по экватору влево и располагается в пределах поперечной борозды. Он покрыт одним рядом длинных тонких *мас-*

тигонем и помимо аксонемы имеет ещё длинный исчерченный параксиальный тяж, придающий жгутику дополнительную прочность. Продольный жгутик выходит из нижней жгутиковой поры, направлен назад, как правило, лежит в продольной борозде панциря. Он имеет два ряда мастигонем, контролирующих и стабилизирующих движения клетки.

У некоторых фаготрофных динофитовых водорослей образуется пальцевидный придаток, развивающийся между основаниями жгутиков. Иногда клетка образует так называемое щупальце (например, *Noctiluca* SURIRAY in LAMARCK, 1816) (см. рисунок 1.80) — более длинное образование, вырост, играющий определённую роль в питании — заглатывании твёрдых органических частиц.

Хлоропласты динофитовых дисковидные или удлинённо-эллиптические, реже пластинчатые или лентовидные, как правило, многочисленные, разных оттенков буро-коричневых тонов. Пиреноиды отмечаются редко. Стигма имеется не у всех видов, часто сложно устроена, расположена в основании жгутиков.

Особенностью динофитовых является наличие у них часто сложно устроенной несократимой вакуоли — *пузулы*, открывающейся своим выводным каналом у места выхода из клетки жгутиков.

Ядро динофитовых имеет специальное название — *динокарион*. Ядра крупные, разнообразной формы, с ядрышками. Хромосомы в период всего клеточного цикла находятся в конденсированном состоянии и хорошо заметны после окрашивания. В отличие от других эукариот, они содержат очень незначительное количество гистонов. По-видимому, интерфазные хромосомы динофитовых, подобно бактериальным «хромосомам», представляют собой двухцепочечные молекулы ДНК, замкнутые в кольцо и сильно скрученные. Поэтому они хорошо различимы при микроскопировании.

Митоз динофитовых является промежуточным между мембранным разделением генома прокариот и истинным митозом высших эукариот.

Размножение осуществляется в основном в косом направлении плоскости деления клетки в подвижном или неподвижном состоянии. Причём панцирь делится на две почти равные части, каждая из которых позже вырабатывает недостающую половину.

Бесполое размножение осуществляется за счёт образования зоо- и апланоспор. Половое воспроизведение (холо-, изо- и анизогамия) обнаружено у немногих видов. После слияния гамет формируется подвижная зигота — *планозигота*. Имеются виды (*Noctiluca scintillans*

(MACARTNEY) KOFOID & SWEZY, 1921) диплоидные в вегетативном состоянии и с гаметическим мейозом. Большинство видов динофитовых — гаплонты с зиготическим мейозом, у одного вида описан диплогаплофазный жизненный цикл. В неблагоприятных условиях у многих панцирных видов образуются толстостенные долговечные (до 16 лет) *цисты*, по форме напоминающие вегетативные клетки.

Некоторые специализированные паразитические формы динофитовых водорослей в период вегетативной фазы существуют как плазмодиальные организмы и теряют основные морфологические признаки монадных динофлагеллят. Они, как правило, размножаются зооспорами (диноспорами), очень похожими на обычных монадных представителей с двумя гетероморфными жгутиками, но со слабо развитыми поперечной и продольной бороздами.

Динофитовые водоросли обитают преимущественно в чистых пресных и солёных водах. Они встречаются обычно в холодное время года, известны криофилы, обитающие в снегу и придающие ему органогенную окраску. Развиваясь в массовых количествах, некоторые виды вызывают «цветение» воды, которое в морских водах называется красными приливами. Часто они бывают вызваны видами, вырабатывающими различные токсины, ядовитые для морских обитателей и человека.

Классификация отдела Dinophyta чрезвычайно запутана из-за отнесения данной группы организмов то к растениям, то к животным. В ботанической литературе распространены системы, представленные двумя [Динофициевые (Dinophyceae) и Десмофициевые (Desmophyceae) (Дроздов, 2005)] или четырьмя [Динофициевые (Dinophyceae), Ноктилюкофициевые (Noctiluciphyceae), Бластодиниевые (Blastodiniophyceae) и Синдиниофициевые (Syndiniophyceae) (Белякова, Дьяков, Тарасов, 2006)] классами. Наибольшее распространение получила первая система.

Класс Десмофициевые (Desmophyceae)

Класс включает организмы преимущественно монадной формы с голыми или покрытыми оболочкой клетками. Жгутики размещены на переднем конце клетки или вблизи него. Панцирные формы с продольным швом, разделяющим оболочку клетки на две половины.

Класс включает четыре порядка: Десмомастиговые (Desmomastigales), Десмокапсовые (Desmocapsales), Пророцентровые (Protocentrales) и Динофизидиевые (Dinophysidiales). Наибольшее значение имеют два последних порядка.

Порядок Пророцентровые (*Prorocentrales*). Клеточная стенка разделена вертикально на две половины, пояска нет, жгутики прикреплены апикально. Хлоропласты имеются. Размножение вегетативное и половое (изо- и хологамия).

Род Пророцентрум (*Prorocentrum* С. G. EHRENBURG, 1834) включает преимущественно морских представителей, некоторые виды могут вызывать «красные приливы». Клетки овальные, с боков уплощённые, без бороздок (рисунок 1.81). Хлоропласты по 1—2 в клетке, жёлто-бурого цвета. Апикальные пластинки тек мелкие и плотно соединённые друг с другом. От апикальных пластинок отходит характерный для рода шип или зубец. Главные текальные пластинки смыкаются вдоль всего края, кроме их переднего конца. Они блюдцевидные, гладкие, сетчатые или с шипиками, перфорированы порами трихоцист. Пророцентрум размножается путём продольного деления клетки, причём дочерние протопласты получают одну половину материнского панциря, а другую выделяют заново.

Род насчитывает более 110 видов, преимущественно морских, это П. белизский (*P. belizeanum* M. A. FAUST, 1993), П. сжатый (*P. compressum* (BAILEY) AVÉ ex J. D. DODGE, 1975), П. грибной (*P. micans* EHRENBURG, 1834) и др.

Порядок Динофизидиевые (*Dinophysidiales*). Одноклеточные подвижные морские представители, клетки которых сжаты с боков. Поперечная борозда сильно сдвинута вперёд. Панцирь разделён вертикальным швом на две половины. Тека состоит из целлюлозных пластин. Края поперечной и продольной борозд имеют крыловидные выросты. Некоторые виды имеют хлоропласты. Динофизидиевые размножаются продольным делением пополам, каждая из дочерних особей получает половинку панциря.

Род Динофизис (*Dinophysis* EHRENBURG, 1839) (рисунок 1.82) встречается в холодных морях и лиманах, некоторые виды формируют

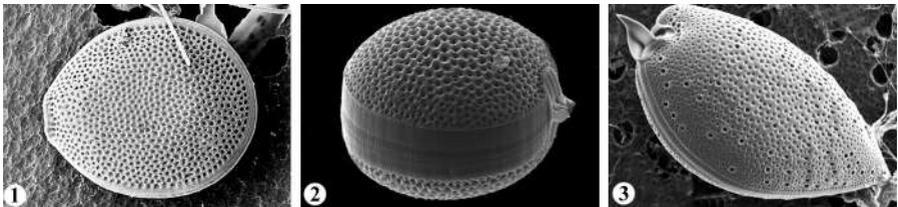


Рисунок 1.81 — Виды рода *Prorocentrum*:

1 — *P. belizeanum*; 2 — *P. compressum*; 3 — *P. micans*

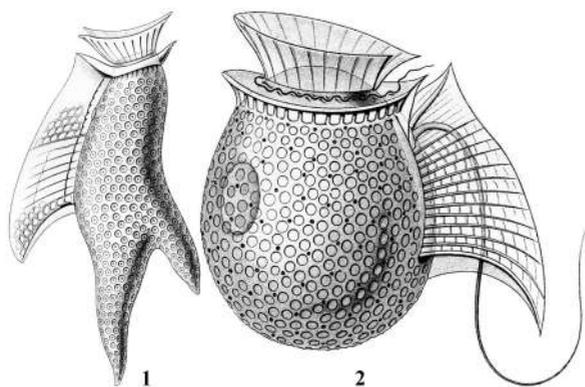


Рисунок 1.82 — Виды рода *Dinophysis*:

1 — *D. homunculus*; 2 — *D. sphaerica*;

Д.-человечек (*D. homuncula* STEIN, 1883), Д. сферический (*D. sphaerica* STEIN, 1883), Д. хвостатый (*D. caudata* SEVILLE-KENT, 1881).

«красные приливы». Края поперечной борозды образуют воронку, которая скрывает небольшую верхнюю створку (эпивальву). Продольная борозда имеет крылья, различающиеся по размерам и форме.

Род включает более 230 видов. Часто встречаются

Класс Динофициевые (*Dinophyceae*)

Класс объединяет одноклеточные или колониальные организмы, в вегетативном состоянии обычно подвижные, голые или имеющие целлюлозную оболочку — панцирь. Кроме монадных, встречаются амёбоидные, коккоидные и нитчатые формы.

Клетки дорсовентральные, имеют две бороздки — поперечную, охватывающую клетку по кольцу или по спирали, но не смыкающуюся полностью, и продольную, расположенную на брюшной стороне клетки. Два разных по длине и строению (более длинный с мастигонемами) жгутика выходят на брюшной стороне монады в месте пересечения желобков. Таким образом, место прикрепления жгутиков несколько сдвинуто на брюшную сторону. У неподвижных форм имеется настоящая двухслойная целлюлозная оболочка, у амёбоидных форм — перипласт. Представители всех порядков динофициевых имеют зооспоры.

У многих представителей динофициевых имеется глазок.

Динофициевые водоросли характеризуются так называемым мезокариотическим типом организации клеток с ядерным аппаратом, ещё сохраняющим черты некоторой примитивности. Это выражается в химическом составе хромосом (отсутствии гистонов) и их поведении во время митоза, фазы которого проходят нетипично. В частности, хромосомы, слабо дифференцированные по длине из-за отсутствия центромер, постоянно находятся в конденсированном состоянии и сохраняются в интерфазном ядре.

В хроматофоре тилакоиды упакованы по 2 и 3 штуки.

Монадные формы размножаются делением клетки на две части, каждая из которых позже вырабатывает недостающую половину. У других форм, кроме деления клеток, наблюдается образование зооспор, реже автоспор. Половое размножение в виде копуляции изогамет известно пока у немногих видов.

Большинство видов являются фотоавтотрофами, однако известны формы с голозойным питанием, а также симбионты и паразиты, обитающие в полости тела различных водных ракообразных.

Класс Динофициевые в разных системах включает от 7 до 14 порядков, основными из которых являются следующие: Перидиниевые (Peridinales), Гимнодиниевые (Gymnodinales) и Ноктилюковые (Noctilucales).

Порядок Перидиниевые (Peridinales). Он объединяет формы с монадной организацией. Одиночные или собранные в колонии клетки многих представителей одеты мощным панцирем и имеют ясно выраженное дорсовентральное строение. У других видов отсутствуют клеточная стенка и панцирь (они одеты перипластом). Панцирь состоит из многоугольных целлюлозных щитков, иногда имеет выросты в виде рогов, шипов. Продольная борозда расширенная. Поясок экваториальный. Перидиниевые размножаются вегетативным и половым путями. Преимущественно морские представители.

Род Перидиний (*Peridinium* EHRENBERG, 1830) включает виды, имеющие шаровидный или яйцевидный коричневый панцирь, который состоит из постоянного числа чётко различимых пластинок, без больших роговых выростов. На поверхности панциря отчётливо выражены поперечная и продольная бороздки. Первая опоясывает спинную выпуклую сторону клетки, сходясь или расходясь обоими концами на брюшной, плоской или вогнутой стороне. Она делит клетку на две примерно равные части: переднюю (апикальную) и заднюю (антипикальную). Продольная бороздка перпендикулярна к поперечной и проходит по брюшной стороне половины клетки, частично заходя на переднюю половину. От места пересечения обеих ложбинок отходят жгутики. Щитки соединены между собой поперечно-полосатыми швами, за счёт расширения которых происходит рост панциря (рисунок 1.83).

В протопласте имеются крупное ядро и дисковидные хроматофоры. Пиреноиды отсутствуют.

Размножение вегетативное (деление клетки вместе с панцирем на две части) или бесполое (зооспоры). Половой процесс (изогамия) встречается при недостатке азота.

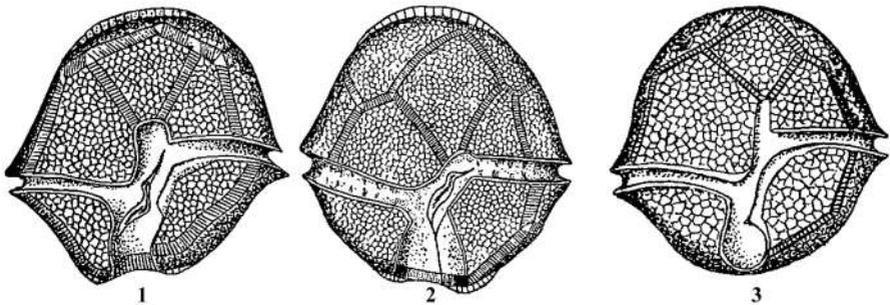


Рисунок 1.83 — Виды рода *Peridinium*:

1 — *P. willei*; 2 — *P. palustre*; 3 — *P. cinctum*

Известно более 610 видов, распространённых в пресных, солоноватых и морских водах (отдельные виды вызывают «свечение» моря), однако большинство видов пресноводные. Чаще других встречаются П. опоясанный (*P. cinctum* (O. F. MÜLLER) EHRENBURG, 1832), П. палатинский (*P. palatinum* R. LAUTERBORN, 1896), П. болотный (*P. palustre* (LINDEMANN) LEFEVRE, 1932), П. Вилле (*P. willei* HUITFELDT-KAAS, 1900) и др.

Род Цераций (*Ceratium* F. SCHRANK, 1793) (рисунок 1.84) характеризуется грубым панцирем с ясно различимыми пластинками и наличием больших выростов или рогов: одного длинного переднего и 2—3 коротких задних. Поперечная бороздка окружает всё тело церация в самом широком его месте, продольная начинается от поперечной и проходит вниз.

Клетки подвижные, двухжутиковые, сильно вытянутые в продольном направлении и сплюснутые в спиннобрюшном. Спинная сторона выпуклая, брюшная вогнутая. Протопласт чётко разделён на экто- и эндоплазму. Хроматофоры многочисленные, дисковидные. Большинство видов фототрофы, но способны к фаготрофии.

Размножение вегетативное — делением клетки вместе с панцирем. Обычно в конце вегетационного периода наблюдается цистообразование. У церация рогатого половой процесс анизогамный.

Известно около 290 видов, среди которых три пресноводные, это Ц. рогатый (*C. cornutum* (EHRENBURG) CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859), Ц. ласточковый (*C. hirundinella* (O. F. MÜLLER) DUJARDIN, 1841) и Ц. каролинский (*C. carolinianum* (J. W. BAILEY) JÖRGENSEN, 1911), остальные морские. Могут вызывать «цветение» воды, придавая ей буровато-белёсую окраску.

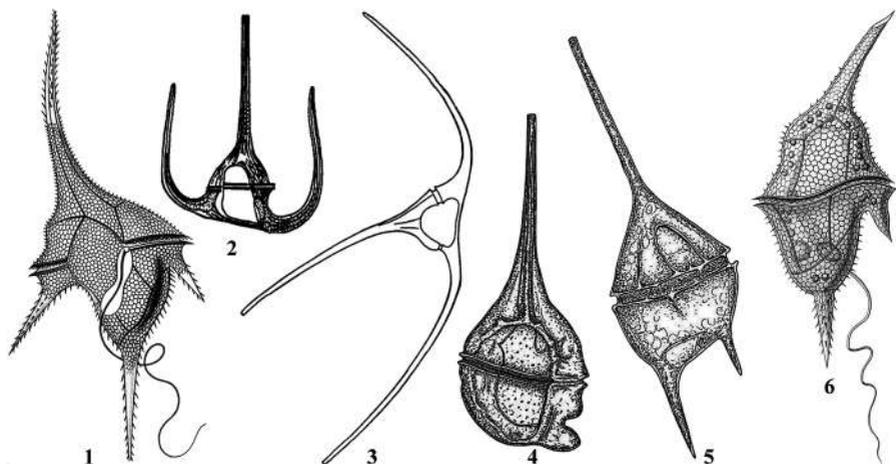


Рисунок 1.84 — Виды рода *Ceratium*:

1 — *C. hirundinella*; 2 — *C. tripos*; 3 — *C. arcticum*; 4 — *C. divaricatum*; 5 — *C. furca*;
6 — *C. cornutum*

Порядок Гимнодиниевые (*Gymnodiniales*). Подвижные, преимущественно морские организмы, клетки голые или покрыты нежной оболочкой. Выросты на клетках отсутствуют. Размножение вегетативное и половое.

Род Гимнодиний (*Gymnodinium* F. STEIN, 1878) включает клетки, построенные по типу двусторонней симметрии. Поперечная борозда проходит по середине клетки, она кольцевая или спиральная. Продольная борозда может ограничиваться пределами нижней створки (гиповальвы) (рисунок 1.85). Оболочка очень нежная, бесструктурная, гладкая, нередко исчерченная или бороздчатая. Окрашенные (хроматофоры жёлто-бурые или оливково-зелёные) или бесцветные (хроматофоры отсутствуют) формы. У некоторых представителей имеется глазок. Некоторые формы развивают вокруг себя студенистую оболочку. Питание автотрофное или голозойное. Размножение вегетативное и половое. Нередко образуются цисты с тонкой оболочкой.

Известно более 450 видов, в основном морских планктонных, реже солоноватоводных и пресноводных. В пресноводных водоёмах можно встретить Г. тёмный (*G. fuscum* (EHRENBERG) STEIN, 1878) и Г. парадоксальный (*G. paradoxum* A. J. SCHILLING, 1891).

Порядок Ноктилюковые (*Noctilucales*). Морские виды со специализированным типом строения, сложным циклом развития и гетеротрофным типом питания.

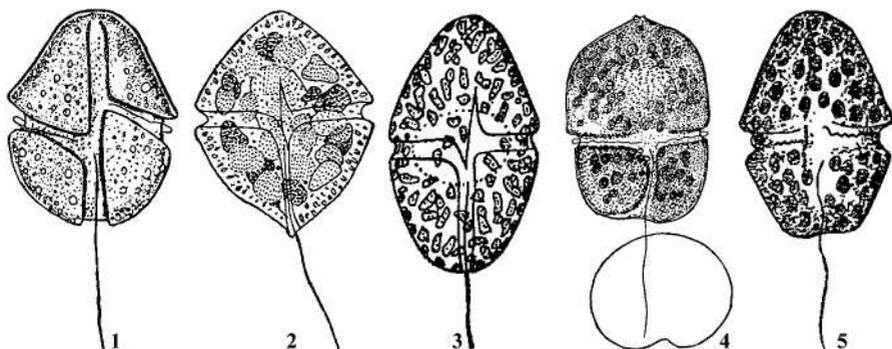


Рисунок 1.85 — Виды рода *Gymnodinium*:

1 — *G. tompsonii*; 2 — *G. acidotum*; 3 — *G. inversum* var. *elongatum*; 4 — *G. latum*
(внизу — поперечный разрез); 5 — *G. aeruginosum*

Род Ноктилюка, или Ночесветка (*Noctiluca* SURIRAY in LAMARCK, 1816) имеет клетки голые, бесцветные, очень крупные, сферические. В цитоплазме клетки расположена крупная вакуоль, которая увеличивает её плавучесть (рисунок 1.86). Типичные пластиды и бороздки отсутствуют. Имеется один короткий жгутик; от него отходит длинное хвостобразное щупальце для улавливания добычи, а также цитостом (клеточный рот). У вегетативных клеток ядро типичное эукариотное, у гамет — динокарион с конденсированными хромосомами. Размножение преимущественно вегетативное. Имеется половой процесс — изогамия. Обитает в тёплых морях, где может формировать «красные приливы». Клетки способны к свечению. Ноктилюки — хищники, питаются различными организмами планктона; захватывание пищи совершается при помощи щупальца.

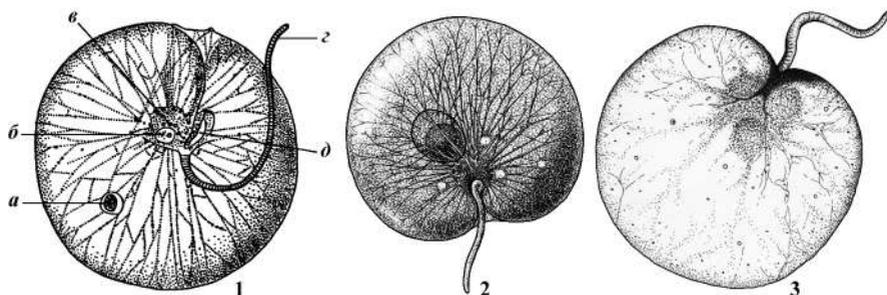


Рисунок 1.86 — Ночесветки (*Noctiluca*):

1 — *N. miliaris* (а — пищеварительная вакуоль; б — ядро; в — центральное скопление цитоплазмы; з — жгутик «щупальце»; д — жгутик, расположенный в области ротового углубления); 2 — *N. marina*; 3 — *N. scintillans*

Известно три вида: Н. миллионная (*N. miliaris* SURIRAY in LAMARCK, 1816), Н. морская (*N. marina* EHRENBERG, 1834), Н. искрящая (*N. scintillans* (MACARTNEY) KOFOID & SWEZY, 1921). Современные систематики сводят все виды в один — *Noctiluca scintillans* (MACARTNEY) KOFOID & SWEZY, 1921.

Контрольные вопросы

1. Назовите характерные черты строения клетки динофитовых.
2. Какие пигменты и типы питания известны у динофитовых?
3. Способы размножения динофитовых водорослей.
4. Назовите типичных представителей динофитовых и их характерные особенности.
5. Дайте характеристику динофитовым водорослям класса Динофициевые. Назовите его представителей.
6. Дайте характеристику динофитовым водорослям класса Десмофициевые. Назовите его представителей.
7. Места обитания динофитовых. Их значение в природе.
8. Хозяйственное значение динофитовых.
9. Токсичные виды динофитовых. Что такое «красные приливы»?

1.10 Отдел Криптофитовые водоросли (Cryptophyta)

Большинство представителей этого отдела в подавляющем большинстве являются подвижными организмами монадной, реже коккоидной структуры. Преобладают автотрофные организмы, но известны и гетеротрофные, способные заглатывать и переваривать клетки бактерий. В хлоропластах фототрофных криптофитовых водорослей обнаружены хлорофиллы *a* и *c*, каротиноиды (α - и ϵ -каротины, зеаксантин, диатоксантин) и фикобилиновые пигменты — синий криптофикоциан и красный криптофикоэритрин. Поэтому окраска хлоропластов у криптофитовых изменяется от синей, сине-зелёной, оливково-зелёной до жёлто-бурой, бурой и красной. Фикобилины криптофитовых водорослей расположены не в фикобилисомах на поверхности тилакоидов, как у сине-зелёных водорослей, а локализованы внутри них. Кроме того, в одной клетке образуется либо только фикоциан, либо только фикоэритрин, но никогда одновременно. Запасные питательные вещества — внепластидный крахмал, у некоторых — масло и хризоламинин. Размножение происходит делением клеток на две части. Половой процесс неизвестен.

Клетки криптофитовых водорослей имеют дорсовентральное строение, спинная сторона обычно выпуклая, брюшная — плоская или вогнутая (рисунок 1.87).

На брюшной стороне переднего конца клеток расположено особое мелкое углубление поверхности — вестибулярная зона. Она даёт начало расположенным вдоль клетки вниз борозде и отверстию глотки.

Часто борозда проходит не прямо вдоль клетки, а несколько изогнуто вдоль неё. Глотка мешковидная, имеет разную длину и проходит вдоль или поперёк тела. Функции глотки неясны, процесс заглатывания органических частиц клетками криптофитовых не прослежен.

Покровы клетки представлены особым перипластом, состоящим из внутреннего, внешнего компонентов и плазмалеммы. В области глотки и вестибулярной зоны перипласт отсутствует. Поверхность клетки в зависимости от строения перипласта может быть ровной или структурированной. С внутренним компонентом перипласта связана система мелких стрекательных органелл. Слизистая оболочка глотки выстлана крупными стрекательными органеллами — *эджектосомами* (трихоцистами), расположенными рядами. Эджектосома представляет собой пузырёк, окружённый мембраной, и содержит скрученные рулоном ленты. При раздражении (физическом или химическом) клетки мембрана эджектосомы и перипласт в месте её прикрепления разрываются, свёрнутые

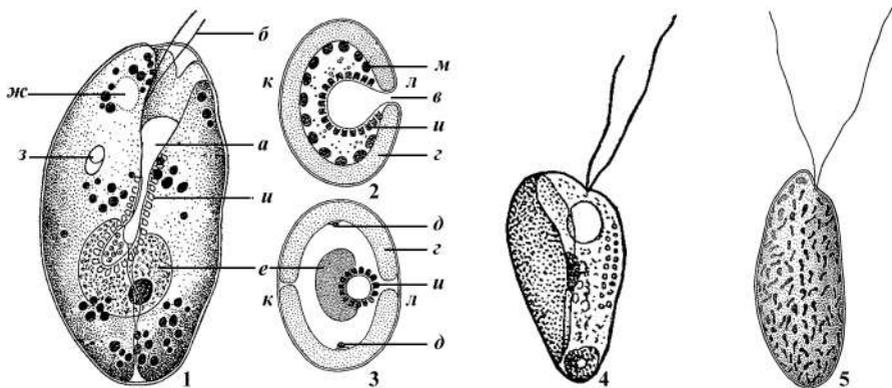


Рисунок 1.87 — Криптофитовые водоросли:

1 — клетка *Cryptomonas ovata* с брюшной стороны; 2 — поперечный разрез клетки в предъядерной области; 3 — поперечный разрез клетки на уровне ядра (*a* — глотка; *б* — жгутик; *в* — продольная борозда; *г* — хлоропласты; *д* — амфосомы; *е* — ядро; *ж* — пульсирующая вакуоль; *з* — тельца Мопы; *и* — эджектосомы (трихоцисты); *к* — спинная сторона клетки; *л* — брюшная сторона клетки; *м* — крахмал;

4 — *Rhodomonas lacustris*; 5 — *Chilomonas paramecium*

ленты выбрасываются наружу и превращаются в длинные раскрученные спирали. Значение эджектосом неизвестно, но при выбросе из глотки освобождённых из них лент наблюдается очень быстрое движение клетки наподобие рывка в противоположную от раздражения сторону.

В клетке содержатся одно крупное ядро с ядрышком, два неравных по длине жгутика, отходящих от спинного края вестибулярной зоны возле отверстия глотки. Жгутики различаются по длине незначительно. Более длинный имеет два ряда трубчатых мастигонем, а также у основания вздутие, от которого отходит дополнительный пучок из нескольких десятков мастигонем. Он, по-видимому, служит своеобразной защитой отверстия глотки. Более короткий жгутик имеет один ряд более коротких мастигонем, у части видов он гладкий. У некоторых видов оба жгутика заканчиваются более узкой акронемой, в которую заходят лишь отдельные трубочки аксонемы, периферических дублетов в ней нет. На поверхности мембраны жгутиков иногда наблюдаются чешуйки, которые могут покрывать поверхность клетки и входить в состав перипласта.

Клетки криптофитовых имеют: сократительную (пульсирующую) вакуоль, расположенную в передней их части и открывающуюся в полость глотки, аппарат Гольджи, образованный 1—2 диктиосомами, как правило, одну митохондрию, один или два хлоропласта, редко более, иногда хлоропласты отсутствуют. Оболочка хлоропластов состоит из четырёх мембран, наружная из которых является продолжением ядерной мембраны. Тилакоиды в строме расположены парами, реже по три. В хлоропласте, на выросте внутренней его мембраны или на особом стебельке может располагаться пиреноид. У некоторых представителей на периферии хлоропласта или выросте его мембраны расположена стигма, состоящая из липидных глобул.

Криптомонады размножаются простым делением клетки, часто в подвижном состоянии. Борозда деления двух дочерних клеток образуется от переднего к заднему концу материнской клетки. Криптофитовые водоросли — это гаплоидные организмы, половой процесс не обнаружен. У одного вида выявлены как гаплоидные, так и диплоидные клетки, различающиеся по размерам, форме и строению. У части видов известны крупные цисты, при прорастании которых образуются две вегетативные подвижные клетки.

Криптофитовые имеют всеветное распространение, населяют морские и пресные воды, особенно часто развиваются в прибрежной зоне стариц, прудов, озёр, в заболоченных водоёмах. Некоторые виды встречаются на поверхности снежного покрова.

Криптофитовые водоросли включают один класс Криптофициевые (*Cryptophyceae*) с одним или двумя порядками.

Класс Криптофициевые (*Cryptophyceae*)

Представители класса почти исключительно одноклеточные монадной формы, реже коккоидного или пальмеллоидного типа. Клетка имеет дорсовентральное строение, одета перипластом и имеет одну бороздку, идущую косо от небольшой выемки на переднем как бы срезанном её конце или поперёк, иногда по спирали. У некоторых представителей есть глотка. Два лентовидных жгутика с мастигонемами отходят от переднего конца или сбоку клетки.

Ламеллы хроматофоров криптофициевых представляют собой пачки, состоящие из двух плотно прилегающих тилакоидов, а опоясывающий тилакоид отсутствует.

Криptomonеды размножаются вегетативно (делением клеток).

Криптофициевые водоросли распространены в мелких стоячих водоёмах, сильно загрязнённых органическими веществами. Они встречаются в искусственных водоёмах очистных сооружений, в водах городской канализации, где сохраняется их жизнедеятельность даже зимой. Наиболее широко представлен в этих условиях род Криptomonас (*Cryptomonas* EHRENBERG, 1831).

Порядок Криptomonадовые (*Cryptomonadales*). Он объединяет монадные формы и охватывает подавляющее большинство видов криптофициевых. Среди представителей порядка в водоёмах разного типа наибольшее распространение получили виды рода Криptomonас (*Cryptomonas* EHRENBERG, 1831), особенно часто развивающиеся в загрязнённых, преимущественно сточных водах, вызывая её «цветение».

Род Криptomonас (*Cryptomonas* EHRENBERG, 1831) включает подвижные одноклеточные водоросли с выпуклой спинной и плоской брюшной сторонами, на спинной стороне часто оттянутый в носовидный апикальный вырост. Сзади клетки или широко закруглённые или вытянутые в тупо заострённый конец. Перипласт кожистый, часто продольно исчерченный. Передний конец клетки косо срезанный, с выемкой и косо бороздкой, которая переходит в глотку (рисунки 1.87—1.88). От боковой стенки бороздки отходят два неравных жгутика. Хлоропласты у криптомонаса окрашены в различные оттенки буровато-оливковых тонов. Ядро одно, пульсирующих вакуолей 1—3.

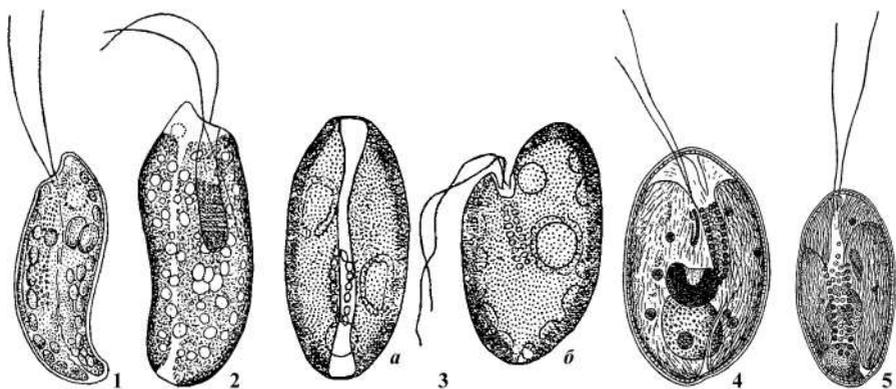


Рисунок 1.88 — Виды рода *Cryptomonas*:

1 — *C. reflexa*; 2 — *C. rostrata*; 3 — *C. pyrenoidifera* (a — клетка с брюшной стороны; б — клетка сбоку); 4 — *C. dangeardii*; 5 — *C. erosa*

Известно более 170 видов. Наиболее часто встречаются К. Марсона (*C. marssonii* SKUJA, 1948), К. яйцевидный (*C. ovata* EHRENBERG, 1832), К. изогнутый (*C. reflexa* SKUJA, 1948), К. маленький (*C. pusilla* H. WACHMANN, 1923) и др. Многие из них вызывают «цветение» воды.

Род Родомонас (*Rhodomonas* G. KARSTEN, 1898) (рисунки 1.87—1.89) по строению клетки не имеют существенных отличий от предыдущего рода. Клетки обратнойцевидные, цилиндрические или удлиненно-эллипсоидные, реже веретеновидные или линзообразные; у первых — передний конец широкий и косо срезанный, с лёгкой выемкой по переднему краю, задний конец закруглённый; у последних — оба конца равномерно суженные и заострённые. С брюшной стороны имеется продольная бороздка. Она развивается в трубчатую глотку, простирающуюся более или менее глубоко внутрь протопласта. Бороздка выстлана трихоцистами, расположенными часто в два или несколько продольных, часто перекрещивающихся рядов. Редко глотка незаметная.

Два почти одинаковой длины жгутика прикреплены у входа в глотку. Хроматофор один, ржаво-красного, тёмно-красного или интенсивно-красного цвета. Одна амфосома, окружённая иногда крахмальной сферой. Имеются пиреноиды, включённые в пластиду. Ядро в задней части тела связано с амфосомой. Одна-две пульсирующие вакуоли, из них одна всегда в переднем конце клетки. В базальной части клетки часто имеется относительно крупное, круглое, сильно преломляющее свет зерно, подобное лейкозину.

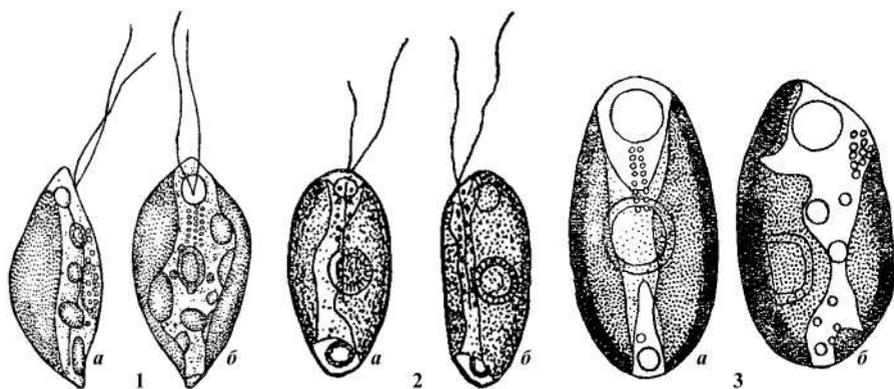


Рисунок 1.89 — Виды рода *Rhodomonas*:

1 — *Rh. lens* (а — сбоку; б — спинная сторона); 2 — *Rh. ovalis* (а — брюшная сторона; б — сбоку); 3 — *Rh. rubra* (а — спинная сторона; б — сбоку)

Род Родомонас, наиболее типичный и распространённый в пресных водах, не очень резко отличается от рода *Cryptomonas*: имеются формы, стоящие на границе между обоими родами (см. *C. dangear-dii*).

Известно около 25 видов. Распространены в морях и чистых пресных водах, встречаются в холодное время года. В пресных водах наблюдают Р. линзообразный (*Rh. lens* PASCHER & RUTTNER in PASCHER, 1913), Р. озёрный (*Rh. lacustris* PASCHER & RUTTNER, 1913), Р. яйцевидный (*Rh. ovalis* NYGAARD, 1950), Р. красный (*Rh. rubra* STEARN, 1973).

Контрольные вопросы

1. Назовите характерные черты строения клетки криптофитовых водорослей.
2. Какие пигменты и типы питания известны у криптомонад?
3. Как размножаются криптофитовые водоросли?
4. Когда возникли криптофиты и с какими группами организмов они наиболее сходны?
5. Назовите характерные особенности и типичных представителей криптофитовых.
6. Места обитания криптофитовых водорослей. Их значение в природе.
7. Хозяйственное значение криптофитовых водорослей.

1.11 Отдел Эвгленовые водоросли (Euglenophyta)

Отдел включает микроскопические одноклеточные активно двигающиеся организмы, снабжённые одним или двумя жгутиками. Форма тела эвгленовых водорослей удлинённая, овальная, эллипсоидная или веретеновидная. Целлюлозная оболочка отсутствует. Её роль выполняет наружный уплотнённый слой цитоплазмы — *пелликула*. Те виды, у которых она мягкая, эластичная, обладают способностью менять форму тела. У немногих водорослей есть наружный твёрдый панцирь, обычно пропитанный солями железа, не прилегающий плотно к протопласту. Хроматофоры различаются по числу и форме. Зелёный цвет эвгленовых водорослей обусловлен наличием хлорофиллов *a* и *b*. Кроме них, присутствуют каротины и ксантофиллы. Запасной продукт — парамилон, производное глюкозы; он откладывается на наружных, выступающих из хроматофоров частях пиреноидов в виде скорлупок или в цитоплазме в виде мелких зёрен.

На переднем конце эвгленовых водорослей находится углубление, часто называемое глоткой. Оно является выводным концом для системы сократительных вакуолей, в которых скапливается жидкость с растворёнными продуктами обмена веществ.

Движение эвгленовых водорослей совершается за счёт метаболитических изменений формы тела и с помощью жгутика.

Размножение происходит продольным делением клетки пополам в подвижном или неподвижном состоянии. При неблагоприятных условиях у некоторых эвгленовых водорослей формируются покоящиеся цисты с толстыми оболочками. Половой процесс не доказан.

Эвгленовые водоросли — обычные обитатели небольших пресных стоячих водоёмов, вызывающие при массовом развитии «цветение» воды. Этой группе растений свойственны три основных типа питания: фототрофное, сапротрофное и голозойное (заглатывание оформленных частиц органического вещества или мелких организмов), иногда смешанное (миксотрофное).

Отдел состоит из одного класса Эвгленовые (Euglenophyceae) и шести порядков, различия между которыми основаны главным образом на деталях строения жгутикового аппарата.

Класс Эвгленовые (Euglenophyceae)

Большинство представителей класса — одноклеточные организмы, большей частью подвижные, имеющие хроматофоры зелёного цвета,

с одним или двумя жгутиками. Имеются формы без жгутиков (неподвижные или ползающие по субстрату). Реже встречаются колониальные формы. Класс объединяет организмы с хлоропластами или без них, питающиеся авто-, миксо- или сапротрофно, редко питание голозойное. Некоторые виды являются паразитами или симбионтами животных.

Порядок Эвгленовые (Euglenales). Представители порядка — подвижные клетки всегда одиночные, но в пальмеллевидном состоянии образуют скопления, некоторые ведут прикрепленный образ жизни, формируя временную жгутиковую стадию. Отложения парамила хорошо заметны в форме мелких или крупных зёрен — *парамилий*. Питание фото-, миксотрофное или сапрофитное. У большинства представителей основной формой передвижения является плавание в толще воды, сопровождающееся вращением тела вокруг продольной оси. Известны виды, одновременно хорошо плавающие и ползающие или только ползающие по субстрату; ряд форм ведёт неподвижный образ жизни. Наибольшим числом видов отличаются роды эвглена (*Euglena* EHRENBERG, 1830), трахеломонас (*Trachelomonas* EHRENBERG, 1835) и факус (*Phacus* DULARDIN, 1841).

Род **Эвглена** (*Euglena* EHRENBERG, 1830) (рисунок 1.90) имеет клетки подвижные, веретено-, яйце- и лентовидные, цилиндрические, более или менее спирально закрученные. Передний конец суженный и закругленный, задний — заостренный, реже округлый или с узким ши-

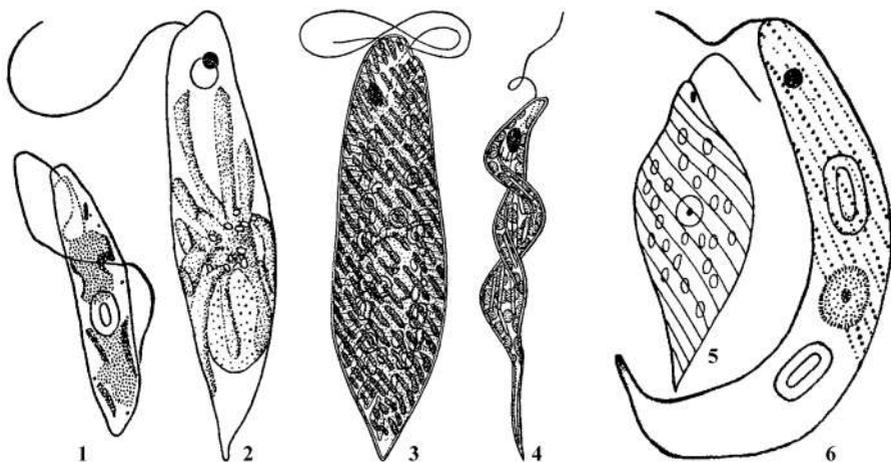


Рисунок 1.90 — Виды рода *Euglena*:

1 — *E. mutabilis*; 2 — *E. viridis*; 3 — *E. oblonga*; 4 — *E. platydesma*; 5 — *E. caudata*; 6 — *E. spirogyra*

повидным отростком. На переднем конце имеются стигма, пульсирующие вакуоли и отверстие глотки, из которой выходит один из жгутиков, а второй, короткий, находится внутри глотки. Ядро одно, хроматофоров — от одного до нескольких, с пиреноидами или без них.

Известно около 340 видов, распространённых преимущественно в небольших пресных водоёмах (лужи, озёра, реки), в болотах, на мокрой почве. Некоторые виды вызывают «цветение» воды зелёного или красного цвета. Часто встречаются Э. зелёная (*E. viridis* (O. F. MÜLLER) EHRENBERG, 1830), Э. спирогирная (*E. spirogyra* EHRENBERG, 1832), Э. игольчатая (*E. acus* (O. F. MÜLLER) EHRENBERG, 1830), Э. хвостатая (*E. caudata* K. HÜBNER, 1886), Э. изменчивая (*E. mutabilis* F. SCHMITZ, 1884). Эвгленовые могут служить индикаторами качества воды.

Род **Трахеломонас** (*Trachelomonas* EHRENBERG, 1835) включает свободноплавающие организмы со жгутиком и твёрдым домиком. Его строение является характерным признаком вида. Домики имеют разную форму, как правило, бурю окраску и спереди отверстие для вывода жгута (рисунок 1.91). Стенки гладкие или с порами, сосочками, гранулами, шипами. Хроматофоры (два и более) зелёные, с пиреноидами или без них. Есть виды без хлорофилла — сапротрофы (используют для питания органические соединения мёртвых тел или выделения).

При размножении клетка делится внутри домика: одна из дочерних особей выскальзывает через отверстие наружу и вырабатывает новый домик.

Известно около 200 видов, распространённых в мелких водоёмах с пресной водой. Наиболее известны Т. вольвоксовый (*T. volvocina*

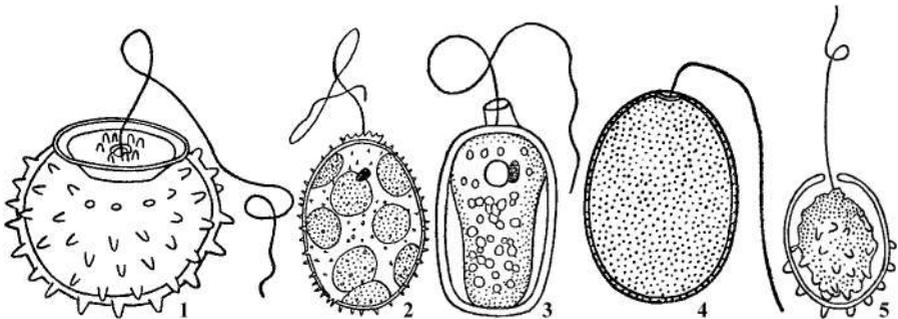


Рисунок 1.91 — Виды рода *Trachelomonas*:

1 — *Th. wislouchii*; 2 — *Th. sydneyensis*; 3 — *Th. euchlora*; 4 — *Th. ovata*; 5 — *Th. fominii*

(EHRENBERG) EHRENBERG, 1834), Т. мелкощетинковый (*T. hispida* (PERTY) F. STEIN, 1878), Т. вооружённый (*T. armata* (EHRENBERG) F. STEIN, 1878), Т. продолговатый (*T. oblonga* LEMMERMANN, 1899), Т. яйцевидный (*T. ovata* ROLL, 1925) и др.

Род **Факус** (*Phacus* DUJARDIN, 1841) (рисунок 1.92) имеет клетки плоскосжатые, более или менее штопоровидно скрученные, асимметричные, яйцевидные, овальные или шаровидные, с одним жгутиком, на заднем конце тела часто с бесцветным рулевым отростком. На одной из сторон клетки, которую считают спинной, расположена продольная складка в виде гребня. Клетки у большинства видов более или менее спирально скручены по продольной оси. Пелликула плотная, бесцветная, со штрихами или рядами гранул, сосочков или шипиков. Хроматофоры многочисленные, мелкие, дисковидные, пристенные, без пиреноидов. Ядро одно (чаще в задней части клетки). Парамилон откладывается в виде 1—2 крупных парамилий и многих мелких зёрен, рассеянных в цитоплазме.

Известно более 200 видов, распространённых в мелких непроточных водоёмах или в прибрежной части озёр и рек, загрязнённых органическими веществами. Наиболее распространены Ф. длиннохвостый (*Ph. longicauda* (EHRENBERG) DUJARDIN, 1841), Ф. грушевидный (*Ph. pyriformis* (EHRENBERG) W. ARCHER, 1871), Ф. круглый (*Ph. orbicularis* K. HÜBNER, 1886), Ф. хвостатый (*Ph. caudatus* HÜBNER, 1886) и др.

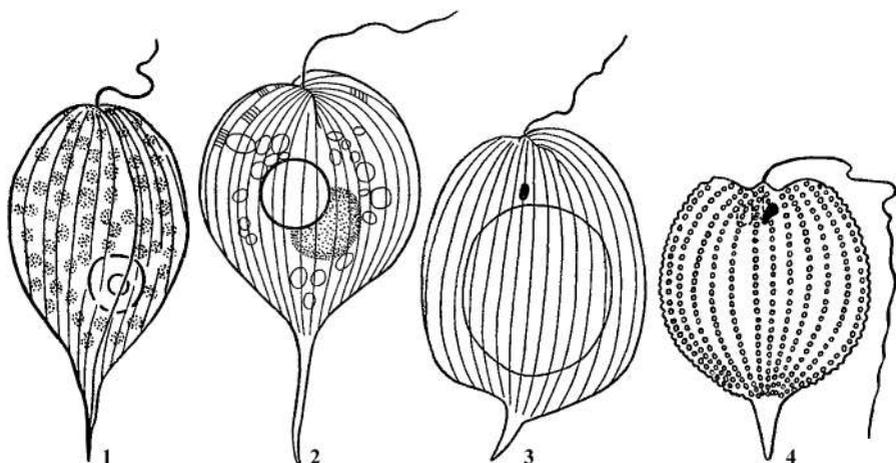


Рисунок 1.92 — Виды рода *Phacus*:

1 — *Ph. caudatus*; 2 — *Ph. longicauda*; 3 — *Ph. orbicularis*; 4 — *Ph. monilatus*

Контрольные вопросы

1. Каковы особенности строения и образа жизни эвгленовых водорослей?
2. Дайте общую характеристику отдела.
3. Какое строение имеет таллом эвгленовых водорослей?
4. Какие пигменты и запасные вещества содержатся в клетках эвгленовых водорослей?
5. Как размножаются эвгленовые?
6. Каково значение некоторых представителей эвгленовых водорослей для характеристики степени загрязнённости воды?

1.12 Отдел Золотистые, или Хризофитовые (Chrysophyta) водоросли

Золотистые водоросли характеризуются большим морфологическим разнообразием. Среди них встречаются амёбоидные, пальмеллоидные, монадные, коккоидные, нитчатые, разноритчатые и даже пластинчатые формы. В большинстве своём они являются одноклеточными, но могут быть колониальными и многоклеточными. Клетки одних водорослей голые или покрыты перипластом и способны к метаболическим изменениям формы тела, у других одеты оболочкой из целлюлозы и пектиновых веществ. У некоторых представителей клетки покрыты панцирем, состоящим из кремниевых чешуек (иногда с шипами), или заключены в домики. Движение осуществляется при помощи 1—2, иногда 3—4 жгутиков, одинаковой или разной длины.

Золотисто-жёлтая, жёлто-зелёная или бурая окраска зависит от хроматофоров (одного или нескольких), расположенных в постенном слое цитоплазмы и имеющих корытовидную форму. В хроматофорах содержатся хлорофиллы *a* и *c*, каротиноиды (β -каротин) и ксантофиллы (жёлтый лютеин и буроватый фукоксантин, а также антераксантин, зеаксантин, неоксантин и виолаксантин). Запасные продукты — хризоламинарин (лейкозин), масла, жиры. Ядро одно. У отдельных хризофит имеются 1—2 пульсирующие вакуоли и стигма. Ламеллы хроматофоров составляют пачки, включающие три или четыре тилакоида. Тип питания большинства видов автотрофный и только у некоторых — гетеротрофный.

Размножение вегетативное (деление клетки на две или распад таллома на части); бесполое (одно-, двухжгутиковыми зооспорами, амёбо-

идными клетками, апланоспорами). У некоторых видов описан половой процесс по типу изо-, холо- или автогамии. В результате полового процесса и в неблагоприятных условиях образуются цисты с толстой окремневшей оболочкой. После периода покоя циста прорастает, образуя зооспоры.

Большинство хризофитовых — планктонные водоросли чистых, незагрязнённых органическими веществами пресных водоёмов. Некоторые живут в морях или ведут эпифитный образ жизни.

Отдел Золотистые водоросли делят на пять классов согласно различным типам морфологической организации таллома: Хризоподовые (*Chrysopodophyceae*), Хризомонадовые (*Chrysomonadophyceae*), Хризоскапсовые (*Chrysocapsophyceae*), Хризосферовые (*Chrysosphaerophyceae*) и Хризотриховые (*Chrysotrichophyceae*).

Класс Хризомонадовые (*Chrysomonadophyceae*)

К данному классу относят представителей с монадной структурой тела. Их характерной особенностью является наличие жгутиков (1 или 2, изредка 3—4, чаще неравной длины), что позволяет им активно передвигаться в толще воды. Большинство хризомонадовых водорослей — типичные активные планктёры, и лишь некоторые ведут прикреплённый образ жизни.

Род Динобрион (*Dinobryon* EHRENBERG, 1834) (рисунок 1.93) включает одиночные или собранные в кустистые колонии организмы, свободно плавающие или прикреплённые к субстрату. Клетки динобриона прикреплены внутри бокаловидных прозрачных целлюлозных домиков при помощи сократительных стебельков. Из устья домика появляются два жгутика неравной длины — длинный перистый и короткий боковой гладкий. Хроматофоров всегда один-два, ядро одно. При размножении протопласт делится продольно, причём один из дочерних обычно остаётся в старом домике, а другой выходит наружу и тут же формирует свой собственный. Клетки, расположенные у выхода из домика, могут превращаться в золотисто-оранжевые цисты, закрывающие отверстия. В результате ряда таких делений возникают разветвлённые колонии. Половой процесс — хологамия.

Известно около 100 видов. В реках, озёрах, прудах и болотах часто встречаются Д. общественный (*D. sociale* (EHRENBERG) EHRENBERG, 1834), Д. цилиндрический (*D. cylindricum* O. E. IMHOFF, 1887), Д. спиральный (*D. spirale* IWANOFF, 1899), Д. расходящийся (*D. divergens* O. E. IMHOFF, 1887) и др.

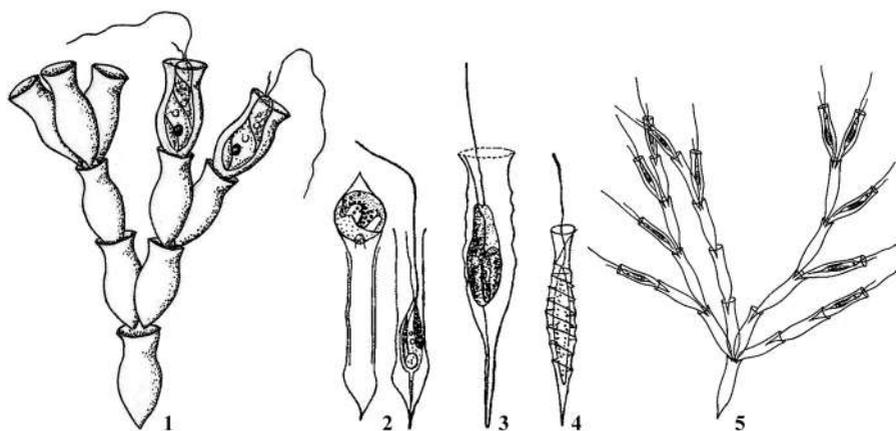


Рисунок 1.93 — Виды рода *Dinobryon*:

1 — колония *D. cylindricum*; 2 — клетка *D. acuminatum*; 3 — клетка *D. elegans*;
4 — клетка *D. spirale*; 5 — колония *D. divergens*

Род **Синура** (*Synura* EHRENBERG, 1834) представлен свободно-плавающими сферическими колониями, лишёнными общей слизистой обёртки (рисунок 1.94). Колония состоит из 10—20 клеток, собранных в виде золотисто-жёлтого шарика, находящегося в движении. Клетки шаро- или обратнойцевидные, расположены радиально, в центре колонии соединяются оттянутыми задними концами, а передние, несущие по два неравной длины жгутика, обращены кнаружи. Каждая клетка одета пектиновой оболочкой, покрытой как черепицей окремневшими чешуйками, структура которых видоспецифична. Два хроматофора боковые — корыто-лентовидные или пластинчатые. В клетке можно на-

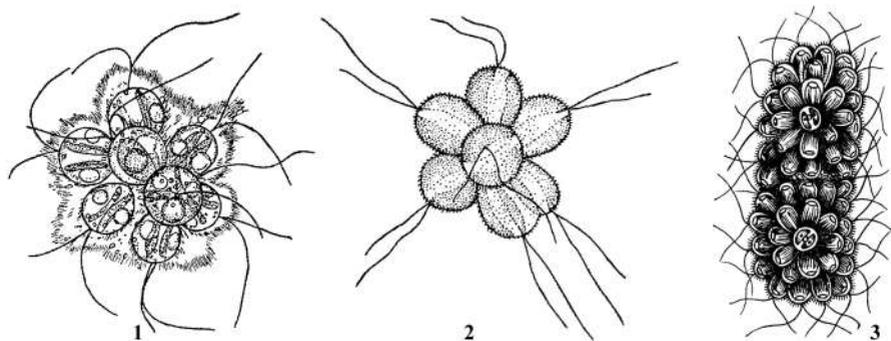


Рисунок 1.94 — Виды рода *Synura*:

1 — *S. sphagnicola*; 2 — *S. uvella*; 3 — делящаяся колония *S. uvella*

блюдать пульсирующие вакуоли, блестящие капли хризоламинарина и жира. Глазок отсутствует.

Синуры размножаются продольным делением клетки и распадом старых колоний, часто во всех клетках колонии образуются цисты. Вызывают «цветение» воды с появлением неприятного запаха, служат индикаторами загрязнения.

Известно около 40 видов, из них в планктоне и среди зарослей прибрежной растительности озёр, болот и рек встречаются *S. сфагновая* (*S. sphagnicola* (КОРСНИКОВ) КОРСНИКОВ, 1929), *S. ягодковая* (*S. uvella* EHRENBERG, 1834) и др.

Класс Хризокапсовые (Chrysocapsophyceae)

Представители класса Хризокапсовые — пальмеллоидные одноклеточные или колониальные водоросли, в вегетативном состоянии лишённые жгутиков. Колониальные водоросли, как микроскопические, так и крупные, макроскопические. Размножение происходит простым делением клеток или зооспорами, выходящими из слизи таллома. Зооспоры после периода плавания оста-

навливаются, покрываются слизью и разрастаются в новый таллом.

Род Гидрурус (*Hydrurus* С. AGARDH, 1824) (рисунок 1.95) встречается в быстротекущих горных ручьях с холодной водой и представлен крупными (до 20—30 см длины) колониями в виде слизистых, обильно ветвящихся тяжей, прикреплённых основанием к подводным камням. В слизи, обладающей неприятным запахом, размещены округло-эллипсоидные или веретеновидные клетки, имеющие один корытообразный хлоропласт с одним пиреноидом, ядро, пульсирующие вакуоли, глыбки хризоламинарина. Клетки, в которых хорошо различим один крупный бурый хроматофор, расположены плотно по периферии слизистых цилиндрических тяжей и более рыхло в центральной части слизи. Рост

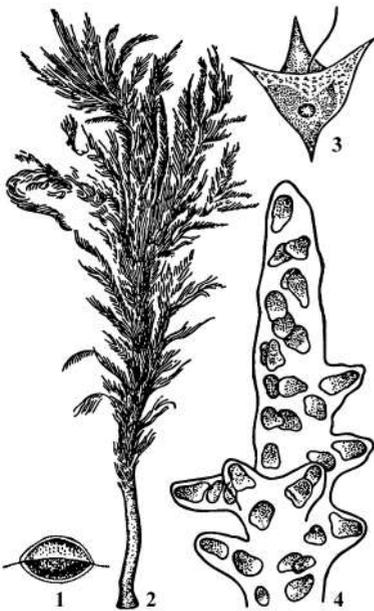


Рисунок 1.95 — *Hydrurus foetidus*:

- 1 — циста; 2 — общий вид колонии;
3 — зооспора; 4 — часть колонии
при сильном увеличении

таллома верхушечный. Делению подвергается клетка, находящаяся на конце каждого слизистого тяжа. Из двух клеток, получающихся в результате её продольного деления, одна продолжает функционировать в качестве апикальной, а другая входит в слизь тяжа.

Дифференциация клеток таллома у гидруруса проявляется в том, что только клетки, содержащиеся в боковых ветвях, способны реактивировать свой жгутиковый аппарат и превращаться в зооспоры характерной тетраэдрической формы, имеющие один длинный, другой редуцированный жгутик, которые покидают слизь с тем, чтобы дать начало новым молодым колониям.

Цисты также образуются только в слизи конечных разветвлений колоний. Они у вида *H. foetidus* шаровидные, с экваториальным утолщением оболочки в виде полукольца (см. рисунок 1.95). Главный ствол имеет только опорную функцию, его клетки не участвуют ни в росте, ни в размножении.

Всего известно 9 видов, форм и вариаций гидрурусов. Типичным и наиболее известным представителем является Г. зловонный (*H. foetidus* (VILLARS) TREVISAN, 1848).

Контрольные вопросы

1. Назовите уровни организации и типы морфологической дифференциации золотистых водорослей.
2. Каковы особенности строения клетки золотистых водорослей?
3. Какие формы размножения известны у хризифит?
4. В чём заключается отличие золотистых водорослей от зелёных?
5. Где распространены золотистые водоросли и каково их значение в природе и народном хозяйстве?

1.13 Отдел Жёлто-зелёные (*Xanthophyta*), или Разножгутиковые (*Heterocontae*) водоросли

К отделу Жёлто-зелёные водоросли относятся растения, стоящие на разных ступенях морфологической дифференцировки таллома — одноклеточные, колониальные и многоклеточные. Среди них встречаются преимущественно коккоидные, пальмеллоидные или нитчатые структуры, реже — амёбоидные, монадные, сифональные и пластинчатые.

Для подвижных форм жёлто-зелёных водорослей (в том числе и для зооспор) характерно наличие двух неравных по размерам жгутиков (боковой — короткий, бичевидный и передний — длинный с мас-

тигонемами) и жёлто-зелёная окраска хроматофоров, обусловленная наличием хлорофиллов a , e , c , каротинов β и ε , ксантофиллов (антераксантин, лютеин, зеаксантин, вошериаксантин, виолаксантин и неоксантин). В зависимости от преобладания тех или иных пигментов встречаются виды со светло- или тёмно-жёлтой окраской, реже зелёной и у некоторых — голубой. Запасные продукты — волютин, жир, часто хризоламинарин.

У примитивных форм содержимое клетки окружено тонким перипластом, а у более высокоорганизованных представителей имеется пектиновая или целлюлозная оболочка (цельная или двухстворчатая). Оболочка клеток часто пропитана солями железа, кремнезёмом, известью, имеет различные скульптурные украшения.

В протопласте клетки содержится несколько хроматофоров, которые могут быть дисковидной, пластинчатой, ленто- или чашевидной или звёздчатой формы. Клетка включает одно или много ядер. У некоторых видов имеются пиреноиды. У подвижных форм отмечена стигма.

Жёлто-зелёные водоросли могут размножаться вегетативной (продольное деление клетки, распадение колоний или нитей на отдельные участки) и бесполой формами — зоо- или апланоспорами. Половой процесс (изо- или оогамия) известен у немногих. Для перенесения неблагоприятных условий у отдельных видов образуются цисты со слабокремневшей двухстворчатой оболочкой.

Водоросли этого отдела встречаются главным образом в чистых пресноводных водоёмах, реже в морях и солоноватых водах и почве.

В основу классификации жёлто-зелёных водорослей положены типы морфологической дифференциации и уровни организации таллома. Отдел включает шесть классов: Ксантоподовые (*Xanthopodophyceae*), Ксантомонадовые (*Xanthomonadophyceae*), Ксантокапсовые (*Xanthocapsophyceae*), Ксантококковые (*Xanthococcophyceae*), Ксантотриховые (*Xanthotrichophyceae*) и Ксантосифоновые (*Xanthosiphonophyceae*). Два последних класса имеют наибольшее значение в природе.

Класс Ксантосифоновые (*Xanthosiphonophyceae*)

Для представителей класса Ксантосифоновые характерна сифонозная структура таллома. Ксантосифоновые внешне могут иметь сложную форму, но по строению протопласта представляют собой одну гигантскую многоядерную клетку. Как правило, таллом дифференцирован на окрашенную наземную и бесцветную подземную части.

Типичными представителями являются роды Ботридий (*Botrydium* WALLROTH, 1815) и Вошерия (*Vaucheria* A. P. DE CANDOLLE, 1801).

Род **Ботридий** (*Botrydium* WALLROTH, 1815) объединяет наземные прикрепленные сифональные водоросли, имеющие шаро-, груше- или булавовидную форму диаметром до 3 мм. Подземная часть у них представляет дихотомически разветвленную систему бесцветных ризоидов (рисунок 1.96). Клетка покрыта пектиновой оболочкой, которая, пропитываясь известью, с возрастом грубеет. Надземная часть содержит крупную центральную вакуоль.

В постенном слое цитоплазмы располагаются пластинчатые или дисковидные хроматофоры и многочисленные капли масла. Мелкие ядра видны только после окраски.

В воде ботридий размножается зооспорами, на почве — авто- или апланоспорами.

При неблагоприятных условиях (продолжительное высыхание) содержимое наземной части (шарика) перемещается в ризоиды и распадается на отдельные части, покрытые толстой оболочкой, образуя покоящиеся цисты — *ризоцисты*. С наступлением благоприятных условий ризоцисты прорастают в новые особи непосредственно или через стадию зооспор.

Известно более 10 видов ботридия. Типичными представителями рода являются Б. зернистый (*B. granulatum* (LINNAEUS) GREVILLE, 1830) и Б. толстокожий (*B. pachydermum* MILLER, 1927). Развиваются на глинисто-илистых отложениях берегов водоёмов, на дне подсыхающих прудов, в колеях просёлочных и лесных дорог, на влажных, богатых питательными веществами почвах с повышенным содержанием извести.

Род **Вошерия** (*Vaucheria* A. P. DE CANDOLLE, 1801) включает водоросли, таллом которых представляет собой неправильно и редко ветвящиеся нити светло-зелёного цвета с бесцветными ветвящимися ризоидами (рисунок 1.97). Это одна гигантская многоядерная клетка. Её центральную часть занимает крупная вакуоль с клеточным соком. В постенном слое цитоплазмы расположены многочисленные дисковидные хроматофоры без пиреноидов и капельки масла.

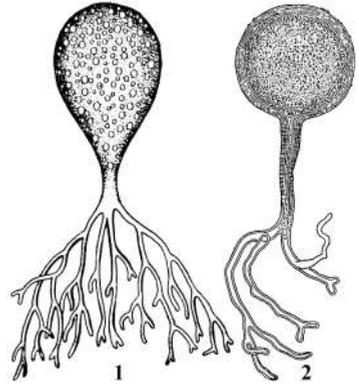


Рисунок 1.96 — Виды рода *Botrydium*:

- 1 — *Botrydium pachydermum*;
2 — *Botrydium granulatum*

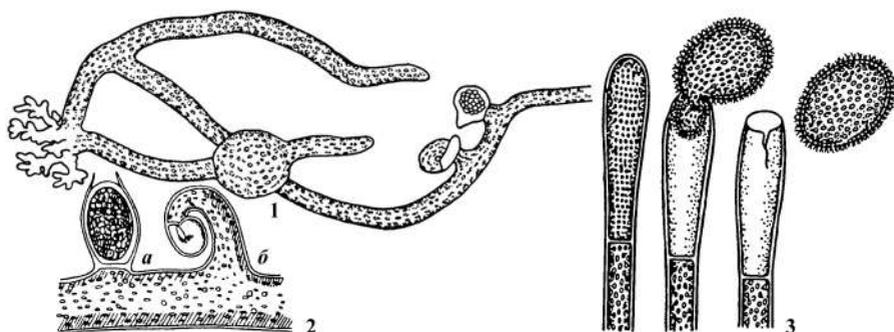


Рисунок 1.97 — *Vaucheria sesillis*:

1 — нить с оогониями и антеридиями; 2 — антеридий (а) и оогоний (б); 3 — зооспорангий с выходящей из него зооспорой

Бесполое размножение осуществляется многожгутиковыми и многоядерными зоо- и апланоспорами. При этом содержимое на концах ветвей становится более густым и тёмным, отчленяется перегородкой от общей нити и превращается в зооспорангий. В нём формируется одна крупная зооспора с многочисленными парными жгутиками по периферии.

Половое размножение у вошерии оогамное. На нити или на особых коротких ветвях образуются антеридии и около него один-два или несколько оогониев. При созревании яйцеклетки из носика оогония выступает капелька содержимого, привлекающего сперматозоиды. Один из них (с двумя жгутиками неравной длины) внедряется в оогоний через образовавшееся отверстие и оплодотворяет яйцеклетку. После этого в оогонии развивается ооспора с толстой оболочкой, содержащая много масла и гематохрома. После периода покоя в ней происходит редуционное деление ядра и она прорастает в новую гаплоидную нить.

Известно более 160 видов вошерии, распространённых по всему земному шару. Многие из них широко распространены в различных пресных водоёмах, на сильно увлажнённой почве, немногие — в морях. Чаще встречаются *V. сидячая* (*V. sesillis* (VAUCHER) DE CANDOLLE in LAMARCK & DE CANDOLLE, 1805), *V. крючковидная* (*V. hamata* WALZ, 1866), *V. вильчатая* (*V. dichotoma* (LINNAEUS) MARTIUS, 1817) и др.

Класс Ксантотриховые (Xanthotrichophyceae)

К классу Ксантотриховые относятся исключительно многоклеточные формы, характеризующиеся нитчатой, разнонитчатой и пластинчатой видами структуры таллома. Ксантотриховые объединяют наиболее

высокоорганизованных представителей жёлто-зелёных водорослей. По внешнему виду они сходны с улотриксовыми из отдела Зелёные и хризофитовыми из отдела Золотистые водоросли.

Род Трибонема (*Tribonema* DERBÈS & SOLIER, 1851) включает водоросли, нити которых неразветвлены. Вначале они прикреплены к какому-либо субстрату с помощью базальной клетки, затем вследствие её отмирания всплывают на поверхность водоёма и встречаются уже как свободно плавающие, образуя тину жёлто-зелёного цвета.

Нити трибонемы легко отличить от других нитчатых водорослей по характерному признаку — своеобразному очертанию их концов в виде двух рожек (рисунки 1.98—1.99).

Это связано с тем, что оболочка клеток у трибонемы крепкая, двухстворчатая и состоит из двух одинаковых половинок. Край одной половинки находит на край другой посередине клетки. При делении клетки из средней её части форми-

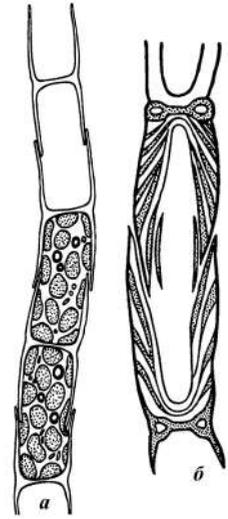


Рисунок 1.98 — *Tribonema*:

a — участок нити;
б — строение стенки

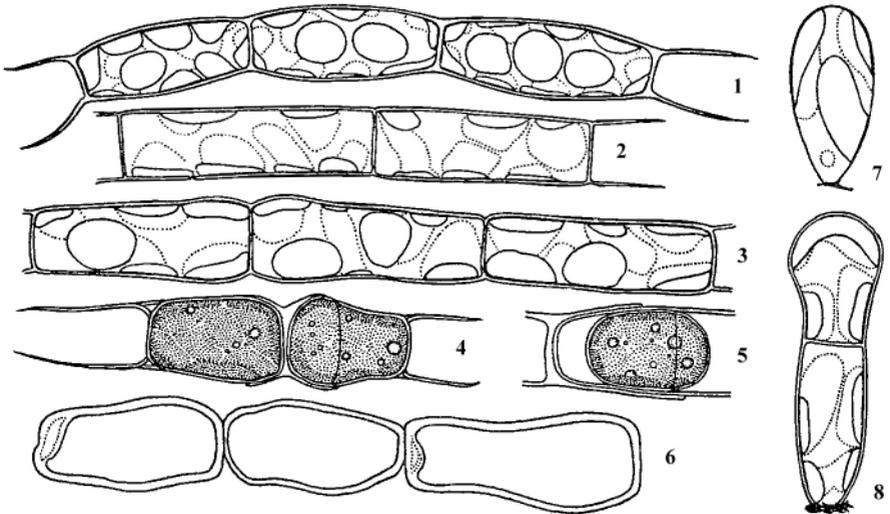


Рисунок 1.99 — *Tribonema vulgare*:

1—3 — участки вегетативных нитей; 4 — образование акинет 5 — апланоспора;
6 — акинеты; 7—8 — проростки

руется цилиндрический участок новой оболочки, в котором закладывается поперечная перегородка. Таким образом, половинки соседних клеток прочно соединены друг с другом, и при разрыве нити на части или её распаде на отдельные клетки образуются характерные Н-образные фрагменты оболочки. Хроматофоров в каждой клетке трибонемы обычно несколько, дисковидной формы, без пиреноидов.

При размножении в клетках образуются одна или две разножгутиковые зооспоры или апланоспоры, при выходе которых створки расходятся и нить водоросли распадается. Для перенесения неблагоприятных условий служат акинеты с толстой клеточной стенкой или цисты.

Известно около 50 видов трибонем. Распространены преимущественно в прибрежной зоне различных водоёмов на водных растениях, камнях, отдельные — в почве; часто образуют мягкие ватообразные, неослизнённые, жёлто-зелёные дернинки. Повсеместно встречаются Т. обыкновенная (*T. vulgare* PASCHER, 1923), Т. зелёная (*T. viride* PASCHER, 1925), Т. меньшая (*T. minus* (WILLE) HAZEN, 1902), Т. ровная (*T. aequale* PASCHER, 1925) и др.

Контрольные вопросы

1. Какие особенности характерны для жёлто-зелёных водорослей и чем они отличаются от зелёных?
2. В чём заключается параллелизм в развитии разно- и равножгутиковых?
3. Каковы принципы классификации жёлто-зелёных водорослей?
4. В чём состоит сходство жёлто-зелёных водорослей с золотистыми и диатомовыми?

1.14 Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta)

К отделу Бурые водоросли относятся многочисленные, преимущественно макроскопические многоклеточные водоросли простого и сложного строения. Размеры их варьируют от нескольких миллиметров до нескольких метров (иногда до 60 м и более). Таллом нарастает в результате *интеркалярного роста* (от лат. *intercalarius* — вставной, добавочный) или за счёт деятельности верхушечной клетки. По внешнему виду это тело, представляющее собой ветвистые кустики, корочки, пластинки, шнуры, ленты, сложно расчленённые на стебле- и листовидные органы. Слоевища некоторых крупных представителей имеют газовые пузыри, удерживающие ветви в воде в вертикальном положении. Для

прикрепления к грунту служат ризоиды или дисковидное разрастание в основании слоевища — *базальный диск*.

По морфологической и анатомической дифференцировке таллома бурые водоросли стоят на более высоком уровне, чем все другие группы. Среди них не известны ни одноклеточные, ни колониальные формы, ни талломы в виде простой неразветвлённой нити. Таллом самых простейших из распространённых в природе бурых водорослей гетеротрихальный, у большинства талломы ложно- или истинно тканевого строения (выделяют ассимиляционные, запасающие, механические, проводящие ткани).

Оболочка клеток снаружи ослизнённая, состоит из пектиновых веществ и внутреннего целлюлозного слоя. Слизь защищает клетки от механических воздействий, пересыханий во время отлива и т. п.

В цитоплазме находятся одно ядро, дисковидной, реже лентовидной или пластинчатой формы хроматофоры, вакуоли, у многих видов — пиреноиды. Хроматофоры клеток бурых водорослей содержат хлорофиллы *a* и *c*, каротиноиды и несколько ксантофиллов — фукоксантин, виолаксантин, антераксантин и зеаксантин. Эти пигменты определяют бурую окраску водорослей. Продуктами запаса являются полисахарид *ламинарии*, шестиатомный спирт *маннит*, а также *масло*.

У бурых водорослей встречаются все формы размножения: вегетативное, бесполое и половое.

Вегетативное размножение осуществляется участками таллома. У некоторых водорослей имеются специализированные веточки (выводковые почки), которые легко отделяются, и из них формируются новые растения.

Бесполое размножение у большинства бурых водорослей происходит посредством зооспор, у отдельных представителей — тетраспор и у единичных видов — моноспор. Зооспоры развиваются в одно- или многогнёздных спорангиях. Образованию спор предшествует мейоз (исключение составляют циклоспоровые, у которых этот способ деления происходит перед формированием гамет).

Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. При изо- или гетерогамии гаметы образуются в многогнёздных, многокамерных гаметангиях, которые могут развиваться из одной или многих клеток.

У наиболее высокоорганизованных бурых водорослей половой процесс оогамный. Яйцеклетка оплодотворяется вне оогония. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидное растение.

Для большинства бурых водорослей характерна смена форм развития: для одних — *изоморфная*, для других — *гетероморфная*. Эти разные типы жизненного цикла положены в основу современного деления отдела Бурые водоросли на три класса: Изогенератные (*Isogeneratophyceae*) с изоморфным циклом развития, Гетерогенератные (*Heterogeneratophyceae*) с гетероморфным циклом развития и Циклоспоровые (*Cyclosporophyceae*) с одним порядком Фукусовые (*Fucales*), где чередование поколений отсутствует.

Бурые водоросли почти все живут в морях как донные, эпифитные или вторично планктонные организмы. Заросли бурых водорослей являются пищей, местом размножения и укрытия многих видов животных, субстратом для микро- и макроорганизмов, одним из основных источников органики в умеренных и приполярных широтах.

Они широко применяются в промышленности (пищевая, парфюмерная, текстильная) благодаря наличию таких ценных веществ, как альгиновая кислота, альгинат, маннит и др.

Класс Изогенератные (*Isogeneratophyceae*)

У большинства водорослей класса Изогенератные споро- и гаметофит одинаковы по форме и величине, у некоторых может наблюдаться различие по форме таллома.

Порядок Эктокарповые (*Ectocarpales*) включает бурые водоросли, слоевища которых построены из однорядных нитей, способных ветвиться. Их размеры варьируют от микроскопических до 30 см и более. Эти водоросли образуют налёт или кустики на скалах либо на других водорослях.

Размножаются эктокарповые вегетативным, бесполом и половым способами. Органами размножения служат одно- и многогнёздные вместилища. Одногнёздные всегда являются спорангиями, а многогнёздные могут функционировать и как гаметангии.

Эктокарповые встречаются во всех морях мира, предпочитая холодные воды северных морей и рек.

Род Эктокарпус (*Ectocarpus* LYNGBYE, 1819) (рисунок 1.100) имеет кустистое слоевище высотой 0,1—30 см. Оно состоит из тонких однорядных стелющихся и ветвящихся вертикальных нитей. Рост нитей интеркалярный или диффузный. Прикрепление к субстрату осуществляется ризоидами, которые у крупных экземпляров образуют своеобразную кору у основания ветвей. К вершине ветвей клетки сужаются и заканчиваются длинным бесцветным волоском.

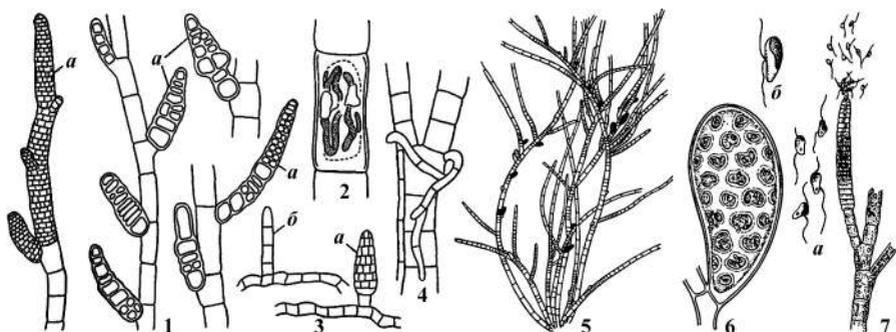


Рисунок 1.100 — *Ectocarpus caspicus* (1—4) и *Ectocarpus sp.* (5—7):

1 — части слоевища с многоклеточными спорангиями (*a*) в разных стадиях развития; 2 — отдельная клетка с лентовидным хроматофором; 3 — ризоид и вегетативная веточка (*б*) с многоклеточным спорангием (*a*); 4 — вертикальная нить с ризоидами; 5 — внешний вид спорофита; 6 — зооспорангий (одногнёздный спорангий) с зооспорами; 7 — гаметангий (многогнёздный спорангий) и гаметы; *a* — гаметы; *б* — зооспора

Спорангии и гаметангии располагаются как боковые выросты ветвей. Внутри одногнёздных спорангиев происходят мейоз и митоз с последующим формированием двухжгутиковых зооспор. Они вырастают в гаплоидные раздельнополые растения с многогнёздными гаметангиями. Гаметы изоморфные, но отличаются поведением: женская теряет подвижность и выделяет пахучее вещество, привлекающее мужские гаметы, одна из которых оплодотворяет. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит.

В зависимости от экологических условий описанный цикл развития может усложняться. Так, на спорофите, кроме обычных одноклеточных зооспорангиев, могут образовываться и многогнёздные — нейтральные, где формируются (без редукционного деления ядра) зооспоры — *нейтральные споры*. Такие диплоидные зооспоры дают начало новому поколению спорофитов. Иногда гаметы ведут себя как зооспоры — при их *партеногенетическом прорастании* (без оплодотворения) развивается гаплоидная особь (рисунок 1.101). У одного из видов эктокарпуса (*E. confervoides* LE JOLIS, 1863) с гетероморфной сменой форм развития гаплоидные зооспоры функционируют как гаметы, т. е. копулируют.

Всего известно более 350 видов. Наиболее обычны Э. густоплодный (*E. dasycarpus* KUCKUCK, 1891), Э. конфервообразный (*E. confervoides* LE JOLIS, 1863), Э. пучковатый (*E. fasciculatus* KÜTZING, 1843), Э. стручковатый (*E. siliculosus* (DILLWYN) LYNGBYE, 1819).

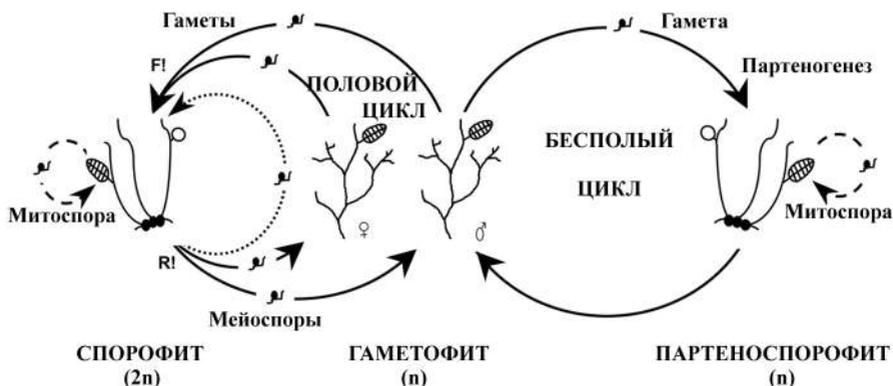


Рисунок 1.101. Цикл развития водорослей рода *Ectocarpus*

Эти наиболее простые изогенератные водоросли обычно живут в прибрежной зоне морей. Они часто встречаются в Белом, Баренцевом и Чёрном морях, где обычно поселяются на камнях или талломах других крупных водорослей.

Род *Пилайелла* (*Pylaiella* BORY DE SAINT-VINCENT, 1823) напоминает эктокарпус (рисунок 1.102). Клетки с мелкими дисковидными хлоропластами. Ветвление одностороннее и супротивное, а у эктокарпуса — большей частью дихотомическое и неправильное. Одногнёздные спорангии (клетки с утолщённой оболочкой и гранулярным содержимым) образуются в виде цепочек, представленных из вегетативных клеток ветвей. Одиночные могут встречаться у эктокарпуса.

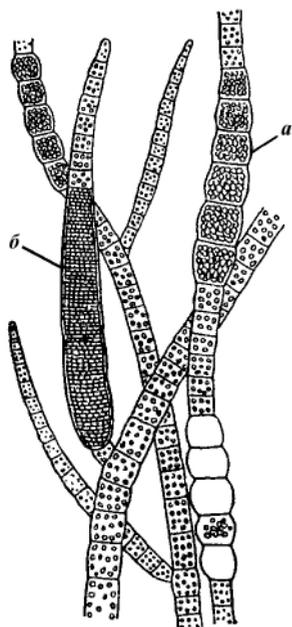


Рисунок 1.102 — *Пилайелла* прибрежная (*Pylaiella littoralis*) с одногнёздными (a) и многогнёздными (б) спорангиями

В пределах одной цепочки спорангии созревают одновременно. Их содержимое выходит последовательно, начиная с верхнего спорангия, через боковые отверстия, открывающиеся на одну сторону, в каждом спорангии по одному отверстию. Многогнёздные спорангии многоклеточные, тоже вставочные или в виде боковых веточек. У этих водорослей изредка происходят продольные деления вегетативных клеток. По-

этому пилайеллу некоторые исследователи относят к порядку диктиосифоновых. Цикл развития у них изоморфный.

Встречается на скалах и камнях в литорали и сублиторали.

Всего выделяют до 35 видов, а с подвидами и формами — до 95 таксонов. В Белом море встречается только один вид — П. прибрежная (*P. littoralis* (LINNAEUS) KJELLMAN, 1872). В Баренцевом море в обрастающих встречается П. изменчивая (*P. varia* KJELLMAN, 1883).

Порядок Сфацеляриевые (*Sphacelariales*) включает водоросли с жёсткими кустистыми слоевищами высотой от нескольких миллиметров до 30 см; ветви цилиндрические. В отличие от других бурых водорослей у сфацеляриевых каждая ветвь завершается крупной клеткой, за счёт деления которой водоросли имеют строго верхушечный рост. Для их слоевища характерно основание в виде корковидной пластинки, состоящей из нескольких слоёв клеток.

Вегетативное размножение происходит посредством *столонов* (нитей из нескольких рядов клеток, стелющихся по грунту) или специальных вегетативных почек, отделяющихся от ветвей.

У сфацеляриевых существует изоморфная смена форм развития.

Род **Сфацелярия** (*Sphacelaria* LYNGBY, 1818) встречается во всех морях. Слоевище у его представителей имеет вид кустика высотой до 4 см, состоящего из пластинчатой подошвы и отходящих от неё разветвлённых нитей.

Каждое разветвление нити на вершине имеет крупную клетку, которая делится только в поперечном направлении и обуславливает нарастание таллома в длину. Отчленивающиеся таким способом клетки в дальнейшем делятся в продольном направлении, благодаря чему образуются узкие клетки. Таллом становится многослойным и внешне состоящим как бы из члеников (рисунок 1.103).

Многочисленные виды рода (более 120 видов) населяют морское побережье Атлантики, Северного Ледовитого,

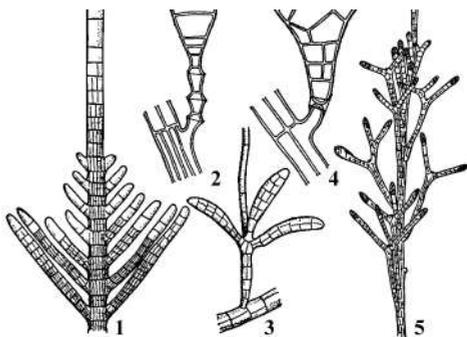


Рисунок 1.103 — Сфацелярия (*Sphacelaria* sp.):

1 — кончик таллома с верхушечными клетками; 2—4 — вегетативные почки разных видов сфацелярий; 5 — участок таллома с выводковыми веточками

Тихого и Индийского океанов всех широт. В бореальных водах Атлантического и Тихого океанов, а также в Северном Ледовитом океане распространены *S. карликовая* (*S. nana* NÄGELI ex KÜTZING, 1855), *S. перистая* (*S. plumosa* LYNGBYE, 1819), *S. арктическая* (*S. arctica* HARVEY, 1858), *S. укореняющаяся* (*S. radicans* (DILLWYN) C. AGARDH, 1824).

Порядок Кутлериевые (Cutleriales) включает бурые водоросли, для которых характерно трихоталлическое строение слоевища за счёт зоны роста, располагающейся в базальной части многоклеточных волосков, которые находятся на краях пластинчатого слоевища или на вершине ветвей кустистого таллома. Клетки зоны роста делятся, отчленяя клетки в сторону периферии и к слоевищу. Периферические клетки обеспечивают рост волосков по мере их старения и отмирания, а слоевищные соединяются в плотные паренхиматические пластинчатые образования талломов. С возрастом слоевище дифференцируется на более мелкие окрасленные клетки коры и крупные бесцветные клетки сердцевины.

Этим водорослям свойственна изо- и гетероморфная смена форм развития. Половой процесс у них гетерогамный. При этом морфологически различаются не только гаметы, но и гаметангии: женские имеют крупные камеры и меньшее количество гамет, мужские содержат множество гамет в мелких гнёздах.

Род Кутлерия (*Cutleria* GRENVILLE, 1830) (рисунок 1.104)

служит классическим примером гетероморфной смены форм развития. У гаметофита слоевище однолетнее, вертикальное, вееро-видное или кустистое, высотой до 15 см. Гаметангии развиваются на разветвлённых или простых однорядных выростах. Слоевище спорофита одно- или многолетнее, корковидное, диаметром до 10 см. В спорангиях образуется от 8 до 32 зооспор. Морфологически зооспоры одинаковы, но из них развиваются раздельнополые женские и мужские гаметофиты в виде кустиков. На женских гаметофитах в макрогаметангиях возникают

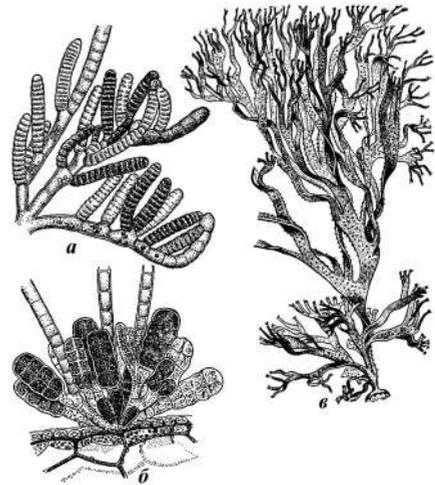


Рисунок 1.104 — *Cutleria adspersa*:

- a* — веточка с мужскими гаметангиями;
- б* — веточка с женскими гаметангиями;
- в* — гаметофит кутлерии

макрогаметы, на мужских в микрогаметангиях формируются 64 микрогаметы. После оплодотворения зигота без периода покоя прорастает в спорофит.

Характер цикла развития кутлери зависит от экологических условий. У южных берегов Великобритании гаметофиты лучше всего растут летом, а в Средиземном море около Неаполя — зимой и весной. У побережья Скандинавии и северной Великобритании развиваются лишь спорофиты, а в Средиземном море — гаметофиты. В Чёрном море единственный вид — К. усыпанная (*C. adspersa* (MERTENS ex ROTH) De NOTARIS, 1842) — представлен только спорофитами. Всего род насчитывает 25 видов.

Порядок Диктиотовые (Dictyotales) объединяет виды, которые характеризуются апикальным ростом и обычно дихотомическим ветвлением в одной плоскости. Бесполое размножение посредством апланоспор (тетраспор). Половой процесс оогамный. Смена форм развития изоморфная.

Большинство диктиотовых растут в тропических и субтропических морях. Довольно часто они встречаются в Чёрном (виды родов Диктиота (*Dictyota* J. V. LAMOUROUX, 1809), Дилофус (*Dilophus* J. AGARDH, 1882) и Падина (*Padina* ADANSON, 1763)) и Японском (Диктиота) морях.

Род Диктиота (*Dictyota* J. V. LAMOUROUX, 1809) характеризуется вильчато-разветвлённым слоевищем с плоскими, обычно расположенными в одной плоскости ветвями без продольного ребра (рисунок 1.105).

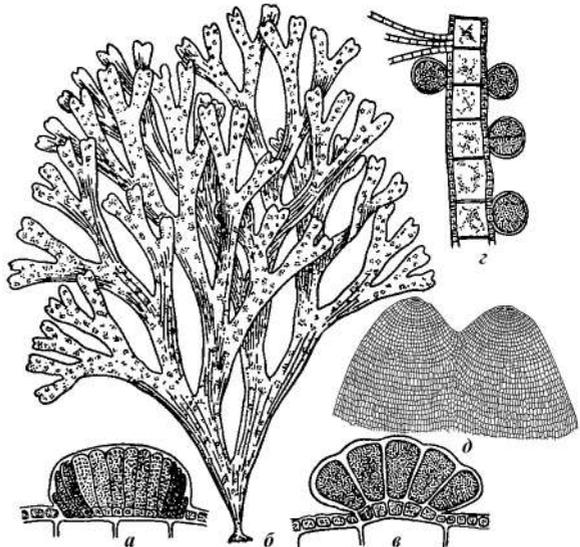


Рисунок 1.105 — *Dictyota dichotoma*:

a — разрез соруса с антеридиями; *б* — общий вид таллома; *в* — разрез соруса с оогониями; *г* — продольный разрез таллома с тетраспорангиями; *д* — часть таллома с верхушечными клетками

Таллом развивается из цилиндрического ризома, прикреплённого к субстрату ризоидами. Вершину каждой ветви завершает одна крупная клетка. Внутри ветвей находится слой крупных бесцветных клеток, окружённый снаружи корой представленной одним слоем мелких интенсивно окрашенных клеток.

На спорофитах из поверхностных коровых клеток развиваются сорусы одногнёздных спорангиев, из которых образуется по четыре неподвижные тетраспоры (рисунок 1.105, з). Они прорастают в гаметофиты. Диктиота — двудомное растение: на женских гаметофитах формируются сорусы одногнёздных оогониев с одной яйцеклеткой в каждом. Антеридии образуются на мужских гаметофитах. Яйцеклетки выпадают из оогония и в воде оплодотворяются сперматозоидами. Зигота прорастает в новое растение — спорофит.

Род насчитывает более 220 видов. Наиболее широко распространена Д. дихотомическая (*D. dichotoma* (HUDSON) J. V. LAMOUREUX, 1809), в Чёрном море встречается Д. линейная (*D. linearis* TREVISAN, 1849).

Род Дилофус (*Dilophus* J. AGARDH, 1882) (рисунок 1.106) сходен с диктиотой, только у его представителей внутри ветвей имеется не один, а два и более слоёв бесцветных клеток. Слоевище пластинчатое, плоское, без среднего ребра, дихотомически разветвлённое на узкие ветви-сегменты.

Таллом прикрепляется подошвой или стелющимися узкими разветвлёнными столонами, часто по краю прорастает, с беспорядочно отходящими отростками различной длины. На поверхности слоевища развиваются группы настоящих бесцветных волосков и органы размножения. Слоевище состоит из одной, в средних и нижних частях из двух и более рядов крупных бесцветных клеток, окружённых однорядным мелкоклеточным коровым слоем. Его клетки расположены продольными рядами по длине слоевища.

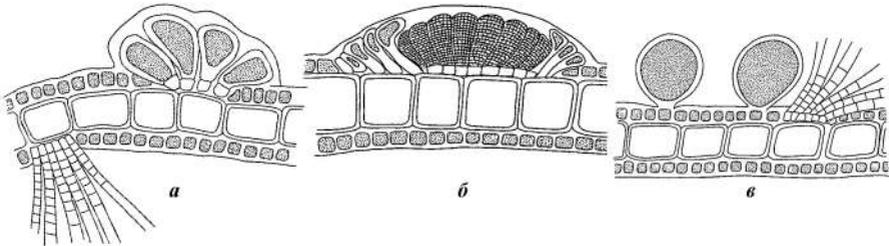


Рисунок 1.106 — Поперечные срезы слоевища *Dilophus fasciola*:

а — с оогониями; б — с антеридиями; в — с тетраспорами

Тетраспорангии (часто не разделённые) одиночные, разбросаны по слоевищу (см. рисунок 1.106). Оогонии и антеридии одиночные или чаще собраны в группы, рассеяны по слоевищу или расположены длинными вертикальными рядами.

Род насчитывает около 40 видов. В южных морях встречаются Д. ленточный (*D. fasciola* (ROTH) M. A. HOWE, 1914) и Д. спиральный (*D. spiralis* (MONTAGNE) G. HAMEL, 1939).

Род Падина (*Padina* ADANSON, 1763) включает виды с плоским, веерообразным слоевищем, целым или с несколькими вертикальными разрывами, с краевым ростом. На поверхности хорошо выражены концентрические полосы, соответствующие рядам волосков (рисунок 1.107). Наружные слои падины представляют собой мелкоклеточную кору, срединная часть таллома составлена из крупных бесцветных клеток. Цикл развития падины такой же, как и у диктиоты, с той лишь разницей, что она однодомная: оогонии и антеридии образуются на одном и том же растении.

Род насчитывает 70 видов, распространённых у берегов южной части Европы и атлантического побережья Центральной Америки. Наиболее известна П. павлинья (*P. pavonia*), встречающаяся в Чёрном море.

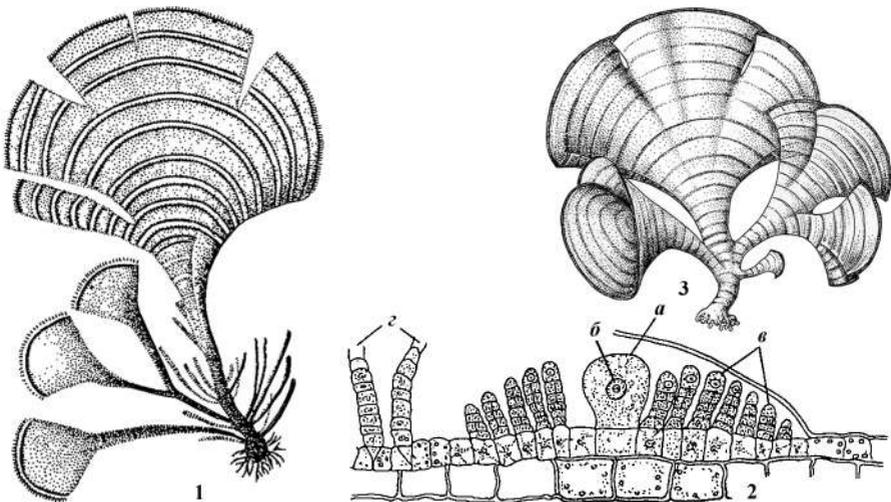


Рисунок 1.107 — Виды рода *Padina*:

1 — внешний вид таллома *P. pavonia*; 2 — поперечный срез таллома *P. pavonia* с сорусом спорангиев (*a* — тетраспорангий; *b* — оогоний; *v* — антеридии; *z* — парафизы); 3 — *P. vickersiae*

Класс Гетерогенератные (Heterogeneratophyceae)

В цикле развития водорослей класса Гетерогенератные чередуются макроскопический (у многих представлен крупными многолетними сложными формами) спорофит и микроскопический мелкий нитевидный гаметофит, часто называемый *заростком*.

Порядок Ламинариевые (Laminariales). Ламинариевые являются самыми совершенными организмами среди водорослей всех отделов. У них наиболее крупные спорофиты (от 0,5 до 60 м и более). По форме многие виды напоминают высшие растения. У большинства видов таллом имеет сложное анатомическое строение с дифференциацией клеток на ткани. Он расчленён на листо-, стебле- и корневидные части. Рост слоевища у ламинариевых интеркалярный (за счёт деления клеток меристемы у основания листовых пластин и на вершине ствола).

Ламинариевые бывают одно- и многолетними. У ряда многолетних видов листовидные пластины ежегодно сменяются новыми, а стеблевидные и ризоидальные образования функционируют несколько лет. Перед сменой листовых пластин происходит спорообразование. Из спор формируются мужские и женские гаметофиты. Половой процесс у них оогамный (рисунок 1.108).

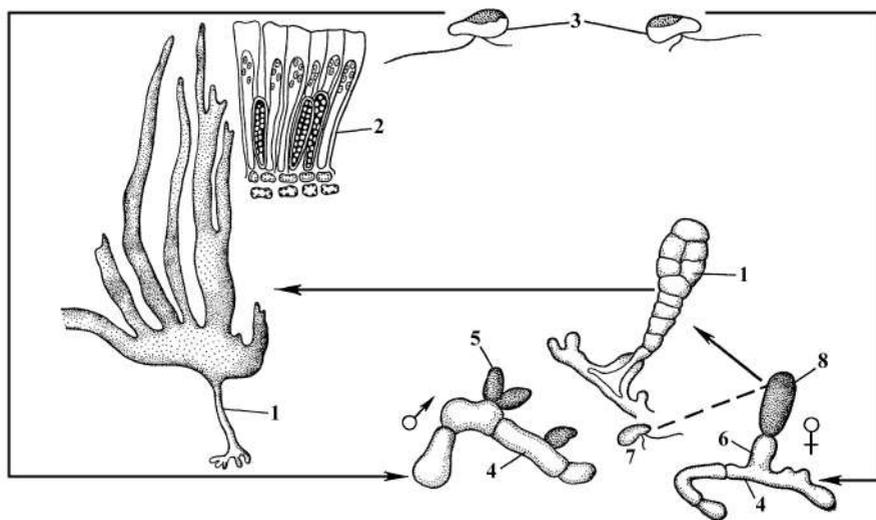


Рисунок 1.108 — Цикл развития *Laminaria digitata*:

- 1 — таллом спорофита; 2 — зооспорангии; 3 — зооспоры; 4 — гаметофиты; 5 — антеридий; 6 — оогоний; 7 — сперматозоид; 8 — оплодотворённая яйцеклетка

Ламинариевые обитают главным образом в холодных водах Южного и особенно Северного полушарий, предпочитая места с сильным течением или прибоем, что обеспечивает им интенсивное поступление питательных веществ.

Род **Ламинария** (*Laminaria* J. V. LAMOUROUX, 1813) включает виды, таллом которых расчленён на листовидную пластинку, ствол и ризоиды (рисунок 1.109). Листовидные пластины ровные или морщинистые, цельные или рассечённые. Ствол и ризоиды многолетние, листовая пластина меняется ежегодно.

На продольных разрезах с черешка и органов прикрепления выявляется их достаточно сложное анатомическое строение. Наружная часть черешка представляет собой кору, состоящую из нескольких слоёв клеток с хроматофорами; промежуточный слой представлен крупноклеточной запасной тканью и, наконец, внутренний — сердцевина — проводящей и механической. Проводящая система имеет вид трубчатых нитей с воронковидными расширениями в местах клеточных перегородок. Они имеют пористую структуру и называются ситовидными пластинами, а нити — ситовидными трубками. В толщину черешок растёт за счёт деления клеток коры, которое происходит периодически, вследствие чего на поперечном разрезе хорошо заметны концентрические слои, напоминающие годовичные кольца высших растений (рисунок 1.110).

При размножении на поверхности листовидной пластинки из коровых клеток группами (сорусами) образуются одногнёздные зооспорангии, в каждом из которых формируется от 16 до 128 двухжгутиковых зооспор. В благоприятных условиях зооспоры прорастают в микроскопически мелкие нитчатые заростки — мужские и женские гаметофиты (см. рисунок 1.108).

Половой процесс у ламинарии оогамный. Созревшая яйцеклетка выходит из оогония и закрепляется на его верхнем

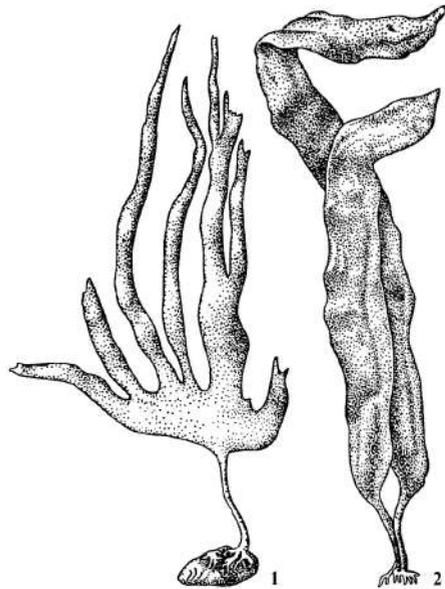


Рисунок 1.109 — Общий вид талломов *Laminaria digitata* (1) и *L. saccharina* (2)

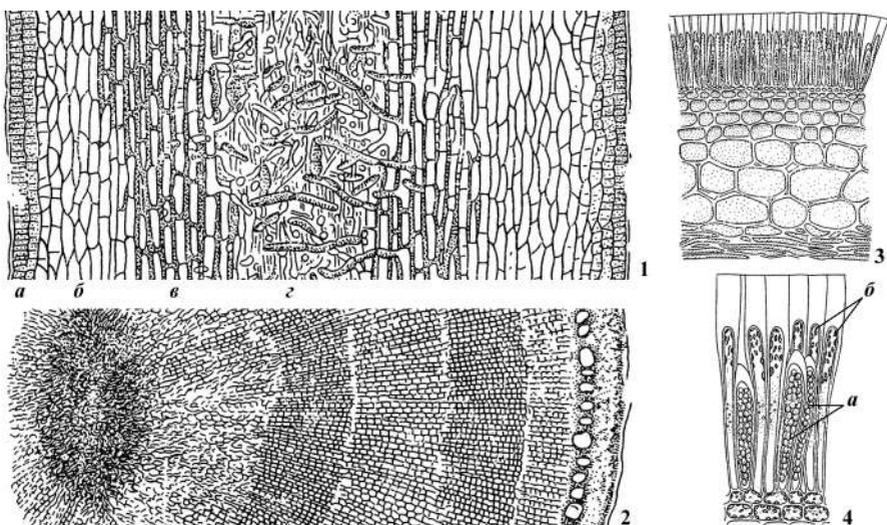


Рисунок 1.110 — Анатомия рода *Laminaria*:

1 — продольный разрез черешка (*a* — меристодерма; *б* — кора; *в* — промежуточный слой; *з* — сердцевина); 2 — поперечный разрез черешка; 3 — разрез листовой пластинки с сорусом спорангиев; 4 — участок спороносного слоя при большом увеличении (*a* — зооспорангий, *б* — парафиза)

конце. В таком положении происходит оплодотворение (см. рисунок 1.108). Зигота без периода покоя прорастает в спорофит. Женский гаметофит обеспечивает не только формирование половых клеток, но и место прикрепления будущему спорофиту.

Известно более 130 видов, распространённых преимущественно в морях Северного полушария. В Белом и Карском морях обитают *Л. сахаристая* (*L. saccharina* (LINNAEUS) J. V. LAMOUROUX, 1813) и *Л. пальчаторассечённая* (*L. digitata* (HUDSON) J. V. LAMOUROUX, 1813), которые применяют для медицинских целей и в пищу. В южных районах Японского и Охотского морей встречается *Л. японская* (комбу) (*L. japonica* ARESCHOUX, 1851), или морская капуста — самый ценный промысловый вид среди бурых водорослей. Её используют для приготовления салатов, консервов, различных блюд. В ряде стран, в том числе в России (на Дальнем Востоке), её культивируют.

Класс Циклоспоровые (*Cyclosporophyceae*)

Класс Циклоспоровые объединяет водоросли с крупными, сложно дифференцированными в анатомическом и морфологическом отноше-

ниях талломами, у которых в цикле развития чередование поколений отсутствует. Их диплоидные талломы имеют только органы полового размножения. У представителей класса гаметофит утратил способность к самостоятельному существованию и представляет собой слой, выстилающий особые углубления (*концептакулы* или *скафидии*), развивающиеся на спорофите. Мейоз у циклоспоровых происходит перед образованием гамет. Процесс оплодотворения и развития зиготы происходит вне растения.

Бесполое размножение отсутствует.

Все циклоспоровые — крупные водоросли. Слоевища у них дифференцированы на ткани: меристодерму, кору, промежуточный слой и сердцевину; ситовидные трубки отсутствуют. Класс делится на три порядка, наиболее крупным из которых является порядок Фукусовые (Fucales). Порядок Аскозейровые (Ascoseirales) содержит одно семейство Ascoseiraceae, в котором один род с одним видом — аскозейра удивительная (*Ascoseira mirabilis* SKOTTSBERG, 1907). Порядок Дурвиллеевые (Durvilleales) также включает одно семейство Durvilleaceae с одним немногочисленным (12 видов) родом Дурвиллея (*Durvillea* BORY DE SAINT-VINCENT, 1826), представители которого растут только в Южном полушарии. Наиболее широко распространена Д. антарктическая (*D. antarctica* (CHAMISSE) HARIOT, 1892).

Порядок Фукусовые (Fucales) объединяет водоросли, которые характеризуются кустистой формой слоевища с верхушечным ростом (рисунок 1.111). Клетки осевых частей слоевища делятся слабо. Они вытянуты в длину и составляют сердцевину. На слоевищах ряда фукусовых встречаются *крипстостомы* и *цекостомы*. Крипстостомы — это ямки, из которых растут многоклеточные волоски с базальной зоной роста. Цекостомы — микроскопические полости под поверхностью слоевища. Слой клеток, выстилающих полости криптостомов и цекостомов, развивается из таких же проростков, как и

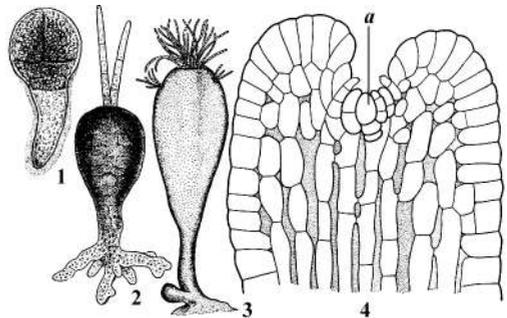


Рисунок 1.111 — Начальные этапы развития слоевища фукуса (*Fucus*):

1—3 — внешний вид проростков разного возраста; 4 — продольный разрез через верхину проростка (a — верхушечная клетка)

гаметофиты. Это стерильные гаметофиты, выполняющие физиологические функции. Криптостомы с волосками служат для лучшего обмена с внешней средой, в частности, для поглощения питательных солей.

Род **Фукус (*Fucus* LINNAEUS, 1753)** (рисунок 1.112) включает виды с плоским ремневидным дихотомически разветвлённым талломом длиной до 1 м. Вдоль лопастей таллома с гладкими или зазубренными краями проходит срединная жилка, переходящая в нижней части в черешок, который прикрепляется к субстрату базальным диском. У некоторых видов фукуса по бокам от средней жилки расположены воздушные пузыри в виде вздутий. Таллом нарастает за счёт деятельности верхушечных клеток. При размножении концы таллома вздуваются, принимают светлую жёлто-оранжевую окраску и превращаются в рецептакулы, на которых образуются скафидии с отверстиями. Между парафизами на стенках женского скафидия формируются оогонии и мужского — антеридии. В оогонии фукуса образуется 8 яйцеклеток, в антеридиях — 64 сперматозоида. Зигота прорастает без периода покоя.

Род Фукус очень богат на виды, вместе с подвидами, формами и вариациями насчитывает 1 055 таксонов. Виды фукуса распространены

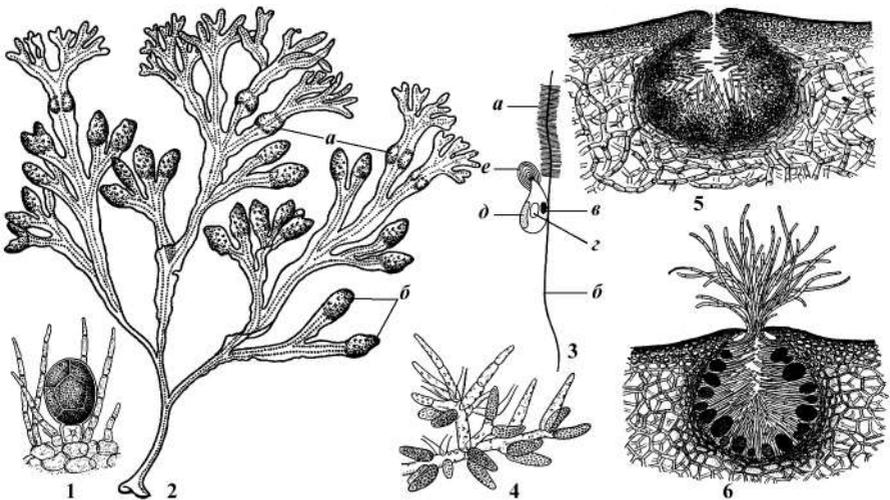


Рисунок 1.112 — Фукус пузырчатый (*Fucus vesiculosus*):

1 — оогоний; 2 — общий вид таллома (*a* — воздухоносные полости; *б* — рецептакулы); 3 — схема строения антерозоида (*a* — передний жгутик; *б* — задний жгутик; *в* — глазок; *г* — ядро; *д* — хлоропласт; *е* — хоботок); 4 — веточка с антеридиями; 5 — разрез мужского скафидия; 6 — разрез женского скафидия

у берегов холодных и умеренных морей Северного полушария, часто образуя большие заросли на литорали, что облегчает их сбор и использование. Виды фукуса применяют в качестве удобрений, корма для скота, производства кормовой муки, альгинатов и других химических веществ. В российских морях встречается пять видов этого рода. Наиболее известны Ф. пузырчатый (*F. vesiculosus* LINNAEUS, 1753) и Ф. двусторонний (*F. distichus* LINNAEUS, 1767).

Род Аскофилл (*Ascophyllum* STACKHOUSE, 1809) имеет слоевище, достигающее 1,0—1,5 м в длину, узкое, без средней жилки, с длинным, дихотомически ветвящимся главным побегом, на котором попеременно или супротивно расположены более короткие ветви, заканчивающиеся прозрачными ягодообразными вздутиями (рецептакулами), несущими скафидии (рисунок 1.113). Слоевища у аскофилла раздельнополюе. Мужские экземпляры имеют более тёмную окраску, менее округлые ветви и более мелкие рецептакулы. Строение скафидиев аскофилла сходно с таковыми у фукусов.

В оогониях формируются четыре яйцеклетки. Веточки-рецептакулы появляются на слоевищах с середины июля до конца октября, одновременно в них развиваются проспории и гаметофиты.

Род включает семь видов, наиболее известный — *A. nodosum* (LINNAEUS) LE JOLIS, 1863). Водоросли растут в нижнем, отчасти в среднем, горизонте литорали и в верхней сублиторали (в Белом море). Аскофиллы распространены у берегов Азии и Европы (от Карского моря до Португалии) и у берегов Америки (от Баффиновой Земли до штата Нью-Джерси, США).

Род Цистозейра (*Cystoseira* C. AGARDH, 1820) (рисунок 1.114) имеет слоевище кустистое, прикрепляется к грунту диском (редко ризоидами) и достигает в длину 2—6 м. Оно прямостоячее, в форме цилиндрических или мно-

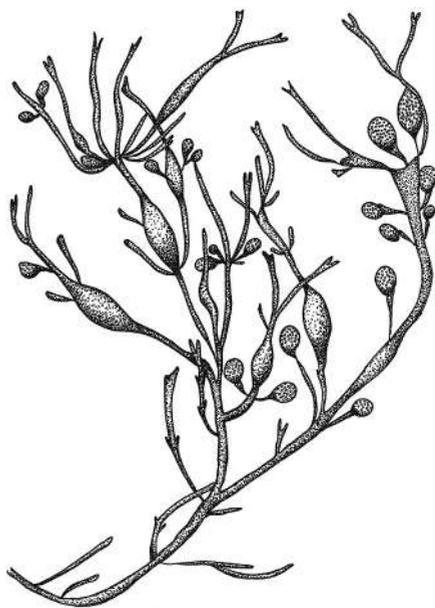


Рисунок 1.113 — Участок таллома *Ascophyllum nodosum* с рецептакулами

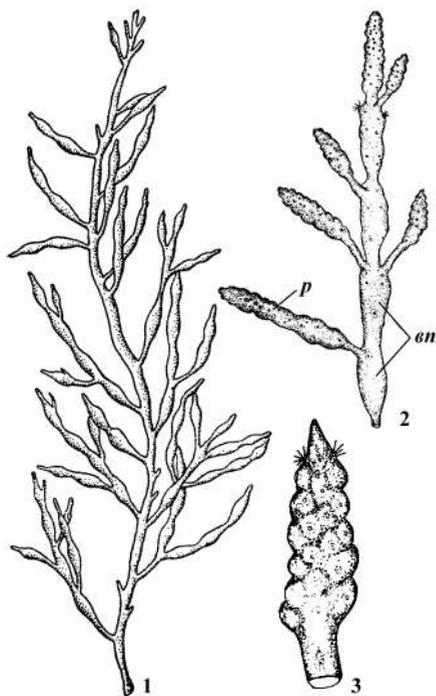


Рисунок 1.114 — *Cystoseira barbata*:

1 — общий вид таллома; 2 — участок таллома с рецептакулами (*p*) и воздушными пузырями (*vn*); 3 — рецептакула крупно

дальневосточных морях на глубине до 25 м — Ц. толстоногая (*C. crassipes* (MERTENS ex TURNER) S. AGARDH, 1821).

Цистозейра косматая выделяется среди других видов, произрастающих в российских морях, тем, что от диска, которым слоевище прикрепляется к грунту, отходит до 20 вертикальных стволов высотой до 0,5—1,2 м, а у Ц. бородатой — один высокий ствол, который у старых экземпляров становится шероховатым.

Контрольные вопросы

1. Дать общую характеристику бурых водорослей как одной из наиболее высокоорганизованных групп слоевищных растений.
2. Охарактеризовать формы размножения бурых водорослей.
3. Какие принципы лежат в основе классификации отдела Бурые водоросли?

гогранных осевых стволов с боковыми «листьями» или без них, у основания часто сплющенное. Воздушные пузыри однокамерные, без поперечных перегородок, располагаются в верхних частях таллома цепочками или беспорядочно. Скафидии обычно обоеполые: в полости, у их основания развиваются оогонии с одной яйцеклеткой, на стенках, ближе к отверстию скафидия формируются антеридии.

Род насчитывает 165 видов, а вместе с подвидами, формами и вариациями — 290 таксонов. Многие виды рода Цистозейра произрастают в Чёрном, Японском и Охотском морях и у Курильских островов. В Чёрном и Средиземном морях растут Ц. косматая (*C. crinita* DUBY, 1830), Ц. босфорская (*C. bosphorica* SAUVAGEAU, 1912) и Ц. бородатая (*C. barbata* (STACKHOUSE) S. AGARDH, 1820), в

4. Для каких форм бурых водорослей характерно наибольшее анатомическое и морфологическое расчленение таллома?

5. Как осуществляется смена ядерных фаз и форм развития в различных классах бурых водорослей (на примере эктокарпуса, диктиоты и ламинарии)?

6. Каковы цикл развития и место редукционного деления ядра у фукуса?

7. Каковы филогенетические связи бурых водорослей с другими представителями слоевищных растений?

8. Каково значение бурых водорослей в природе и народном хозяйстве?

1.15 Отдел Красные водоросли, или Багрянки (Rhodophyta)

Представители отдела в подавляющем большинстве — многоклеточные организмы сложного морфологического и анатомического строения, и только немногие, наиболее примитивные имеют одноклеточное или колониальное слоевище. Многие багрянки — крупные растения, достигающие в длину от нескольких сантиметров до метра, но среди них немало и микроскопических форм.

По форме красные водоросли бывают в виде нитей, кустиков, пластинок, пузырей, корок, кораллов и т. д. Большого разнообразия достигают пластинчатые формы. Встречаются пластины цельные и сложно рассечённые, с дополнительными выростами по краю и на поверхности. Некоторые багрянки сильно кальцинированы и напоминают окаменелости.

При всём многообразии внешней формы красным водорослям свойствен единый план строения слоевища — в его основе у всех многоклеточных багрянок лежит гетеротрихальная структура.

Ветви красных водорослей делятся на две категории. Одни — основные длинные ветви, которые увеличиваются в длину в течение всего периода роста, так называемые *ветви неограниченного роста*.

Другие растут только до определённого предела и всегда остаются более или менее короткими — это *ветви ограниченного роста*.

Кроме того, у них есть специализированные ветви, выполняющие роль усиков, или ризоидов, служащих для дополнительного прикрепления либо сцепления друг с другом.

Паренхимный тип организации фактически отсутствует. Единственный пример паренхимного слоевища — представители класса

Бангиевые (порфира и бангия). У большинства багрянковых слоевища псевдопаренхимного типа (за счёт переплетения ветвей в одной оси — *одноосевое* строение или во многих — *многоосевое*). Увеличение размеров слоевищ у примитивных форм осуществляется за счёт диффузного деления клеток, у более организованных — в результате деления верхушечных клеток, а у ряда видов — за счёт верхушечной или краевой меристемы. Органами прикрепления к субстрату служат ризоиды, присоски, подошвы или стелющиеся ризоидальные пластины.

Форма клеток красных водорослей — шаровидная, яйцевидная, бочёнкообразная, цилиндрическая или многоугольная. Они покрыты оболочкой, в которой различимы внутренний целлюлозный и наружный пектиновый, ослизняющийся слой. Получаемый из последнего агар-агар, кроме пектина, содержит сахара и белки. У некоторых красных водорослей снаружки от оболочки откладывается кутикула. Оболочка может быть пропитана известью, солями магния или железа. Цитоплазма отличается повышенной вязкостью, плотно прилегает к стенкам, чувствительна к изменению солёности среды.

Клетки красных водорослей содержат все органеллы, присущие эукариотам. У высокоорганизованных водорослей клетки многоядерные, у менее организованных — одноядерные. Форма хроматофоров зависит от интенсивности освещения, размеров и возраста клеток (рисунок 1.115). Однако чем выше организация водоросли, тем больше в её клетках хроматофоров и тем более постоянна их форма.

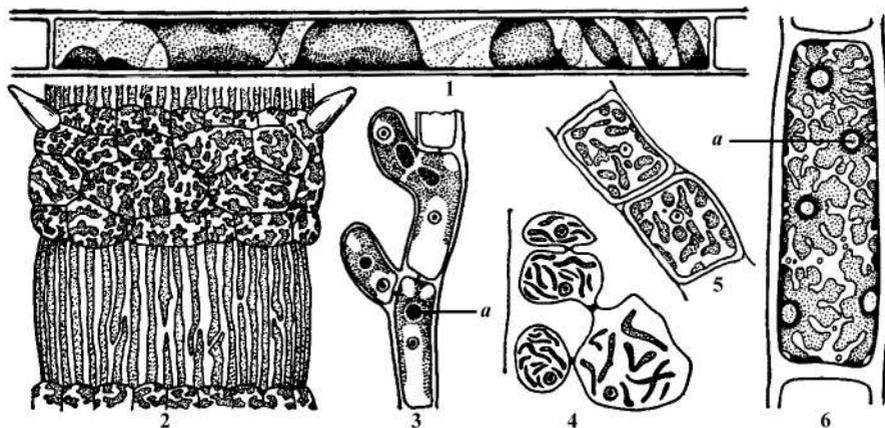


Рисунок 1.115 — Форма хлоропластов красных водорослей:

- 1 — *Audouinella* sp.; 2 — *Ceramium* sp.; 3 — *Kylinia rhipidandra*; 4 — *Cystoclonium purpureum*; 5 — *Asparagopsis armata*; 6 — *Kylinia floridulum*; a — пиреноид

Хлоропласты у более примитивных представителей одиночные, звёздчатой формы с пиреноидом. У флоридеевых водорослей хлоропласты лентовидной, зернистой, линзовидной, дисковидной, чашевидной и другой формы, как правило, без пиреноидов. Как и у других растений, окраска пластид и всего тела красной водоросли обусловлена сочетанием нескольких пигментов: хлорофиллов *a* и *d*, фикобилинов (фикоцианин, фикоэритрин, аллофикоцианин), каротиноидов (α - и β -каротин, зеаксантин, лютеин, антераксантин, криптоксантин, неоксантин) и ксантофиллов.

Фикобилиновые пигменты — это дополнительные пигменты, позволяющие фотосинтезировать при слабой интенсивности освещения, особенно в глубоко проникающих в воду синих лучах. Таким образом, окраска таллома варьирует от малиново-красной (преобладание фикоэритрина) до голубовато-стальной (при избытке фикоцианина).

На примере водорослей отчётливо прослеживается приспособительный характер пигментного аппарата у водных растений. Известно, что при прохождении света через толщу воды отсекается оранжево-красная часть спектра и до больших глубин доходят в основном зелёные, голубые и синие лучи. Соответственно у растений на мелководье преобладают зелёные пигменты, у глубоководных водорослей (бурые) к ним добавляются бурые пигменты (фукоксантин и др.), а у самых глубоководных красных — красные пигменты (фикоэритрин и др.). Проникновение красных водорослей на значительные глубины можно объяснить их способностью (благодаря красным пигментам) улавливать даже незначительное количество света.

Запасные продукты представлены в виде флорозиды, содержащего галактозу и глицерин, сахарозы, жиров и багрянкового крахмала, который занимает промежуточное положение между обычным крахмалом и гликогеном. Основной продукт ассимиляции — багрянковый крахмал — откладывается в цитоплазме или на поверхности хлоропластов вне связи с пиреноидами. От содержащегося йода он приобретает буро-красный цвет. По химической природе багрянковый крахмал ближе к амилопектину и гликогену, при гидролизе которого получают галактозу. Реже откладываются сахараиды и многоатомные спирты.

Багрянки обладают сложным, не встречающимся у других водорослей циклом развития, своеобразным строением женского органа размножения — *карпогона* и сложными процессами развития зиготы. Подвижные стадии в цикле развития отсутствуют, их споры и гаметы лишены жгутиков.

Способы размножения красных водорослей весьма многообразны. Вегетативное размножение свойственно лишь примитивным. Оно осуществляется за счёт образования дополнительных побегов, отрастания нового таллома от подошвы старого, отмершего, а также путём деления клеток. Оторванные участки талломов погибают.

Бесполое размножение осуществляется моно-, би-, тетра- и полиспорами, образовавшимися в спорангиях. Тетраспоры формируются на диплоидных бесполом растениях — спорофитах (*тетраспорофитах*). В тетраспорангиях перед образованием тетраспор происходит мейоз.

Половой процесс оогамный. Карпогон состоит из расширенной базальной части — *брюшка* (с яйцеклеткой внутри) и трубчатого выроста — *трихогины*, принимающей спермации. *Спермангии* — небольшие бесцветные клетки, содержимое которых освобождается в виде мелких, голых, лишённых жгутиков мужских гамет — *спермациев* (рисунок 1.116). Оплодотворение яйцеклетки осуществляется за счёт перемещения спермация по трихогине в карпогон. После оплодотворения его базальная часть отделяется перегородкой от трихогины, которая отмирает и претерпевает дальнейшее развитие, приводящее к образованию *карпоспор*. Детали этого развития имеют важное значение при классификации багрянок.

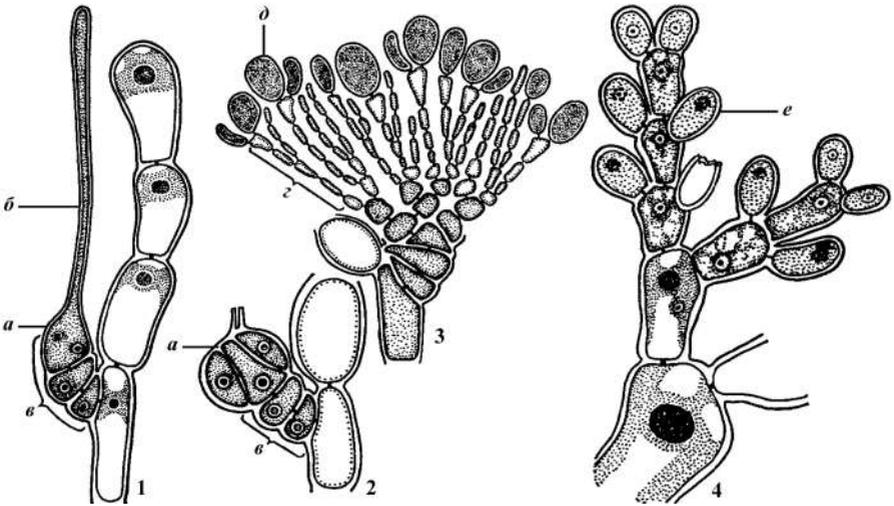


Рисунок 1.116 — Карпогонная ветвь (1), развитие гонимобласта (2, 3) у *Helminthora* и спермангии (4) у *Nemalion*:

a — карпогон; *б* — трихогина; *в* — карпогонная ветвь; *з* — нити гонимобласта; *д* — карпоспоры; *е* — спермангий

У одних красных водорослей содержимое зиготы делится с образованием неподвижных голых спор — карпоспор, у других из оплодотворённого карпогона образуется система специальных нитей — *гонимобласты*, клетки которых превращаются в карпоспорангии, производящие по одной карпоспоре. У большинства багрянок развитие карпоспор проходит с участием *ауксиллярных клеток*. В таких случаях гонимобласт развивается не из брюшка карпогона, а из ауксиллярной клетки.

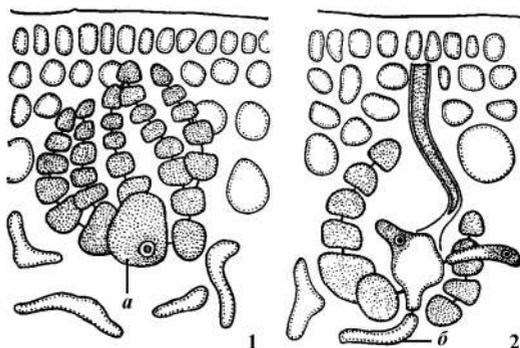


Рисунок 1.117 — Ауксиллярная система (1) и оплодотворённый карпогон (2) у *Grataeloupia*:

a — ауксиллярная клетка; *б* — соединительная нить

Если ауксиллярные клетки удалены от карпогона, то из его брюшка после оплодотворения вырастают соединительные (*ообластемные*) нити; клетки их диплоидны (рисунок 1.117). Ообластемные нити подрастают к ауксиллярным клеткам и в точке их соприкосновения оболочки растворяются. После этого происходит плазмогамия, в результате развивается гонимобласт с карпоспорами, который рассматривают в качестве самостоятельного поколения — *карпоспорофита*. Поэтому, ауксиллярные клетки выполняют вспомогательную функцию — стимулируют деление ядра клетки соединительной нити и поставляют дополнительное питание.

У наиболее высокоорганизованных красных водорослей (флоридеевых) ауксиллярные клетки развиваются после оплодотворения карпогона в непосредственной от него близости. Ообластемные нити у этих водорослей не образуются. Ауксиллярная клетка, находясь рядом с брюшком карпогона, сливается с ним и образует *прокарпий*, из которого развивается гонимобласт с карпоспорами. Карпоспорангии часто располагаются тесными группами — *гонимокарпиями*, которые у многих представителей одеты псевдопаренхиматозной оболочкой, развивающейся из соседних с карпогоном клеток.

Циклы развития красных водорослей разнообразны. У одних представителей флоридеевых происходит смена трёх форм развития: гаплоидный гаметофит, диплоидные карпо- и тетраспорофит. В этом случае

зигота делится без редукции числа хромосом, формируя спорофит, на котором в результате мейоза образуются тетраспоры, дающие начало гаметофитам. Таким образом, имеются две свободноживущие формы одного и того же растения — тетраспорофит и гаметофит.

У других водорослей (с гетероморфной сменой форм развития) часто бывает слабо развит и даже редуцирован тетра- и карпоспорофит, иногда редуцирован гаметофит (он формируется на спорофите).

Красные водоросли — типичные морские растения. В пресных водоёмах обитают несколько видов.

В основу классификации багрянок положен принцип — строение женских репродуктивных органов и процесс развития гонимобласта. По этой системе все красные водоросли делятся на два класса — Бангиевые (*Bangiophyceae*) и Флоридеевые (*Florideophyceae*). Каждый из них содержит по 6 порядков. Основная масса багрянок относится к классу флоридеевых — в нём содержится 49 семейств.

Класс Бангиевые (*Bangiophyceae*)

Класс Бангиевые объединяет одноклеточные, колониальные и многоклеточные (паренхимного, реже — однорядно-нитчатого строения), прикрепленные к субстрату водоросли. Рост слоевища у них диффузный, т. е. за счёт деления всех клеток. Клетки одноядерные, с одним хроматофором звёздчатой формы и пиреноидом.

Вегетативное размножение осуществляется делением клеток. У некоторых примитивных видов этот способ размножения является единственным. Бесполое размножение осуществляется моноспорами.

Половой процесс известен у немногих видов. Карпогон без трихогины. Зигота прорастает непосредственно группой карпоспор. Некоторым высокоорганизованным представителям свойственна смена половой и бесполой (диплогаплофазный цикл) форм развития.

Бангиевые — в основном пресноводные и наземные обитатели. Класс делится на 6 порядков на основании особенностей развития зиготы и строения ауксиллярной системы. Каждый порядок включает весьма разнообразные по морфологическому и анатомическому строению водоросли. Наиболее известен порядок Бангиевые (*Bangiales*).

Порядок Бангиевые (*Bangiales*) включает виды, имеющие многоклеточные с интеркалярным ростом слоевища нитчатой и пластинчатой формы. Все клетки однотипные, не дифференцированные на осевые и коровые, одеты оболочкой, соединены между собой посредством сочленяющих пор.

Бесполое размножение осуществляется посредством моно- и поли-спор; половой процесс оогамный. Сперматангии у порфиры и бангии образуются в результате повторных делений вегетативных клеток, так что в одной клетке развивается от 32 до 128 сперматангиев, каждый из которых содержит по одному спермацию (рисунок 1.118). В оогонии, или карпогоны, превращаются обычные вегетативные клетки, каждая из них — в один карпогон. Трихогина у бангиевых отсутствует.

У одних видов порфир мужские и женские органы размножения возникают на одном и том же растении, у других — на разных. После оплодотворения в зиготе происходит несколько клеточных деле-

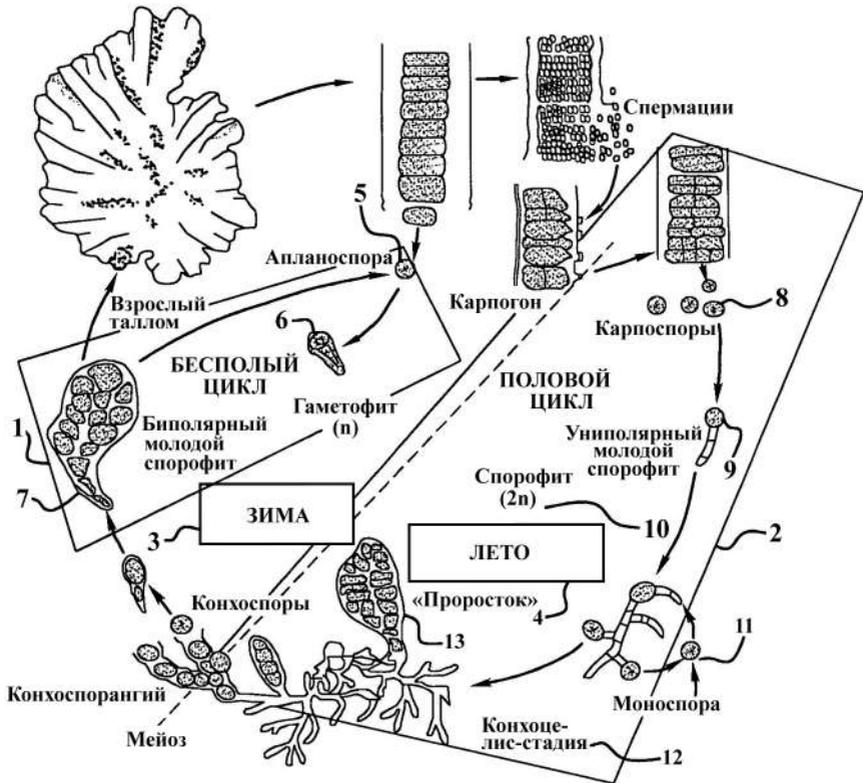


Рисунок 1.118 — Жизненная история *Porphyra* показывает, что водоросль может развиваться бесполом (1) или половым репродуктивными циклами (2). Бесполой цикл имеет место в течение зимнего периода (3) в открытом море, а половой цикл происходит в течение летнего периода (4). Бесполой жизненный цикл (1) у *Porphyra* включает следующие стадии: апланоспоры (5), гаметофит (6) и биполярный молодой спорофит (7). Половой цикл (2) у *Porphyra* включает: карпоспоры (8), униполярный молодой спорофит (9), спорофит (10), моноспоры (11), конхоцелис-стадию (12) и «проросток» (13)

ний и образуется 4—64 карпоспоры. Судьба прорастающих карпоспор различна. При оптимальных условиях они снова дают пластинчатые растения, которые размножаются половыми клетками. Однако при изменении условий, например, сезонных колебаниях, формирование пластинчатого слоевища приостанавливается и многоклеточные растения остаются карликовыми. В их клетках образуются моноспоры.

Очень часто карпоспоры порфиры прорастают в однорядно-нитчатые разветвлённые растения. В клетках этих нитей содержатся лентовидные хлоропласты. Некоторые клетки, созревая, слегка раздуваются и функционируют как моноспорангии. В них образуются моноспоры, которые при прорастании формируют пластинчатые слоевища. Раньше эту нитчатую стадию считали самостоятельной водорослью и называли *конхоцелис* (*Conchocelis*).

В настоящее время нитчатую стадию называют конхоцелис-стадия (*Conchocelis*-стадия), которая образует красные пятна на раковинах моллюсков, частично проникая внутрь их. Таким образом, у порфиры уже имеется чередование гаметофита и спорофита — гетероморфная смена форм развития.

Бангиевые — морские и пресноводные водоросли. Морские формы распространены в прибрежной полосе всех морей, но в умеренных широтах представлены богаче, чем в тропиках.

Род Порфира (*Porphyra* С. AGARDH, 1824) (рисунок 1.119) имеет вид пластинки розовато-пурпурного цвета с гладкими или волнистыми краями величиной до 50 см в длину и до 10 см и более в ширину. Пластинка состоит из одного или двух слоёв клеток и при помощи коротко-го черешка и подошвы прикрепляется к подводным предметам.

Из клеток таллома формируются органы полового размножения: мужские (сперматангии) и женские (карпогоны). Сперматангии — мелкие клетки, образующиеся за счёт взаимно перпендикулярных делений клеток таллома и формирующие по одному спермацию. Карпогоны лишь незначительно отличаются от вегетативных клеток наличием небольшого сосочковидного выроста. Типичная трихогина отсутствует. После оплодотворения из карпогона образуется 4—64 карпоспоры. Жизнедеятельность прорастающих карпоспор различна. При оптимальных условиях из них формируются пластинчатые растения, которые размножаются половыми клетками. В других условиях карпоспоры прорастают в однорядно-нитчатые разветвлённые растения, отдельные клетки которых функционируют как моноспорангий. В них образуются моноспоры, формирующие при прорастании пластинчатые слоевища.

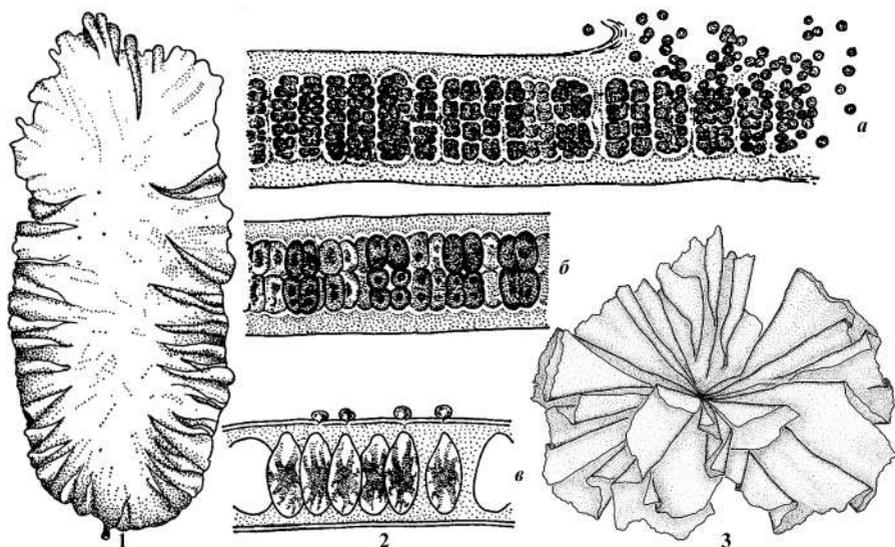


Рисунок 1.119 — *Porphyra*:

1 — внешний вид таллома *P. laciniata*; 2 — разрезы талломов рода *Porphyra* с сперматангиями (а), с карпоспорами (б) и карпогонами (в) соответственно; 3 — внешний вид таллома *P. umbilicalis*

Таким образом, у порфиры имеется чередование гаметофита и спорофита — гетероморфная смена форм развития.

Род насчитывает около 180 видов. Из них виды, которые употребляются в пищу, широко распространены в дальневосточных морях. Наиболее известен вид П. нежная (*P. tenera* KJELLMAN, 1897). П. лопатная (*P. laciniata* С. AGARDH, 1824) растёт на камнях или на других водорослях в верхней части литоральной области в Белом и Баренцевом морях. Эта водоросль, используемая как приправа к различным блюдам и как заменитель хлеба («водный хлеб»), богата витаминами В и С.

Класс Флоридеевые (Florideophyceae)

Флоридеевые объединяют многоклеточные формы, преимущественно сложного анатомического строения. Слоевище флоридеевых представляет собой систему разветвлённых нитей. Рост этого класс водорослей апикальный за счёт деления верхушечной клетки. Клетки их одно- или многоядерные, с постенными хроматофорами пластинчатой или линзовидной формы, без пиреноидов; реже хроматофор звёздчатый, с пиреноидом.

Бесполое размножение осуществляется тетра-, би- и полиспорами и только у некоторых — моноспорами. Половое размножение свойственно всем флоридеевым. Карпогон с трихогиной. Непосредственно из зиготы либо из ауксиллярных клеток после их слияния с клетками областенных нитей развивается гонимобласт с карпоспорами. В цикле развития чередуются три поколения: карпоспорофит, гаметофит и тетраспорофит (рисунок 1.120).

Подавляющее большинство представителей класса — типичные морские обитатели, распространённые во всех водоёмах земного шара.

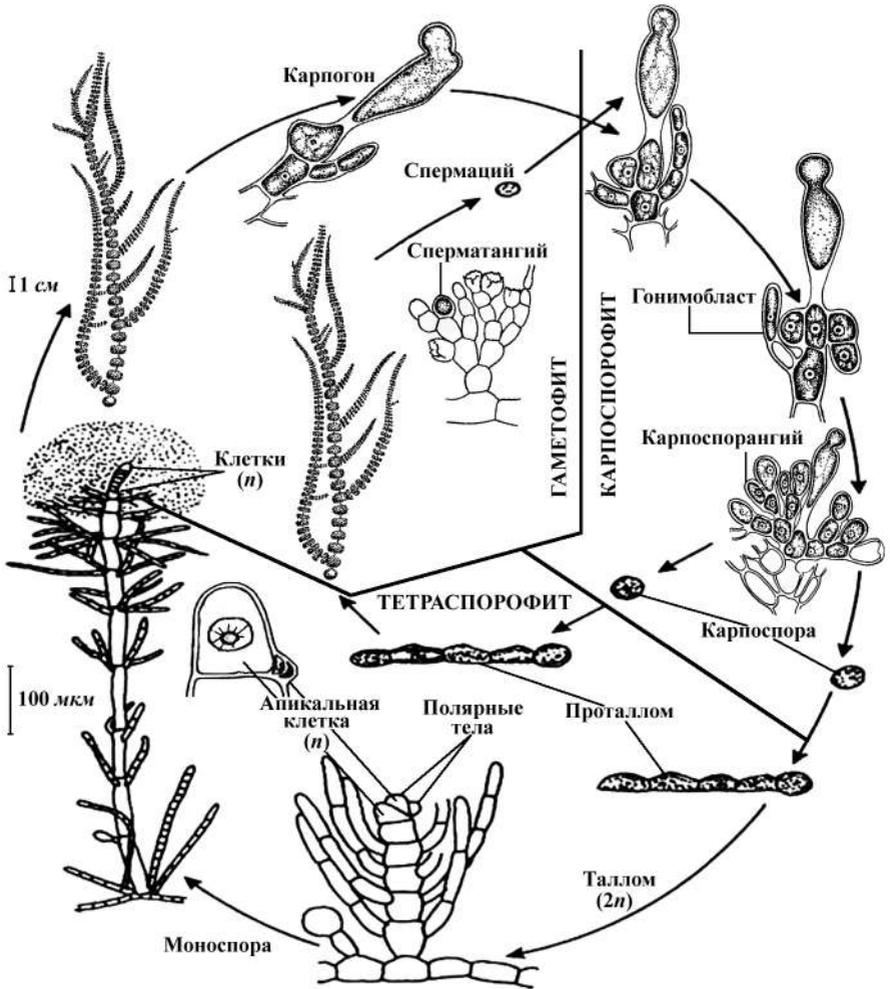


Рисунок 1.120 — Жизненный цикл *Batrachospermum sp.*

Класс Флоридеевые делят на шесть порядков на основании особенностей морфологического и анатомического строения водорослей, деталей развития зиготы и строения ауксиллярной системы.

Порядок Немалиевые (*Nemaliales*) включает водоросли одно- или многоосевого строения. Для них характерно отсутствие ауксиллярных клеток. Гонимобласты развиваются непосредственно из оплодотворённого карпогона или из его дочерней клетки. Бесполое размножение совершается преимущественно моноспорами. В цикле развития обычно наблюдается гетероморфная смена трёх форм развития.

Виды порядка живут главным образом в морях, но встречаются и в пресных водах.

Род **Батрахоспермум** (*Batrachospermum* Roth, 1797) (рисунок 1.121) объединяет виды, имеющие форму рыхлого слизистого цилиндра или нити с мутовчато расположенными боковыми веточками ограниченного роста, придающими им вид чёток или небольших кустиков. Слизь придаёт им отдалённое сходство с икрой лягушек или жаб, отсюда русское название — лягушечник. Нитчатые слоевища гаметофита достигают 40 см в длину. Таллом бывает оливково-зелёного, буроватого или стального цвета.

Центральная ось слоевища образована длинными бесцветными клетками, расположенными в один ряд. От границы двух соседних кле-

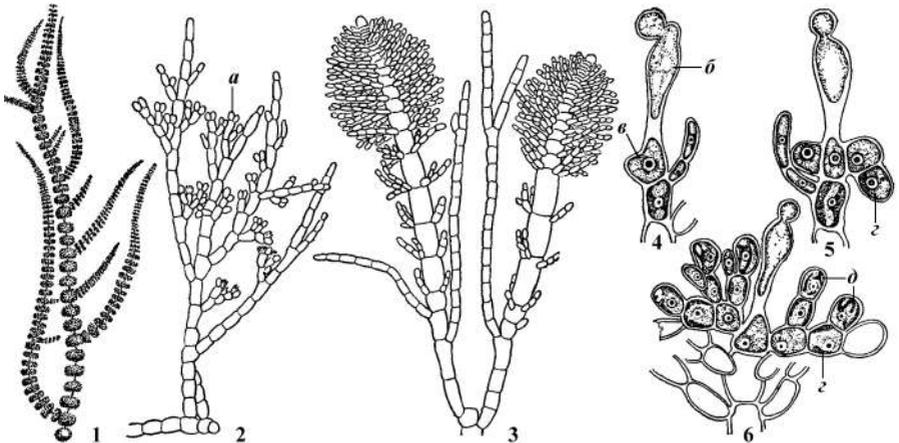


Рисунок 1.121 — Строение *Batrachospermum moniliforme*:

1 — внешний вид части растения; 2 — ювенильная стадия; 3 — начало образования взрослого слоевища; 4—6 — стадии развития гонимобласта; а — моноспorangий; б — трихогина; в — оплодотворённый карпогон; з — клетки гонимобласта; д — карпоспоры

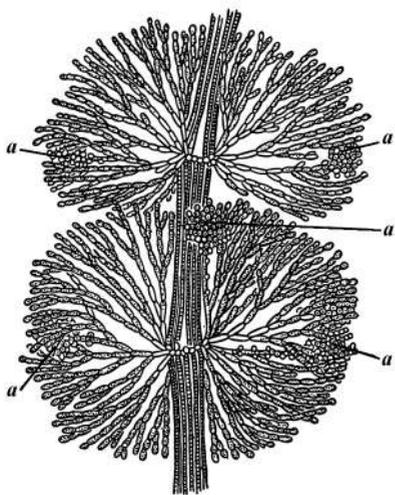


Рисунок 1.122 — Часть таллома *Batrachospermum* sp. с гонимокарпиями (а)

оплодотворения из карпогона формируется *гонимокарп* — совокупность многих гонимобластов с карпоспорангиями на концах. Карпоспорангии, содержащие каждый по одной карпоспоре, располагаются таким образом, что гонимокарп напоминает соплодие («ягоду») малины (рисунок 1.122), являющийся новым диплоидным организмом — карпоспорофитом, который живёт на гаметофите. Из карпоспор развиваются диплоидные стелющиеся по субстрату нити, от которых отходят вертикальные ветвящиеся нити, по внешнему виду отличные от таллома батрахоспермума.

Эту стадию ранее считали самостоятельной водорослью и описывали под родовым названием «шантранзия» (*Chantransia*), так называемая диплоидная *Chantransia*-стадия (так же, как и *Conchocelis*-стадия у порфиры). Она способна размножаться моноспорами. Из верхушечных клеток нитей этой стадии могут развиваться типичные талломы батрахоспермума. Она служит как бы протонемой для развивающегося прямо из неё вертикального гаплоидного таллома.

Известно около 240 видов рода, распространённых во всех частях света. Встречаются, как правило, в богатой кислородом воде, отдельные — на торфяных болотах. Типичным и широко распространённым видом является Б. чётковидный (*B. moniliforme* SIRODOT, 1884). В России Б. торфяной (*B. turfosum* BORY DE SAINT-VINCENT, 1808) встреча-

ток берут начало мутовки боковых разветвлений, обильно ветвящихся и сложенных из коротких бочонкообразных клеток с многочисленными дисковидными хроматофорами. Это так называемые ассимиляторы. Крупные клетки основных ветвей в более старых частях таллома покрыты многоклеточными нитями, которые могут переплетаться и у некоторых видов образовывать обёртку (специальную кору).

Батрахоспермум размножается главным образом половым путём. Бесполое размножение происходит моноспорами. При половом размножении карпогоны и сперматангии образуются на ассимиляторах. После

ется на значительной части территории. Батрахоспермум произрастает в проточных и стоячих водоёмах с чистой водой, на камнях и водных растениях. Это индикатор вод, бедных элементами минерального питания.

Род Немалион (*Nemalion* DUBY, 1830)

включает виды, имеющие слизистое шну- рообразное слоевище, состоящее из пучка клеточных нитей, каждая из которых растёт посредством апикальной клетки. От них радиально расходятся многочисленные вильчато-разветвлённые ветви ограниченного роста, склеенные плотной слизью (рисунок 1.123). Немалион служит типичным представителем красной водоросли с мно- гоосевым строением слоевища.

Органы полового размножения разви- ваются на ассимиляторах. Сперматангии гроздевидно расположены на конечных разветвлениях ассимиляторов. Карпогоны формируются обычно неподалёку от спер- матангиев на карпогонных веточках. У одного из видов немалиона — Н. червиво- го (*N. vermiculare* SURINGAR, 1874) наблю- далась гетероморфная смена поколений: макроскопического гаметофита и микро- скопического нитевидного спорофита (тет- распорофита).

Род насчитывает всего 35 видов, а вместе с подвидами, формами и вариациями — 41 таксон. В Чёрном море, омывающем берега России, встречается Н. червеобразный (*N. lubricum* DUBY, 1830). Кроме того, этот вид распространён в южной половине атлантического побережья Европы, в Средиземном море, южной части Аляски, Мексике и Австра- лии. Они поселяются в чистых водах на скалах, в самой верхней части сублиторали.

Порядок Церамиевые (Ceramiales). Наиболее высокоорга- низованный и богатый видами порядок. Он характеризуется тем, что ауксиллярные клетки дифференцируются только после оплодотворения карпогона и в непосредственной близости от последнего, т. е. имеется

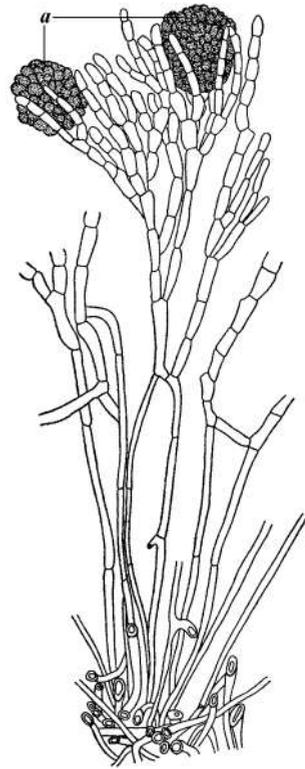


Рисунок 1.123 — Часть поперечного среза таллома *Nemalion lubricum* с гонимокарпиями (a)

прокарпий. Цикл развития, как правило, трёхфазный — со сменой гаметофита, карпоспорофита и тетраспорифита. Если репродуктивная система церамиевых построена по единому плану, то их вегетативная организация отличается большим разнообразием. На этом и основана классификация порядка. Все церамиевые построены по одноосевому плану.

Род Каллитамнион (*Callithamnion* LYNGBYE, 1819) включает виды, у которых таллом имеет форму разветвлённого кустика, сложенного из одного ряда многоядерных клеток, различных по размеру у его основания и на вершине. Стенки клеток сильно ослизнены. На поперечных перегородках отчётливо видны поры, характерные для таллома красных водорослей.

Некоторые виды имеют кору, которая состоит из ризоидных нитей, спускающихся по стенкам основных ветвей слоевища.

Тетраспорангии образуются на верхних веточках в виде боковых овальных клеток (рисунки 1.124, 1.125), покрытых ослизнённой оболочкой и сидящих на одноклеточных ножках. Споры располагаются по углам тетраэдра.

Гонимокарпии формируются на других экземплярах. Предварительно здесь возникают сперматангии и карпогоны. После оплодотворения из карпогона развиваются два *дистокарпия*, расположенные супротивно по бокам нитевидного таллома. Кучки карпоспор часто покрыты общей слизистой обёрткой.

Известно более 380 видов, распространённых в различных морях. Несколько видов обитает в Чёрном море, наиболее часто встречается К. щитковидный (*C. corymbosum* (SMITH) LYNGBYE, 1819).

Другой вид — К. зернистый (*C. granulatum* (DUCLUZEAU) C. AGARDH, 1828) распространён менее широко и встречается на камнях и цистозейре в псевдо- и сублиторали. Эндемиком Каспийского моря является К. Кирилла (*C. kirillianum* A. D. ZINOVA & ZABERZHINSKAYA, 1968).

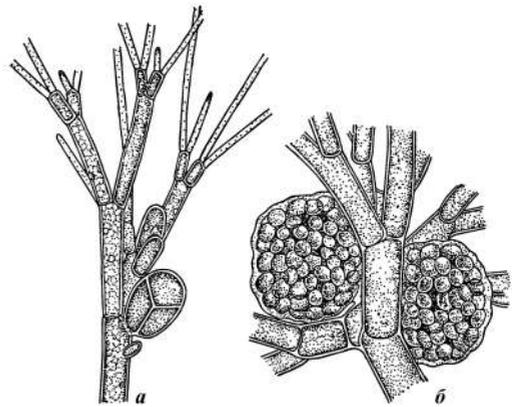


Рисунок 1.124 — *Callithamnion* sp.:

a — веточка с тетраспорангиями;
б — гонимокарпии

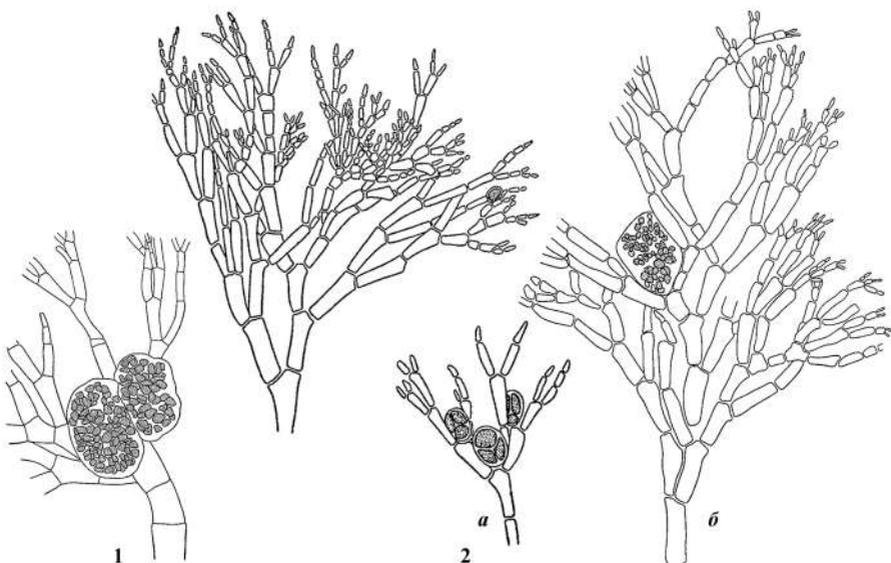


Рисунок 1.125 — Виды рода *Callithamnion*:

1 — *C. corymbosum*, часть слоевища с гонимокарпиями; 2 — *C. granulatum* (а — часть слоевища с тетраспорами; б — часть слоевища с гонимокарпиями)

Род Церамиум (*Ceramium* Roth, 1797) имеет талломы, представляющие собой ветвящиеся кустики. Оси роста на конце вильчато разветвлены, причём короткие конечные веточки слегка загнуты навстречу друг другу (рисунок 1.126). Оси состоят из центральной оси — одного ряда крупных бесцветных клеток и мелких клеток коры. У некоторых видов кора сплошным слоем покрывает всё слоевище. У других она находится только возле границ между соседними клетками центральной оси, так что слоевище имеет хорошо выраженную членистую структуру; в этом случае ветви состоят как бы из узлов и междоузлий.

Сперматангии развиваются из поверхностных коровых клеток и, когда их много, как муфтой одевают «узлы». Прокарпии развиваются на вершинах длинных ветвей таллома. Зрелые гонимобласты окружены короткими вегетативными веточками, расположенными розеткой. Тетраспорангии, в которых тетраспоры образуются по углам тетраэдра, развиваются из коровых клеток поодиночке или кольцеобразно на «узлах», выступая из коры или обрастая ею. У видов со сплошной корой тетраспорангии разбросаны по всему слоевищу.

Виды рода Церамиум распространены от тропиков до арктических морей. Они часто встречаются в верхней сублиторали (вблизи уровня

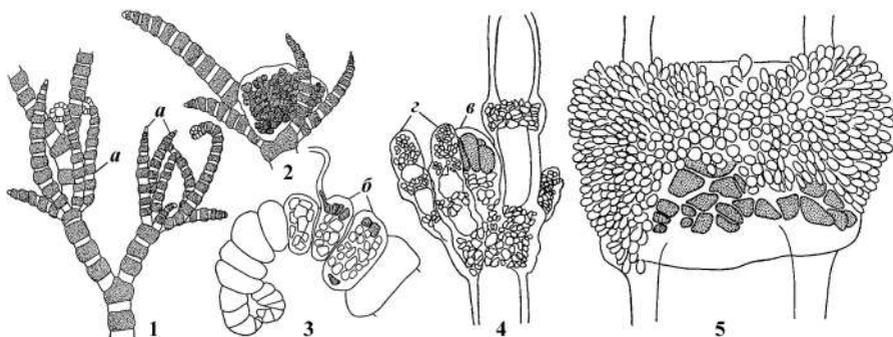


Рисунок 1.126 — Морфология *Ceramium elegans* (1—3) и *C. diaphanum* (4—5):

1 — часть слоевища с крошечными веточками (*a*) после отпадения гонимокарпия; 2 — гонимокарпий; 3 — вершина веточки с карпогонными нитями (*б*); 4 — часть веточки с гонимокарпием (*в*) и обвѣрточными веточками (*z*); 5 — поясok со сперматангиями

воды во время отлива) или даже заходят в самую нижнюю литораль. Всего род насчитывает около 580 видов, а вместе с подвидами, формами и вариациями — до 913 таксонов. В России встречается около 15 видов. Наиболее распространѣнный вид — Ц. красный (*C. rubrum*). В южных морях ещё встречаются Ц. тончайший (*C. tenuissimum* (ROTH) ARESCHOUG, 1847), Ц. Делонгшампа (*C. deslongchampsii* CHAUVIN ex DUBY, 1830) и др.

Род Филлофора (*Phyllophora* GREVILLE, 1830) встречается как в северных морях, так и в Чѣрном море. В прикрепленном виде водоросль встречается во многих районах сублиторальной зоны Крымского и Кавказского побережья на каменистом и ракушечном грунтах. Еѣ таллом состоит из многократно разветвленных неправильной формы узких пластинок тѣмно-пурпурного цвета, отходящих вверх от разветвленного черешка, прикрепляющегося подошвой к грунту. Пластинки черноморской филлофоры имеют ясно выраженную среднюю жилку. Общие размеры таллома — от 15 до 50 см (рисунок 1.127).

Род насчитывает около 55 видов. Северные виды филлофоры промыслового значения не имеют, южная — Ф. ребристая (*Ph. nervosa* (A. P. DE CANDOLLE) GREVILLE, 1830), благодаря массовому развитию в некоторых районах Чѣрного моря, используется как сырьѣ для добычания агар-агара и йода. Особенно большие скопления этой водоросли были обнаружены в так называемом «поле Зернова» — участке площадью около 10 000 км², расположенном в центре района Севастополь — Одесса — устье Дуная. Сюда она сносится, когда отрывается от грунта, с мест своих первоначальных обитаний и здесь продолжает существо-

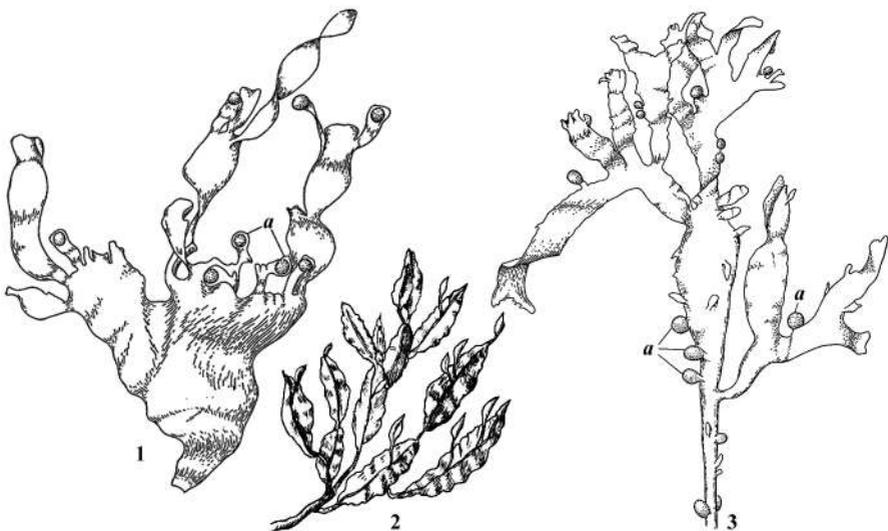


Рисунок 1.127 — Виды рода *Phyllophora*:

1 — *Ph. brodiei*; 2 — *Ph. nervosa*; 3 — *Ph. membranifolia*; a — нематоды

и разрастаться в неприкреплённом состоянии на дне, на глубине до 40—60 м. Кроме того, в Чёрном море встречаются Ф. Броди (*Ph. brodiei* (TURNER) ENDLICHER, 1843) и Ф. плёнчатоллистая (*Ph. membranifolia* (GOODENOUGH & WOODWARD) J. AGARDH, 1842).

Контрольные вопросы

1. Каковы особенности строения клетки и таллома красных водорослей?
2. Какими пигментами определяется окраска клетки багрянок и как она изменяется в связи с условиями местообитания?
3. Почему красные водоросли могут расти на значительной глубине?
4. Какие формы размножения известны у багрянок?
5. Какой тип полового размножения характерен для красных водорослей?
6. Охарактеризуйте циклы развития у различных представителей багрянок.

Как и на основании чего намечается эволюция в пределах всего отдела Красные водоросли?

Каково значение красных водорослей в природе и народном хозяйстве?

Контрольные вопросы к главе «Бактерии и водоросли»

1. Привести примеры монадной, коккоидной, нитчатой, пластинчатой и сифональной организации таллома.
2. На основании каких признаков делятся водоросли на отделы?
3. Как можно объяснить параллелизм в развитии разных групп водорослей?
4. Каковы особенности бесполого (зоо-, аплано- и автоспоры) и полового (изо-, гетеро-, оогамия, хологамия и конъюгация) размножения?
5. Какие отделы водорослей имеют сходные наборы пигментов и запасных продуктов?
6. Охарактеризуйте основные типы жизненных циклов развития водорослей.
7. Что такое зиготическая, гаметическая и спорическая редукция?
8. Назовите отделы (группы) водорослей, для которых характерны:
 - отсутствие жгутиковых стадий;
 - смена ядерных фаз и форм развития;
 - отсутствие бесполого размножения;
 - дифференциация таллома на ткани;
 - целлюлозная оболочка клетки;
 - авто- и гетеротрофный типы питания;
 - двухсторонняя симметрия тела;
 - верхушечный и интеркалярный рост.
9. Какие лучи света используются различными водорослями в процессе фотосинтеза?
10. В какой ряд можно распределить водоросли по их отношению к чистоте водоёмов?
11. Что такое фитопланктон, нейстон, фитобентос, перифитон? Каковы условия жизни водорослей этих групп и их систематический состав?
12. В каких слоях воды распространены планктонные водоросли?
13. Какое значение имеет окраска водорослей морского бентоса для глубины их распространения?
14. Каковы приспособления водорослей к планктонному образу жизни?
15. Каков состав и условия жизни наземных водорослей?
16. Можно ли рассматривать водоросли как единую филогенетическую группу?
17. Каково значение водорослей в природе и народном хозяйстве?

Глава 2. ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

2.1 Общая характеристика грибов и грибоподобных организмов

Грибы — обособленная группа эукариотных гетеротрофных организмов с абсорбционным (осмотрфным) способом питания, совмещающих признаки растений и животных. С растениями их сближает наличие хорошо выраженной клеточной стенки (оболочки), неподвижность в вегетативном состоянии, размножение спорами, неограниченный рост, поглощение пищи путём осмоса. С животными их объединяет гетеротрофность, наличие в клеточной стенке хитина и отсутствие в ней пластид и фотосинтезирующих пигментов, некоторые черты углеводного и азотного обменов, в результате которых образуются гликоген (как запасное вещество), серотонин и мочевины — метаболиты, характерные для животной клетки. Эти анатомо-морфологические и физиолого-биохимические особенности грибов позволяют считать их древней группой, образовавшейся до разделения единого ствола жизни на два — растения и животные — путём дивергенции организмов по способу питания и типу обмена веществ.

Царство Грибы, по данным разных авторов, объединяет от 100 000 до 250 000 видов, широко распространённых на нашей планете. Они встречаются даже в песках пустынь, в морях и океанах, высоко в горах и в пещерах.

Строение вегетативного тела грибов. Типичное вегетативное тело, или *таллом* (трофическая стадия) большинства грибов — *мицелий* (от греч. *mýkēs* — гриб) представляет собой систему ветвящихся трубок — *гиф* (от греч. *hyphē* — ткань, паутина) с апикальным (от лат. *arx*, род. п. *aricis* — вершина), т. е. верхушечным ростом и боковым ветвлением. Мицелий может быть *клеточный* и *неклеточный* (рисунок 2.1).

У низших грибов различают неклеточный, или *ценоцитический мицелий*, лишённый перегородок и представляющий как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер. Такой мицелий характерен для представителей отделов Хитридиомикота, Оомикота, Зигомикота. У высших грибов клеточный, или *септированный мицелий* разделён перегородками — *септами* (лат. *septum* — перегородка) на одно-, дву- или многоядерные клетки. Он характерен для отделов Аскомикота, Базидиомикота и несовершенных, или анаморфных грибов.

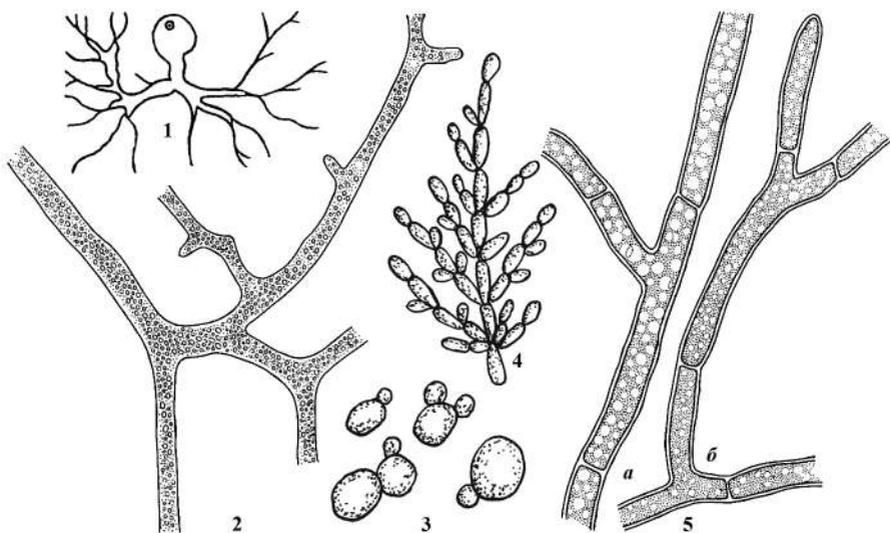


Рисунок 2.1 — Типы таллома грибов:

1 — одноклеточный таллом с ризомицелием; 2 — участок неклеточного мицелия; 3 — почкующийся мицелий дрожжей; 4 — псевдомицелий дрожжевых грибов; 5 — участок многоклеточного мицелия (а — на поздней стадии; б — на ранней стадии)

Септы могут формироваться на неклеточном мицелии. Обычно это происходит при повреждении мицелия или при образовании репродуктивных органов. При делении клетки септа вырастает с боков к центру гифа. В центре септы обычно остаётся пора, через которую из клетки в клетку перемещаются питательные вещества и некоторые клеточные органеллы.

Дрожжи, как и грибы — внутриклеточные паразиты — не имеют мицелия. Вегетативное тело дрожжей состоит из одиночных почкующихся или делящихся клеток, а у внутриклеточных паразитов — из голого протопласта без клеточной стенки. Такое вегетативное тело обычно недолговечно, через несколько дней оно превращается в зооспорангий с подвижными спорами, которые снова заражают подходящего хозяина.

С филогенетических позиций наиболее совершенной формой тела гриба является септированный мицелий, имеющий неограниченный рост за счёт деления клеток и способный тем самым эффективно использовать субстрат. Кроме того, мицелий дифференцируется на две функционально различные части: *субстратный*, служащий для прикрепления к субстрату, поглощения и транспортировки воды и раство-

рённых в ней минеральных веществ, а также вывода продуктов обмена, и *воздушный*, поднимающийся над субстратом и образующий органы размножения.

В процессе жизнедеятельности у грибов возникают многочисленные приспособления к различным условиям их обитания за счёт видоизменения мицелия в ложную ткань — *плектенхиму* либо мицелиальные тяжи, ризоморфы, склероции и др.

Плектенхима (от греч. *plektós* — сплетённый, свитый и *énchyma* — наполняющее, ткань), в отличие от настоящей ткани, образующейся при делении клеток во всех направлениях, формируется в результате переплетения и срастания нитей грибницы, каждая из которых делится, как правило, с образованием только поперечных перегородок. Поэтому грибная ткань непрочная, рыхлая. Из неё сложены плодовые тела, стромы и склероции, т. е. те макроскопические образования, с которыми мы постоянно встречаемся в природе. Тип ткани определяется расположением гиф относительно друг друга и строением их оболочки. Некоторые типы ложных тканей грибов имеют сходство с настоящими тканями растений (рисунок 2.2).

Параплектенхима представлена клетками одинакового диаметра и внешне напоминает паренхиму растений.

Прозоплектенхима состоит из удлинённых клеток, расположенных более рыхло, чем в параплектенхиме. Иногда покровные ткани плодовых тел представлены почти одинаковыми клетками удлинённой

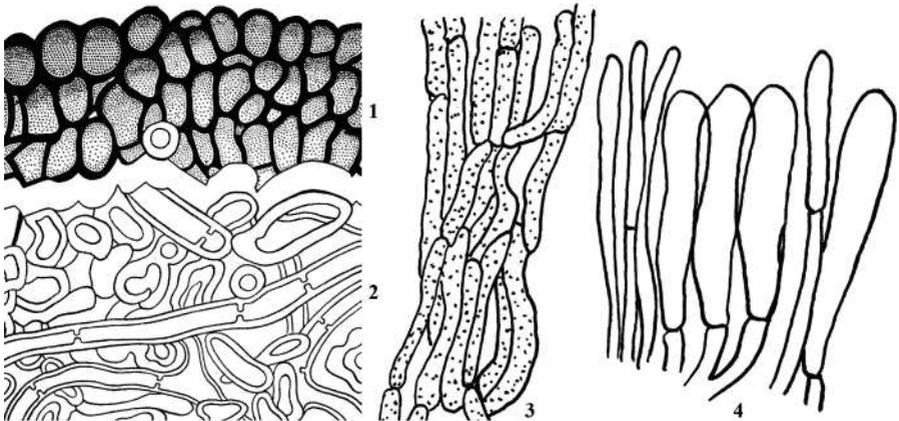


Рисунок 2.2 — Ложные ткани грибов:

- 1 — параплектенхима; 2 — прозоплектенхима; 3 — шнуровая плектенхима; 4 — палисадная плектенхима

формы, напоминающими изгородь. Такую ткань называют *палисадной*. В разных систематических группах известно также множество собственно грибных тканей, не имеющих аналогов у растений. Микобионт лишайников также может быть представлен в виде плектенхимы.

Мицелиальные тяжи представляют собой плотно склеенные слизистым веществом пучки гиф толщиной до нескольких миллиметров. Они хорошо заметны у основания крупных плодовых тел шляпочных грибов, трутовиков, гастеромицетов в виде беловатых или окрашенных нитей. По ним транспортируются вода и питательные вещества.

Многие грибы, поселяясь на субстрате или внутри него, образуют относительно мощные гифальные структуры — синнемы, ризоморфы, плёнки. Они выполняют функции накопления и транспортировки питательных веществ из субстратной части таллома в надсубстратную, а также способствуют распространению гриба на новые субстраты. *Синнемы* (от греч. *σύν* — вместе и *пёма*, *пёматос* — нить) — округлые в сечении пучки параллельных гиф, иногда различимые невооружённым глазом среди воздушного мицелия.

Хорошо развитые и дифференцированные мицелиальные тяжи получили название *ризоморф* (от греч. *rhíza* — корень и *morphē'* — форма, вид). Их наружные гифы имеют утолщённые тёмноокрашенные стенки и выполняют защитную функцию, а внутренние (тонкостенные и светлоокрашенные) — проводящую. Ризоморфы могут достигать нескольких метров в длину, что позволяет грибам преодолевать значительные препятствия, например участки каменных стен (домовой гриб) или сухие стволы деревьев (осенний опёнок). При помощи ризоморф опёнок легко перемещается от дерева к дереву и вызывает их заражение. Кроме того, он способен формировать плодовые тела на деревьях на высоте 2—3 м и более над землёй. Ризоморфы некоторых дереворазрушающих базидиомицетов могут прорасти через необычные для грибов субстраты типа каменных стен, достигая в длину нескольких метров. Некоторые дереворазрушающие грибы образуют более или менее плотные *плёнки*, располагающиеся как внутри древесины, так и снаружи, особенно в местах повышенной влажности.

Склероции (от греч. *sklērótēs* — твёрдость) — плотные переплетения гиф мицелия — служат для перенесения неблагоприятных условий зимой, во время засухи и т. д. (рисунок 2.3). Они имеют различные формы (шаровидную, овальную, в виде рожков и др.), размеры (от 1 мм до 20—30 см в диаметре) и массу (до 20 кг). Клетки склероциев богаты запасными питательными веществами — гликогеном, жирами. В склероциях

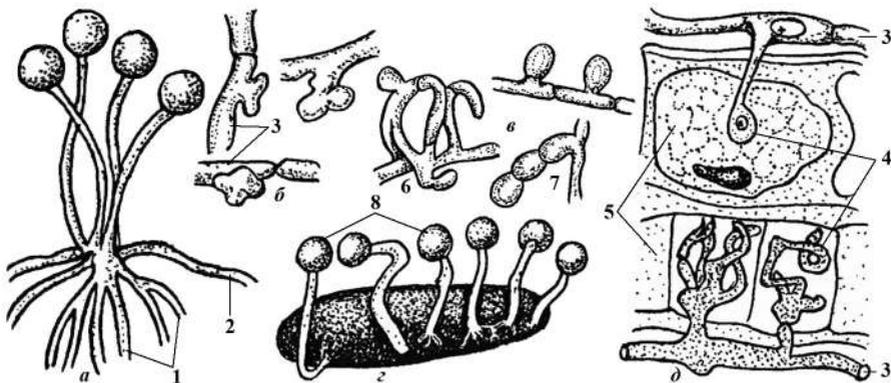


Рисунок 2.3 — Видоизменения мицелия у грибов:

a — столоны и ризоиды; *б* — аппрессории; *в* — ловчие аппараты; *z* — склероций; *д* — гаустории; 1 — ризоиды; 2 — столон; 3 — гифы; 4 — гаустории; 5 — клетка растения, питающая гриб; 6 — кольца ловушки; 7 — клейкие наросты; 8 — органы спороношения

спорыньи, например, содержится до 30 % жира. Склероции образуют многие сумчатые, базидиальные и несовершенные грибы. Они формируются либо свободно на поверхности мицелия, либо внутри поражённого органа. Из склероциев развиваются мицелий или органы спороношения.

Существуют и другие приспособительные видоизменения мицелия у грибов — гаустории, аппрессории, ризоиды, столоны, ловушки и др., связанные со способом их питания (рисунок 2.3). Взаимоотношения растения и гриба-паразита начинаются с попадания расселительных структур (спор) гриба на поверхность растения и их прорастания.

Гриб формирует короткие боковые выросты проростковых трубок. Они могут возникать на гифах мицелия, уже разросшегося на кутикуле растения и представляют собой плоские, часто разлапистые, плотно прилегающие к поверхности листа гифальные образования — *аппрессории* (новолат. *appressorium*, от лат. *apprimo* — прижимаю).

В некоторых руководствах аппрессории рассматриваются как специализированные органы прикрепления типа присосок. Их налагами являются *гифоподии* (от греч. *γυφή* — ткань, паутина и *πίς*, род. падеж *πόδος* — нога), постоянные по форме, регулярно закладывающиеся на гифах, прилегающих к кутикуле растений. Они механически удерживают гифы гриба на поверхности растения, давая ему возможности для формирования других, иногда связанных с аппрессориями специализированных гиф или органов — *гаусторий* (от лат. *haustor* —

черпающий, пьющий), характерных для паразитов. Они представляют собой специальные веточки мицелия, проникающие в клетки хозяина и поглощающие из них питательные вещества. Мицелий грибов при этом может быть эндофитным, находящимся внутри тканей, или экзофитным, расположенным на поверхности растений. С помощью гаусторий гриб поглощает вещества, синтезируемые клеткой растения-хозяина. Из других прикрепительных структур таллома известны ловчие гифы, возможно, встречающиеся во всех систематических группах, а не только у так называемых хищных грибов, представители которых есть среди несовершенных грибов и зигомицетов. *Ловчие гифы* — это петли, образуемые особыми гифами, покрытые клейкими выделениями и мгновенно сокращающиеся в ответ на прикосновение. Жертвами этих гиф и грибов становятся преимущественно нематоды и простейшие. После «удачной охоты» в тело добычи внедряются боковые гифы ловчих органов и распространяются внутри него.

Кроме одноклеточных специализированных органов в талломах дерматофитных паразитных грибов формируются перфорирующие многоклеточные органы, выполняющие одновременно несколько функций: прикрепления, внедрения и поглощения питательных веществ, а также *инфекционные* и *перфорационные гифы*, основной функцией которых является внедрение в клетки растения-хозяина. Внутри инфицированной клетки такие гифы подобно гаусториям ветвятся или сворачиваются клубком.

У зигомицетов вегетативным специализированным органом несептированного мицелия являются *столоны* (от лат. *stolo*, род. падеж *stolonis* — корневой побег), представляющие собой гифоподобный длинный выступ, предназначенный для расселения на субстрате. В точке соприкосновения столона с субстратом образуются корневидные *ризоиды* (от греч. *rhíza* — корень и *éidos* — вид), прикрепляющие гриб к субстрату.

Строение клетки грибов. Вегетативные клетки грибов, за исключением самых примитивных, хитридиомикот и гифохитридиомикот, имеют клеточную оболочку, толщиной около 0,2 мкм. Она имеет сложную структуру из нескольких слоёв, состоящих из аморфного матрикса и микрофибрилл. Она представлена в основном (на 80—90 %) полисахаридами, связанными с белками и липидами и в ряде случаев — с пигментами. Кроме того, в её состав входят азотсодержащий полисахарид хитин, полифосфаты, нуклеиновые кислоты, меланины, глюканы и другие вещества. У оомицетов клеточная стенка включает целлюлозу.

Протопласт клеток гриба содержит одно или несколько ядер, митохондрии, эндоплазматическую сеть, рибосомы, лизосомы, вакуоли, а также специфические для них структуры в виде пузырьков — *ломасомы*, которые образуются между клеточной стенкой и плазматической мембраной. Функция ломасом ещё окончательно не установлена. Комплекс Гольджи обнаружен у небольшого числа грибов (класс оомицеты и некоторые представители аскомицетов и базидиомицетов). У других грибов он пока не описан (рисунок 2.4).

Запасными питательными веществами являются волютин, липиды, гликоген, жирные кислоты, сконцентрированные в вакуолях. Крахмал в клетках не образуется.

Размножение грибов. Для грибов характерно вегетативное, бесполое и половое размножение. У многих видов в цикле развития они последовательно сменяют друг друга. Структуры, образующиеся при бесполом и половом размножении, часто сложны по строению и морфологически значительно отличаются друг от друга. Иногда в цикле развития того или иного гриба имеются два и более отличных друг от друга типа спороношения.

Такое явление получило название *плеоморфизма*, или *плейоморфизма* (от греч. *pléiōn* — более многочисленный и *morphē* — форма, вид). Особенно это характерно для аскомицетов, или сумчатых грибов. Классическим примером плеоморфизма является цикл развития сумчатого гриба спорыньи (*Claviceps purpurea* (FRIES) TULASNE, 1853), в котором сменяют друг друга три морфологически различимые стадии: бесполовая — *сфацелия*; вегетативная — *склероций* и половая — головчатая *строма* с плодовыми телами.

Вегетативное размножение обычно осуществляется неспециализированными частями

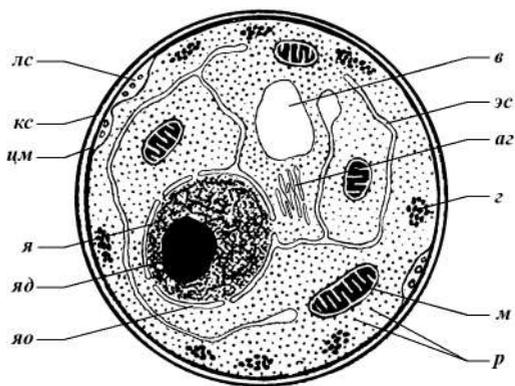


Рисунок 2.4 — Схема строения клетки грибов:

кк — клеточная стенка; я — ядро; яо — ядерная оболочка; яд — ядрышко; р — рибосомы; м — митохондрии; цм — цитоплазматическая мембрана (плазмалемма); лс — ломасомы; аг — аппарат Гольджи (диктиосомы); эс — эндоплазматическая сеть; ц — цитоплазма; в — вакуоль; г — гликоген

мицелия, которые дают начало новому мицелию, а также обрывками мицелия или в результате распада гиф на отдельные клетки, из которых образуются новые организмы. Клетки с тонкими оболочками, начинающими отчлениваться с кончика гифы, называются *артроспорами*, или *оидиями* (новолат. *oidium*, уменьшит. от греч. οἶον — яйцо), а с толстыми тёмноокрашенными оболочками — *хламидоспорами* (от греч. *chlamýs*, род. падеж *chlamýdos* — плащ, мантия и *sporá* — сеяние, посев, семя). Они хорошо переносят неблагоприятные условия и прорастают чаще всего мицелием. Дрожжевые грибы, сумкоспоры у голосумчатых грибов и базидиоспоры некоторых головнёвых способны размножаться почкованием.

Бесполое размножение осуществляется посредством эндо- и экзогенных спор. *Эндогенные споры* (голые подвижные в воде клетки со жгутиками — *зооспоры*, неподвижные — *спорангиоспоры*) характерны для большинства низших грибов. Они развиваются внутри специализированных клеток, отчленившихся перегородкой от кончика гифы. Зооспоры образуются в *зооспорангиях*, а неподвижные многоядерные, одетые оболочкой спорангиоспоры — в *спорангиях*.

Спорангии развиваются на *спорангиеносцах*, представляющих собой вертикально расположенную гифу, отходящую от мицелия. Такое размещение спорангиев упрощает распространение спор потоком воздуха.

Зооспоры — это голые клетки, снабжённые жгутиками, число, расположение и строение которых отличается у разных систематических групп грибов (рисунок 2.5). Зооспоры разного строения характерны для представителей отделов Оомикота, Гифохитридиомикота и Хитридиомикота, т. е. в основном для водных и реже наземных грибов. Для размножения с помощью зооспор необходима вода, хотя бы в виде отдельных капель на поверхности почвы или растений, в которой зооспоры могут передвигаться с помощью жгутиков.

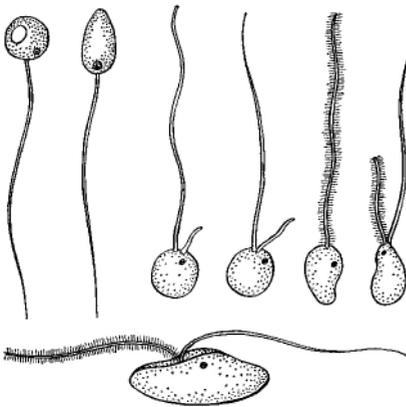


Рисунок 2.5 — Типы жгутиков у зооспор грибов

Экзогенные споры, или *конидии* образуются открыто на концах особых специализированных выростов мицелия, называемых *конидиеносцами*.

Типичные конидии характерны для сумчатых, базидиальных и анаморфных грибов. Как у зигомикота, это в основном наземные грибы. Распространение неподвижных спор при бесполом размножении — спорангиоспор и конидий — осуществляется в основном пассивно токами воздуха или воды. Иногда споры могут распространяться с помощью животных, например, при поедании плодовых тел шляпочных грибов. Специализированные структуры, связанные с вегетативным и бесполом размножением у грибов, называются анаморфами.

Экзогенные споры при бесполом размножении грибов — конидии — неподвижны, образуются на специализированных, обычно морфологически отличных от вегетативного мицелия, дифференцированных спороносцах, конидиеносцах.

Эволюция органов бесполого размножения у грибов тесно связана со средой обитания. Наиболее примитивные зооспорангии присутствуют в основном у водных грибов (очень редко у наземных), в то время как спорангии и конидии характерны исключительно для наземных организмов.

Половое размножение у разных групп грибов отличается многообразием и связано с процессом смены ядерных фаз, строением половых органов. Существеннейшие моменты полового процесса у грибов: *плазмогамия*, *кариогамия* и *мейоз*. Соответственно гриб может находиться в гаплоидной или диплоидной стадиях. Плазмогамия и кариогамия у сумчатых и базидиальных грибов не совпадают во времени. В результате после плазмогамии у них возникает особая стадия *дикариотического мицелия*, когда гаплоидные ядра попарно ассоциированы, сближены, но не слились и образуют *дикарион* (от греч. *di-* — приставка, обозначающая «дважды», «двойной», и *káryon* — орех, ядро ореха). Ядра дикариона обычно синхронно делятся с параллельным расположением осей веретён деления. В определённый момент цикла развития они сливаются, образуя диплоидное ядро, которое затем редукционно делится.

В результате полового процесса образуются гаплоидные, неоднородные в генетическом отношении споры, что принципиально отличает их от спор бесполого размножения грибов. Эти гаплоидные споры располагаются на мицелии, или чаще на поверхности, или внутри плодовых тел различного строения, которые называются *телеоморфами* (от греч. *télos*, род. падеж *téleos* — цель, результат, завершение и *морфḗ* — вид, форма). Таким образом, размножение с помощью спор, возникших половым путём, даёт начало формам с новой комбинацией

генетического материала, что является основой дальнейшей эволюции форм. Размножение спорами, возникшими бесполом путём, способствует распространению и сохранению этой формы.

Типы полового процесса у грибов. Половое размножение характерно для всех групп грибов, исключение составляют анаморфные, или несовершенные, грибы. Половой процесс у грибов разнообразен, и его особенности лежат в основе выделения классов. У грибов известно три основных типа полового процесса: гаметогамия, гаметангиогамия и соматогамия (рисунок 2.6).

Гаметогамия (от греч. gametē' — жена, gamētēs — муж и gámos — брак) — слияние гамет, образующихся в гаметангиях. Различают *изогамию* (от греч. ísos — равный, одинаковый, подобный и gámos — брак) — слияние подвижных морфологически сходных гамет и *гетерогамию* (от греч. hétéros — иной, другой и gámos — брак) — слияние подвижных, отличающихся по размерам и часто по степени подвижности гамет. Эти два типа гаметогамии характерны для хитридиевых и гифохитридиевых грибов.

При *оогамии* (от греч. óon — яйцо и gámos — брак) крупные, неподвижные яйцеклетки, формирующиеся в специальных *оогониях*, оплодотворяются мелкими, подвижными сперматозоидами, развивающимися в специализированных *антеридиях*. У многих грибов с этим типом полового процесса сперматозоиды не образуются, а яйцеклетка оплодотворяется недифференцированным на сперматозоиды содержащим

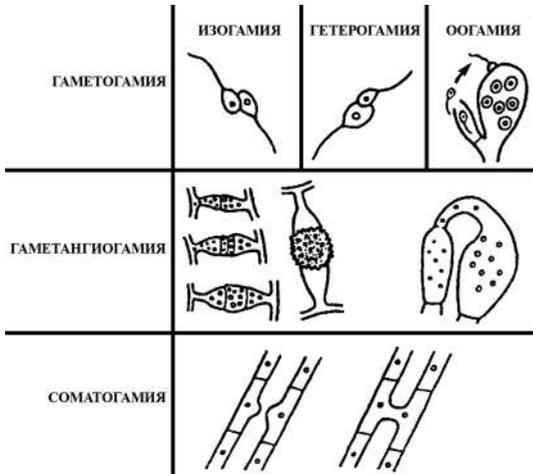


Рисунок 2.6 — Типы полового процесса у грибов

м выростов многоядерного антеридия. Такой тип оогамии характерен для всех представителей отдела Оомикота.

Второй тип полового процесса — *гаметангиогамия* (от греч. gametē' — жена, gamētēs — муж, angéion — сосуд и gámos — брак) — заключается в слиянии двух обычно многоядерных специализированных структур, содержащее которых не дифференци-

ровано на гаметы. Гаметангиогамия характерна для зиго- и аскомикот. Гаметангиогамия у зигомикот получило название *зигогамия*. Она заключается в слиянии в основном многоядерных клеток (гаметангиев), хорошо отличимых от вегетативного мицелия, на котором они формируются, но недифференцированных морфологически по половому знаку на мужские и женские. Из образовавшейся в результате их слияния зиготы формируется одетая толстостенной окрашенной оболочкой *зигоспора*, которая прорастает после периода покоя в особый зародышевый спорангий (см. рисунок 2.6). У аскомикот при гаметангиогамии также сливаются два многоядерных гаметагангия. Но у них, в отличие от зигомикот, половые органы дифференцированы на женский — *аскогон* (от греч. askós — мешок и gonē' — порождающее, семя) и мужской — *антеридий*. Аскогон состоит из двух клеток: крупной многоядерной или собственно аскогона и тонкой нитевидной — *трихогины* (от греч. thríx род. падеж trichós — волос и gynē' — женщина), помещающейся на его вершине, через которую в аскогон переливается содержимое многоядерного антеридия. При этом происходит только *плазмогамия* (от греч. plásma, букв. — вылепленное, оформленное и gámos — брак), а ядра ассоциируются в пары, образуя дикарион. Из оплодотворённого аскогона без периода покоя вырастают аскогенные дикариотичные гифы. В их клетках происходит слияние ядер дикариона и образование диплоидного ядра, которое в дальнейшем делится мейотически. В результате этого процесса на аскогенных гифах достаточно сложным путём формируются особые образования — *сумки*, или *аски*, внутри которых после митотического деления постмейотических ядер формируются восемь эндогенных гаплоидных *аскоспор* (см. рисунок 2.6).

Третий тип — *соматогамия* (от греч. sō'ma — тело и и gámos — брак) — половой процесс, при котором сливаются обычные соматические, или вегетативные клетки мицелия. Половые органы и гаметы отсутствуют. Соматогамия характерна для некоторых представителей отделов Хитридиомикота и Гифохитридимикота, имеющих одноклеточный таллом. В этом случае целиком сливаются две одноклеточные особи. Такой тип соматогамии называется *хологамией* (от греч. hólos — весь и gámos — брак). Соматогамия у базидиомикот заключается в слиянии двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия. При этом, как и у аскомикот, сначала имеет место только плазмогамия, в результате чего формируются дикарионы и образуется дикариотический (состоящий из двуядерных клеток) мицелий. Это наиболее длительная стадия в цикле развития базидиальных грибов. Затем на этом дикарио-

тическом мицелии формируются особые клетки — *базидии* (от греч. *basídion* — фундамент), в которых происходят слияние ядер дикариона и мейотическое деление диплоидного ядра. После этого на базидии формируются экзогенные гаплоидные *базидиоспоры* (см. рисунок 2.6).

Эндогенные аскоспоры сумчатых грибов и экзогенные базидиоспоры базидиальных образуются в результате полового процесса, т. е. их появление связано с половым размножением. Половой процесс групп сумчатых и базидиальных грибов имеет две характерные общие особенности: во-первых, разрыв между плазмогамией и кариогамией и появление дикариотической фазы и, во-вторых, отсутствие у зиготы состояния покоя: мейотическое деление диплоидного ядра происходит сразу же после слияния гаплоидных ядер дикариона.

По характеру половой дифференциации у грибов различают *гомоталлические* (обоеполые) и *гетероталлические* (раздельнополые) формы. У гомоталлических грибов к слиянию способны клетки одного и того же мицелия. На одном и том же мицелии формируются мужские и женские половые органы (например, оогонии и антеридии у оомикот). У гетероталлических грибов на мицелии, выросшем из одной споры, половые органы не закладываются и соответственно зиготы не образуются. Они развиваются лишь при встрече двух мицелиев, отличающихся друг от друга по половому знаку («+» и «-», или мужской и женский). Понятие «гетероталлизм» относится к гаплоидной стадии, так как определение пола у грибов происходит в основном генотипически. Гетероталлизм, или раздельнополость у грибов может быть двух типов: *биполярный*, когда пол определяется одной парой аллелей, и *тетраполярный*, когда пол определяется двумя парами аллелей, локализованных в разных хромосомах и независимо комбинирующихся. В случае биполярного определения пола все гифы, выросшие из спор одного плодового тела, распадаются на две группы. При соединении мицелиев из этих двух разных групп происходит половой процесс. В случае тетраполярного определения пола гифы, выросшие из спор одного плодового тела, распадаются на четыре половые группы. При этом группа I сливается только с группой II, а группа III — только с группой IV. Численные соотношения этих групп для шляпочных грибов (базидиомицетов), у которых тетраполярный гетероталлизм распространён очень широко, соответствуют 1 : 1 : 1 : 1 (рисунок 2.7).

У несовершенных (анаморфных) грибов половой процесс отсутствует, и жизненный цикл они проводят в гаплоидном состоянии. В определённой степени отсутствие полового процесса в этой группе

компенсируется гетерокариозом и происходящим на его основе парасексуальным процессом. *Гетерокариоз* (от греч. *héteros* — иной, другой и *káryon* — орех, ядро), или разноядерность, — это наличие в клетках мицелия генетически разных ядер, что характерно для многих групп грибов и

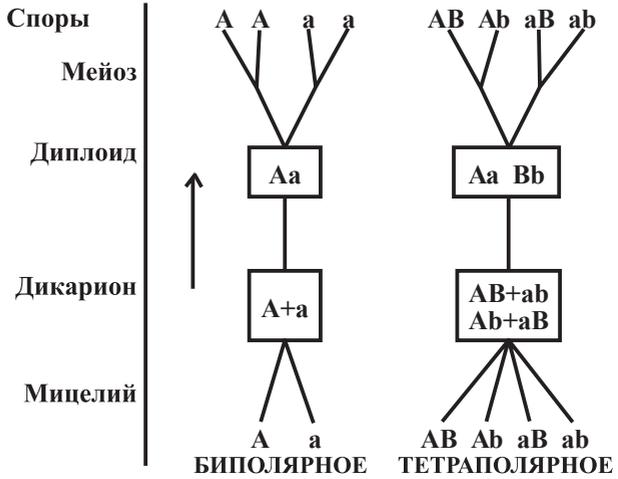


Рисунок 2.7 — Схема распределения пола у грибов

обеспечивает их адаптацию к изменяющимся условиям среды. В таком мицелии ядра иногда могут сливаться, образуя диплоидное гетерозиготное ядро. Оно делится митотически, при этом происходит митотическая рекомбинация и затем вегетативная гаплоидизация этих диплоидных ядер путём потери ими части хромосом. Этот сложный процесс, включающий в качестве существенного момента митотическую рекомбинацию, получил название *парасексуального* (от греч. *para* — возле, мимо, вне, сверх и лат. *sexus* — пол) *процесса*. Он характерен для разных групп грибов и имеет особое значение для несовершенных грибов, лишённых настоящего полового процесса.

Экологические типы грибов. Грибы широко распространены в природе и встречаются на самых различных субстратах. В процессе длительной эволюции у них выработался комплекс приспособлений к различным пищевым связям и местообитанию.

Наиболее обширна группа почвенных грибов (около 70 000 видов), которые благодаря наличию многочисленных ферментов участвуют в разложении (минерализации) органических веществ с образованием гумуса. Близко к ним примыкают грибы, разрушающие лесную подстилку (опавшие листья, хвою). Это *подстилочные сапротрофы* (от греч. *sapros* — гнилой и *trophē* — пища, питание), включающие многочисленные плесневые и шляпочные грибы.

Среди почвенных грибов выделяют *копрофилы* (от греч. *kópros* — помёт, навоз, кал и *philō* — люблю, *philia* — дружба, любовь, склонность), обитают на навозных кучах, в местах скопления помёта живот-

ных и т. д.; *кератинофилы* (от греч. *kéras*, род. падеж *kératos* — рог и ...фил), приурочены к жизни на рогах, копытах и волосах животных; *ксилофиты* (от греч. *xύλον* — (срубленное) дерево и ...фил), разрушают как живую, так и мёртвую древесину; *хищные* — способны жить как сапротрофы, питаются нематодами. Характерную группу составляют *домовые грибы* — разрушители деревянных построек.

Кроме почвенных, в природе существуют в о д н ы е г р и б ы, среди которых можно выделить *сапротрофы*, живущие на растительных остатках, *паразиты* водных растений и животных, а также грибы, вызывающие *обрастание* деревянных частей судов, пристаней и др.

Многочисленной группой грибов являются *паразиты* водорослей, грибов, высших растений, животных и человека. Некоторые грибы утратили способность к самостоятельному существованию и приспособились к взаимовыгодному сожительству (симбиозу) с растениями (изредка с животными). Особой формой симбиотической связи грибов являются *лишайники* и *микориза*. При этом мицелий гриба оплетает корни растений и проникает только под эпидермис (эктотрофная микориза) или в клетки паренхимы корня, где может образовывать клубни (эндотрофная микориза). Микоризный гриб помогает растению усваивать труднодоступные вещества гумуса и поглощать воду, активизирует ферменты растения. От высшего растения гриб получает безазотистые соединения, кислород и корневые выделения, которые способствуют прорастанию спор. Микориза обнаружена у большинства высших растений (кроме водных).

Роль грибов в природе и народном хозяйстве. Грибы, наряду с бактериями, играют важную роль в общем круговороте веществ в природе. Разлагая органические вещества отмерших растений и животных, они делают их доступными для автотрофных организмов, участвуют в образовании плодородного слоя почвы — *гумуса* (от лат. *humus* — земля, почва), выполняют большую санитарную работу по охране окружающей среды.

Грибы широко используются в народном хозяйстве. Дрожжи применяют в хлебопекарной, пивоваренной, винодельческой и спиртовой промышленности. Грибы необходимы для получения белка, ферментов, витаминов, антибиотиков, лимонной кислоты, ростовых веществ, а также производства препаратов для биологических методов борьбы с вредителями сельскохозяйственных растений. Многие шляпочные грибы употребляют как ценный пищевой продукт: в сухом веществе их плодового тела содержится в среднем 20—40 % белка, 17—60 углеводов,

1,5—10 липидов и более 25 % минеральных элементов, органических кислот, витаминов (А, В₁, В₂, РР), смол и эфирных масел, придающих грибам своеобразный запах и вкус.

Паразитируя на растениях и животных, а также развиваясь сапротрофно на пищевых продуктах и изделиях из дерева, кожи, бумаги, пластмассы, металла, стекла, грибы вызывают их порчу и приносят громадный ущерб народному хозяйству.

2.2 Методы изучения грибов и грибоподобных организмов

Материал для исследований можно собирать с ранней весны до поздней осени. С этой целью используют ботанизирку, сумку с коробочками разного размера, складной нож, топорик, писчую бумагу для этикеток, блокнот для записей, карандаш.

Сбор низших грибов. Плодовые тела (спорангии, эталии) низших грибов необходимо собирать вместе с частицами субстрата. Собранный материал сохраняют в сухом виде в небольших коробочках или консервируют 96%-м этиловым спиртом и хранят в баночках с хорошо притёртыми пробками.

Сбор почвенных грибов. Сбор, просушку и гербаризацию грибов-паразитов травянистых растений производят аналогично высшим растениям. Для фиксации материала поражённые участки листьев, стеблей или целые органы вырезают, кладут в банку с притёртой пробкой и заливают 96%-м спиртом. Иногда материал фиксируют раствором Карнуа, а через сутки его промывают спиртом до удаления запаха уксусной кислоты и кладут на хранение в 96%-й спирт. Высушенные поражённые органы растения раскладывают в конверты и используют на занятиях. Фиксированный и сухой материал служит для приготовления постоянных препаратов в глицерин-желатине.

Мясистые плодовые тела грибов сохранить значительно труднее, чем сухие. Апотеции многих дискомицетов хорошо сохраняются в фиксированном виде — в 96%-м спирте. Перед фиксацией плодовые тела тщательно очищают от земли и других посторонних частиц. Фиксация таким способом шляпочных грибов, как правило, приводит к изменению их окраски и формы, что лишает возможности идентификации. Лучший способ сохранения естественной окраски и формы плодового тела гименомицетов — гербаризация по методу С. И. Ростовцева (1924), согласно которому тонкие срезы ножки, шляпки и споровый порошок наклеивают на бумагу, пропитанную желатином.

Твёрдые плодовые тела просушивают до полного удаления влаги, которые в таком состоянии могут храниться длительное время. Их рекомендовано собирать с корой дерева или другого субстрата, на котором они были найдены. Для предотвращения засорения посторонними спорами каждый вид при сборе кладут в отдельный пакет или бумагу, а затем хранят в отдельной коробке.

Большинство грибов легко культивировать на различных питательных средах в течение длительного времени. Это позволяет показать живой материал на нужной стадии развития или зафиксировать его впрок. Грибы одинаково хорошо растут на жидких и твёрдых агаризованных средах.

Сбор водных грибов. Для обнаружения сапротрофных и факультативных паразитов из порядка Saprolegniales, развивающихся на различных погружённых в воду субстратах растительного и животного происхождения, используют метод «приманок». Для этого прудовую или речную воду разливают нетолстым слоем в стеклянные, чисто вымытые и простерилизованные сосуды, в которые помещают различные приманки: семена конопли, льна, мёртвые личинки и взрослые особи различных насекомых, муравьиные «яйца», кусочки белка варёного яйца и др. Их оставляют на поверхности, погружают на дно сосудов или прикрепляют с помощью нити на разную глубину. При комнатной температуре через 3—4 дня будет хорошо заметен белый мицелий, пронизывающий субстрат и разрастающийся от него радиально во все стороны. Когда мицелий хорошо разовьётся, на кончиках гиф появятся зооспорангии. Этот материал можно использовать для ознакомления с бесполом размножением сапролегнии и строением её мицелия. Его можно также зафиксировать в 70—80%-м спирте. На 10—14-й день, когда запас питательных веществ начинает истощаться, появятся оогонии и антеридии.

Для выявления водных гифомицетов в водоёмах отбирают образцы погружённых в воду разлагающихся или уже скелетированных листьев и веток деревьев и кустарников, стеблей травянистых растений, кусочков древесины и др. Отмытые непосредственно в водоёме образцы листьев и других субстратов помещают в колбы с широким горлом, склянки или чашки Петри. Пробы пены и поверхностной плёнки отбирают в пробирки или склянки. В лаборатории их рассматривают под микроскопом на предмет наличия конидий водных гифомицетов непосредственно после сбора. Для более длительного хранения такие пробы необходимо фиксировать раствором Люголя или 4%-м раствором формалина.

Пробы листьев и других субстратов в лаборатории тщательно промывают дистиллированной водой, затем помещают в чашки Петри со стерильной водопроводной или дождевой водой. Материал исследуют через 24 ч, а потом ежедневно в течение 5—6 дней. При этом должны быть хорошо видны конидиеносцы и конидии.

Веточки деревьев и кустарников, кусочки древесины инкубируют во влажных камерах в течение 3—4 недель, а затем материал микро копируют.

При работе в стационарных условиях для выявления водных гифомицетов широко применяют метод «приманок». С этой целью применяют опавшие листья, кусочки древесины и другие субстраты. Приманки помещают в мешочки из капроновой сетки и погружают на разную глубину в исследуемом водоёме.

Листоватые, кустистые и особенно накипные лишайники желательно собирать вместе с кусочками субстрата с помощью острого ножа. Лишайники, растущие на камнях, вместе с камнем отбивают топориком. Кустистые слоевища, растущие на земле, легко отрываются от субстрата. Лишайники, встречающиеся на коре деревьев, вырезают вместе с этим участком.

Собранные образцы с подробной записью на этикетке помещают в отдельные коробочки или пакеты из бумаги. На этикетке указывают время и место сбора, детально описывают микроэкологические условия произрастания лишайников, отмечая субстрат и экспозицию слоевища на нём (солнечная или теневая сторона субстрата, ориентация к сторонам света, характер поверхности коры дерева, высоты произрастания и т. п.).

Для предотвращения плесневения и порчи лишайников в период хранения их тщательно высушивают. Они быстро и хорошо высыхают непосредственно на открытом воздухе, полностью сохраняя свой естественный облик и окраску. Затем лишайники помещают в коробочки.

Царство Хромисты (Chromista) **Грибоподобные организмы**

Три отдела грибов, трактуемые как грибоподобные организмы, или псевдогрибы, относятся к царству Хромистов (Chromista). Грибы, входящие в эти отделы, интерпретируются как вторично бесцветные, потерявшие хлорофилл организмы.

2.3 Отдел Лабиринтуломикота, или Сетчатые слизевики (*Labyrinthulomycota*)

Представители этого отдела — сапротрофы и паразиты, встречающиеся на водных (чаще морских) растениях. Вегетативное тело (трофическая стадия) у большинства видов представляет собой эктоплазматическую слизистую сеть или систему ходов, на поверхности или внутри которой скользят отдельные клетки веретеновидной или овальной формы, лишённые собственной клеточной оболочки. Такая структура называется *сетчатый плазмодий*, или *филлоплазмодий*. В цикле развития имеются двужгутиковые зооспоры. Жгутики гетероморфные и гетероконтные (передний перистый и задний гладкий). Лабиринтуломикоты — чрезвычайно важный компонент морского микробного сообщества. Они обитают в основном в морских и эстуарных местобитаниях, реже в пресных водоёмах или засоленных почвах. Отдел включает 1—2 класса.

Класс Лабиринтуломицеты (*Labyrinthulomycetes*)

Характеристики класса и отдела совпадают. Большинство лабиринтуловых — паразиты водорослей-макрофитов и высшего водного растения zostеры (*Zostera*). Это преимущественно морские организмы, реже пресноводные, известны и наземные виды. Лабиринтуломицеты паразитируют на морских (ламинариевые, *Ulva*, *Zostera*) и пресноводных (*Vaucheria*, *Cladophora*) высших растениях и водорослях. Известны виды, патогенные для животных (моллюсков, рыб) или ведущие сапротрофный образ жизни, используя поверхность водных растений в качестве субстрата для закрепления. Некоторые представители служат источниками ценных химических веществ — например, длинноцепочечных омега-3-полиненасыщенных жирных кислот, которые используются в качестве пищевых добавок, а потому имеют важное промышленное значение. Среди наземных видов известны паразиты, живущие на корнях пшеницы. В основном это *убиквисты*, т. е. виды с широкой экологической амплитудой.

Род Лабиринтула (*Labyrinthula* CIENKOWSKI, 1864) (рисунок 2.8). Представитель группы — *Labyrinthula macrocystis* CIENKOWSKI, 1867 паразитирует на морской траве *Zostera marina*, вызывая при массовом поражении (эпифитотиях) её гибель. Вегетативное тело *L. macrocystis* — веретеновидные амёбы, одетые плазменным чехлом, который образуется за счёт выделений из особых трубовидных клеточных

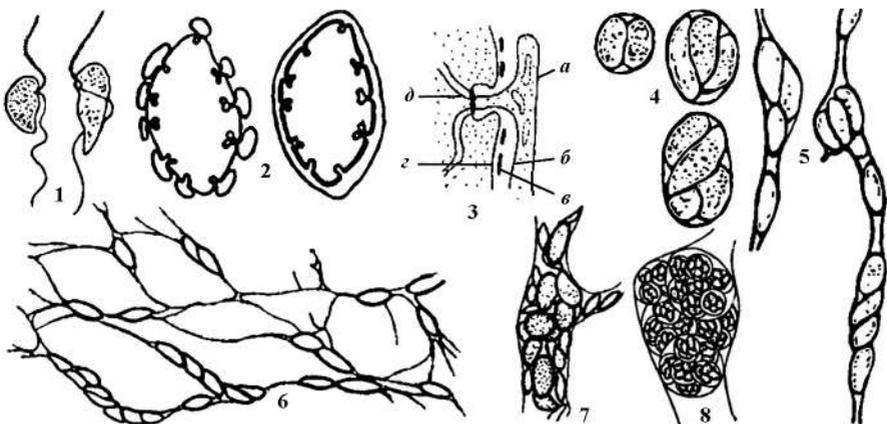


Рисунок 2.8 — Цикл развития *Labyrinthula*:

1 — зооспоры; 2 — голые клетки, формирующие слизистый чехол; 3 — строение сагеногена; 4 — размножение инцистированных зооспор; 5 — начало образования сетчатого плазмодия и часть нити с веретеновидными клетками; 6 — фрагмент сетчатого плазмодия; 7 — начало образования спороцист; 8 — спороцисты с «пакетами» спор; *a* — внешняя мембрана эктоплазмы; *b* — внутренняя мембрана эктоплазмы; *c* — субмикроскопические чешуи; *d* — плазмалемма; *d* — канал эндоплазматической сети или ядерной мембраны

органелл. Они получили характерные для этой группы организмов названия: *ботросомы*, *сагеносомы* или *сагеногены*. Сагеногены открываются наружу и выделяют вещество, одевающее слизистым чехлом веретеновидную клетку — амёбу. Слизистые чехлы или футляры увеличиваются, сливаются в ходы, в которых перемещаются отдельные амёбы, размножающиеся делением.

За счёт этих клеточных делений и расширения системы слизистых ходов формируется сетчатый плазмодий, или эктоплазматическая сеть. Такие вегетативные тела находятся в тканях растения-хозяина. Слизистые чехлы переходят из клетки в клетку хозяина, и таким образом паразит распространяется в тканях или талломе хозяина. Амёбы могут выходить из чехлов и инцистироваться, т. е. образовывать плотную оболочку и превращаться в цисту.

Перед образованием зооспор амёбы собираются в группы в отдельных местах сети и несколько уменьшаются в размере, как бы сжимаются. Вокруг каждой группы формируется оболочка, в результате чего возникают специальные структуры (*сорусы*), клетки которых представляют собой спороцисты. В спороцисте формируется по 6—8 и более двужгутиковых гетероморфных и гетероконтных зооспор, имею-

щих сагеногены, оранжевый глазок, или стигму в основании жгутиков. Зооспоры заражают новые растения.

В Белом море встречается Л. Зопфи (*Labyrinthula zopfii* P. A. DAN-GEARD, 1932), паразитирующая на *Cladophora*, и Л. зостероая (*L. zosteriae* D. PORTER & MUENLSTEIN, 1991), паразитирующая на взморнике.

Класс Траустохитридиомицеты (*Thraustochytridiomycetes*)

Сапротрофы на морских водорослях, реже паразиты. Таллом одноклеточный микроскопический, моноцентрический, т. е. ризомицелий отходит от одной клетки, содержащей ядро. Зооспоры имеют гетероконтные (разные по длине) и гетероморфные (гладкий и перистый) жгутики. Клетки, в которых присутствуют сагеногены, одеты слизистым чехлом и могут формировать эктоплазматическую сеть. От типичных лабиринтуломицетов траустохитридиомицеты отличаются отсутствием стигмы и вздутия у основания жгутика. В настоящее время класс Траустохитридиомицеты включает 9 родов и более 40 видов.

Род Траустохитриум (*Thraustochytrium* SPARROW, 1936). Наиболее изученный представитель класса — траустохитриум прорастающий (*Thraustochytrium proliferum* SPARROW, 1936) (рисунок 2.9) распространяется как сапротроф на поверхности таллома морской сифоновой водоросли — бриопсиса (*Bryopsis*). Вид эукарпический с моноцентрическим ризомицелием. После попадания на поверхность растения-хозяина зооспора образует ризомицелий, проникающий

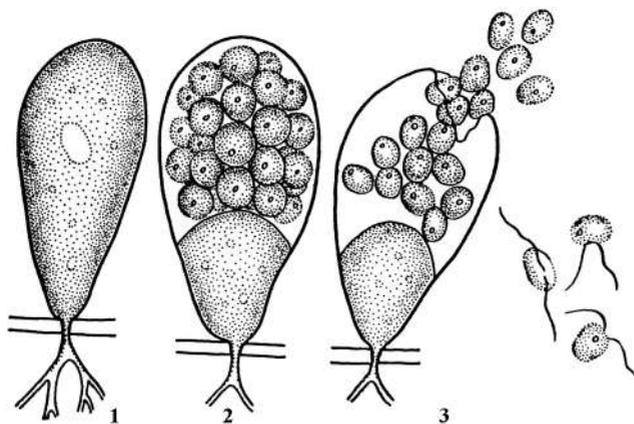


Рисунок 2.9 — Цикл развития *Thraustochytrium proliferum*:

1 — таллом; 2 — образование зооспор и пролиферация таллома; 3 — выход зооспор

внутри клеток растения. После периода вегетативного роста центральное тело зооспоры (кроме ризомицелия) превращается в зооспорангий.

Для этого вида характерна пролиферация зооспорангиев, причём она начинается до выхода зооспор.

В планктоне, бентосе и перифитоне Белого моря повсеместно массово встречается *Thraustochytrium aggregatum* ULKEN, 1965; массово встречается в планктоне и бентосе — *Th. antarcticum* VANHWEG & SPARROW, 1974; как сапрофит в бентосе и планктоне — *Th. arudimentale* N. J. ARTEMCUK, 1972; на литорали — *Th. pachydermum* ERN. SCHOLZ, 1958 и др.

Отнесение траустохитридиомицетов к отделу Лабиринтуломикота (Labyrinthulomycota) остаётся спорным, так как они в значительной степени отличаются от лабиринтуловых по молекулярной структуре генома. Ранее траустохитридиевых относили к отделу Оомицота (Oomycota) на основании строения жгутиков — направленного назад бичевидного гладкого и вперёд перистого.

Контрольные вопросы

1. Каковы характерные признаки сетчатых слизевиков?
2. Какая структура называется филлоплазмодиумом?
3. Что значит гетероморфные и гетероконтные жгутики?
4. Охарактеризуйте цикл развития лабиринтуломикот.
5. Что такое сагеногены, какова их роль?
6. Что такое сорусы сетчатых слизевиков?

2.4 Отдел Гифохитридиомикота (Hyphochytridiomycota)

Гифохитридиевые — водные грибы, в основном внутриклеточные паразиты зелёных и бурых водорослей, водных грибов и беспозвоночных животных. Немногие из них живут сапротрофно на растительных остатках в воде или во влажной почве. Вегетативное тело микроскопических размеров представляет собой голый протопласт, некоторые виды образуют зачаточный мицелий без собственных ядер — *ризомицелий* (от греч. *rhíza* — корень и *mýkēs* — гриб). Тело является основой для образования репродуктивного органа (зооспорангия или гаметангия). Подвижные стадии (зооспоры, гаметы) имеют один передний перистый жгутик.

Размножение бесполое (зооспоры с одним жгутиком), и возможен половой процесс (хологамия). В клеточных оболочках содержится полисахаридный комплекс, состоящий из целлюлозы и хитина. Отдел представлен одним классом Hyphochytridiomycetes, включающим около полутора десятков видов, объединённых в один порядок Hyphochytridiales.

Состав клеточной стенки и строение перистого жгутика сближают отделы *Nyphochytridiomycota* и *Oomycota*; но в отличие от оомикот у гифохитридиомикот отсутствует настоящий мицелий.

Класс Гифохитридиомицеты (*Nyphochytridiomycetes*)

Гифохитридиомицеты — монотипный класс, представители которого имеют те же признаки, что и отдел в целом. По образу жизни — паразиты водорослей, грибов и беспозвоночных, реже сапротрофы.

Род **Ризидиомицес (*Rhizidiomyces* ZOPF, 1884)**. Представитель рода — *Rhizidiomyces apophysatus* ZOPF, 1884 — эукарпический вид с моноцентрическим ризомицелием; паразитирует на оогониях сапролегниевых грибов (рисунок 2.10). Его зооспоры, оседая на клетке (оогонии) хозяина, инцистируются, т. е. одеваются оболочкой и внедряют в клетку хозяина ризомицелий.

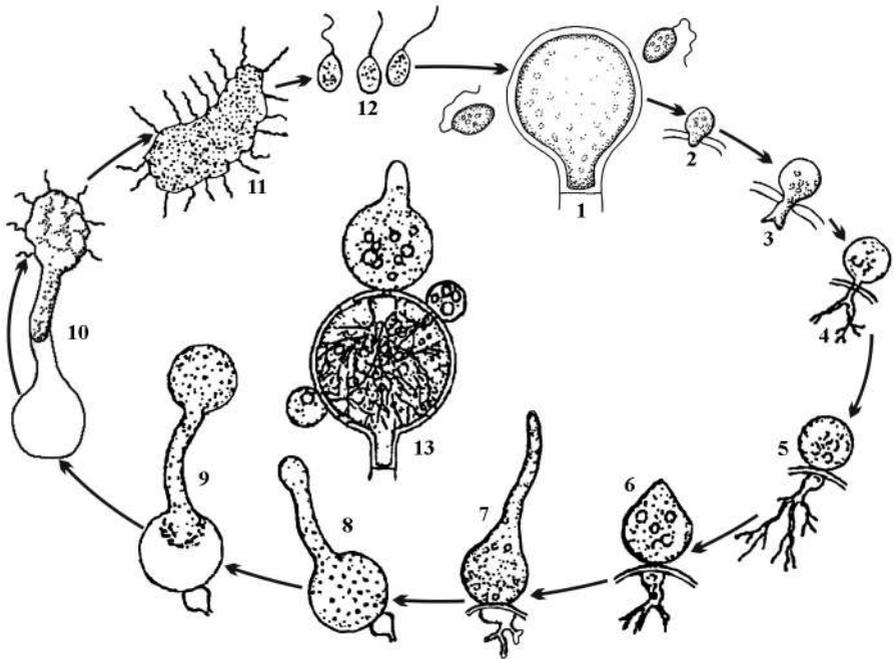


Рисунок 2.10 — Цикл развития *Rhizidiomyces apophysatus*:

1 — оседание зооспор на оогоний сапролегниевого гриба; 2—5 — прорастание и заражение хозяина; 6 — молодой спорангий; 7 — спорангий с пустотелым выростом; 8 — поздняя стадия пустотелого выроста; 9 — выход протоплазмы; 10 — стадия образования массы зооспор с подвижными жгутиками; 11 — масса зооспор с подвижными жгутиками; 12 — зооспоры; 13 — тройное заражение хозяина

Питающаяся за счёт ризомицелия основная экстраматрикулярная часть паразита (таллом гриба, распространяющийся на или вблизи поверхности субстрата или организма-хозяина) разрастается и превращается в зооспорангий с зооспорами.

Род **Анизольпидиум** (*Anisolpidium* KARLING, 1943). Другой представитель гифохитридиомицетов — анизольпидиум эктокарповый (*Anisolpidium ectocarpi* KARLING, 1943) паразитирует на бурых водорослях рода *Ectocarpus*. Холокарпический вид без ризомицелия. Зооспоры, осев на клетке растения-хозяина, теряют жгутики и переливают одноядерные протопласты в клетку хозяина, образуя *интраматрикулярный таллом* (одноклеточный таллом с ризомицелием, находящийся внутри субстрата). Затем они разрастаются и образуют зооспоры, освобождающиеся после разрушения клеточной стенки растения-хозяина. Половой процесс — хологамия. При этом в клетке хозяина, инфицированной разными зооспорами, происходит попарное слияние протопластов паразита. Вслед за плазмогамией следует кариогамия, и диплоидное ядро делится первоначально митотически.

Образовавшаяся зигота разрастается в многоядерную покоящуюся спору, которая, по-видимому, после редукционного деления ядер, превращается в зооспорангий.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте отдел гифохитридиомицетов.
2. Что такое ризомицелий?
3. На примере *Rhizidiomyces apophysatus* проследите цикл развития гифохитридиомицетов и охарактеризуйте каждую стадию.
4. Как называется одноклеточный таллом с ризомицелием, находящийся внутри субстрата?

2.5 Отдел Оомикота (Oomycota)

Подвижные стадии (зооспоры) двужгутиковые с гетероморфными и гетероконтными жгутиками (передний — перистый, задний — гладкий). Они могут быть латеральными, но при этом перистый направлен вперёд, а гладкий — назад. В клеточных стенках содержатся преимущественно полисахаридный комплекс глюкан-целлюлоза и редко небольшое количество хитина (порядок Leptomitales).

Запасные вещества — водорастворимый глюкан, миколаминарин. Типичный для настоящих грибов гликоген отсутствует.

Вегетативное тело почти у всех видов — хорошо развитый неклеточный (несептированный) микро- и макроскопический мицелий. Вегетативная стадия — диплоидная. Редукционное деление происходит до образования половых элементов. Половой процесс оогамия происходит с дифференцированием половых органов — оогония и антеридия. В оогонии находится одна или много яйцеклеток. В антеридии — многоядерное, не дифференцированное на сперматозоиды содержимое. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами или у немногих видов конидиями. Синтез лизина происходит с помощью диаминопимелиновой кислоты.

Среди оомикот большую группу составляют водные грибы, растущие на растительных остатках и трупах водных животных. Встречаются паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных, амфибий и рыб. Некоторые виды живут в почве. Большая часть видов этой группы относится к облигатным паразитам высших наземных растений.

Отдел Oomycota включает один класс Oomycetes.

Класс Оомицеты (Oomycetes)

Класс, повторяющий признаки отдела, представлен формами с хорошо развитым мицелием, сложенным из многоядерных, лишённых перегородок гиф с неограниченным верхушечным ростом и значительной самостоятельностью частей, так что отдельный участок гифы обычно легко регенерирует. Бесполое размножение происходит зооспорами, но у некоторых видов порядка Peronosporales (у одних иногда, у других всегда) зооспорангий, не дифференцируясь на зооспоры, прорастает сразу в гифу, т. е. функционирует как конидия. Половой процесс — своеобразная оогамия, в процессе которой антеридий не дифференцирует своё содержимое на гаметы. Большинство семейств представлено обитателями водной среды, но встречаются также наземные формы. По способу питания — сапротрофы и паразиты. Освоение вневодных местообитаний в значительной степени сочеталось с приспособлением к паразитизму. Класс включает 10 порядков, выделяемых по уровню организации таллома и особенностям полового и бесполого спороношений.

В пределах класса прослеживается эволюция, связанная с выходом представителей группы на сушу. Важнейшие порядки: Saprolegniales, Peronosporales, Leptomitales, Lagenidiales.

Порядок Сапролегниевые (Saprolegniales). У большинства этих типично водных грибов хорошо развит субстратный и воздушный мицелий. В природе наиболее широко распространены виды (около

150) семейства сапролегниевых — Saprolegniaceae. Это преимущественно сапротрофы, развивающиеся на органике животного происхождения: на трупах беспозвоночных животных, икре рыб и лягушек. Они могут поселяться на ослабленных рыбах в виде вторичной инфекции, особенно на мальках при неблагоприятных для последних условиях в водоёме. Грибы этого семейства вызывают заболевание рыб, известное под названием «сапролегниоз», приносящее значительный ущерб при искусственном разведении рыб (осетровых, карпа и т. д.). Это заболевание часто встречается при аквариумном разведении декоративных рыб. Зооспоры сапролегниевых почти всегда присутствуют в воде различных водоёмов, особенно стоячих. Вторичные зооспоры у некоторых родов, в зависимости от условий, могут повторно и даже несколько раз инцистироваться и вновь прорасти, т. е. обладают ди- и полипланетизмом.

Род Сапролегния (*Saprolegnia* Ватко, 1975) (рисунок 2.11). Субстратный питающий мицелий состоит из коротких тонких гиф, а воздушный, окружающий субстрат мицелий — из длинных (до 1 см) толстых (100—200 мкм), мало ветвящихся гиф. На их концах довольно быстро образуются цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся от несущих их гиф перегородкой (рисунок 2.11, 1).

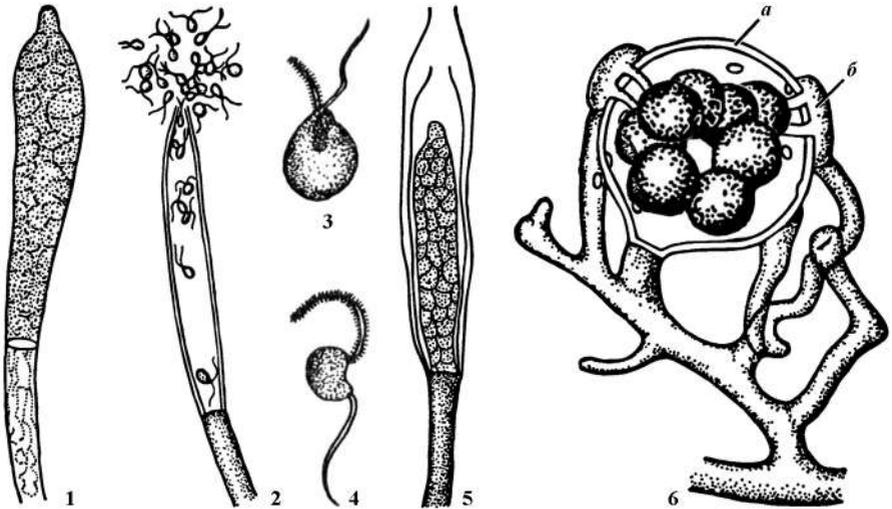


Рисунок 2.11 — Стадии развития *Saprolegnia*:

1 — зооспорангий; 2 — выход первичных зооспор; 3 — первичная зооспора; 4 — вторичная зооспора; 5 — пролиферация зооспорангия; 6 — оогоний с яйцеклетками и антеридиями (стадия оплодотворения); а — оогоний; б — антеридий

Через отверстие на вершине зооспорангия выходят грушевидные зооспоры с двумя жгутиками на переднем конце (рисунок 2.11, 2 и 3). Каждая зооспора, поплавав некоторое время, останавливается, одевается оболочкой и переходит в состояние покоя, т. е. инцистируется. Затем циста прорастает в новую зооспору, но почковидного строения, с двумя прикрепленными сбоку жгутиками (рисунок 2.11, 4). Наличие двух типов подвижных стадий называется явлением диморфизма зооспор. Вторичные зооспоры обычно имеют значительно больший период двигательной активности, чем первичные грушевидные и, что особенно существенно, обладают определённым хемотаксисом, благодаря которому находят подходящий субстрат. Оседая на него, они прорастают в новый мицелий.

На гифах, расположенных ближе к субстрату, развиваются половые органы — оогонии и антеридии. Оогонии шаровидной формы на короткой ножке, отделённые от гиф перегородкой. В оогонии обычно формируется несколько яйцеклеток (до 8 шт.), на образование которых расходуется весь протопласт. В его оболочке имеются поры, похожие на мелкие колечки.

А н т е р и д и и представляют собой небольшие многоядерные клетки, развивающиеся на вершине специальных гиф — антеридиальных ветвей, подрастающих к оогонию (рисунок 2.11, 6).

Антеридий плотно прижимается к оогонию и через поры в оболочке пускает в оболочку пускает в него оплодотворяющие выросты и переливает в яйцеклетку с одним ядром (рисунок 2.12). Таким спо-

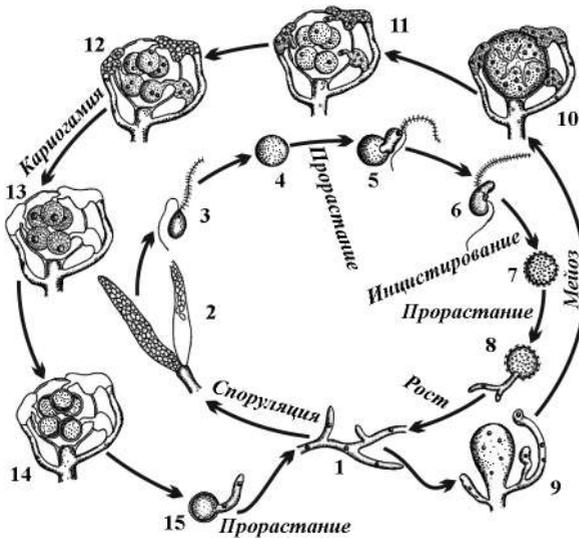


Рисунок 2.12 — Цикл *Saprolegnia parasitica*:

- 1 — соматическая гифа; 2 — зооспорангий;
- 3 — первичная зооспора; 4 — циста; 5 — развитие;
- 6 — вторичная (почковидная) зооспора; 7 — циста;
- 8 — зарождение; 9 — гаметангий; 10 — гаметангий после мейоза;
- 11 — дифференцированные ооспоры;
- 12 — плазмогамия; 13 — кариогамия; 14 — ооспоры;
- 15 — прорастающая ооспора после высвобождения из оогония

собом ядро и часть цитоплазмы антеридия попадают в яйцеклетку. Один антеридий может дать несколько оплодотворяющих выростов и оплодотворить несколько яйцеклеток. После оплодотворения развиваются ооспоры, покрытые толстой оболочкой. Обычно такие ооспоры переходят в состояние покоя и могут переносить неблагоприятные погодные условия (период засухи, заморозки и т. д.).

Ооспоры после периода покоя прорастают в короткую гифу с зооспорангием на конце.

Наиболее известные представители рода — *S. паразитная* (*S. parasitica* СOKER, 1923), *S. смешанная* (*S. mixta* DE BARY, 1883) и *S. плодоносная* (*S. ferax* KÜTZING, 1843).

Род Ахлия (*Achlya* NEES, 1823) (рисунок 2.13, 1) часто встречается вместе с сапролегнией, от которой отличаются только способом выхода зооспор и более крупными зооспорангиями. У этого рода сапролегниевых грибов наблюдается редукция одной из двух стадий зооспор — свободноплавающих первичных. Так, грушевидные зооспоры, выйдя из зооспорангия, сразу одеваются оболочками, образуя скопление цист у выходного отверстия зооспорангия и затем прорастают в почковидные двужгутиковые вторичные зооспоры, оставляя пустыми стенки на месте их образования. Оогонии содержат несколько ооспор, которые являются единственной диплоидной фазой в жизненном цикле.

Род включает около 45 видов. Представители рода *Achlya* в основном — сапрофиты, но некоторые виды — опасные паразиты морских животных. Наиболее часто встречаются *A. обоеполая* (*Achlya ambisexualis* RAPER, 1939), *A. двуполая* (*A. bisexualis* СOKER & COUCH, 1927), *A. бичеватая* (*A. flagellata* СOKER, 1923), *A. прорастающая* (*A. prolifera* NEES, 1823).

Род Диктиухус (*Dictyuchus* ЛЕИТГЕВ, 1868) (рисунки 2.13, 2 и 2.14, 1) характеризуется разветвлённы-

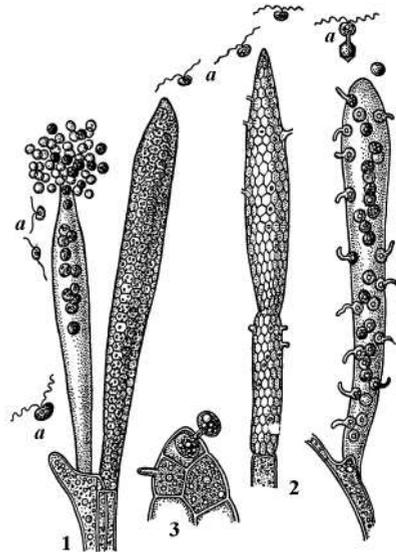


Рисунок 2.13 — Зооспорангии сапролегниевых грибов разных родов:

1 — Ахлия (*Achlya*); 2 — Диктиухус (*Dictyuchus*); 3 — Апланес (*Aplanes*);
a — вторичные зооспоры

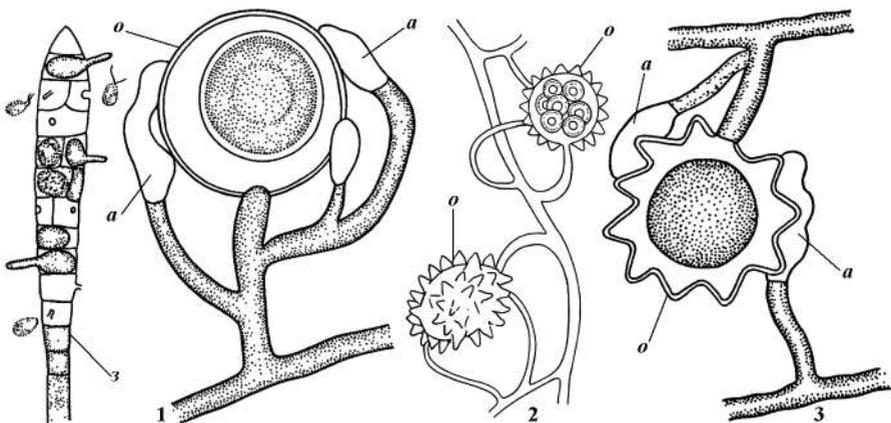


Рисунок 2.14 — Сапролегниевые грибы:

1 — *Dictyuchus monosporus*; 2 — *Aphanomyces polysporis*; 3 — *Aphanomyces stellatus*;
 a — антеридий; з — зооспорангий; o — оогоний

ми, густо расположенными гифами. Зооспорангии, возникающие терминально, часто в пучке по 2—3 или симподиально, один над другим, цилиндрической, веретеновидной формы, часто опадают и свободно плавают. Первичные зооспоры формируются в зооспорангии и там же инцистируются, вторичные выходят каждая из отдельного вместилища через выводные трубки на боковой поверхности зооспорангия, оставляя в опустевшем зооспорангии сеть пустых оболочек, поэтому он получил название «сетчатый». Оогонии терминальные, шаровидной формы, с гладкой оболочкой, не содержат пор. Антеридии андрогинные, моноклинные, реже диклинные, булавовидные могут отсутствовать.

Каждый оогоний оплетают 1—2 антеридия. Ооспора чаще одиночная, но встречается и до 20 ооспор в одном оогонии.

Представители рода в основном сапротрофы на растительных остатках в пресной воде, однако род отмечен как паразит рыб. В роде 7 видов, на территории России встречаются два: Д. односпоровый (*D. monosporus* LEITGEV, 1869) (рисунок 2.14, 1) и Д. многоспоровый (*D. polysporus* LINDSTEDT, 1872).

Род Апланес (*Aplanes* DE BARY, 1888). У данного рода стадия зооспор полностью подавлена: зооспоры вообще не покидают зооспорангий, а прорастают гифами, выходящими наружу через стенку зооспорангия (рисунок 2.14, 3). В роде насчитывают три вида: А. Брауна (*A. braunii* DE BARY, 1888), А. мужеженский (*A. androgynus* (ARCHER) HUMPHREY, 1892) и *A. treleaseanus* (HUMPHREY) СОКЕР, 1927.

Род Афаномицес (*Aphanomyces* SCOTT, 1961) среди грибов порядка сапролегниевых имеет важное практическое значение, его виды развиваются в почве, но сохраняют диморфизм зооспор. *Aph. cochlioides* DRECHSLER, 1929 вызывает заболевание высших растений, называемое «корнеедом», так как гриб развивается в основном в области корневой шейки. Основной вред этот гриб наносит парниковым растениям, а в полевых условиях в основном поражает всходы таких культур, как свёкла, люцерна, горох и т. д.

В роде 25 видов, на территории России обнаружено 13 видов: *A.* многоспоровый (*Aph. polysporis* MILOVZOVA, 1936) (см. рисунок 2.14, 2), *A.* звёздчатый (*Aph. stellatus* DE BARY, 1860) (см. рисунок 2.14, 3), *A.* волжский (*Aph. volgensis* DOMASHOVA, 1974) и др.

Порядок Пероноспоровые (Peronosporales). Самый большой порядок в классе оомицетов, насчитывающий более 300 видов из 20 родов, отличающихся экологическим разнообразием: водных и наземных, сапротрофов и паразитов. Среди пероноспоровых преобладают паразиты высших растений. В этой группе можно проследить эволюцию от факультативного паразитизма к облигатному. Вегетативное тело — неклеточный хорошо развитый мицелий, на котором у большинства видов развиваются морфологически обособленные от мицелия спорангиеносцы с различным типом ветвления (рисунок 2.15). Зооспорангии овальные, яйцевидные или шаровидные. Зооспоры только одного типа — почковидные с двумя боковыми жгутиками, один из которых — перистый направлен вперёд, а другой — гладкий — назад.

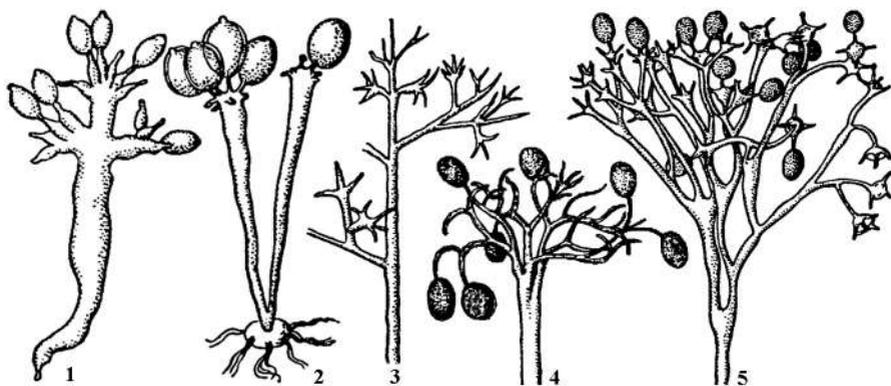


Рисунок 2.15 — Спорангии пероноспоровых грибов:

1 — род *Sclerospora*; 2 — род *Basidiophora*; 3 — род *Plasmopara*; 4 — род *Peronospora*; 5 — род *Bremia*

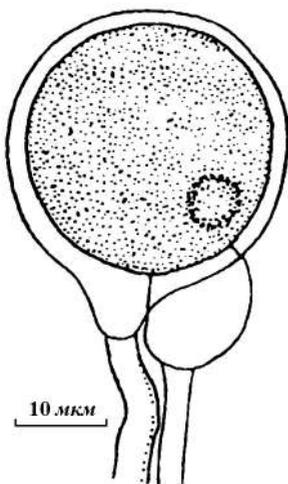


Рисунок 2.16 — Оогоний и антеридий Peronosporales

Половой процесс — типичная *оогамия*. В отличие от сапролегниевых у пероноспорных в оогонии формируется всего одна яйцеклетка, а часть содержимого оогония остаётся в виде образования окружающей её *периплазмы*. Это прогрессивный признак в эволюции этого класса, так как периплазма обеспечивает лучшее развитие ооспоры и её оболочки (рисунок 2.16).

В эволюции пероноспорных грибов чётко прослеживаются две тенденции. Первая — связана с выходом на сушу, а вторая — с переходом от сапротрофного типа питания к питанию органическими веществами живых организмов (паразитизм на высших растениях). В результате выхода на сушу зооспоры постепенно заменяются конидиями. Возникают специализированные приспособления к паразитному питанию — *гаустории*, характерные для облигатных паразитов.

По строению спорангиеносцев и способам прорастания зооспорангиев порядок Пероноспорные подразделяют на четыре семейства.

Семейство Питиевые (Pythiaceae) объединяет в основном водные и

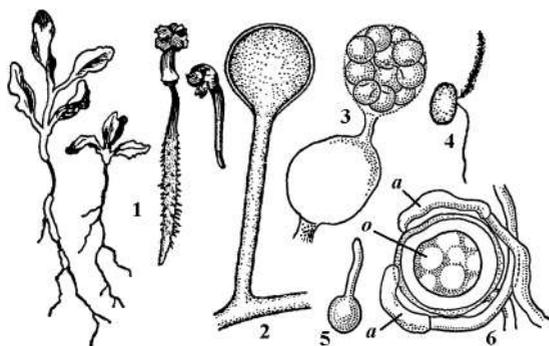


Рисунок 2.17 — *Pythium debaryanum*:

1 — поражение проростков и всходов сахарной свёклы корневой гнилью; 2 — молодой зооспорангий с пузырьком; 3 — прорастание зооспорангия и выход зооспор из пузырька; 4 — зооспора; 5 — проросшая зооспора; 6 — половой процесс; *o* — оогоний с яйцеклеткой; *a* — антеридии

почвенные грибы, среди которых встречаются факультативные паразиты наземных растений, развивающиеся в условиях повышенной влажности.

Род *Питиум* (*Pythium* PRINGSHEIM, 1858) (рисунок 2.17) имеет очень тонкий, паутинистый мицелий (толщина гиф 3—6 мкм), простирающийся по пищевому субстрату. Спорангиеносцы незначительно отличаются от гиф. Зооспорангии цилиндрической

формы, прорастают прямо на мицелии особым пузырьком, в котором и формируются зооспоры. Циклы развития (рисунок 2.18) и морфологические особенности питиевых грибов отражают образ их жизни. Вегетативный мицелий одет целлюлозной оболочкой, содержит много ядер и способен к неограниченному росту в питательном субстрате — почве или ткани растения-хозяина.

На мицелии образуются органы бесполого и полового размножения. Первые представле-



Рисунок 2.18 — Цикл развития *Pythium*

ны зооспорангиями, в которых развиваются зооспоры. Зооспорангии водных и многих обитающих в почве питиевых представляют собой концы недифференцированных гиф, отделённые от остального мицелия перегородкой. Зооспорангии у одних грибов (*Pythium dissotocum* DRECHSLER, 1930, *P. monospermum* PRINGSHEIM, 1858), как и у сапролегниевых, нитевидные; у других (*Pythium debaryanum* R. HESSE, 1874) округлые или лимонovidные. Паразитические питиевые грибы, мицелий которых развивается внутри тканей хозяина, для распространения зооспор должны иметь особые выросты мицелия — зооспорангиеносцы, выносящие зооспорангии на поверхность субстрата.

П. Дебари (*Pythium debaryanum* R. HESSE, 1874) — возбудитель «корнееда», паразитирует на корнях сеянцев древесных пород и раскаде многих сельскохозяйственных растений (свёкла, капуста, огурец, табак, кукуруза и др.). Мицелий гриба проходит через клетки растения-хозяина и быстро их убивает. При этом происходит утончение и почернение основания стеблей и гибель растений. П. ненаправленный (*P. irregulare* VUISMAN, 1927) поражает сахарную свёклу в течение всей вегетации, вызывая чёрный сосудистый некроз, проявляющийся в раз-

рушении сосудов листьев и корней. Он поражает также всходы древесных пород, преимущественно в питомниках.

Большинство водных видов обитает в пресной воде. Однако П. морской (*Pythium marinum* SPARROW, 1934), П. прибрежный (*P. maritimum* НОННК, 1939) и П. ползучий (*P. reptans* DE VARY, 1860) встречаются на живых и мёртвых морских красных водорослях родов *Ceramium*, *Porphyra*, *Bangia*.

Семейство Фитофторовые (Phytophthoraceae) включает около 70 видов, объединяемых в один род. У грибоподобных организмов этого семейства вегетативное тело — мицелий, представляющий собой паутинистые, многоядерные, разветвлённые, ценоцитные гифы (клетки с многочисленными ядрами и без перегородок, с протопластом, в котором деление ядер не сопровождается делением цитоплазмы). Как правило, гифы с немногими гаусториями распространяются по межклетникам. В цикле развития организмов формируются следующие структуры: 1) эндофитные гифы; 2) хламидоспоры; 3) зооспорангиеносцы с зооспорангиями; 4) зооспоры; 5) оогонии с антеридиями; 6) ооспоры.

Род Фитофтора (*Phytophthora* DE VARY, 1875) (рисунок 2.19) имеет спорангиеносцы, обычно хорошо отличимые от мицелия, ветвящиеся симподиально (от греч. *σύν* — вместе и *ρύς*, род. падеж *ποδός* — нога, здесь ось). Зооспорангии лимонно- или яйцевидные с сосочком на вершине, у части видов он вскрывается крышечкой. Зооспорангии обычно опадают со спорангиеносцев и распространяются ветром и токами воды.

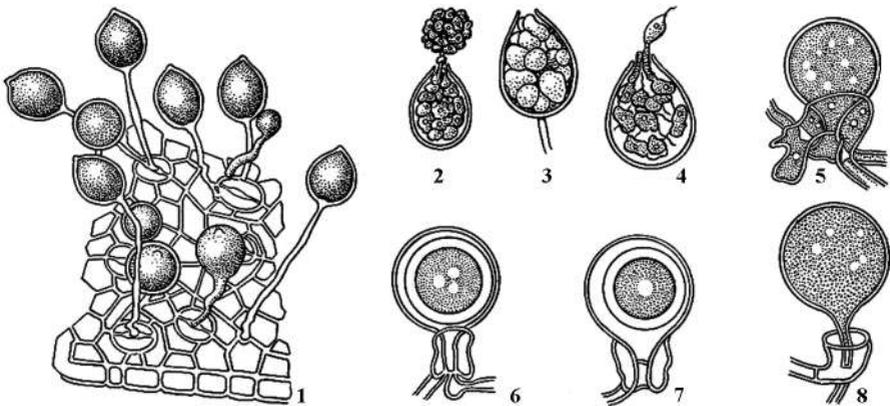


Рисунок 2.19 — Фитофтора (*Phytophthora nicotianae*):

1 — спорангиеносцы со спорангиями, выходящими через устьица; 2—4 — прорастание зооспорангиев; 5—8 — стадии образования ооспор

При наличии капельно-жидкой воды зооспорангий прорастает зооспорами, которые появляются по одной или (иногда) группой, одетой общим пузырьком. При отсутствии воды и высокой температуре зооспорангий прорастает как отдельная экзогенная спора — *конидия* (от греч. *konía* — пыль и *éidos* — вид) непосредственно в гифу, что рассматривается как приспособление к наземному образу жизни. Поэтому спорангиеносцы и спорангии пероноспоровых (кроме семейства питиевых) называют, соответственно, *конидиеносцами* и *конидиями*.

Виды рода Фитофтора могут питаться сапротрофно, но чаще паразитируют на растениях. Они имеют очень важное практическое значение, особенно так называемый «картофельный» гриб — Ф. наводняющая (*Ph. infestans*, (MONTAGNE) DE BARY, 1876), паразитирующая на картофеле и томатах и вызывающая заболевание *фитофтороз*, причиняющий большой ущерб при выращивании и хранении картофеля (рисунок 2.20).

Гриб поражает листья и клубни картофеля. Мицелий распространяется по межклетникам, проникая внутрь клеток хозяина специализированными ответвлениями — гаусториями. Через них питательные вещества клеток организма-хозяина поступают в таллом гриба.

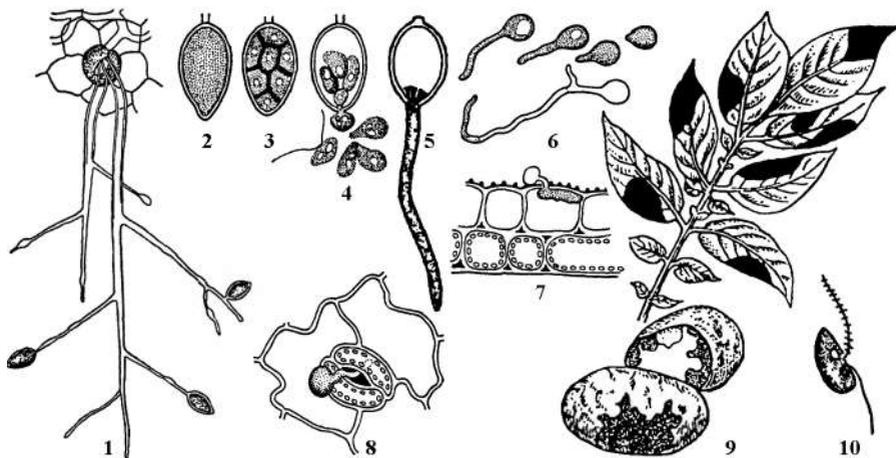


Рисунок 2.20 — *Phytophthora infestans* — картофельный гриб:

- 1 — спорангиеносцы (конидиеносцы), высовывающиеся через устье листа; 2 — спорангий (конидия); 3—4 — стадии прорастания спорангия зооспорами; 5 — прорастание спорангия в гифу; 6 — прорастание зооспор; 7 — внедрение в ткань листа через кутикулу; 8 — внедрение через устье; 9 — фитофтора на листьях и клубнях картофеля; 10 — зооспора

Мицелий также может пробивать стенки клеток, вызывая быстрое отмирание тканей растения-хозяина, что проявляется в появлении на поражённых листьях картофеля бурых пятен, а с нижней стороны — беловатый налёт, состоящий из пучков спорангиеносцев со спорангиями (или конидиями), которые высовываются из устьиц. Образование ооспор в тканях отмерших листьев у *Ph. infestans* наблюдается редко. Гриб гетероталличен.

Паразит был завезён в Европу из Южной Америки вместе с картофелем в 1830-е гг. и уже в 1845 г. вызвал первое массовое заболевание — эпифитотию этой культуры. Вспышки заболевания наблюдаются и в настоящее время. Один из основных способов борьбы — выведение устойчивых к фитофторе сортов картофеля и томатов.

Семейство Пероноспоровые (Peronosporaceae) включает наземных облигатных паразитов высших растений. Конидиеносцы резко отличаются по морфологии от мицелия, определённым образом ветвятся (см. рисунок 2.15). Спорангии отделяются от спорангиеносца и распространяются всегда как отдельная спора — конидия, у каждого рода они прорастают по-разному — зооспорами или гифой. Мицелий межклеточный с гаусториями. Конидиеносцы с конидиями выходят пучками из устьиц обычно на нижней стороне поражённых листьев, образуя беловатый налёт, особенно обильный во влажную прохладную погоду. За такой характер поражения грибы этого порядка получили название ложных мучнисто-росяных грибов, или ложная мучнистая роса. Оогонии, антеридии и ооспоры формируются в межклетниках растения-хозяина в основном на уже отмерших частях растений. Разделение на роды основано на типах ветвления конидиеносцев.

Род Плазмонара (*Plasmopara* SCHROETER, 1886) имеет моноподиально (от греч. μόνος — один, единый, единственный и πύς, род. падеж ποδός — нога) ветвящиеся конидиеносцы (см. рисунок 2.15, 3). Спорангии у разных видов прорастают или зооспорами, или содержимое спорангия появляется целиком, покрывается оболочкой и прорастает в гифу. П. виноградная (*P. viticola* BERLESE & DE TONI, 1888) паразитирует на винограде, вызывая одно из наиболее вредоносных заболеваний этой культуры, известное под названием «милдью», или ложная мучнистая роса. Поражаются листья, усики, ягоды и молодые побеги. Ооспоры зимуют в отмершей ткани листьев и ягод. Родина П. виноградной — Америка, откуда гриб был завезён в Европу ещё в XIX в. Способ борьбы — многократное опрыскивание плантаций винограда бордосской жидкостью (смесь медного купороса со свежегашёной известью).

Уже в XX в. из Северной Америки был завезён другой фитопатогенный гриб этого рода — П. подсолнечниковая (*P. helianthi* NOVOTEL'NOVA, 1966), паразитирующая на подсолнечнике.

Род Пероноспора (*Peronospora* CORDA, 1837) имеет дихотомически (от греч. *dícha* — отдельно, врозь, на две части и *tomḗ* — деление) ветвящиеся конидиеносцы и конидии, всегда прорастающие в гифу. Включает очень много опаснейших паразитов сельскохозяйственных растений: П. табачная (*P. tabacina* D. V. АДАМ, 1933) паразитирует на табаке; П. Шахта (*P. schachtii* FUSKEL, 1870) — на свёкле; П. разрушительная (*P. destructor* (BERKELEY) CASPARY, 1860) — на луке; П. гороховая (*P. pisi* SYDOW, 1923) — на горохе и т. д. (см. рисунок 2.15, 4).

Семейство Альбуговые (*Albuginaceae*) так же, как и предыдущее, включает облигатных паразитов высших растений, но конидии альбуговых, в отличие от пероноспоровых, размещаются друг за другом, образуя цепочки на коротких булавовидных конидиеносцах, расположенных палисадным слоем под эпидермисом растения-хозяина. По мере нарастания цепочек давление на эпидермис увеличивается, он разрывается, и конидии, отрываясь от цепочки, разносятся токами воздуха. Они прорастают зооспорами.

Род Альбуго (*Albugo* (PERSOON) ROUSSEL, 1806) (рисунок 2.21) — род мицелиальных организмов семейства альбуговых (*Albuginaceae*), паразитирующих на многих травянистых растениях, включая некоторые овощные культуры, например, шпинат и капусту. Вызывают фитопатологию надземных органов растений, называемую «белая ржавчина». Известно более 60 видов и разновидностей, распространённых во многих

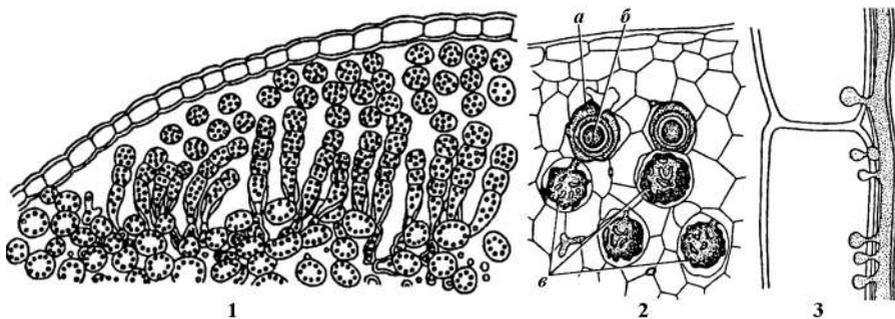


Рисунок 2.21 — *Albugo candida*:

1 — спорангиеносцы со спорангиями под эпидермисом растения; 2 — антеридии (а), оогонии (б) и ооспоры (в) в тканях растения-хозяина; 3 — мицелий и гаустории в тканях растения

районах мира. *A. белый* (*Albugo candida* (PERSOON ex J. F. GMELIN) KUNTZE, 1891) (рисунок 2.21) паразитирует на растениях семейства крестоцветных, образуя на стеблях и листьях беловатые вздутые пятна.

Порядок Пероноспоровые — самый большой по числу видов и важнейший в практическом отношении в классе оомицетов. Кроме Peronosporales, в этот класс входят ещё два небольших по объёму порядка: порядок Лептомитовые (Leptomitales), включающий всего 20 видов из 8 родов; в основном сапротрофы, обитающие на растительных остатках в пресных водоёмах, загрязнённых органическими веществами и порядок Лагенидиевые (Lagenidiales), включающий около 80 видов из 15 родов, которые, за небольшим исключением, являются облигатными внутриклеточными паразитами водных оомицетов, водорослей, ракообразных и моллюсков.

Контрольные вопросы

1. Каковы отличия оомицетов от других грибов?
2. Назовите особенности строения органов бесполого размножения оомицетов в связи с их образом жизни.
3. Охарактеризуйте циклы развития сапролегнии и фитофторы.
4. Что такое дипланетизм?
5. В чём заключается сходство и отличие полового процесса в разных семействах оомицетов?
6. На примерах отдельных представителей оомицетов проследите путь постепенной приспособляемости грибов к наземным условиям существования, а также их перехода от сапротрофного к паразитическому образу жизни.
7. Назовите пероноспоровые грибы, являющиеся возбудителями болезней культурных растений, и перечислите меры борьбы с ними.

Царство Настоящие грибы (Fungi, Mycota, Mycetalia)

В состав клеточной стенки как основной компонент входит хитин в сочетании с β -глюканом, маннаном или (в отделе Zygomycota) с хитозаном. Подвижные стадии (зооспоры, гаметы) в цикле развития имеются только у представителей отдела Chytridiomycota. В этом случае они имеют один гладкий бичевидный жгутик, направленный назад. Биосинтез лизина происходит через α -аминоадипиновую кислоту. Царство включает четыре отдела, предположительно филогенетически связанные между собой.

Два отдела — Хитридиомикота (*Chytridiomycota*) и Зигомикота (*Zygomycota*) — имеют вегетативное тело, состоящее из неклеточного мицелия. Другие отделы — Аскомикота (*Ascomycota*), Базидиомикота (*Basidiomycota*) и группа митотических, или анаморфных грибов (*mitotic fungi*, или *anamorphic fungi*) — из клеточного мицелия.

2.6. Отдел Хитридиомикота (*Chytridiomycota*)

Отдел объединяет более 120 родов и около 1 000 видов. Мицелий слабо развит, основная масса таллома представляет собой так называемое плазменное тело, из которого вырастают ризоидные гифы. Самые примитивные представители совершенно не имеют мицелия, их тело в вегетативном состоянии представлено одиночной клеткой, иногда лишённой жёсткой клеточной стенки. Основа клеточной стенки хитиново-глюкановая, как и у высших грибов.

Представители отдела тесно связаны с водной средой (морской и пресноводной), где паразитируют на водорослях и беспозвоночных. Они могут вызывать массовую гибель водных организмов вплоть до амфибий, а также развиваются во влажных почвах и вызывают болезни высших растений: «чёрную ножку» капусты (*Olpidium brassicae*), рак картофеля (*Synchytrium endobioticum*) и др. Однако представители отдела Хитридиомикот не так опасны как оомицеты. В меньшем количестве представлены сапротрофы, развивающиеся на субстратах, содержащих хитин, целлюлозу и кератин.

Гаплоидные зооспоры представителей отдела Хитридиомикота снабжены одним жгутиком, при движении всегда направленным назад и способны как непосредственно давать начало новому гаплоидному организму, так и сливаться друг с другом и тогда создавать диплоидный организм, формирующий новые гаплоидные зооспоры (порядок *Chytridiales*). У ряда видов имеет место половой процесс по типу хологамии (слияние целых организмов) или формируются гаметы, отличные от зооспор. В большинстве случаев представители отдела являются гаплонтами, но встречается и смена ядерных фаз. Отдел включает один класс — Хитридиомицеты (*Chytridiomycetes*).

Поскольку в жизненном цикле представителей отдела Хитридиомикота присутствуют жгутиковые зооспоры, в конце 1980—1990-х гг. многие исследователи исключали их из царства грибов и относили к грибоподобным хромистам. Примерно в то же время (1991—1996) появились данные по ультраструктуре митохондрий, химическому составу клеточ-

ных стенок, а также результаты молекулярно-филогенетических анализов этих организмов показали, что их следует относить к настоящим грибам.

Класс Хитридиомицеты (Chytridiomycetes)

В цикле развития этого класса имеются подвижные стадии с одним гладким бичевидным жгутиком, направленным назад. В полисахаридный состав клеточной стенки входит комплекс — хитин с β -глюканом. В пределах группы прослеживается эволюция таллома от голой плазменной массы, амёбоида, через одноклеточные формы с ризомицелием к хорошо развитому неклеточному мицелию с морфофункциональной дифференцировкой его ветвей на ризоидальную, осевую и репродуктивную части. Виды с ризомицелием могут быть моно- и полицентрическими, т. е. иметь один или несколько центров формирования ризомицелия и генеративных органов (зооспорангиев или гаметангиев).

Половой процесс — холо-, изо-, гетеро- и оогамия. Бесполое размножение происходит одножгутиковыми зооспорами.

Представители класса связаны в основном с водной средой обитания. Большинство из них — паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных. Известны наземные почвенные виды, паразитирующие на высших растениях в условиях повышенной влажности. Значительно меньшую часть составляют сапротрофы, поселяющиеся в воде на растительных и животных остатках.

В состав класса включают шесть порядков, выделяемых в основном по уровню организации таллома и типу полового процесса. При выделении порядков хитридиомицетов в настоящее время существенное значение придаётся ультраструктурным особенностям зооспор: конфигурации митохондрий, расположению рибосом и микротрубочек, наличию и расположению липидных глобул, особенностям строения жгутикового аппарата.

Основные порядки: Chytridiales, Blastocladiales, Monoblepharidales.

Порядок Хитридиевые (Chytridiales) включает виды, имеющие микроскопический таллом, который представлен амёбоидом или клеткой с ризомицелием. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, половое — изо- или гетерогамия. В зооспоре часто имеются одна крупная липидная глобула, митохондрии и рибосомы, компактно расположенные в центре клетки. Хитридиевые — паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных и высших растений. Несколько представителей порядка являются сапротрофами, живущими в водной среде. Это самый большой порядок в классе, объединяющий около 400 видов из 80 родов.

Род Ольпидиум (*Olpidium* A. BRAUN, 1855) имеет примитивный таллом в виде амёбоида, который, покрываясь оболочкой, целиком превращается в один зооспорангий. Хорошо изучен характерный в общих чертах для всего порядка хитридиевых цикл развития *O. viciniae* (O. *viciniae* KUSANO, 1912), паразитирующего на корнях, листьях и стеблях горошка (*Vicia unijuga*) (рисунок 2.22). Одноядерная зооспора, попав на растение, теряет жгутик, ползает амёбообразно, затем покрывается оболочкой, и её содержимое переливается в эпидермальную клетку хозяина. Тело паразита разрастается, становясь многоядерным за счёт повторных митотических делений исходного ядра зооспоры, затем превращается в зооспорангий благодаря инцистированию. Содержимое зооспорангия распадается по числу ядер на зооспоры. Такой цикл развития может повторяться неоднократно в течение лета. Продолжительность одного цикла — 5—10 дней. При задержке прорастания спорангия или в условиях голодания зооспоры, вышедшие из зооспорангия, функционируют как гаметы. Они попарно сливаются, образуя двужгутиковую подвижную планозиготу, содержимое которой переливается в эпидермальную клетку растения-хозяина. Внутри клетки двужуточная зигота покрывается толстой двуслойной оболочкой и превращается таким образом в цисту.

После периода покоя (зимовки) ядра цисты сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится мейотически, затем следует ряд митозов, после чего циста прорастает в зооспорангий с зооспорами.

После периода покоя (зимовки) ядра цисты сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится мейотически, затем следует ряд митозов, после чего циста прорастает в зооспорангий с зооспорами.

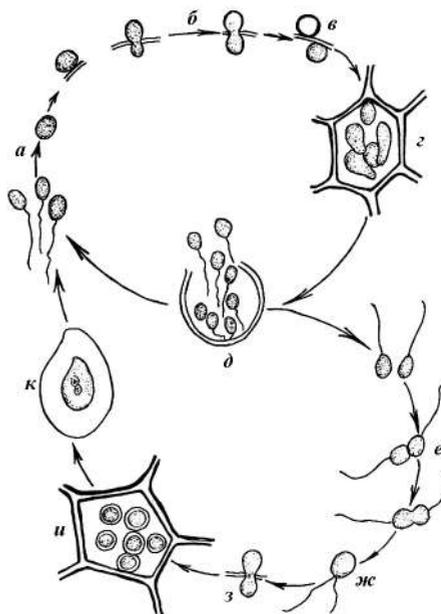


Рис. 2.22 — Цикл развития *Olpidium viciniae*:

a — зооспоры; *б* — переливание содержимого зооспоры в клетку хозяина; *в* — протопласт паразита в клетке хозяина (видна оболочка зооспоры паразита на поверхности клетки хозяина); *г* — зооспорангии паразита в клетке хозяина; *д* — прорастание зооспорангия; *е* — слияние подвижных клеток паразита; *ж* — планозигота; *з* — переливание содержимого планозиготы в клетку хозяина; *и* — цисты в клетке хозяина; *к* — карногамия в цисте

Таким образом, у *O. viciae* имеется половой процесс и бесполое размножение со сменой ядерных фаз, причём преобладает гаплоидное состояние.

Близкий вид *O.* капустный (*O. brassicae* (Woronin) P. A. Dangeard, 1886) паразитирует на рассаде капусты, особенно в парниках, вызывая заболевание «чёрная ножка» (рисунок 2.23). Гриб поражает корни и корневую шейку рассады, особенно в условиях загущённых посевов и избыточной влажности.

Цикл развития в общих чертах сходен с *O. viciae*. Отличительной чертой является то, что зооспорангии *O. brassicae* расположены глубже в клетках растения-хозяина, поэтому для выхода зооспор они образуют длинные выводные трубки (см. рисунок 2.23).

Род включает 50 видов, широко распространённых, обитающих в пресной воде и почве в качестве паразитов водорослей, грибов, беспозвоночных, протонемы мхов, пыльцевых зёрен и корней высших растений. Практический интерес представляют виды, паразитирующие на сельскохозяйственных растениях и переносящие некоторые фитопатогенные вирусы.

Род Синхитриум (*Synchytrium* de Bary & Woronin, 1863) отличается от предыдущего тем, что из его многоядерного разросшегося в ткани хозяина амёбоида образуется группа — сорус зооспорангиев. Виды этого рода паразитируют на высших растениях, вызывая образо-

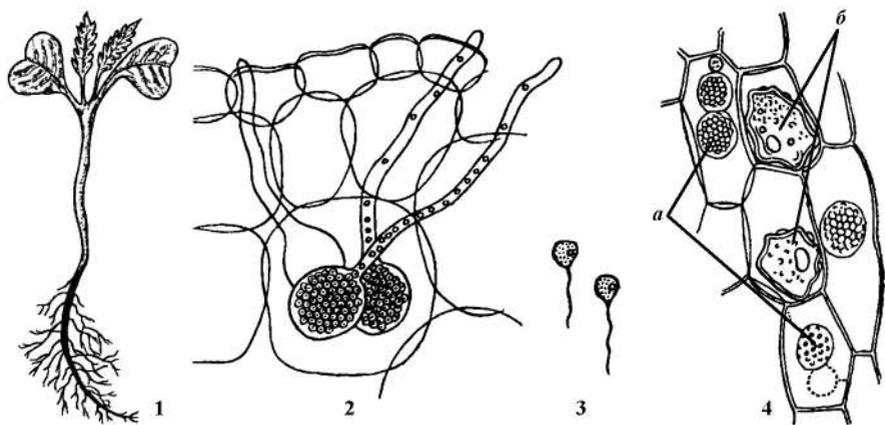


Рисунок 2.23 — *Olpidium brassicae* — возбудитель «чёрной ножки» капусты:

- 1 — заболевание «чёрная ножка» рассады капусты; 2 — зооспорангии в клетке хозяина; 3 — зооспоры; 4 — голые протопласты паразитов (а) и покоящиеся споры в клетках хозяина (б)

вание небольших галлов на листьях и стеблях или опухолей на корнях, клубнях и столонах картофеля (рисунок 2.24). Бытовое название этого заболевания, относящегося к числу карантинных — рак картофеля.

У данного рода вегетативное тело (плазмодий) жёлтое или красноватое, редко бесцветное, развивается в тканях растений. Позже плазмодий покрывается тонкой бесцветной оболочкой и превращается в группу зооспорангиев (сорус) или в покоящуюся спору — толстостенную цисту. Покоящиеся споры прорастают пузыревидным выростом, в котором содержимое цисты распадается на отдельные зооспорангии с бесцветной толстой оболочкой, где формируются многочисленные одноклеточные зооспоры. Зимуют споры в почве или органах растений.

Известно более 200 видов, распространённых на всех материках земного шара. Часто встречаются *S. пролесковый* (*S. mercurialis* (LIVERT) FUSKEL, 1870), *S. ветреницевый* (*S. anemones* (DE CANDÓLLE) WORONIN, 1868), *S. одуванчиковый* (*S. taraxaci* DE BARY & WORONIN, 1863).

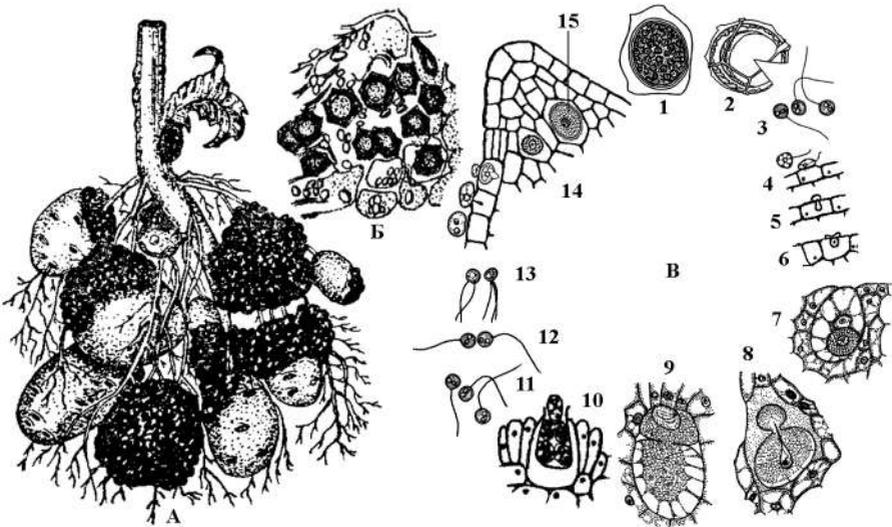


Рисунок 2.24 — Рак картофеля, вызываемый *Synchytrium endobioticum*:

А — клубни картофеля, поражённые раком; Б — зимние цисты в ткани раковой опухоли клубней картофеля; В — схема жизненного цикла; 1 — зимняя циста; 2 — прорастание зимней цисты зооспорами; 3 — зооспоры; 4—6 — поражение клеток эпидермиса клубня картофеля; 7 — летняя циста; 8 — прорастание летней цисты; 9 — образование соруса зооспорангиев из летней цисты; 10 — сорус зооспорангиев; 11 — зооспоры; 12 — копуляция зооспор, которые выполняют функцию гамет; 13 — планзигота; 14 — поражения клеток эпидермиса планзиготой; 15 — зимняя циста в ткани растения

Наиболее интересным представителем является *S. endobioticum* (SCHILBERSKY) PERCIVAL, 1909), вызывающий болезнь картофеля, известной под названием «рак картофеля».

Образование опухоли происходит за счёт интенсивного деления и разрастания клеток растения-хозяина под действием внедрившегося в ткань паразита.

Неблагоприятные условия этот гриб переносит в виде покоящихся зимних и летних цист. Зимняя циста прорастает в зооспорангий с одноклеточными зооспорами, поражающими стебли и листья картофеля и особенно клубни. После завершения вегетации паразит превращается в летние цисты, каждая из которых образует сорус зооспорангиев. Этот процесс повторяется в течение лета несколько раз. К концу вегетационного периода зооспоры попарно копулируют с образованием двухклеточной планозиготы (подвижной), которая проникает в клетку хозяина и превращается в зимнюю цисту с плотной многослойной оболочкой. Таким образом, в развитии патогена наблюдается бесполое гаплоидное (зооспоры, амёбоды, сорус зооспорангиев) и половое диплоидное (планозигота и зимняя циста) циклы.

Потери урожая от рака могут составлять 40—60 %. Основные меры борьбы — выведение устойчивых сортов, правильный севооборот. Виды рода синхитриум могут быть переносчиками вирусов растений.

Род Ризофидиум (*Rhizophyidium* SCHENK, 1858), второй по величине (после *Synchytrium*) род порядка Хитридиевые (*Chytridiales*), насчитывает 166 видов вместе с видами, ранее включавшимися в род *Phlyctidium* A. BRAUN, 1856, который был объединён с *Rhizophyidium*. Прогрессивными этапами в эволюции талломов хитридиевых грибов считаются роды и виды, имеющие ризомицелий, отходящий от центральной первично одноядерной клетки — *моноцентрический таллом*. Такое строение имеет широко распространённый представитель рода — Р. пыльце-сосновый (*Rh. pollinis-pini* (A. BRAUN) ZOFF, 1887), живущий как сапрофит или паразит на пыльце высших растений (чаще *Pinus sylvestris*, *Pinus sp.*), попавшей в воду. Встречается очень часто в различных широтах. Его одетое оболочкой одноклеточное вегетативное тело развивается из зооспоры и остаётся на поверхности субстрата — на клетке пыльцы, а внутрь неё отходят тонкие разветвлённые безъядерные нити ризомицелия, обеспечивающие питание особи. Основная часть таллома, находящаяся на субстрате, затем целиком превращается в зооспорангий (рисунки 2.25).

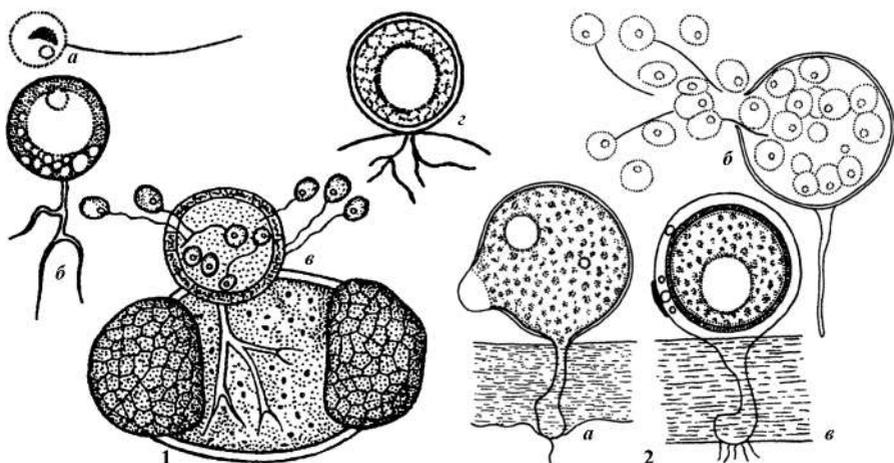


Рисунок 2.25 — Виды рода *Rhizophydium*:

1 — *R. pollinis-pini*; а — зооспора; б — молодой таллом; в — зрелый зооспорангий на пыльце сосны; г — покоящаяся спора; 2 — *R. laterale*; а — зрелый зооспорангий с латеральной папиллой; б — раскрытый зооспорангий с выходящими зооспорами; в — покоящаяся спора

Другой вид — *P. боковой* (*Rh. laterale* (A. BRAUN) RAVENHORST, 1868), — обитает на живых и мёртвых талломах зелёных водорослей *Ulothrix zonata*, *Ulothrix sp.*, *Stigeoclonium sp.* Покоящиеся споры этого вида овальные, удлинённые или шаровидные, желтоватые или жёлто-коричневые, иногда несущие остаток цисты зооспоры, с гладкой оболочкой; содержимое без крупной жировой глобулы, прорастание не наблюдалось (рисунок 2.25).

Род Полифагус (*Polyphagus* NOWAKOWSKI, 1876). В ходе эволюции хитридиевых грибов ризомицелий получает всё большее развитие. В качестве примера можно привести род Полифагус (*Polyphagus*) (рисунок 2.26) с наиболее изученным видом П. эвгленовый (*P. euglenae* NOWAKOWSKI, 1876), паразитирующим на эвгленах. Его зооспора со светочувствительной глобулой золотистого цвета в местах неподвижно инцистирующихся эвглен останавливается и одевается тонкой оболочкой. Она прорастает ризомицелием, внедряющимся кончиками своих ответвлений в эвглен, и может захватывать таким образом более 50 особей.

Из разросшегося тела бывшей зооспоры развивается зооспорангий в виде мешковидного бокового выроста. В него переходит ядро, многократно там делится, после чего содержимое выроста распадается

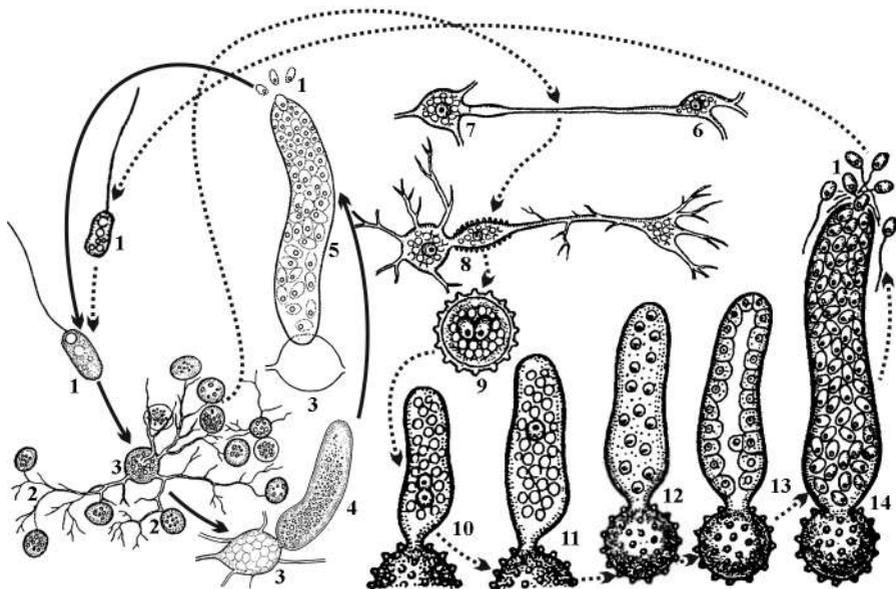


Рисунок 2.26 — Жизненный цикл *Polyphagus euglenae*:

1 — зооспора; 2 — ризиомцелий, внедрившийся в эвглен; 3 — тело бывшей зооспоры; 4 — зооспорангий с проспороангием; 5 — зрелый зооспорангий с выходящими зооспорами; 6 — мужская особь; 7 — женская особь; 8 — слияние мужской (меньшей) и женской (большей) особей (сифоногамия); 9 — зигота; 10—14 — прорастание зиготы с образованием зооспорангия (10 — кариогамия); сплошная линия — бесполой процесс; пунктирная линия — половой процесс

ся на зооспоры, выходящие через отверстия на вершине зооспорангия (рисунок 2.26, сплошная линия). При недостатке питания происходит половой процесс, при котором меньшая, предположительно, мужская особь образует по направлению к более крупной, вероятно, женской особи длинный вырост. Он вздувается на конце в удлинённый пузырь с шиповатой оболочкой. В него переходит содержимое обоих выростов, после чего он отделяется от них перегородками и превращается в покоящуюся спору. Процесс, получивший название *сифоногамии*, длится примерно 12 ч. Через несколько месяцев зигота (покоящаяся спора) прорастает, образуя мешковидный зооспорангий. При этом два ядра зиготы сливаются в молодом зооспорангии (*кариогамия*) и, предположительно, перед образованием зооспор происходит редукционное деление с последующим митотическим делением (мейоз) образовавшихся при мейозе гаплоидных ядер (рисунок 2.26, пунктирная линия).

Род включает 11 видов, паразитирующих на водорослях и вызывающих их массовое поражение. Некоторые виды (*P. parasiticus* NOWAKOWSKI, 1878) узкоспециализированы и поражают один вид или род, другие имеют относительно широкий круг хозяев.

В России и сопредельных странах зарегистрированы три вида, кроме упомянутых выше — П. гладкий (*P. laevis* A. F. VARTSCH, 1945), паразитирующий на видах родов *Euglena* и *Chlamydomonas*.

Порядки Блестокладиевых (*Blastocladales*) и Моноблефаридовых (*Monoblepharidales*) относительно небольшие по объёму и близки: Блестокладиевых около 50 видов и Моноблефаридовых около 20 видов. Эти порядки являются в классе Хитридиомицетов дальнейшими этапами эволюции талломов в направлении морфофункциональной дифференциации. Они имеют в основном хорошо развитый макроскопический таллом из неклеточного мицелия, дифференцированный на осевую часть, ризоиды и боковые ветви, обычно несущие репродуктивные органы (зооспорангии, гаметангии). Такой типичный таллом имеют виды рода Блестокладия (*Blastocladia* REINSCH, 1877) (рисунок 2.27).

Бесполое размножение у представителей обоих порядков осуществляется типичными одножгутиковыми зооспорами. У блестокладиевых половой процесс изо- или гетерогамия и чётко выражена смена гаплоидного и диплоидного поколений. Зооспоры имеют несколько латерально расположенных жировых глобул, а рибосомы сконцентрированы над ядром в виде ядерного колпачка.

Порядок Неокаллимастиговые (*Neocallimastigales*) — интересный, относительно мало изучен. Он представляет собой специализированную группу. Включает облигатные анаэробные грибы, обитающие в кишечном тракте травоядных. Зооспоры одно- или многожгутиковые. Жгутики изоморфные, гладкие, без мастигонем. Вероятно, эти микроскопические грибы участвуют в расщеплении и усвоении животными клетчатки растительных организмов.

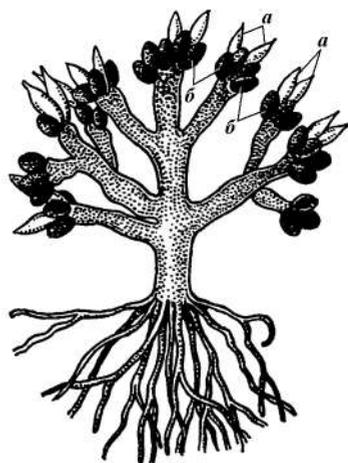


Рисунок 2.27 — *Blastocladia* — таллом с репродуктивными органами: *a* — зооспорангии, *б* — цисты

Контрольные вопросы

1. Каковы образ жизни и особенности строения вегетативного тела хитридиомицетов?
2. Как размножаются хитридиевые грибы?
3. Охарактеризуйте цикл развития ольпидия капустного — возбудителя заболевания «чёрной ножки» капусты. Каковы меры борьбы с этим паразитом?
4. Охарактеризуйте цикл развития синхитрия внутриклеточно — возбудителя рака картофеля. Каковы меры борьбы с этой болезнью растений?
5. Как можно представить происхождение и эволюцию хитридиевых грибов?

2.7 Отдел Зигомикота (*Zygomycota*)

Отдел объединяет 10 порядков, 27 семейств, около 170 родов и более 1 000 видов, отличающихся развитым ценоцитным мицелием непостоянной толщины, в котором септы образуются только для отделения репродуктивных органов. Подвижные стадии в цикле развития отсутствуют. Вегетативное тело — обильно разветвлённый неклеточный многоядерный субстратный и воздушный мицелий. У части видов в зрелом состоянии образуются клеточные перегородки, разделяющие мицелий на отдельные многоядерные фрагменты. У многих видов, в основном узкоспециализированных, таких как паразиты насекомых (энтомофторовые грибы) или других беспозвоночных (зоопаговые грибы), мицелий с самого начала его существования многоклеточный. В оболочках клеток содержится хитин в комплексе с хитозаном, что отличает эту группу от двух других отделов неподвижных хитинсодержащих грибов с клеточным мицелием — аскомицетов и базидиомицетов, у которых второй компонент клеточной стенки в основном глюкан, как и у хитридиомицетов. Запасное вещество — гликоген.

Бесполое размножение осуществляется неподвижными эндогенными спорангиоспорами, образующимися в спорангиях, или реже экзогенными конидиями. В ряде семейств можно проследить эволюцию бесполого размножения: видоизменение анаморф (специализированных структур) от эндогенных спорангиоспор через малоспоровые спорангии к экзогенным конидиям, что, вероятно, связано с переходом этих грибов к наземному образу жизни.

Половой процесс — зигогамия, предусматривающий слияние недифференцированного на гаметы содержимого двух клеток, отделяющихся перегородками от несущих их гиф (рисунок 2.28, 1—2). По типу полового процесса отдел получил название Зигомикота. Сливаться могут как одноядерные, так и многоядерные клетки. На месте слияния клеток формируется зигота, или покоящаяся *зигоспора*, которая покрыта толстой, часто скульптурированной оболочкой. На зиготе обычно остаются участки гиф, отделяющих гаметангии. По морфологии они отличаются от остального мицелия и называются *суспензорами* (или *подвесками*), благодаря которым зигота как бы приподнимается над субстратом (рисунок 2.28, 3—4). После периода покоя происходит редукционное деление диплоидного ядра, и из зигоспоры вырастает короткая нить мицелия с *зародышевым спорангием* на конце.

В отличие от обычных спорангиев бесполого размножения, в зародышевом содержатся генетически неоднородные *спорангиоспоры*. Таким образом, основная часть жизненного цикла этих грибов приходится на гаплоидную фазу.

Отдел Зигомикота включает более 500 видов, относящихся к двум классам: Зигомицеты (*Zygomycetes*) и Трихомицеты (*Trichomycetes*). Почти все они наземные организмы — в основном почвенные сапротрофы, в меньшей степени паразиты насекомых и других беспозвоночных, грибов, высших растений, теплокровных животных и человека.

Класс Зигомицеты (*Zygomycetes*)

Характеристика класса и отдела совпадает в общих чертах. Грибы этого класса имеют хорошо развитый ценоцитный мицелий, дифферен-

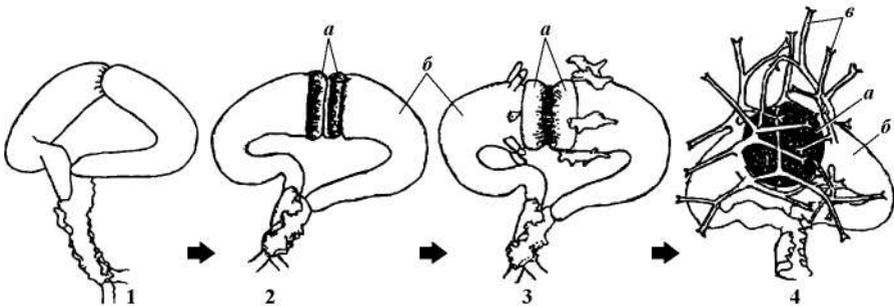


Рисунок 2.28 — Развитие зигоспор при зигогамии *Phycomyces blakesleeanaus*:

1 — начальная стадия; 2—3 — стадии образования зигоспоры (*a* — сливающиеся клетки, *б* — суспензоры); 4 — зрелая зигоспора (*a* — зигота, *б* — суспензоры, *в* — дихотомически разветвлённые на концах отростки)

цированный на столоны и ризоиды. С возрастом их мицелий становится септированным. Жгутиковые стадии отсутствуют. Бесполое размножение осуществляется спорами или конидиями. Половой процесс — *зигогамия*, т. е. слияние содержимого двух недифференцированных на гаметы одно- или многоядерных клеток (гаметангиев). Продукт оплодотворения — *зигота*, или *зигоспора* — покрывается многослойной оболочкой и переходит в состояние покоя. После этого она прорастает. При этом её копуляционные диплоидные ядра редукционно делятся и из зигоспоры появляется росток мицелия, на вершине которого развивается *зародышевый спорангий*. Внутри него формируется множество *однойдерных гаплоидных спор*, в отличие от *многоядерных спор*, возникших бесполом путём. Большинство зигомисетов — почвенные сапротрофы. Имеются и паразитные формы.

По уровню организации и дифференцировки таллома, особенностям развития, морфологии анормф и по ряду эколого-трофических признаков (специализация к конкретному субстрату или хозяину в значительной степени влияет на структуру таллома и может приводить к изменениям в бесполом и отчасти половом процессах) класс подразделяют на шесть порядков, основные из них: Mucorales, Endogonales, Entomophthorales и Zoopagales. Наиболее изученными и важными являются порядки Мукоровые и Энтомофторовые.

Порядок Мукоровые (Mucorales) — самый большой по количеству видов порядок (около 400 видов), включающий в основном почвенных сапротрофов, особенно обильно развивающихся в окультуренных почвах, где они активно участвуют в круговороте органических веществ.

Мукоровые хорошо развиваются на растительных остатках, навозе травоядных (копрофильные виды), на других грибах, в основном шляпочных или других мукоровых (*микофильные виды*). Некоторые виды паразитируют на теплокровных животных и человеке.

Мукоровые грибы имеют хорошо развитый нечленистый мицелий, достигающий в длину несколько сантиметров. Воздушный мицелий у многих представителей образует *столоны* — маловетвящиеся гифы с дугообразным ростом. В результате гифа изгибается вниз, и на месте её соприкосновения с субстратом образуется пучок коротких ризоидов, а затем рост гифы продолжается и вырастает новый дугообразный столон. В старых гифах появляются перегородки, по которым такой мицелий может распадаться на отдельные клетки — *оидии*. Они приобретают шаровидную форму и размножаются почкованием (так называемые *мукоровые дрожжи*), изредка образуются хламидоспоры. Мукоровые размножаются бесполом и половым путями.

Бесполое размножение осуществляется *эндогенными спорангиоспорами*, редко *конидиями*. В этой группе $\frac{3}{4}$ видов гетероталличны и $\frac{1}{4}$ гомоталличны. Именно на этой группе грибов впервые было установлено явление гомо-, гетероталлизма у грибов. Спорангиоспоры образуются в спорангиях, т. е. эндогенно. Типичные спорангии содержат 60—100 и более спор, расположенных на приподнятых над субстратом простых или разветвлённых спорангиеносцах, которые заканчиваются шаро-, эллипсоидной, конической или грушевидной колонкой. Её форма служит важным систематическим признаком. Другой тип спороношения у этих грибов представлен постепенным переходом от малоспорового спорангия к типичной конидии. В этом случае спорангии мелкие, шаровидные, без колонки, с исчезающей оболочкой, они содержат не более 4—5 спор. Это так называемые *спорангиолы*, которые могут содержать только одну спору. Она срывается с оболочкой спорангиолы, и таким образом образуется конидия. У одного и того же вида могут одновременно встречаться спорангии и спорангиолы. Бесполое размножение доминирует в цикле развития мукоровых.

Половой процесс — зигогамия с образованием зигоспор.

Порядок включает более 360 видов, распределяющихся в 8 семействах по признаку бесполого размножения. Типичными представителями порядка являются роды Пилоболус, Мукор, Ризопус и др.

Род Мукор (*Mucor* FRESENIUS, 1850) включает виды, наиболее широко распространённые в природе. Его мицелий пронизывает субстрат (почву, растительные остатки), а также многие продукты питания (хлеб, овощи и др.), который покрывается сероватым налётом воздушного мицелия. Он в основном состоит из бесцветных гиф, сильно ветвится и не имеет перегородок, которые появляются у некоторых видов только при старении или при культивировании в жидкой среде. В последнем случае мицелий часто распадается по перегородкам на отдельные клетки (оидии), которые затем размножаются почкованием (так называемые «мукоровые дрожжи», например у *M. кистевидного* — *Mucor racemosus* BULLIARD, 1791). На мицелии в большом количестве формируются одиночные или сильно разветвлённые спорангиеносцы с тёмноокрашенными шаровидными спорангиями на вершине. Они отчётливо заметны даже невооружённым глазом в виде буроватых и чёрных точек. В спорангиях содержатся многочисленные споры, которые освобождаются после расплывания или разрыва его оболочки и дают начало новому мицелию.

У видов рода *Mucor* спорангиеносец обычно вздувается внутрь спорангия, образуя *колонку*. Спорангии без апофизы, с колонкой и расплывающейся оболочкой. При её разрушении у многих видов у основания колонки остаётся её кутинизированная часть, образуя так называемый *воротничок* (рисунок 2.29).

При половом процессе между гифами формируются поперечные выросты — *суспензоры* (подвески), растущие навстречу друг другу (см. рисунок 2.29, 4). На концах этих выростов отделяются перегородками многоядерные клетки (гаметангии), при соприкосновении которых их содержимое сливается. Образовавшаяся при этом зигота, внутри которой сливаются ядра, покрывается плотной многослойной, скульптурированной снаружи оболочкой и становится зигоспорой. Суспензоры, или подвески остаются связанными с зиготой. После некоторого периода покоя зигоспора прорастает короткой гифой со спорангием на конце. Этому процессу предшествует редукционное деление ядра.

Известно 150 видов, распространённых по всему земному шару. Значительная часть из них отмечена на растительных остатках, экскрементах животных, в почве и на пищевых продуктах. Типичными представителями являются *M. головчатый* (*M. mucedo* LINNAEUS, 1753), *M. зимующий* (*M. hiemalis* WENMER, 1903), *M. серо-охристый* (*M. gris-*

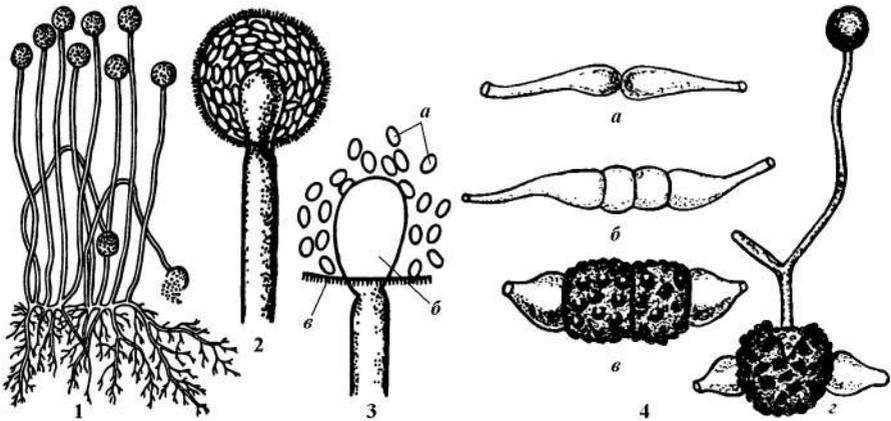


Рисунок 2.29 — *Mucor mucedo*:

1 — мицелий со спорангиеносцами и спорангиями; 2 — спорангий увеличенно; 3 — строение вскрывшегося спорангия (а — споры, б — колонка, в — воротничок); 4 — половой процесс и развитие зиготы (а — сближающиеся суспензоры, б — суспензоры с гаметангиями, в — образование зиготы, г — зрелая зигота и её прорастание)

eo-ochraceus NAUMOV, 1915) и др. М. китайский (*M. sinensis* MILKO & ВЕЛИАКОВА, 1971), М. кистевидный (*M. racemosus* BULLIARD, 1791), М. улитковидный (*M. circinelloides* VAN ТИЕГНЕМ, 1875). Они используются в качестве закваски («китайские дрожжи», «раги») или непосредственно для производства сброженных продуктов питания («соевый сыр», «темпе») из сои и злаков, а также для получения этанола из картофеля.

Род Ризопус (*Rhizopus* EHRENBERG, 1820) столь же широко распространён, как и предыдущий род. Для него характерно образование толстых воздушных гиф, *столонов*, расположенных над субстратом. В том месте, где они с ним соприкасаются, образуются ризоиды, внедряющиеся в субстрат, в этом месте вверх отходят пучки неразветвлённых спорангиеносцев со спорангиями (рисунок 2.30). Спорангии крупные, шаровидные, с колонкой, при созревании часто спадающиеся и приобретающие колокольчатую или грибовидную форму. Некоторые виды образуют хламидоспоры. Большинство представителей гетероталличны.

Виды рода Ризопус вызывают серую, или головчатую плесень овощей и фруктов, тем самым наносят значительный ущерб при хранении. Они являются возбудителями сухой гнили початков кукурузы и корзинок подсолнечника, способствуют плесневению семян культурных растений как при их хранении, так и при высеве в грунт.

Известно более 10 видов ризопусов, в том числе в России — около пяти. Наиболее распространённый вид Р. чёрный (*Rh. nigricans* EHRENBERG, 1821) — возбудитель чёрной, или хлебной плесени. Он часто встречается на заплесневевшем хлебе. Кроме того, он поражает ягоды клубники и земляники, что сопровождается отмиранием завязи у цветков, а также является причиной возникновения мягкой гнили клубней

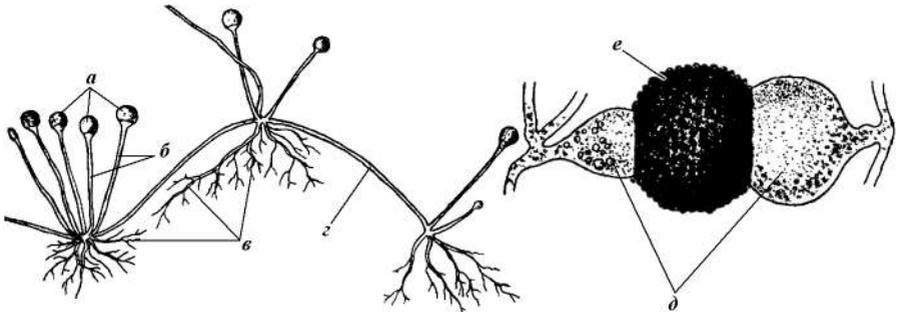


Рисунок 2.30 — *Rhizopus stolonifer*:

a — спорангии; *b* — спорангиеносцы; *в* — ризоиды; *z* — стolon; *d* — спуспензоры (подвески); *e* — зигоспора

картофеля. *Rh. nigricans* развивается на коробочках и волокне хлопчатника. Возбудителем сухой гнили корзинок подсолнечника является *P. столононосный* (*Rh. stolonifer* (EHRENBERG) VUILLEMIN, 1902)

Таким образом, мукоровые грибы часто становятся причиной значительных потерь урожая различных сельскохозяйственных культур, особенно при хранении. Среди мукоровых грибов, патогенных для человека и животных, наиболее опасными являются два вида: *Mucor pusillus* NAUMOV, 1935, поражающий центральную нервную систему и органы слуха у людей, и *Absidia corymbifera* (CONN) SACCARDO & TROTTER, 1912, вызывающая заболевания бронхов и лёгких у человека и животных.

Порядок Энтомофторовые (Entomophthorales). Виды — в основном паразиты насекомых, откуда произошло его название. Немногие виды — паразиты шляпочных грибов, водорослей, заростков папоротников, среди них встречаются копрофилы. У представителей этого порядка мицелий вначале одноклеточный, затем в зрелом состоянии многоклеточный, а сами клетки многоядерные. Мицелий способен распадаться на оидии или хламидоспоры. Бесполое размножение осуществляется конидиями, которые часто активно отбрасываются.

Конидиеносцы простые или ветвящиеся, цилиндрические или булавовидные, на концах которых формируется по одной конидии. Они, как правило, одноклеточные, бесцветные, гладкие, с двойной оболочкой, вследствие её разрыва при созревании отбрасываются на расстояние до 3 см. У вершины конидиеносца остаётся небольшая бахрома в виде воротничка. У некоторых грибов конидии перед прорастанием делятся на несколько частей, из каждой формируется мицелиальный росток.

Половой процесс — зигогамия. Энтомофторовые окончательно потеряли связь с водной средой. Все эти признаки свидетельствуют о высоком уровне развития данной группы грибов и сближают их с аскомицетами.

Порядок включает около 70 видов, относящихся к 6—7 родам. В России распространены два рода и семь видов. Большинство из них — паразиты насекомых, некоторые сапротрофы на экскрементах лягушек, ящериц, на базидиальных грибах.

Род Энтомофтора (*Entomophthora* FRESenius, 1856) включает виды с обычно внутренним, хорошо развитым мицелием, образованным толстыми шаровидными гифами. Конидиеносцы простые, булавовидные или внезапно раздутые на вершине (рисунок 2.31). Конидии одноклеточные, многоядерные (по 10—12 ядер в каждой), шаро-, лимо-

но- или чечевицевидные, с толстой двухслойной оболочкой. Зигоспоры (результат полового процесса) шаровидной формы, желтоватые или коричневатые, с гладкой или щетинистой поверхностью.

Наиболее распространён и в достаточной степени изучен возбудитель

«осенней болезни мух» — Э. муховая (*E. muscae* (СОНН) FRESENIUS, 1856). Её конидия, попадая на муху, прорастает в ростковую трубку, гифу, внедряющуюся в тело насекомого. В живом теле мухи гифа разрастается и затем распадается на многоядерные клетки «гифенные тела», которые разносятся по всему телу насекомого. Их количество увеличивается за счёт деления или почкования, и поражённая муха погибает через 2—3 дня после заражения. Из дыхательных отверстий её хитинового покрова высовываются неветвящиеся булавоподобные конидиеносцы, несущие на конце шаровидную многоядерную конидию. При созревании она отбрасывается, как бы «отстреливается» на расстояние до 2 см (рисунок 2.32). Многочисленные конидии образуют вокруг погибшей мухи мучнистый налёт. Такую картину часто можно наблюдать осенью на оконных стёклах. Конидии энтомофторы снаружи покрыты слизью и поэтому легко прилипают к телу мухи. Если конидия не попадает на насекомое, то она вновь прорастает в конидиеносец, и так может повторяться несколько раз, пока очередная созревшая конидия не попадёт на нужный для развития гриба субстрат — муху. Половой процесс у *E. muscae* не обнаружен, но у других видов рода Энтомофтора он известен и заключается в слиянии двух одноядерных клеток.

Род включает более 60 видов, широко распространённых по всему миру. В России обнаружено 6 видов. Энтомофторы — облигатные паразиты насекомых. Покоящиеся споры используют при разработке биопрепаратов для борьбы с насекомыми — вредителями сельскохозяйственных культур.

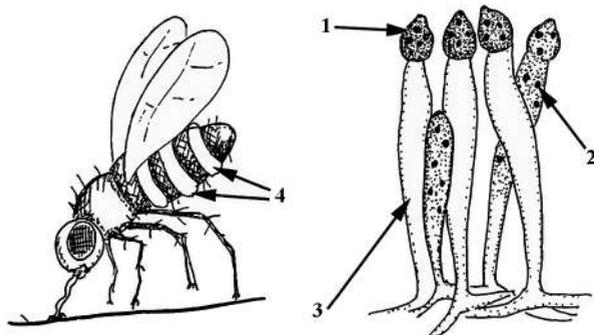


Рисунок 2.31 — *Entomophthora muscae*:

1 — конидия; 2 — ядро; 3 — спорангиеносец; 4 — мицелий гриба в насекомом

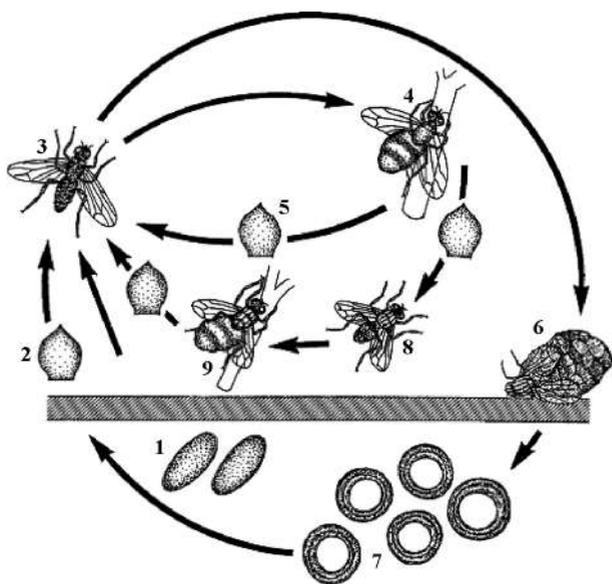


Рисунок 2.32 — Жизненный цикл *Entomophthora muscae*:

1 — фаза гибернации организма, питающего паразита (например, куколки мух); 2 — покоящаяся инфекционная конидия гриба; 3 — взрослые заражённые мухи выходят из куколок; 4 — конидиеносцы, появляющиеся из трупa мухи; 5 — освобождённые конидии, которые заражают других взрослых мух; 6 — труп взрослой мухи с зимующими покоящимися спорами (зигоспорами); 7 — толстостенные покоящиеся зигоспоры в почве; 8 — альтернативный питающий паразитов организм в случае необходимости; 9 — труп альтернативного питающего паразитов организма и освобождённые конидии, заражающие основной питающий паразитов организм

альное спороношение с активным отбрасыванием крупных овальных конидий. Зиготы возникают в результате конъюгации двух соседних клеток одной и той же гифы (рисунок 2.33).

Энтомофторовые грибы проявляют довольно узкую специализацию к насекомым-хозяевам. Большинство — облигатные паразиты, и их не удаётся выращивать в чистой культуре, что значительно сдерживает их применение как средство биологической борьбы с насекомыми-вредителями сельскохозяйственных растений и лесных пород. Однако инфекционный материал удаётся накопить, заражая искусственно насекомых в лабораторных условиях.

Кроме Э. муховой, часто встречаются Э. скотофаговая (*E. scatophagae* GIARD, 1888), паразитирующая на навозных мухах, и Э. скученная (*E. conglomerata* SOROKIN, 1883), паразитирующая на комарах.

Род **Базидиоболус** (*Basidiobolus* EIDAM, 1886) включает характерного представителя этого порядка — Б. лягушачий (*B. ranarum* EIDAM, 1886). Он развивается на экскрементах лягушек и ящериц. В отличие от других видов его многоклеточный мицелий состоит из строго одноядерных клеток. На мицелии развивается кониди-

Затем их выпускают в природные очаги скопления вредителей (тлей, совок, саранчи и т. д.), вызывая искусственную эпизоотию, т. е. массовое заболевание и гибель.

Энтомофторовые грибы близки к мукоровым, но представляют собой их самостоятельную эволюционную ветвь, уклонившуюся по ряду признаков в связи с узкой специализацией — паразитизмом на насекомых.

Порядок Эндогоновые (*Endogonales*). У грибов порядка эндогоновых зиготы и многоспоровые спорангии без колонки формируются внутри плотной обёртки из гиф, в результате чего образуются плодовые тела — *спорокарпы*. Они имеют вид плотных желтоватых клубеньков от нескольких миллиметров до 2—3 см в диаметре (рисунок 2.34). Обычно спорокарпы развиваются в почве. Эндогоновые — почвенные грибы, или сапротрофы, вырастающие на растительных остатках.

В середине XX столетия было доказано, что виды рода Эндогоне не только могут жить в почве как сапротиты, но и образуют микоризу с некоторыми высшими растениями, например с земляникой, яблоней, томатами, салатом, пшеницей и другими злаками. При этом мицелий гриба проникает в клетки корня растения, образуя в них древовидно ветвящиеся гифы — *арбускулы* или округлые вздутия — *везикулы*.

Порядок включает в себя единственное семейство — *Endogonaceae*, с четырьмя родами и 27 видами.

Род Эндогоне (*Endogone* LINK, 1809) включает 16 видов. Наиболее распространённый вид, обитающий на мёртвой древесине, на мелких валежных веточках, Э. млечнотекущая (*E. lactiflua* BERKELEY &

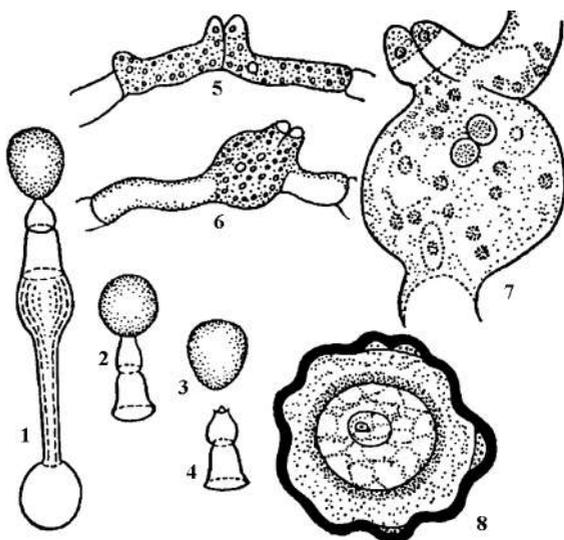


Рисунок 2.33 — *Basidiobolus ranarum*:

1 — конидиеносец с конидией; 2 — верхушка конидиеносца, отделившаяся с конидией; 3 — конидия; 4 — верхушка конидиеносца; 5—8 — половой процесс и образование зиготы

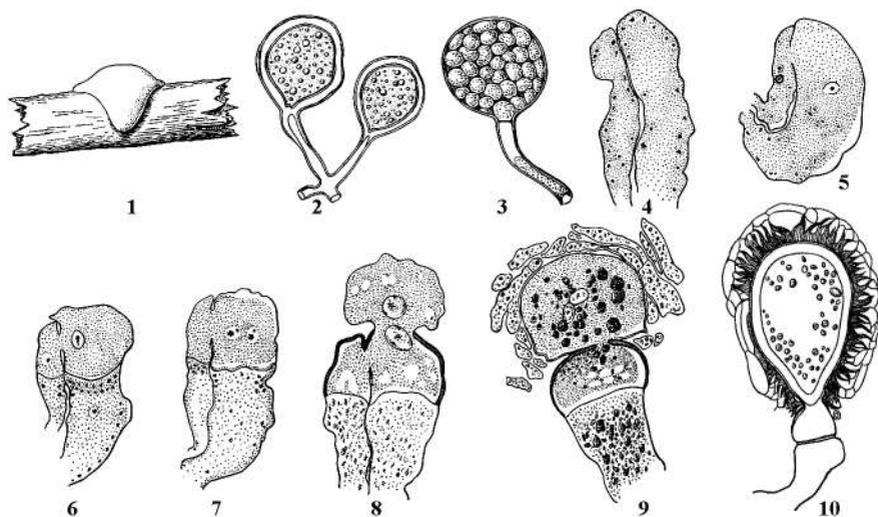


Рисунок 2.34 — Эндогоне (*Endogone lactiflua*):

1 — внешний вид плодового тела (спорокарп); 2 — хламидоспоры; 3 — спорангий со спорами; 4—10 — половой процесс и зигота в разрезе (10)

Врооме, 1846), с желтоватыми спорокарпами 1—2 см в диаметре. Если разрезать незрелый спорокарп этого гриба, то на разрезе выступает бледно-розовая жидкость («млечный сок»). Половой процесс у этого вида — *гаметангиогамия*. Две соседние гифы, из которых одна более тонкая, отделяют конечные клетки, в которых остаётся по одному ядру. Ядро из меньшей клетки переходит в большую, а затем оба ядра вместе с цитоплазмой переходят в вырост, образующийся из большей, предположительно, женской клетки. Из выроста развивается зигота, одевающаяся несколькими оболочками (рисунок 2.34). После периода покоя, в течение которого зигота сохраняет двуядерность, она прорастает, чему предшествуют слияние ядер и последующее редукционное деление диплоидного ядра. В этом случае необходимо отметить значительный период двуядерности, столь характерный для грибов с клеточным мицелием отделов аскомикота и базидиомикота.

Класс Трихомицеты (*Trichomycetes*)

Класс *Trichomycetes* объединяет около 140 видов организмов скорее по эколого-трофическому признаку, чем по морфологии и циклам развития. Все они — обитатели кишечника или хитиновых покровов членистоногих, в основном насекомых, прикрепляясь с помощью осо-

бой клетки, от которой развиваются чаще неветвящиеся гифы с целлюлозной оболочкой. Эндосимбионты или сапротрофы. Сначала гифы ценотические, у некоторых и остаются таковыми, а у других со временем приобретают септированный вид (рисунок 2.35).

При бесполом размножении внутри конечного сегмента или в ряде сегментов (спорангиев) гифы образуются или многоядерная макроконидия, способная к немедленному прорастанию, или одноядерная покоящаяся микроконидия (рисунок 2.35, 4а). Эти конидии освобождаются из спорангиев через боковое отверстие в его оболочке. У некоторых представителей конидии могут двигаться как амёбы.

Трихомицеты — относительно малоизученная группа. Этот класс часто рассматривают как формальный таксон, объединяющий организмы с неизвестными филогенетическими связями.

Хотя эта группа известна уже в течение почти 150 лет, её биология и тем более происхождение остаются неясными. Не определён также характер взаимоотношений трихомицетов с членистоногими, на которых они поселяются: то ли это паразитизм, то ли комменсализм. Существует предположение, что трихомицеты — не грибы, а водоросли, утратившие хлорофилл и приспособившиеся к жизни на водных членистоногих.

По разнообразию полового и особенно бесполого размножения, составу клеточной стенки можно предположить, что это сборная группа. Сходство в строении таллома может быть связано с аналогичным образом жизни на членистоногих.

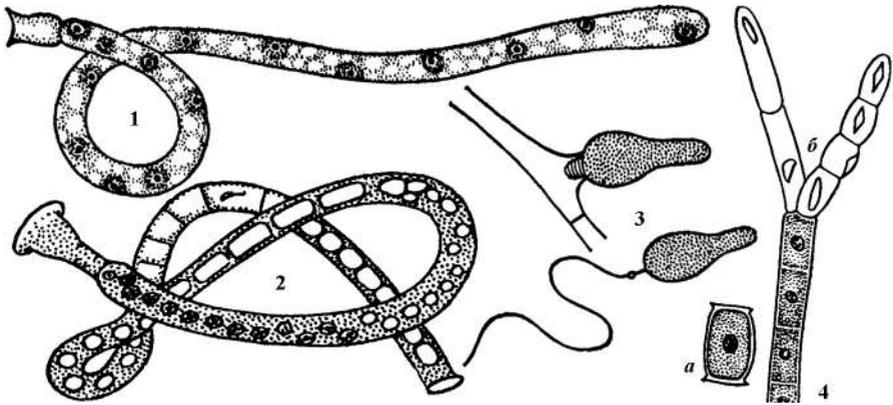


Рисунок 2.35 — Трихомицеты:

1 — таллом (общий вид); 2 — *Enterobryus elegans*, общий вид таллома; 3 — *Spatiella* — конидии с придатками до и после отделения от конидиеносца; 4 — *Acellaria* (а — спорангиоспора, б — верхушка таллома с пустыми спорангиями)

Класс включает четыре порядка. Главнейшие порядки трихомицетов следующие: Амёбидовые (Amoebidiales), Эккриновые (Eccrinales), Гарпелловые (Harpellales).

Порядок Амёбидовые (Amoebidiales). Это наиболее примитивные представители трихомицетов, имеющие неветвящийся многоядерный таллом без перегородок, который прикрепляется или на поверхности хитиновых покровов насекомых и ракообразных, или к их кишечному тракту. Бесполое размножение совершается веретеновидными или серповидными одноядерными спорами, а также амёбидными клетками, которые могут сливаться друг с другом.

Зигота после периода покоя превращается в спорангий. Для бесполого размножения характерна амёбидная стадия, наряду со спорангиоспорами. Клеточные стенки состоят из галактозамина и галактана, что определяет изолированное положение амёбидовых в системе грибов.

Представители амёбидовых обитают на водных насекомых и ракообразных. Эндогенная спорангиоспора, попав на тело хозяина, прорастает в неразветвлённый таллом, который целиком превращается в спорангий со спорангиоспорами. Иногда в спорангии вместо спор формируются амёбы. Они выходят наружу, растут на хозяине, затем вырабатывают клеточную стенку, и в них вновь образуются спорангиоспоры. В цикле развития присутствуют толстостенные покоящиеся споры.

В качестве представителя этого порядка можно привести *Amoebidium parasiticum* Сienkowski, 1861 (рисунок 2.36), который обитает на поверхности тела водных насекомых, рачков и развивается по вы-

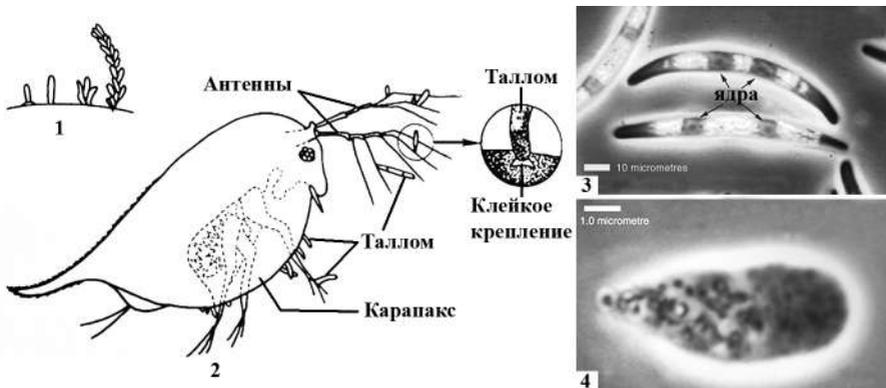


Рисунок 2.36 — *Amoebidium parasiticum*:

1 — прорастание спорангиоспоры; 2 — общий вид таллома на теле рачка дафнии; 3 — спорангиоспоры; 4 — амёбидная стадия

шеприведённому циклу. В настоящее время нет ясности о характере взаимоотношений этих грибов и их хозяев: то ли это паразитизм, то ли комменсализм.

Порядок Эккриновые (Eccrinales). Виды порядка образуют небольшие одноосевые талломы, прикрепляющиеся к кишечнику или хитиновому покрову членистоногих подушкообразной присоской. Клеточные стенки состоят из целлюлозы, а не из хитина. Бесполое размножение — эндогенные спорангиоспоры в односпоровых или многоспоровых спорангиях.

Спорангии образуются на вершине таллома друг за другом. В них развиваются или быстро прорастающие цилиндрические многоядерные споры, или округлые одноядерные покоящиеся споры. Они покидают спорангий через образующееся сбоку отверстие (см. рисунок 2.35, 4). Спорангии некоторых видов не образуют спор, а прорастают нитями таллома. Один из распространённых представителей — ацеллярия (*Acellaria*) — может размножаться также артроспорами. При половом процессе у энтеробриуса (*Enterobryus* LEIDY, 1850) (см. рисунок 2.35, 2) сливаются ядра внутри нити, а у некоторых представителей — преобразующиеся в нити одноядерные клетки.

Порядок Гарпелловые (Harpellales). Представители грибов этого порядка поселяются в пищеварительном тракте насекомых, в частности двукрылых. Они имеют талломы из простых или ветвящихся септированных нитей. При бесполом размножении по бокам таллома образуются булавовидные или цилиндрические конидии, снабжённые длинными нитевидными придатками. Сначала придатки бывают закрученные, а при созревании конидий они распрямляются, и тогда они в 3—6 раз длиннее самих конидий (см. рисунок 2.35). Только у представителей этого порядка известны характерные половой процесс — зигогамия и типичные *трихоспоры* (конидии или односпоровые спорангиоли), имеющие в месте своего прикрепления к гифе 1 или 4 нитевидных тонко исчерченных придатка. Они сначала скручены, а при созревании и отделении трихоспоры раскручиваются и, вероятно, служат для захвата соответствующего животного или прикрепления к нему (как, например, у *Harpella melusinae* L. LÉGER & DUBOSCQ, 1929, растущего на мошках) (рисунок 2.37). При половом размножении сливаются или две соседние клетки нити, или клетки параллельно расположенных нитей. По-видимому, порядок гарпелловых объединяет наиболее продвинутые в эволюции формы. В состав клеточных стенок входят хитин и хитозан (N-глюкозамин). У представителей других порядков половой

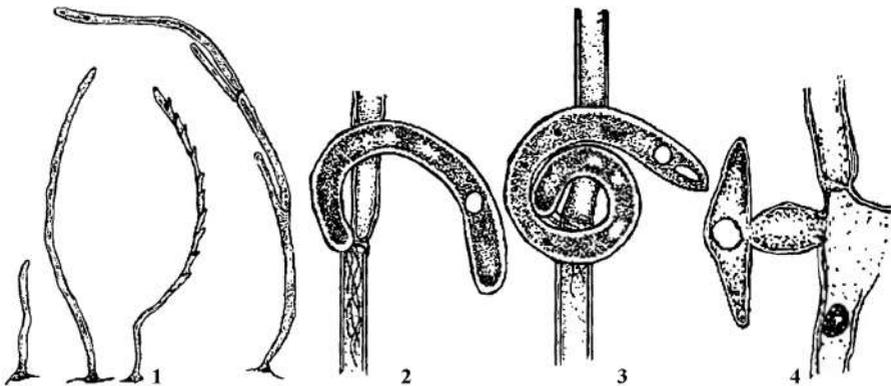


Рисунок 2.37 — *Harpella melusinae*:

1 — таллом и конидиеносец с конидиями (триоспорами); 2 — триоспора с придатками;
3 — отделяющаяся триоспора; 4 — зигота

процесс может быть упрощён и представлен слиянием двух обособившихся в пределах одной нити протопластов с ядрами или сливаться находящихся в одной клетке двух ядер.

Порядок Аселлариевые (*Asellariales*). Представители порядка при бесполом размножении образуют цепочки «артроспор», развивающиеся из сегментов гиф. Химический состав клеточных стенок сходен с предыдущим порядком (см. рисунок 2.35).

В последнее время порядки *Harpellales* и *Asellariales* часто помещают в класс *Zygomycetes* (Мюллер, Леффлер, 1995), и тогда в классе *Trichomycetes* остаются два порядка.

Контрольные вопросы

1. Приведите общую характеристику зигомицетов.
2. В чём заключается отличие органов бесполого размножения хитридиомицетов и зигомицетов? Объясните ответ.
3. Каковы особенности полового процесса у зигомицетов?
4. В чём заключается биологический смысл наблюдающейся у муконовых тенденции замены спорангиев конидиями?
5. Какие признаки энтомофторовых грибов свидетельствуют о высоком уровне их развития?
6. Каковы распространение и особенности образа жизни муконовых и энтомофторовых грибов?
7. Охарактеризуйте роль низших грибов в природе и хозяйственной деятельности человека.

2.8 Отдел Аскомикота, или Сумчатые грибы (Ascomycota)

Аскомикота — грибы с клеточным, или септированным мицелием, включающие около 30 000 видов, очень разнообразных по строению, размерам, образу жизни, объединяемых одним общим признаком. В результате полового процесса у них образуются эндогенные споры — *аскоспоры* (от греч. askós — мешок и sprogá — сеяние, посев, семя), заключённые в одноклеточномместилище — *сумке* или *аске* (шаровидной, булавовидной или цилиндрической формы).

Второй важный диагностический признак отдела Аскомикота — присутствие ламеллярных двуслойных клеточных стенок с тонким электронноплотным наружным слоем и относительно толстым электроннопрозрачным внутренним слоем. У следующего отдела Базидиомикота (Basidiomycota) они многослойные.

В состав клеточной стенки, как и у хитридиомицетов, входят полисахариды — хитин и β -глюкан. У части видов, объединяемых в класс *Nemiascomycetes* — маннан и β -глюкан.

Вегетативное тело — разветвлённый гаплоидный мицелий, состоящий из одно- или многоядерных клеток, разделённых перегородками, или септами (рисунок 2.38). В центре септы остаётся пора, через которую из клетки в клетку мигрируют клеточные органеллы и осуществляется связь между цитоплазмой отдельных клеток. У некоторых аскомицетов, например, дрожжей (порядок *Saccharomycetales*) вегетативное тело — одиночные почкующиеся клетки.

Бесполое размножение экзогенными конидиями, формирующимися на конидиеносцах разнообразного строения (рисунок 2.39). В цикле развития часто преобладает конидиальное спороношение, служащее для массового расселения.

У паразитных аскомикота конидиальное спороношение чаще развивается на живом растении-хозяине, а сумчатое — на его отмерших частях (листьях, стеблях).

Половой процесс — **га м е т а н г и о г а м и я** — слияние двух многоядерных клеток с недифференцированным на гаметы содержимым. У высших сумчатых он близок к оогамии.

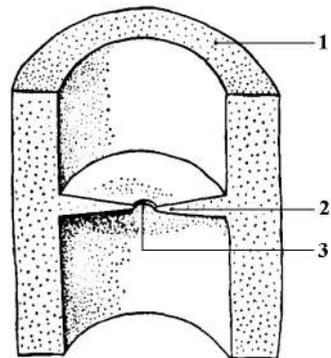


Рисунок 2.38 — Септа, или перегородка в мицелии аскомицетов:

- 1 — наружная стенка гифы;
- 2 — септа; 3 — пора

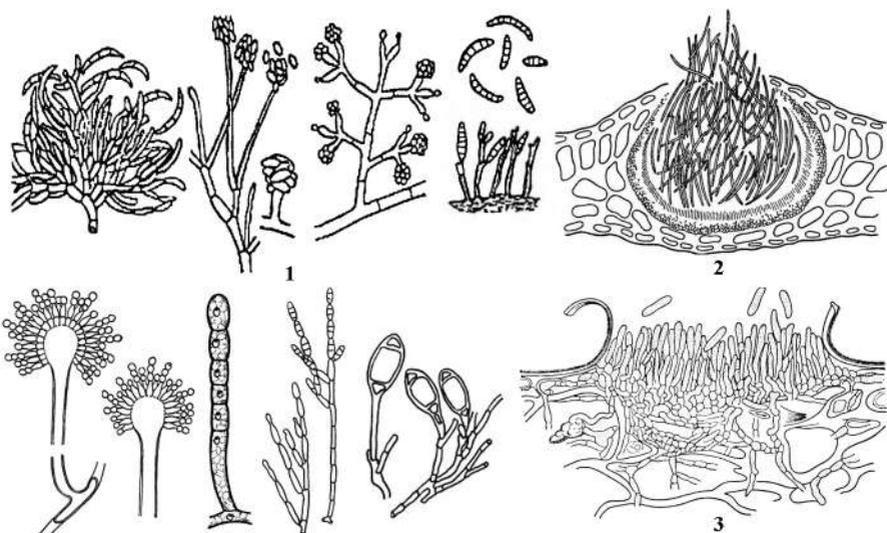


Рисунок 2.39 — Типы конидиальных спороношений сумчатых грибов:

1 — отдельные конидиеносцы с конидиями; 2 — пикнида с пикноспорами грибов рода *Septoria*; 3 — ложе (сплошной слой) конидиеносцев с конидиями на плотном сплетении гиф грибницы у грибов рода *Gloeosporium*

Среди аскомикота есть как гомоталлические, так и гетероталлические виды, причём гетероталлизм здесь биполярный. Типичный половой процесс изучен у *Pyronema omphalodes* (BULLIARD) FÜCKEL, 1870 (рисунок 2.40). Женский половой орган — *архикарп* состоит из двух многоядерных клеток: большей — *аскогона* и отходящей от него вверх меньшей — *трихогины*, быстро утратившей своё содержимое. При оплодотворении одноклеточного и многоядерного *антеридия* его содержимое переливается через трихогину в *аскогон*. При этом имеет место плазмогамия. Мужские и женские ядра не сливаются, а образуют пары — *дикарионы*. Из оплодотворённого аскогона вырастают *аскогенные гифы*. Ядра дикариона делятся синхронно, в результате каждая клетка аскогенной гифы содержит дикарион. Эта стадия называется *дикариотичной*. Из аскогенных гиф развиваются сумки, конечная клетка её отростка принимает форму крючка. Ядра её дикариона синхронно делятся в месте её перегиба. Одна пара ядер остаётся в месте перегиба, а вторая пара разделяется: одно ядро переходит в кончик крючка, а второе — в его основание.

Затем возникают две перегородки, отделяющие две одноядерные и одну двуядерную клетки. Две одноядерные клетки копулируют (без слияния ядер), восстанавливая двуядерность базальной клетки, кото-

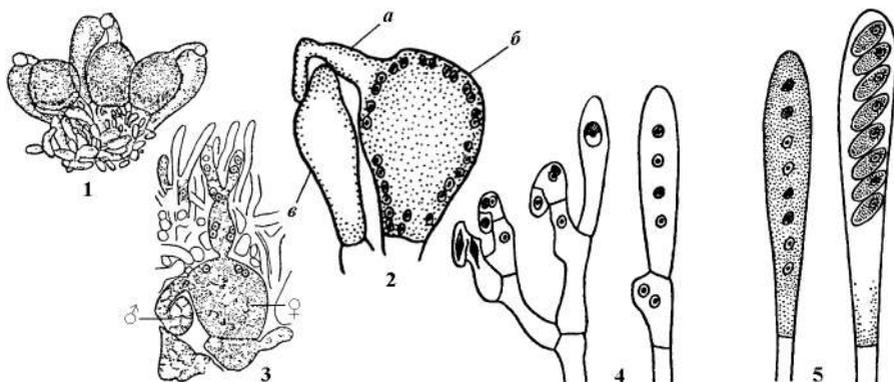


Рисунок 2.40 — Половой процесс и развитие сумок у *Pyronema omphalodes*:

1 — группа половых органов; 2 — половые органы (*a* — трихогина, *б* — аскогон, *в* — антеридий); 3 — развитие двуждерных (дикариотичных) аскогенных гиф из оплодотворённого аскогона; 4 — схема образования сумок из аскогенных гиф с помощью крючка; 5 — молодая и зрелая сумка с аскоспорами

рая в дальнейшем способна повторить указанный цикл и сформировать ещё одну сумку. Средняя двуждерная клетка развивается в сумку. Она увеличивается в размерах, вытягивается. Ядра дикариона сливаются. Затем диплоидное ядро мейотически делится после чего следует митотическое деление четыре гаплоидных ядер, вокруг которых формируются 8 аскоспор. При некоторых отклонениях в делении ядер в сумке могут формироваться две или четыре аскоспоры. Существуют многоспоровые сумки.

К моменту созревания аскоспор в оставшейся цитоплазме сумки гликоген превращается в сахар, тургорное давление в ней резко возрастает и аскоспоры с силой выбрасываются из сумки, т. е. имеет место активное отбрасывание аскоспор, типичное для большинства сумчатых грибов. Таким образом, в цикле развития большинства аскомицота чередуются гаплоидная стадия — аскоспора, мицелий, конидии, половые органы и дикариотичная стадия — оплодотворённый аскогон, аскогенные гифы и короткая диплоидная стадия — молодая сумка с диплоидным ядром.

По строению оболочки и способу освобождения спор разделяют две группы сумок: прототуникатные и этуникатные. Прототуникатная сумка имеет тонкую, мало дифференцированную, расплывающуюся или разрушающуюся оболочку, в результате чего аскоспоры освобождаются пассивно. Этуникатная сумка имеет плотную оболочку часто с особым аппаратом для вскрывания и участвует, как

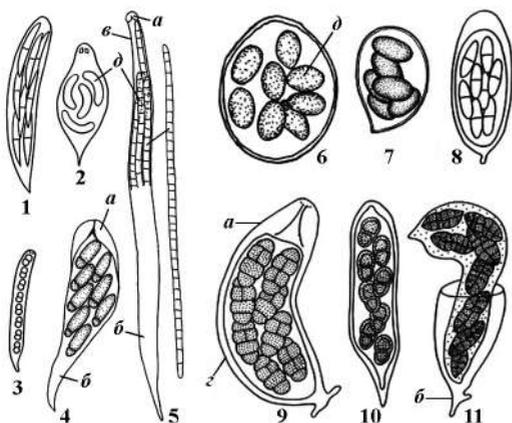


Рисунок 2.41 — Унитунчатные (1—5) и битунчатные (6—11) сумки и аскоспоры некоторых родов аскомицетов:

1 — бертия (*Bertia*); 2 — вальса (*Valsa*); 3 — нектрия (*Nectria*); 4 — гномония (*Gnomonia*); 5 — кордицепс (*Cordyceps*); 6 — сферотека (*Sphaerotheca*); 7 — эризифе (*Erysiphe*); 8 — микосферелла (*Mycosphaerella*); 9 — пиренофора (*Pyrenophora*); 10 — дидимосфера (*Didymosphaeria*); 11 — плеоспора (*Pleospora*); а — апикус сумки; б — ножка; в — оболочка; г — битунчатная оболочка; д — споры

описано выше, в активном отбрасывании аскоспор. Они могут быть однослойными — унитунчатными или двухслойными — битунчатными. Это систематический признак для выделения таксонов ранга классов, подклассов и порядков (рисунок 2.41).

В настоящее время система классификации сумчатых грибов подвергается существенной переработке и далека даже от временной упорядоченности. Все предложенные к настоящему времени таксономические системы аскомицетов дискуссионны.

По месту формирования сумок, особенностям их строения и результатам молекулярно-генетических

исследований во многих системах грибов отдел Аскомицетов подразделяют на следующие классы:

— *Археаскомицеты* — Archaeascomycetes (= Taphrinomycetes) (класс выделен на основании сравнения результатов секвенирования нуклеиновых кислот. Это наиболее древняя группа, являющаяся предположительно исходной для остальных аскомицетов; плодовые тела в основном отсутствуют; сумки эутунчатные);

— *Гемiasкомицеты*, или *Голосумчатые* — Hemiascomycetes (плодовые тела отсутствуют, сумки прототунчатные, образующиеся непосредственно на мицелии или при слиянии одиночных клеток);

— *Настоящие сумчатые* — Ascomycetes (= Euascomycetes) (сумки эутунчатные — унитунчатные, реже прототунчатные, образуются внутри или на поверхности плодовых тел);

— *Локулоаскомицеты* — Loculoascomycetes (= Dothideomycetes), сумки эутунчатные — битунчатные, образуются в особых полостях

(локулах), возникающих в сплетении мицелия — *аскостроме*, или *псевдотеции*. На основе данных молекулярно-филогенетического анализа группа полифилетическая.

Отдел Аскомикота, в основном, монофилетическая группа, включающая около 75 % всех описанных видов грибов. В настоящее время к сумчатым грибам относят анаморфные несовершенные (митоспоровые) грибы — дейтеромицеты (в традиционном смысле), характеризующиеся сходным строением вегетативных структур и клеточной стенки при отсутствии в цикле развития сумок и наличии только конидиальной (бесполой) стадии — *анаморфы*.

Аскомикота широко распространены в природе. Это представители почти всех эколого-трофических групп грибов, как сапротрофов, так и паразитов растений, животных, человека.

Класс Археаскомицеты (Archaeascomycetes)

У представителей класса плодовые тела отсутствуют. Это разнообразная по морфологии группа: некоторые виды — одноклеточные, другие образуют как одиночные клетки, так и многоклеточные гифы. По разным источникам класс включает от двух до пяти порядков (например, Protomycetales, Pneumocystidales, Schizosaccharomycetales, Neolecetales). Содержит часть видов, ранее относившихся к классу Голосумчатых (Hemiascomycetes), в частности, род Тафрина (*Taphrina* FRIES, 1815), делящиеся дрожжи Schizosaccharomycetes. Роды отдалённо связаны друг с другом и, вероятно, отражают раннюю эволюцию Ascomycota. Основной порядок Taphrinales.

Порядок Тафриновые (Taphrinales). Сумки у видов этого порядка формируются из особых двуядерных аскогенных клеток, располагающихся на мицелии рыхлым слоем. Все тафриновые (около 100 видов) — паразиты высших растений, вызывающие деформации листьев, стеблей, плодов.

Род Тафрина (*Taphrina* FRIES, 1815) вызывает невозможные поражения различных видов растений (рисунок 2.42). В тканях, поражённых этими грибами, образуется β -индолилуксусная кислота, которая вызывает разрастание и деформацию поражённых органов растений.

Заражение растения-хозяина происходит дикариотичным мицелием, который образуется или в результате слияния двух аскоспор или при объединении двух ядер гаплоидного мицелия или распространяется по межклетникам. При этом гифы, расположенные между эпидермисом и кутикулой, образуют слой аскогенных двуядерных клеток, из

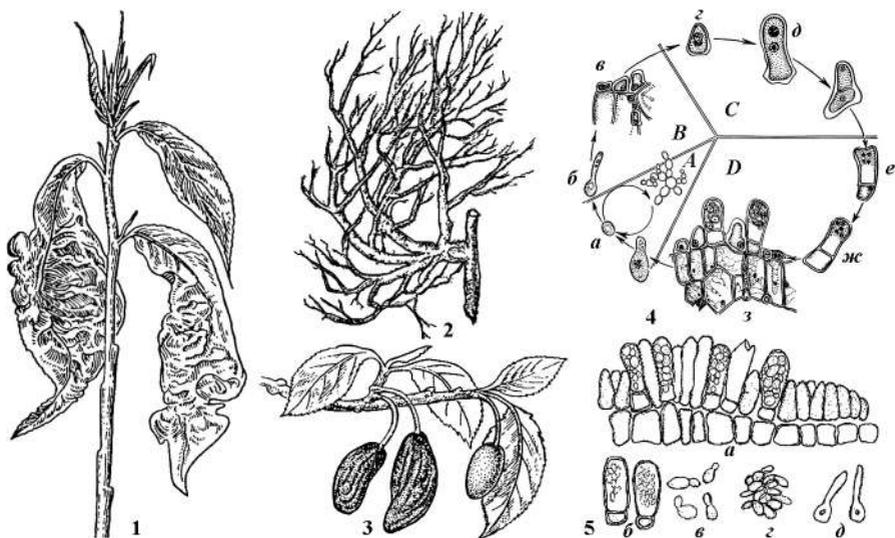


Рисунок 2.42 — Тафриновые грибы:

1 — курчавость листьев персика *Taphrina deformans*; 2 — «ведьмина метла» на вишне *T. cerasi*; 3 — «дугие сливы» *T. pruni*; 4 — жизненный цикл *T. deformans* (A — гаплофаза (дрожжи): a — прорастание аскоспоры и почкующиеся бластоспоры; B — дикариофаза (мицелиальная): б — дикариотизация и прорастание бластоспоры мицелием; в — дикариотический мицелий заражает ткани растения; C — диплофаза (развитие материнской клетки сумки, или проаска): г — слияние ядер дикариона (кариогамия); д — митотическое деление диплоидного ядра и формирование проаска и базальной клетки; D — развитие сумок и созревание аскоспор: e — сумка после мейоза, содержащая 4 гаплоидных ядра; ж — митотическое деление гаплоидных ядер и формирование аскоспор; з — формирование сумчатого слоя на поверхности растения); 5 — стадии развития *T. deformans* (a — срез через поражённый плод; б — сумки с аскоспорами; в—г — аскоспоры; д — аскоспора перед заражением растений)

которых формируются сумки после слияния дикариона и последующего мейотического деления диплоидного ядра. Аскоспоры тафриновых могут почковаться, как находясь в сумке, что приводит к её многоспоровости, так и после их отбрасывания на субстрате (рисунок 2.42, 4).

Таким образом, в цикле развития тафриновых, в отличие от большинства голосумчатых, преобладает дикариотичная стадия, приуроченная к паразитной фазе развития гриба. Гаплоидная сапротрофная стадия очень коротка и представлена аскоспорами или кратковременно существующим мицелием (рисунок 2.42, 4).

Род насчитывает около 100 видов (рисунок 2.43). Все представители рода — паразиты высших растений (папоротников и цветковых),

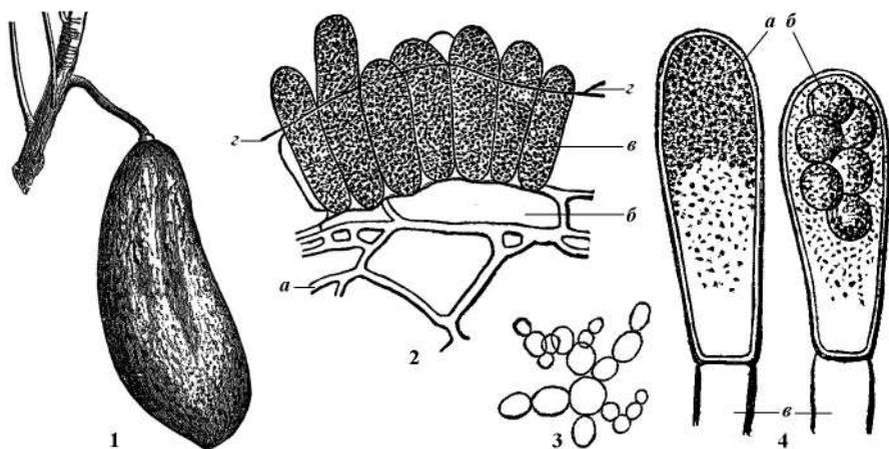


Рисунок 2.43 — Тафрина сливовая (*Taphrina pruni*):

1 — поражённый плод сливы («кармашек»); 2 — микроскопия среза поверхности «кармашка» (*a* — мицелий гриба; *b* — клетки растения; *v* — спороносящий слой; *z* — кутикула плода); 3 — споры после освобождения из аска; 4 — аски при большем увеличении (*a* — развивающийся; *b* — с созревшими аскоспорами; *v* — базальная клетка)

вызывающие различные повреждения листьев, побегов и плодов. Так, *T. деформирующая* (*T. deformans* (BERKELEY) TULASNE, 1866) является возбудителем курчавости листьев персика, *T. вишнёвая* (*T. cerasi* (FUCKEL) SADEVECK, 1890) вызывает образование «ведьминых мётел» на ветвях вишни, *T. сливовая* (*T. pruni* (FUCKEL) TULASNE, 1866) поражает плоды сливы, вишни, алычи, а также тёрна и черёмухи, где образуются так называемые «дутые плоды», или «кармашки».

У вишни курчавость листьев, сходную с курчавостью листьев персика, вызывает гриб *T. малая* (*T. minor* SADEVECK, 1890), а у миндаля — гриб *T. миндаля* (*T. amygdali* (JACZEWSKI) MIX, 1936). Заболевания, вызываемые этими грибами, могут наносить урон сельскохозяйственным растениям, в частности, плодовым деревьям, а также лесным и другим насаждениям.

Класс Гемياسкомицеты, или Голосумчатые (Hemiascomycetes)

Класс объединяет примитивные сумчатые грибы, у которых отсутствуют плодовые тела, сумки образуются на мицелии непосредственно из зиготы или специальных аскогенных клеток. Стадия аскогенных гиф отсутствует. Половой процесс напоминает зигогамию, когда сливаются две многоядерные клетки. Однако в отличие от зигоспоры муковых, у

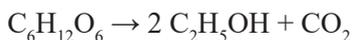
зигота гемиаскомицетов не переходит в состояние покоя, а непосредственно превращается в сумку.

Основной порядок, выделяемый по строению вегетативного тела, образу жизни и особенностям цикла развития — *Saccharomycetales*.

Порядок Сахаромицетовые (*Saccharomycetales*). Сумки располагаются на мицелии беспорядочно, поодиночке. У многих представителей порядка (дрожжей) настоящий мицелий отсутствует. Вместо него имеются почкующиеся клетки.

В этом случае сумки формируются как одиночные клетки непосредственно из зиготы. Дикариотичной стадии нет. Сахаромицеты живут как сапротрофы на субстратах, богатых сахарами: в сахаристых истечениях растений, на поверхности плодов, в нектаре цветов и т. д. Есть среди них почвенные виды. Широкое распространение и особо важное значение имеют дрожжи из семейства Сахаромицеты (*Saccharomycetaceae*). Их одиночные клетки, размножающиеся почкованием, представляют собой вторично упрощённый таллом (от клеточного мицелия к отдельным клеткам), что связано с обитанием в жидких средах с высоким содержанием сахаров. В некоторых условиях (например, при снижении концентрации сахара в среде) у ряда видов дрожжей клетки после почкования не расходятся и образуют *псевдомицелий*.

Дрожжи, развиваясь на средах с сахарами, вызывают спиртовое брожение — превращение сахара в этиловый спирт и углекислый газ:



Род Сахаромицес (*Saccharomyces* (E. C. HANSEN) MEYEN, 1838) включает как виды, обитающие в природе, так и известные только в культуре. К последним относятся «пекарские дрожжи» — *Saccharomyces cerevisiae* MEYEN ex E. C. HANSEN, 1883 (рисунок 2.44), которые представлены сотнями рас, различающихся по физиолого-биохимическим свойствам, и широко используются в хлебопечении, виноделии и спиртовой промышленности. Хотя эти процессы и производства используются человеком с древнейших времён. Участие дрожжей в известных с древнейших времён процессах было установлено лишь в 1876 г. известным французским учёным Луи Пастером.

Описано более 50 видов и несколько десятков широко распространённых разновидностей. К роду относятся так называемые культурные дрожжи, т. е. виды и расы, получившие широкое применение в различных отраслях пищевой промышленности благодаря их способности

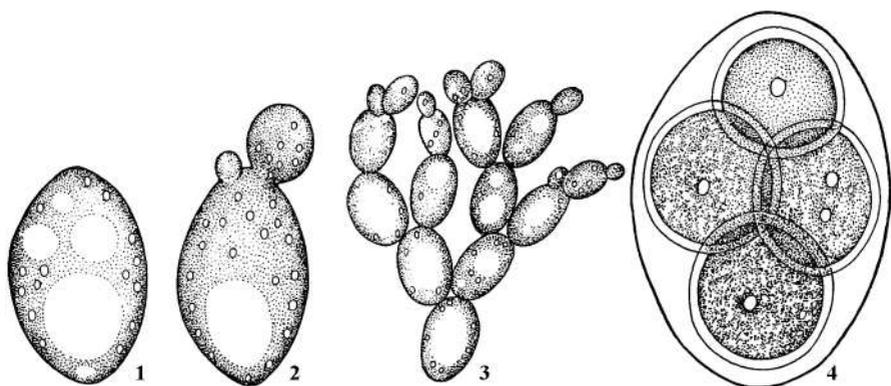


Рисунок 2.44 — *Saccharomyces cerevisiae* — «пекарские дрожжи»:

1 — клетка дрожжей; 2 — почкующаяся клетка; 3 — псевдомицелий; 4 — сумка со спорами

к активному сбраживанию сахаров с образованием наибольшего, по сравнению с другими дрожжами, объёма спирта (от 10 до 19 %).

Из них наибольшее практическое значение имеют хлебные, или пекарские (*S. cerevisiae*) дрожжи. Другие виды рода *Saccharomyces* встречаются в природе в диком состоянии, например, на поверхности ягод винограда, участвуя в сбраживании его сока при приготовлении вин — *S. винный*, или «винные дрожжи» (*S. vini* МЕУЕН, 1838), и *S. карлсбергский*, или «пивные дрожжи» (*S. carsbergensis* HANSEN, 1904).

Род Кандида (*Candida* ВЕРКНОУТ, 1923) — эндосимбионты животных-хозяев (включая человека). Они, как правило, являются комменсалами, но при некоторых условиях определённые виды могут вызывать болезни.

Многие виды — составная часть кишечной флоры у животных, в том числе *К. беловатый* (*C. albicans* (С. Р. РОВИН) ВЕРКНОУТ, 1923). Он образует белые, крупные, круглые колонии на агаре, клинически наиболее значимый представитель рода.

К. беловатый вызывает кандидоз (молочницу) в организме человека и других животных, особенно у пациентов с иммунодефицитом.

Некоторые виды применялись для производства кормовых дрожжей, в частности для производства паприна непосредственно из парафинов нефти. Дрожжи легко культивируются, быстро растут на разнообразных растительных средах, содержат значительное количество белков, углеводов и жиров и могут быть использованы как кормовой продукт.

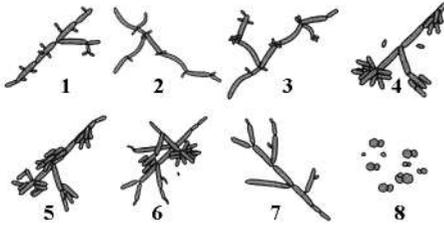


Рисунок 2.45 — Грибы рода *Candida* (представлены овальными почкующимися дрожжевыми клетками, псевдогифами и септированными гифами):

- 1 — *C. tropicalis*; 2 — *C. parapsilosis*;
 3 — *C. lusitaniae*; 4 — *C. krusei*; 5 — *C. kefyr*;
 6 — *C. quilliermondii*; 7 — *C. lipolytica*;
 8 — *C. glabrata*

C. lipolytica (F. C. HARRISON) DIDDENS & LODDER, 1942) и некоторые другие могут содержаться в обычном кефире. К. беловатый (*C. albicans* (C. P. ROBIN) BERKHOUT, 1923)), К. лжетропический (*C. pseudotropicalis* (CASTELLANI) BASGAL, 1931), К. тропический (*C. tropicalis* (CASTELLANI) BERKHOUT, 1923), К. Круза (*C. krusei* (CASTELLANI) BERKHOUT, 1923)), К. лысеющий (*C. parapsilosis* (ASHFORD) LANGERON & TALICE, 1932), К. Квиллермонда (*C. quilliermondii* (CASTELLANI) LANGERON & GUERRA, 1945), К. гладковатый (*C. glabrata* (H. W. ANDERSON) S. A. MEYER & YARROW, 1978), К. португальский (*C. lusitaniae* UDEN & CARMO SOUZA, 1959) и некоторые другие могут вызвать заболевания. *Candida albicans* — условно-патогенный гриб.

Род Эремотециум (*Eremothecium* BORZI, 1888). Гриб Э. Эшби (*E. ashbyi* GUILLIERMOND, 1935) (семейство Spermophthoraceae), отличающийся многоспоровыми сумками с веретеновидными аскоспорами (рисунок 2.46), в природных условиях паразитирующий на коробочках хлопчатника, обладает способностью синтезировать большие коли-



Рисунок 2.46 — Аскоспоры эремотециума Эшби (*Eremothecium ashbyi*)

Для получения такого кормового препарата в промышленных условиях используют К. полезный (*C. utilis* (HENNEBERG) LODDER & KREGER-VAN RIJ, 1952), или кормовые дрожжи.

В настоящее время выделено 186 видов рода *Candida* (рисунок 2.45). К. звездный (*C. stellata* S. A. MEYER & YARROW, 1978) может быть частью чайного гриба. К. кефирный (*C. kefyr* (BEIJERINCK) VAN UDEN & BUCKLEY, 1970), К. жирорастворяющий (*C. li-*

чества рибофлавина (витамин B₂) и используется в микробиологической промышленности для получения его концентратов. Для этого грибок выращивают

на зерне или пищевых отходах, при этом субстрат сохраняет кормовые качества и обогащается витамином.

Гифы сначала бесцветные, затем приобретают желтоватую окраску, 2—6 мкм толщиной, дихотомически разветвлённые, септированные.

Оболочка спорангия после созревания лопается, споры освобождаются и прорастают, не сливаясь. На образовавшихся проростках развиваются сумки, содержащие от 4 до 32 аскоспор. Колонии на агаровом субстрате сначала бежевые, затем жёлтые из-за выделений рибофлавина, сухие.

Вид назван в честь британского миколога Сидни Фрэнсиса Эшби.

Класс Эуаскомицеты, Настоящие сумчатые, или Плодосумчатые (*Ascomycetes* = *Euascomyces*)

Сумки образуются из аскогенных гиф внутри или на поверхности плодовых тел. По строению оболочки они эутуникатные — унитуникатные, у группы клейстомицетов — прототуникатные (см. рисунок 2.41). У большинства видов наблюдается активное отбрасывание аскоспор. Класс включает около 90 % видов отдела *Ascomycota*. В большинстве недавно проведённых молекулярно-генетических исследований он достаточно чётко представлен. В ряде систем этот класс подразделяют на три самостоятельных класса, различающихся по типу плодовых тел (Ainsworth, 1966, 1971; Eriksson, Hawksworth, 1993): клейсто- или плекткомицеты — *Plectomycetes*, пиреномицеты — *Pyrenomycetes*, дискомицеты — *Discomycetes*. Для двух первых групп в результате анализа последовательностей генов 18S и 25S рРНК установлена монофилия. Дискомицеты — в целом парафилетическая группа.

Плодовые тела — *аскокарпы*, или *аскомы* трёх типов.

Клейстотеций — замкнутое шаровидное плодовое тело, одетое плотной, чаще тёмноокрашенной оболочкой — *перидием* (рисунок 2.47, 2). В нём беспорядочно располагаются сумки, оболочки которых прототуникатные, быстро разрушаются. Сумки и аскоспоры освобождаются пассивно после разрушения перидия и оболочек сумок.

Перитеций — полузамкнутое плодовое тело округлой, грушевидной или кувшиновидной формы с узким отверстием на вершине, через которое происходит активное выбрасывание аскоспор из сумок.

Сумки являются унитуникатными, цилиндрическими или булавовидными, расположены в перитеции пучком или слоем (рисунок 2.47, 1, 3). Между ними находятся стерильные нити — *парафизы* (от греч. παρά — возле, вне и phýsis — вырастание, вздутие). В верхней части перитеция — носике обычно расположены *перифизы* (от греч. περί —

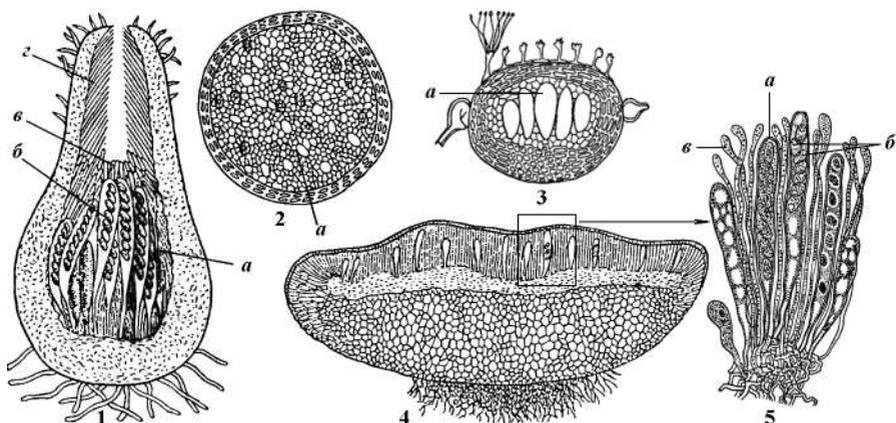


Рисунок 2.47 — Типы плодовых тел сумчатых грибов:

1 — перитиций; 2 — клейстотеций; 3 — перитиций вторично закрытый; 4 — апотеций; 5 — гимений апотеция; *a* — сумки; *б* — споры в сумке; *в* — парафизы; *г* — перифизы

вокруг, около, возле и *rhyssis* — вырастание, вздутие) — короткие нитевидные гифы, направленные к отверстию перитиция (рисунок 2.47, 1, 5). Сумки поочерёдно подрастают к его отверстию. Под действием тургорного давления их оболочки разрываются, а аскоспоры отбрасываются на расстояние до нескольких сантиметров. Затем оболочка этой сумки падает, и на её место вырастает другая сумка. Этот процесс повторяется, пока все сумки перитиция не отбросят аскоспоры.

У представителей порядка Настоящих мучнисторосяных, или Эризифовых грибов (*Erysiphales*) — паразитов высших растений плодовые тела представляют собой как бы переходную форму от клейстотеция к перитицию. Они шаровидные, замкнутые, но сумки расположены в них пучком или слоем. При разрыве перидия аскоспоры выбрасываются из сумок, т. е. освобождаются активно. Поэтому в литературе можно встретить двойственное наименование плодовых тел эризифовых грибов — клейстотеций и перитиций.

Апотеций — блюдцевидное или чашевидное открытое плодовое тело (рисунок 2.47, 4). На его верхней стороне расположен слой, состоящий из унитуникатных сумок и парафиз, называемый *гимением* (рисунок 2.47, 5). Аскоспоры из сумок отбрасываются активно. Расположение большинства сумок в виде открытого слоя даёт возможность одновременного освобождения из них спор. Из апотециев аскоспоры отбрасываются на расстояния 0,5—20 см от сумок, а у некоторых видов — до 60 см.

Апотеций — наиболее совершенный тип плодового тела сумчатых грибов, обеспечивающий как образование наибольшего количества аскоспор, так и возможность их одновременного и независимого отбра- сывания из сумок.

По типу плодового тела в пределах класса зуаскомицетов выделяют три группы порядков: Плектомицеты (или Клейстомицеты) — с клейстотециями, Пиреномицеты — с перитециями и Дискомицеты — с апотециями. В некоторых системах грибов этим группам присваивается ранг классов.

Группа порядков Плектомицеты (Plectomycetes)

Плодовые тела — клейстотеции, размером 1—2 мм в диаметре, чаще тёмноокрашенные. Освобождение аскоспор всегда пассивное. Сумки в плодовых телах расположены беспорядочно. По особенностям строения клейстоциев и биологическим характеристикам выделяют следующие порядки — *Ascosphaerales*, *Onygenales*, *Elaphomycetales*, *Eurotiales*. Типичный для этой группы порядок — Эвротиевые (*Eurotiales*).

Порядок Эвротиевые (*Eurotiales*). Клейстотеций типичный, шаровидный с беспорядочно расположенными сумками. Образуется обычно на мицелии. Бесполое размножение конидиями, расположенными одиночно или цепочками на одноклеточных или многоклеточных, часто сильно разветвлённых конидиеносцах. Стадия бесполого размножения обычно преобладает в цикле развития эвротиевых грибов. Сумчатая стадия — клейстотеций образуется реже, а у части видов она отсутствует (или пока не обнаружена), и тогда такие виды относят к анаморфным грибам.

Потеря сумчатой стадии — аском известна для других сумчатых грибов. По этой причине исторически сложилось так, что конидиальные стадии — анаморфы многих сумчатых грибов имеют собственные названия и относятся к группе анаморфных грибов, а их сумчатые стадии — к соответствующим группам аскомикота.

Большинство эвротиевых — почвенные сапротрофы. Они широко распространены в почвах различных климатических областей и принимают участие в почвообразовательном процессе. Многие среди них сапротрофы на растительных и других субстратах, плесневение которых они вызывают.

Наиболее распространены виды из родов Эвротium (*Eurotium* LINK, 1809) и Эмерицелла (*Emericella* BERKELEY, 1857) (рисунки 2.48, 2.49), анаморфные (конидиальные) стадии которых имеют собственные названия и относятся к родам несовершенных грибов *Penicillium*

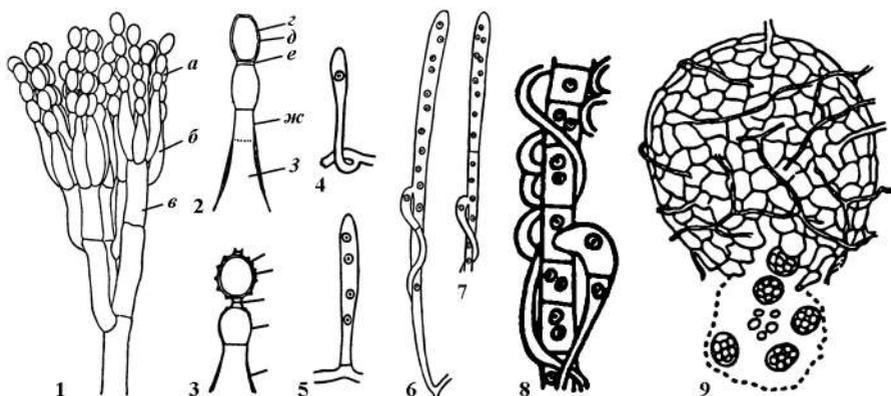


Рисунок 2.48 — *Penicillium*:

1 — конидиеносец; 2, 3 — образование конидий; 4, 5 — развитие женской копуляционной ветви; 6 — контакт антеридия с аскогоном; 7 — апомиктическое развитие аскогона; 8 — формирование аскогоном аскогенных гиф (изображение увеличено); 9 — разрушающийся клейстотеций с выпадающими сумками; *а* — конидия; *б* — фиалида; *в* — метула; *г* — первичная стенка конидии; *д* — вторичная стенка конидии; *е* — дизъюнктор; *ж* — формирующаяся конидия; *з* — верхушка фиалиды

LINK, 1809 и *Aspergillus* P. MICHELÉ ex HALLER, 1768. Грибы этих родов вызывают плесневение семян, гниение овощей и плодов при хранении, поражают всходы многих сельскохозяйственных растений. Например, аспергиллёзная гниль плодов при хранении, голубая и зелёная плесени цитрусовых и другие. Они принимают участие в биодеструкции различных материалов, вызывая их биоповреждения. Среди эвровциевых известны виды, патогенные для животных и человека, например, возбудитель опасной болезни — гистоплазмоза — *Emmonsia capsulata* KWON-CHUNG, 1972.

Формальные роды Пенициллиум (*Penicillium* LINK, 1809) и Аспергиллюс (*Aspergillus* P. MICHELÉ ex HALLER, 1768).

У родов Пенициллиум (*Penicillium*) и Аспергиллюс (*Aspergillus*) многоклеточный, разветвлённый, бесцветный или слабоокрашенный мицелий развивается внутри или на поверхности субстрата в виде пушка. Порошистый налёт этих плесеней образован их конидиальным спороношением, имеющим характерную форму у каждого из родов. Сумчатые стадии обнаружены у сравнительно небольшого количества видов.

У представителей рода Пенициллиум, к которому относятся конидиальные стадии трёх родов эвровциевых — Эупенициллиум (*Eupenicillium* F. LUDWIG, 1892), Таларомицес (*Talaromyces* C. R. BENJAMIN, 1955)

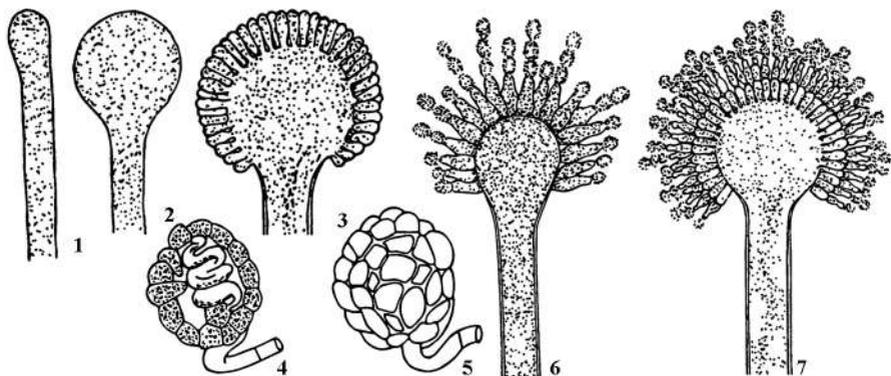


Рисунок 2.49 — *Aspergillus*:

1—3 — стадии развития конидиеносца; 4—5 — образование клейстотеция;
6 — однорядная головка; 7 — двухрядная головка

и Хамигера (*Hamigera* STOLK & SAMSON, 1971), конидиеносец многоклеточный, разветвлённый на конце в виде кисточки, что обусловлено названием «кистевик». Их строение разнообразно: кисточки имеют одну мутовку фиалид на вершине конидиеносца или они двухъярусные и состоят из метул и расположенных на них фиалид. Такие кисточки бывают как симметричными, так и асимметричными. Конидии одноклеточные, эллипсоидные, цилиндрические, шаро- или грушевидные, разной окраски (см. рисунок 2.48).

У аспергиллуса конидиеносец одноклеточный или с поперечными перегородками, шаро- или булавовидно вздутый на вершине. На поверхности вздутия расположены короткие фиалиды с цепочками отделяемых конидий (фиалоконидий). У некоторых аспергиллов фиалиды находятся не на самом вздутии, а на специальных клетках — профиалидах (рисунок 2.49).

Отдельные представители имеют сумчатую стадию спороношения. Плодовые тела (клеистотеции) шаровидные, тонкостенные, светлоокрашенные. Сумки округлые и эллипсоидные. Аскоспоры более или менее дисковидные. Грибы обитают преимущественно в верхних горизонтах почвы или встречаются в виде плесеней зелёного, сизого, голубого, реже других цветов на продуктах растительного происхождения (плоды цитрусовых, томатная паста, настой чая), изделиях из кожи, обоях и т. д.

Многие эвтроциевые и родственные им несовершенные грибы из родов Пенициллиум (*Penicillium*) и Аспергиллус (*Aspergillus*) — образуют антибиотики, ферменты, органические кислоты и другие биологически

активные вещества и используются как продуценты этих веществ в микробиологической промышленности для получения органических кислот (лимонная, щавелевая, фумаровая), витаминов (биотин, тиамин, рибофлавин), ферментов (амилаза, протеиназа, липаза, пектиназа, целлюлаза и др.). Огромное значение имеют виды *P.* отмеченный (*P. notatum* WESTLING, 1911) и *P.* золотистый (*P. chrysogenum* ТНОМ, 1910), являющиеся продуцентами одного из основных антибиотиков — пенициллина, получившего самое широкое применение в медицинской практике.

Наиболее известными представителями рода Пенициллиум, кроме указанных выше, являются *P.* камамбер (*P. camemberti* ТНОМ, 1906) и *P.* рокфор (*P. roqueforti* ТНОМ, 1906), применяемые в производстве сыров.

Из представителей рода Аспергиллюс чаще других встречаются *A.* чёрный (*A. niger* VAN TIEGHEM, 1867), *A.* жёлтый (*A. flavus* (RYVARDEN) RYVARDEN, 1980), *A.* дымчатый (*A. fumigatus* FRESENIUS, 1863), *A.* разноцветный (*A. versicolor* (VUILLEMIN) TIRABOSCHI, 1908) и др.

Группа порядков Пиреномицеты (Pyrenomycetes)

К пиреномицетам относятся грибы, у которых плодовые тела представлены в виде перитециев, реже клейстотециев. Сумки унитарные, располагаются пучком или слоем. Рассеивание аскоспор всегда активное. Перитеции развиваются на мицелии одиночно либо погружены в строму, обеспечивающую сумкам лучшее питание и защиту от неблагоприятных условий. Для пиреномицетов характерны разнообразные по морфологии конидиальные спороношения. Основные порядки: Erysiphales, Microascales, Sordariales, Xylariales, Hypocreales и Clavicipitales.

Порядок Эризифовые, или Настоящие мучнисто-росяные (Erysiphales). Грибы этого порядка составляют хорошо очерченную группу эуаскомицетов — облигатных паразитов цветковых растений, почти исключительно двудольных. Из однодольных поражаются различные виды злаков.

Плодовые тела замкнутые, но в зрелых плодовых телах сумки расположены пучком, споры отбрасываются активно. Поэтому плодовые тела эризифовых грибов можно рассматривать как перитеции. В целом их можно считать переходными формами аском — от клейстотеция к перитецию.

В порядке Erysiphales одно *семейство* Erysiphaceae. Грибы этого семейства имеют две стадии развития — конидиальную (анаморфную) и сумчатую (телеоморфную). Конидиальная стадия на растениях проявляется в виде белого, позднее темнеющего налёта на листьях, а

иногда и на репродуктивных органах. Больные растения напоминают обсыпанные мукой, поэтому грибы этого порядка получили название мучнисто-росяных (рисунок 2.50).

Налёт состоит из мицелия и конидий, одиночных или в виде цепочек, располагающихся на поверхности поражённых органов, прикрепляющихся к ним при помощи аппрессориев. В клетки растений гриб проникает при помощи гаусториев. Только у одного рода — Левейллоула (*Leveillula* G. ARNAUD, 1921) — мицелий развивается внутри тканей растений, лишь частично выходя на поверхность. Виды этого рода главным образом распространены в условиях жаркого сухого климата, и формирование внутритканевого мицелия — приспособление гриба к среде обитания в условиях низкой влажности.

Конидии мучнисто-росяных грибов распространяются воздушными течениями, заражая новые растения. За лето может образоваться несколько поколений конидиальной стадии. Конидии эризифовых грибов могут прорасти в сухую погоду, иногда при влажности до 60 %.

В конце вегетационного периода начинает развиваться сумчатая стадия. На мицелии образуются аскогон (без трихогины) и расположенный рядом антеридий. Его содержимое переливается в аскогон. После оплодотворения он разрастается и делится на ряд клеток. Одна из них

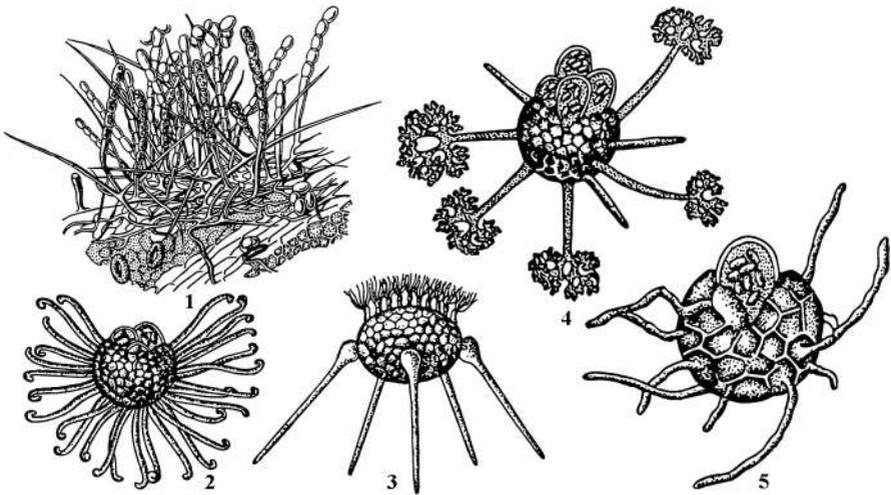


Рисунок 2.50 — Порядок Erysiphales:

- 1 — конидиальное спороношение мучнисто-росяных грибов (формальный род *Oidium*);
 2 — перитеций рода *Uncinula*; 3 — перитеций рода *Phyllactinia*; 4 — перитеций *Microsphaera alphitoides*; 5 — перитеций *Sphaerotheca mors-uvae*

получает два ядра (дикарион). В односумчатых перитециях эта оплодотворённая клетка трансформируется в сумку. В многосумчатых перитециях из оплодотворённой клетки вырастают аскогенные гифы, на каждой из них развивается сумка. Половые продукты (сумки) обрастаются гифами мицелия, образуя два слоя перидия. Наружный слой складывается из плотных тёмноокрашенных гиф, образующих оболочку перитеция.

На клетках оболочки развиваются выросты — придатки разного строения, иногда окрашенные в коричневый цвет. Некоторые придатки (простые) напоминают мицелий и переплетаются с ним (рисунок 2.50, 5). Другие принимают вертикальное положение и имеют разную форму в верхней части — спирально закрученную или разветвлённую (рисунок 2.50, 2—4). Внутренний слой перидия состоит из быстро лизирующихся гиф и выполняет питательные функции. От давления сумок перитеции растрескиваются, сумки разрываются, и споры выбрасываются наружу. Созревание перитециев, служащих для приспособления грибов к неблагоприятным условиям и перезимовки, у большинства видов происходит весной или поздней осенью.

У многих эризифовых грибов мицелий зимует в почках многолетних растений (например, возбудитель мучнистой росы яблони) или в фазе розетки озимых злаков или многолетних двудольных растений.

Систематика эризифовых основана на строении придатков перитециев и зависит от количества сумок в них, содержащихся по одной или в виде пучков, шаро- или эллипсоидной формы, без выводного отверстия и парафиз, с 2—8 аскоспорами. Сумки часто ослизняются внутри плодового тела. За счёт повышения осмотического давления перитеций разрывается и сумки выбрасываются из него на некоторое расстояние.

Мучнисто-росяные грибы распространены повсеместно. На двудольных растениях зарегистрировано 6 654 вида, а на однодольных — 623 вида, в том числе на злаках — 609 видов.

Род Эризифе (*Erysiphe* R. Hedw. ex de Candolle, 1805) имеет простые придатки, переплетающиеся с мицелием (рисунок 2.51), в перитециях содержится много сумок. Широко распространённый вид *E. graminis* de Candolle, 1815 — паразит злаков. Он представлен рядом специальных форм (*forma specialis* — *f. sp.*), приуроченных к определённым родам злаков. На пшенице — *f. sp. tritici* É. J. Marchal; на пыреяx — *f. sp. agropyri* JACZEWSKY; на костре — *f. sp. bromi* JACZEWSKY; на овсе — *f. sp. avenae* É. J. Marchal и т. д. На растениях различных семейств часто встречается вид *E. cichoracearum* de Candolle, 1805. Он наносит большой вред тыквенным растениям, особенно огурцам в тепличных условиях.

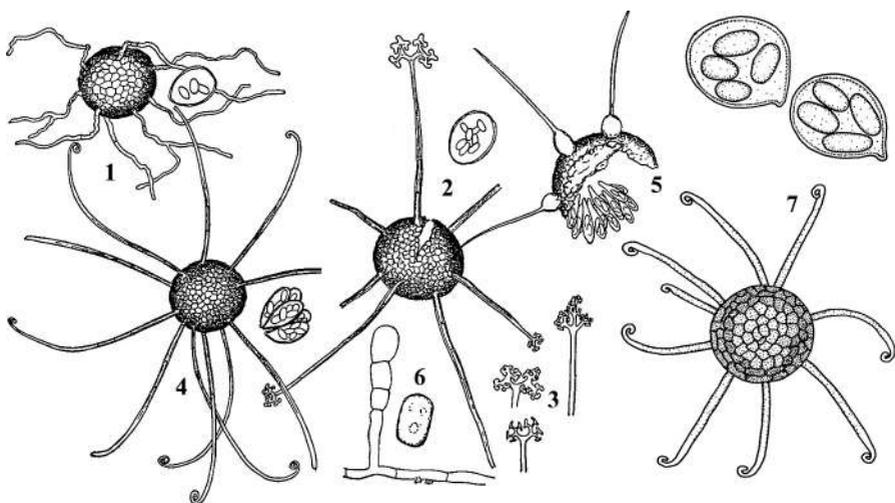


Рисунок 2.51 — Аски с аскоспорами и придатки грибов семейства Erysiphaceae:
 1 — *Erysiphe polygoni*; 2 — *Podosphaera oxycanthae*; 3 — *Microsphaera alni*;
 4 — *Phyllactinia corylea*; 5 и 6 — *Uncinula necator*; 7 — *Erysiphe mori*

Род Сферотека (*Sphaerotheca* LÉVEILLÉ, 1851) имеет простые придатки на перитециях, содержащих одну шаровидную, желтоватую, 2—8-споровую сумку. Мицелий экзофитный, паутинистый или плотный — от светло-серого до бурого цвета.

Известно 10 видов, распространённых преимущественно в странах с умеренным климатом. Все виды являются паразитами культурных и дикорастущих растений. Весьма вредоносен гриб *S. крыжовника* (*Sph. mors-uvae* (SCHWEINITZ) BERKELEY & M. A. CURTIS, 1876), поражающий крыжовник. Болезнь встречается на его листьях, ягодах и молодых побегах; иногда поражаются красная и чёрная смородина (см. рисунок 2.50, 5). *S. пятнистая* (*Sph. macularis* (WALLROTH) MAGNUS, 1899) поражает растения из семейств Розовых и Гвоздичных, *S. чёрная* (*Sph. fulginea* (VON SCHLECHTENDAL) POLLACCI, 1913) — из семейства Сложноцветные, *S. шерстистая* (*Sph. pannosa* (WALLROTH) LÉVEILLÉ, 1851) паразитирует на розах.

Род Микросфера (*Microsphaera* LÉVEILLÉ, 1851) имеет прямые жёсткие придатки, дихотомически разветвлённые на концах (наподобие оленьих рогов), бесцветные, отходящие от перитеция по экватору и не переплетающиеся ни с мицелием, ни между собой. Многочисленные сумки содержат по 2—8 яйцевидных или эллипсовидных аскоспор.

Известно несколько десятков видов, в России их встречается 7. Все они паразитируют на деревьях и кустарниках: *M. ольфитоидная* (*M. alphitoides* GRIFFON & MAUBLANC, 1912) — поражает молодые побеги и поросль дуба, *M. берёзовая* (*M. betulae* MAGNUS, 1898) — берёзу (см. рисунок 2.50, 4).

Род Подосфера (*Podosphaera* KUNZE, 1823) имеет придатки аналогичные грибам рода Микросфера, но сумка в перитеции одна (см. рисунок 2.51). Гриб, паразитирующий на многих растениях семейства Розовых, особенно опасен для яблони и роз. Зимует в почках или на внешней стороне побегов в виде мицелиальных плёнок.

Род Унцинула (*Uncinula* LÉVEILLÉ, 1851) отличается тем, что его перитеции образуют многочисленные, жёсткие, прямые или извилистые, иногда на концах вильчаторазветвлённые придатки со спирально закрученными в виде крючка концами, опоясывающие плодовое тело или расположенные на его вершине. Сумки многочисленные, яйцевидные, с 2—8 эллипсоидными спорами (см. рисунок 2.51).

Известно около 60 видов. Встречаются виды унцинулы только на древесных и кустарниковых породах, особенно часто на листьях клёнов, тополей, тёрна и др. Наиболее распространены *У.* кленовая (*U. aceris* (DE CANDÓLLE) SACCARDO, 1882), *У.* ивовая (*U. salicis* (DE CANDÓLLE) G. WINTER, 1884) и др. На винограде паразитирует *У.* убийца (*U. necator* (SCHWEINITZ) BURRILL, 1892). Грибы этого рода часто зимуют в почках питающих растений (см. рисунок 2.50, 2).

Род Филлактиния (*Phyllactinia* LÉVEILLÉ, 1851) имеет придатки двух видов. В верхней части перитеция придатки небольшие ветвистые, выделяющие слизь, а в средней части (по экватору) — прямые в виде вздутых у основания шипов. При подсыхании листа шиповидные придатки приподнимают перитеций, который сдувается ветром, переворачивается в воздухе, располагаясь вниз короткими клейкими придатками и, попав на субстрат, приклеивается к нему (см. рисунок 2.50, 3). Сумки многочисленные, 2—4-споровые. Внутри плодового тела образуется несколько сумок. Конидиальная стадия характеризуется образованием одной крупной конидии на конце конидиеносца.

Род включает 6 видов. Наиболее распространён вид *Ф.* поддержанная (*Ph. suffulta* (RABENHORST) SACCARDO, 1880), состоящий более чем из 60 специализированных форм, поражающих ольху, берёзу, лещину и шелковицу. *Ф.* пятнистая (*Ph. guttata* (WALLROTH) LÉVEILLÉ, 1851) паразитирует на нижней поверхности листьев ольхи, барбариса, берёзы, лещины.

Род Оидиум (*Oidium* LINK, 1809) относится к эризифовым грибам. У видов этого рода сумчатая стадия неизвестна, и они развиваются только в конидиальной, характерной для порядка стадии. Из видов этого рода в России наиболее часто встречается *O. бересклетовый* (*O. euonymi-japonici* (ARCANGELI) SACCARDO, 1905) на видах бересклета в оранжереях, а на юге — в открытом грунте.

Современная эволюция эризифовых происходит по трём направлениям: потеря половой стадии и развитие только в конидиальной, захват новых экологических ниш, расширение области распространения эризифовых грибов.

Порядок Микроасковые (Microascales). Небольшой порядок пиреномицетов, у представителей которого перитеции имеют длинную шейку, через которую с помощью обильной слизи, образовавшейся при расплывании оболочки сумок, аскоспоры выталкиваются наружу. Микроасковые — сапротрофы на растительных субстратах или паразиты высших растений.

Род Офиостома (*Ophiostoma* SYDOW & P. SYDOW, 1919) (рисунок 2.52) — наиболее важный род порядка. *O. вязовая* (*O. ulmi* (BUISMAN) NANNFELDT, 1934) — возбудитель усыхания ильмовых или так называемой «голландской болезни вязов». Этот гриб наносит большой ущерб лесам и паркам. Поражённые деревья узнаваемы по усыхающим концам ветвей,

увядающим листьям. Весной под корой деревьев развивается конидиальное спороношение гриба, носящее название графийум вязовый — *Graphium ulmi* M. B. SCHWARZ, 1922, по которой болезнь называют графийоз ильмовых. Это чёрные пучки конидиеносцев (коремии) с конидиями на вершине (рисунок 2.52). Конидии переносятся жуками (ильмовыми заболонниками родов *Hylurgopinus* и *Scolytus*) и вызывают заражение деревьев. Кроме

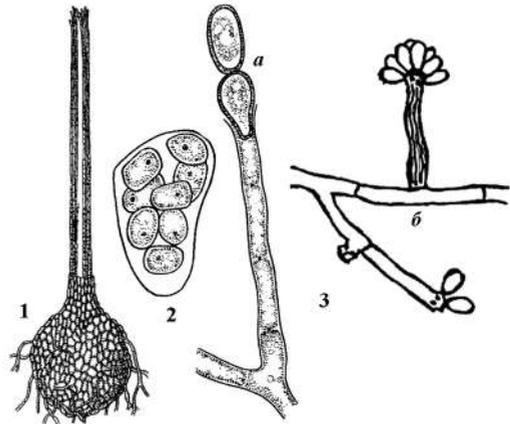


Рисунок 2.52 — Возбудитель голландской болезни вязов *Ophiostoma ulmi*:

- 1 — перитеций; 2 — сумка с аскоспорами;
- 3 — конидиальная стадия (a — споры; б — коремия)

того, инфекция распространяется через корневые прививки между соседними деревьями. Перитеции образуются в трещинах коры и ходах жуков (рисунок 2.53).

Порядок Сордариевые (*Sordariales*). Плодовое тело — типичный перитеций с тёмноокрашенной оболочкой, перидием — плёнчатым, кожистым или твёрдым. Перитеции формируются свободно на мицелии.

В основном грибы этого порядка — сапротрофы: в почве, на растительных остатках, на навозе травоядных (копротрофные виды). Среди них встречаются паразиты высших растений.

Род Сордария (*Sordaria* DE CESATI & DE NOTARIS, 1863) одноимённого семейства характеризуется одиночными перитециями, имеющими кувшиновидную форму с отверстием на вершине, с тонким плёнчатым перидием бурого или почти чёрного цвета. Сумки цилиндрические, 4—8-споровые, располагаются в перитеции веерообразно.

Аскоспоры одноклеточные, эллипсоидные, тёмноокрашенные, часто со слизистой обёрткой (рисунок 2.54).

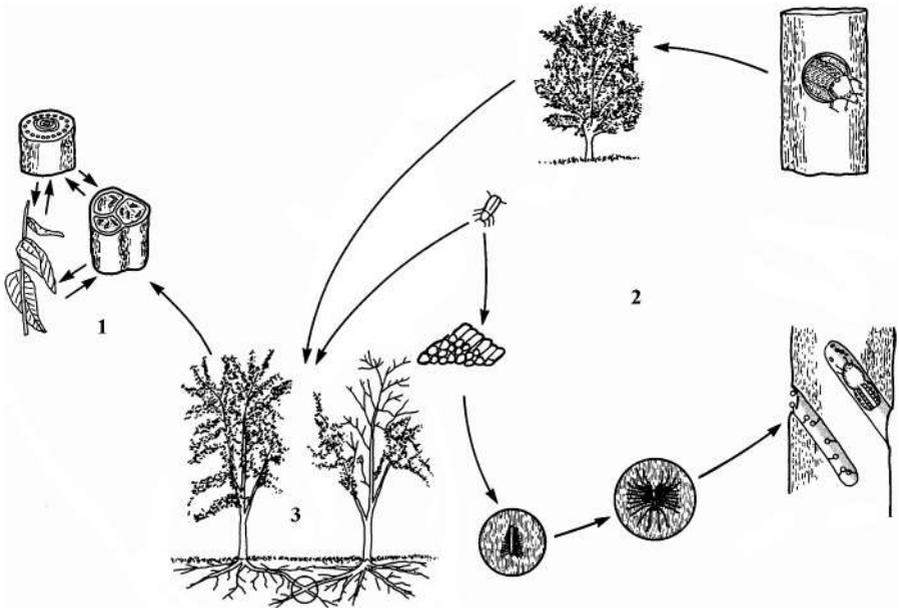


Рисунок 2.53 — Цикл развития голландской болезни вязов *Ophiostoma ulmi*:

1 — происходит поражение проводящих систем дерева, при котором сосуды закупориваются камедообразной массой; 2 — образование перитециев в ходах жуков на деревьях и в дровах; 3 — передача возбудителя через прививки корней

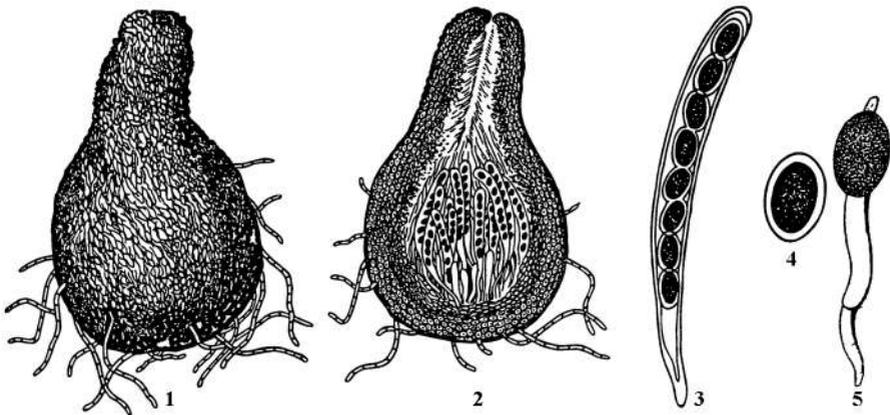


Рисунок 2.54 — *Sordaria fimicola*:

1 — общий вид перитеция; 2 — перитеций в разрезе, 3 — сумка с аскоспорами; 4 — аскоспора, окружённая слизистой обвёрткой, 5 — прорастание аскоспоры

Известно около 10 видов, которые развиваются на помёте животных, на навозе, в почве, на соломе и на разных растительных остатках. Наиболее распространённым является копротрофный гриб *S. навозная* (*S. fimicola* (ROBERGE ex DESMAZIÈRES) DE CESATI & DE NOTARIS, 1863). Перитеций около 1 мм в диаметре, имеет плёнчатый перидий бурого цвета. Внутри него находится пучок сумок с крупными тёмноокрашенными аскоспорами. Часть из них, выброшенные из перитеция прилипают к траве слизистыми обёртками и вместе с ней попадают в кишечный тракт травоядных животных, пройдя который неповреждёнными, они вновь оказываются на своём субстрате — навозе. *S. навозная* размножается только аскоспорами.

Конициальное спороношение у сордарии отсутствует. Этот вид легко культивируется в лабораторных условиях на твёрдых средах и является удобным объектом для проведения экспериментальных работ с грибами, особенно по морфогенезу плодовых тел, а также для генетических исследований.

Род **Подоспора** (*Podospora* DE CESATI, 1856) близок к роду Сордария и развивается в тех же условиях. Споры видов этого рода двуклеточные и не имеют общей слизистой обвёртки (рисунок 2.55). Одна клетка (фертильная, практически всегда двуядерная) тёмноокрашенная, эллипсоидная, другая (стерильная), называемая клеткой-ножкой, цилиндрическая или короткобулавовидная, несёт бичевидный слизистый придаток, часто продольно-штриховатый, иногда с дополнительными

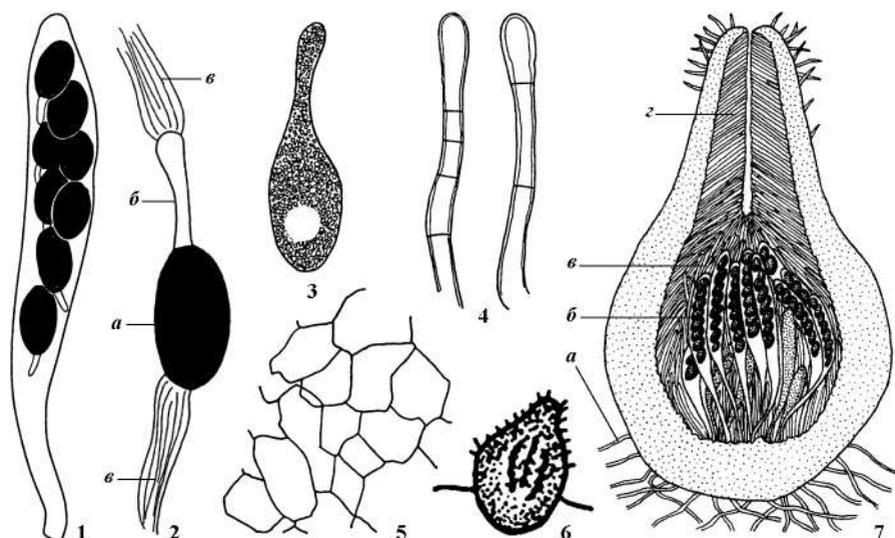


Рисунок 2.55 — *Podospora*:

1 — сумка со спорами; 2 — аскоспора (*a* — фертильная клетка; *b* — клетка-ножка; *v* — слизистые придатки); 3 — незрелая спора; 4 — перитециальные волоски; 5 — фрагмент структуры перидия; 6 — перитеций; 7 — схема строения перитеция (*a* — мицелий; *b* — сумка; *v* — парафиза; *z* — перифиза)

слизистыми отростками. Такой же придаток находится на апикальном конце фертильной клетки (рисунок 2.55, 2).

В генетических исследованиях особенно широко используются виды близкого к сордарии рода Нейроспора — *Neurospora* SHEAR & V. O. DODGE, 1927.

Среди паразитных видов сордариевых особую опасность представляет возбудитель корневой гнили виноградной лозы, плодовых деревьев, белой гнили шелковицы — розеллия убийца (*Rosellinia necatrix* BERLESE ex PRILLIEUX, 1904) с конидиальной стадией *Demathophthora necatrix* R. HARTIG, 1883.

Порядок Спорыньёвые, или Клавипецсовые (*Clavicipitales*). Для грибов этого порядка характерны перитеции, погружённые в мягкие хорошо развитые массивные стромы, в образовании которых принимают участие только гифы гриба. Разнообразные по форме, окраске и размерам (от 1—2 мм до 10 и даже 30 см) стромы развиваются обычно на субстрате из мицелия, склероциев или из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина. У немногих представителей этого порядка строма развита слабо или вообще отсутствует.

Перитеции спорыньёвых с тонким мягким или мясистым перидием, белые, реже тёмноокрашенные. Они погружены в ткань стромы и выступают на поверхности только верхней частью. Сумки длинные, цилиндрические, с утолщенной на вершине оболочкой. Аскоспоры нитевидные, с многочисленными поперечными перегородками, после освобождения из сумки распадаются на отдельные клетки, способные к прорастанию. Споры располагаются в сумке параллельным пучком и по мере их созревания выбрасываются поочерёдно через пору. У многих спорыньёвых отмечена конидиальная стадия спороношения.

Большинство видов — паразиты цветковых растений, грибов и членистоногих; немногие обитают как сапротрофы на почве или древесине. Наибольший интерес представляют роды Спорынья и Эпихлоэ.

Род Спорынья, или Клавицепс (*Claviceps TULASNE, 1853*) образует мясистую головчатую пурпурно-фиолетовую строму на ножке, вырастающую из склероция после его перезимовки. Род содержит около 30 видов, паразитирующих на многочисленных злаковых (рисунок 2.56).

Наиболее распространённый вид *C. purpurea* (FRIES) TULASNE, 1853 — возбудитель спорыньи злаков, паразитирующий на 250 видах культурных и дикорастущих злаков, но преимущественно на ржи. В колосе этого злака образуются чёрно-фиолетовые рожковидные склероции, являющиеся зимующей стадией гриба. Они зимуют в почве или на её поверхности среди растительных остатков, а весной про-

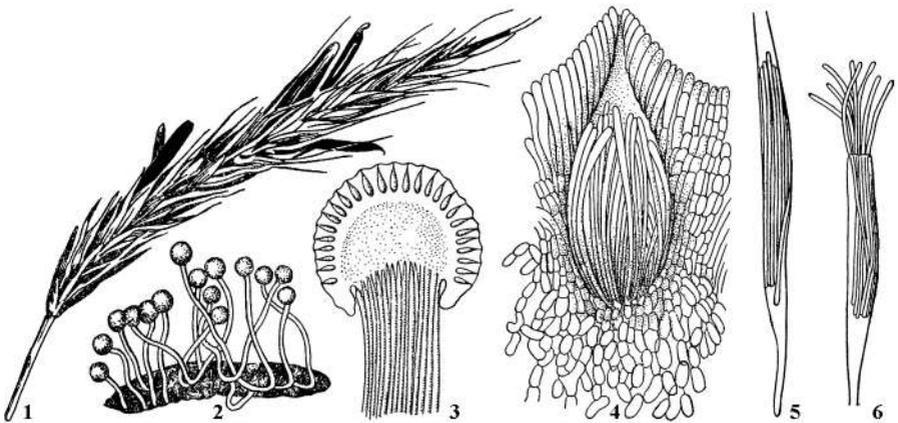


Рисунок 2.56 — спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*):

- 1 — колос ржи со склероциями; 2 — склероций, проросший головчатыми стромами; 3 — разрез стромы с перитециями; 4 — отдельный перитеций в строме; 5 — сумка с аскоспорами; 6 — конидиальная стадия «сфацелия»

растают в многочисленные жёлто-оранжевые головчатые стромы с погружёнными в них перитециями (рисунок 2.56). Выброшенные из них аскоспоры заражают злаки в период цветения. Попавшие на рыльце пестика прорастают, образуя сплетение мицелия, на котором развивается конидиальная стадия гриба — *сфацилия* (род *Sphacelia* LÉVEILLÉ, 1827).

Сфацилия состоит из слоя конидиеносцев, образующих большое количество конидий. Выделяющаяся при этом сахаристая жидкость «медвяная роса» привлекает насекомых, которые активно переносят конидии с колоса на колос. При высыхании «медвяной росы» конидии могут распространяться воздушным потоком. Затем после подсыхания и отмирания сфацилии, из пронизанной гифами гриба завязи вновь формируется склероций.

Вредоносность спорыньи заключается не столько в снижении урожая зерна злаков (оно может быть не очень значительным), сколько в том, что в склероциях спорыньи содержатся токсичные для человека и животных алкалоиды. Они, попав при обмолаке в зерно, а затем в муку и продукты, полученные из неё, могут вызвать заболевание «эрготизм», проявляющееся в виде судорог и получившее название «злые корчи» или в гангренозной форме («антонов огонь»). Известны другие формы этого заболевания. Подобный токсикоз встречается у людей крайне редко, а алкалоиды спорыньи находят применение в медицине при лечении сердечно-сосудистых, нервных заболеваний и в акушерско-гинекологической практике.

В официальную медицину спорынья была введена ещё в начале XIX в.

Род Эпихлоэ (*Epichloë* (FRIES) TULASNE & C. TULASNE, 1865) (рисунок 2.57) — другой род порядка спорыньёвых. Типичным его представителем является Э. рогозовидная (*E. typhina* (PERSOON) TULASNE & C. TULASNE, 1865) — возбудитель чехловидной болезни злаков. Его мицелий распространяется диффузно по межклетникам стебля,

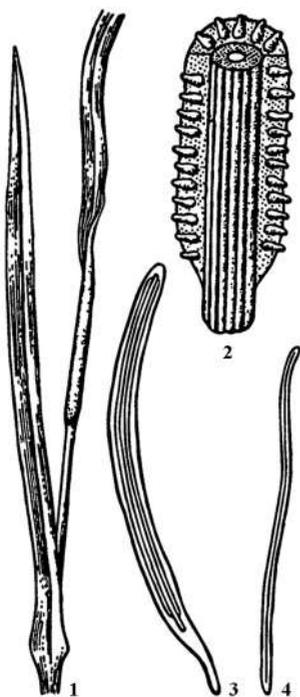


Рисунок 2.57 — *Epichloë typhina*:

1 — внешний вид злака, поражённого «чехловидной болезнью»; 2 — разрез стромы с перитециями; 3 — сумка с аскоспорами; 4 — нитевидная аскоспора

образуя на его поверхности сначала белую, а затем жёлто-оранжевую или бурую строму, которая наподобие чехла охватывает верхнее междоузлие злака вместе с прилегающим к нему листовым влагалищем.

Отсюда и название заболевания. На поверхности стромы образуются мелкие одноклеточные конидии. Позже на них развиваются многочисленные перитеции, погруженные в строму. Поражает в основном многолетние злаки, снижая продуктивность кормовых трав. Этот гриб особенно часто встречается на еже сборной, полевице, овсянице, мятликах и других многолетних злаках.

Интересен род **Кордицепс** (*Cordyceps* FRIES, 1818), виды которого паразитируют на членистоногих (пауках, насекомых) (рисунок 2.58). Один из распространённых видов этого рода *C. военный* (*C. militaris* (LINNAEUS) FRIES, 1818) развивается на личинках и куколках бабочек. Обычно всё тело насекомого пронизано гифами гриба и превращается целиком в склероций или точнее псевдосклероций, состоящий из гиф гриба и частично сохранившихся тканей хозяина. После перезимовки такой псевдосклероций прорастает в жёлто-оранжевые головчатые стромы с погружёнными в них перитециями.

Порядок Лабульбениевые (Laboulbeniales). Это группа узкоспециализированных облигатных паразитов насекомых и клещей. Порядок включает около 1 500 видов, распространённых преимущественно в тропиках и субтропиках. Мицелий обычно отсутствует. Vegetативное тело лабульбениевых — *рецептакул* (от лат. *receptaculum* —местилище, хранилище) — многоклеточная, настоящая ткань. Форма рецептакула различна (рисунок 2.59). Отличающиеся по форме рецептакулы расположены на поверхности тела насекомого, к наружным хитиновым покровам которого они прикрепляются с помощью особой ножки. Лишь у некоторых видов эта клетка-ножка проникает через хитиновый покров и образует на конце лопастные выросты типа ризоидов. Немногие длинные по развитию виды глубоко проникают в тело насекомого.



Рисунок 2.58 — *Cordyceps*. Псевдосклероций в теле личинки бабочки, проросший стромами с перитециями

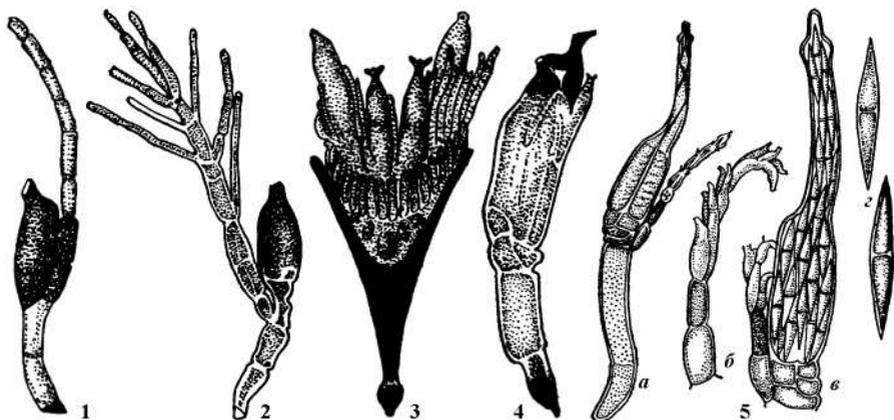


Рисунок 2.59 — Лабульбениевые:

1 — лабульбеня обыкновенная (*Laboulbenia vulgaris*), 2 — сантаромицес мужественнейший (*Sanharomyces permascus*), 3 — дихомицес (*Dichomyces*), 4 — хитономицес чернорогий (*Chiltonomyces atricornis*); 5 — стигматомицес озерцовый (*Stigmatomyces limniferae*) (а — зрелая особь с хорошо дифференцированными перитециями, рецептакулом, каналом и антеридиальным придатком; б — антеридиальный придаток; в — основание и канал перитеция, заполненные аскоспорами; г — аскоспоры)

На рецептакуле образуются антеридии и многоклеточные женские половые органы. В образовавшихся после полового процесса мелких перитециях формируются только аскоспоры, без парафиз и *перифиз* — коротких гиф, находящихся ближе к выходному отверстию перитеция и направленных к выходу, заменяющих здесь аски и парафизы. Строение вегетативного тела и перитеция лабульбениевых очень своеобразно, что их иногда выделяет из группы пиреномицетов в самостоятельный класс сумчатых грибов.

Группа порядков Дискомицеты (Discomycetes)

Плодовые тела — *апотеции* (рисунок 2.60) — мясистой или кожистой консистенции размером от 1 мм до 10 см. Сумки унитуникатные. Аскоспоры освобождаются активно, одновременно из многих сумок. Исключение составляет порядок Трюфельевых (Tuberales) с подземными плодовыми телами. Кроме сумчатой стадии, в цикл развития некоторых дискомицетов входят конидиальная стадия или склероции, однако у многих видов они отсутствуют. Сапротрофы, паразиты, микоризообразователи. Основные порядки: Leotiales (= Helotiales), Pezizales, Rhytismatales, Tuberales.

Порядок Леоциевые, или Гелоциевые (*Leotiales* = *Helotiales*). Для порядка характерны типичные хорошо развитые апотеции, образующиеся на поверхности субстрата, стромы или склероциев. Апотеций грибов этого порядка обычно на более или менее удлинённых ножках, развиваются из склероциев после периода их покоя. Сумки при освобождении аскоспор

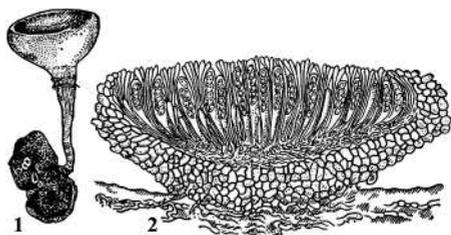


Рисунок 2.60 — Плодовое тело — апотеций:

1 — с ножкой; 2 — без ножки в разрезе

вскрываются на вершине щелью (трещиной) (рисунок 2.61).

К леоциевым относится наибольшее число паразитных дискомицетов. Среди них широко распространены виды родов *Монилия* и *Склероциния*, в цикле развития которых присутствуют склероции.

Род Монилия (*Monilia* HONEY, 1928) имеет апотеции сначала закрытые, затем чашевидные, на ножках, буроватые, сероватые или желтоватые, развиваются весной на склероциевидных стромах округлой формы, закладываются в плодах или на листьях растений. Сумки цилиндрические. Аскоспоры одноклеточные, эллипсовидные, на концах заострённые. В цикле развития отмечена конидиальная стадия спороношения гриба из рода *Монилия* (*Monilia* BONORDEN, 1851). Представитель рода — *М. фруктовая* (*M. fructigena* HONEY, 1945), с конидиальной стадией *Monilia fructigena* (PERSOON) PERSOON, 1801 — возбудитель плодовой гнили (монилиоза) яблони, груши и других плодовых культур. Заражённые плоды буреют, и на них образуются подушечки конидиального спороношения, часто располагающиеся на поверхности поражённого плода концентрическими кругами (рисунок 2.62). Конидии переносятся жуком-казаркой, который питается мякотью поражённых плодов. Обычно гриб заражает плоды с повреждённой кожей.

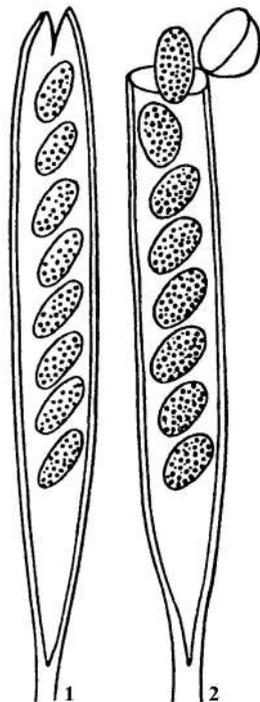


Рисунок 2.61 — Вскрытие сумок щелью (1) и крышечкой (2) у дискомицетов

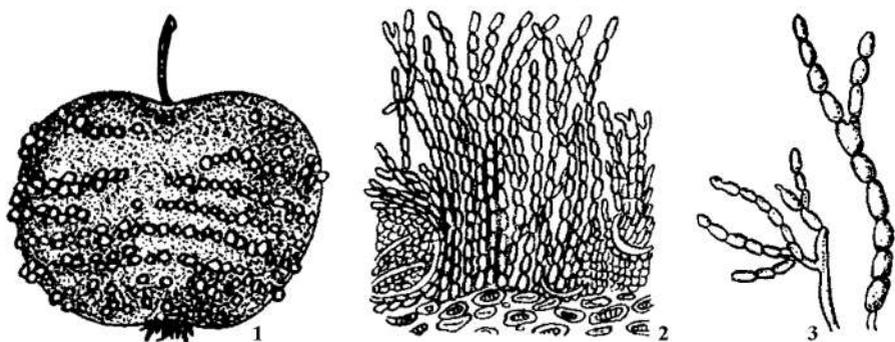


Рисунок 2.62 — Плодовая гниль яблок *Monilia fructigena*:

1 — пораженный плод яблони с конидиальным спороношением гриба; 2 — конидиальная стадия — *Monilia fructigena* (увеличено); 3 — отдельные конидиеносцы

К осени они превращаются в склероций, становятся плотными, чёрными и зимуют на почве или остаются висеть на дереве. Весной и в начале лета они вновь покрываются подушечками конидиального спороношения и заражают плоды нового урожая. Апотечии образуются очень редко. В этом случае они вырастают из перезимовавшего склероция.

Род **Склероциния** (*Sclerotinia* FUECKEL, 1870 (= *Whetzelinia* KORF & DUMONT, 1972)) объединяет грибы с белым многоклеточным мицелием, на котором образуются многочисленные шаровидные или продолговатые тёмные склероции диаметром 0,5—4 см. Из них в благоприятных условиях развиваются апотечии. Вначале они закрытые, потом чашевидные, на ножке, буроватые или желтоватые. Сумки цилиндрические или булавовидные, 8-споровые. Конидиальное спороношение отсутствует.

Виды склероцинии распространены преимущественно в странах с умеренным климатом. Они являются паразитами многих травянистых растений и различных сельскохозяйственных культур. В России известны *S. склероцидная* (*Sclerotinia* (*Whetzelinia*) *sclerotiorum* (LIBERT) DE BARY, 1884) (рисунок 2.63) — возбудитель белой гнили многих культур (томаты, подсолнечник, лён, огурцы, фасоль и особенно морковь) и *S. клеверная* (*S. trifoliorum* ERIKSSON, 1880) — возбудитель рака клевера, поражающего корневую шейку растений и приводящего весной в отдельные годы гибель до 50 % растений.

Sclerotinia sclerotiorum вызывает белую гниль многих растений, в том числе важнейших овощных культур, как при вегетации, так и при

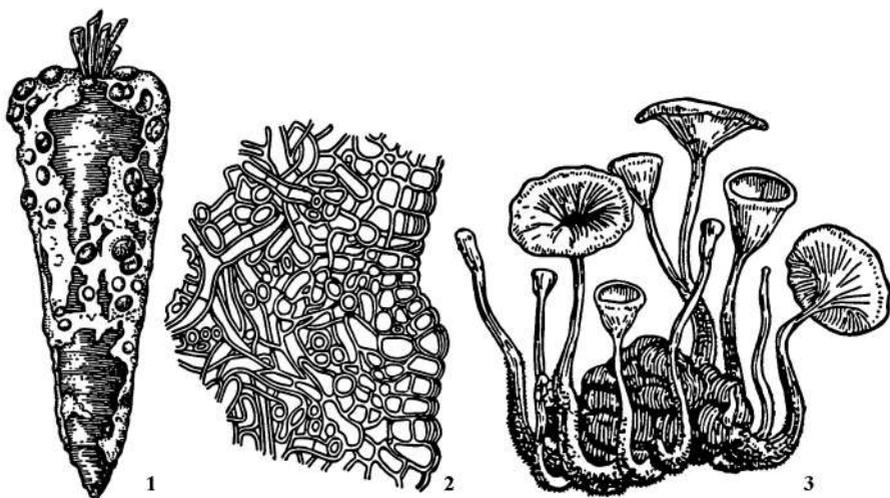


Рисунок 2.63 — *Sclerotinia sclerotiorum* — возбудитель «белой гнили»:

- 1 — корнеплод моркови, поражённый «белой гнилью»; 2 — разрез склероция;
3 — прорастание склероция в апотеции

хранении, что приводит к значительным потерям сельскохозяйственной продукции. Гриб развивается при хранении на моркови, свёкле, капусте, а из вегетирующих растений — на стеблях кукурузы, подсолнечника, томатов, табака и др. На поражённых частях растений сначала развивается обильный мицелий, а затем на нём формируются чёрные склероции различной, часто угловатой формы. После периода покоя они прорастают в апотеции (рисунок 2.63). Конидиальная стадия у гриба отсутствует.

Из вредоносных видов необходимо отметить *S. злаковую* (*S. graminearum* ELENV ex SOLKINA, 1939), вызывающую склероциниоз хлебных злаков.

Род Кудония (*Cudonia* FRIES, 1849) имеет апотеции до нескольких сантиметров высотой, состоящие из чётко разграниченных цилиндрической или слегка сплюсненной ножки и плоской или выпуклой шляпки с загнутым вниз волнистым краем, светлоокрашенные, мясистые (рисунок 2.64). Сапротрофы, распространённые на почве и лесной подстилке.

Выделяют четыре вида, из них в России — один вид.

Из сапротрофных леоциевых грибов с довольно крупными плодовыми телами на почве в хвойных лесах с июля по сентябрь можно встретить желтоватые апотеции кудонии закрученной (*Cudonia circinans* (PER-SOON) FRIES, 1849) (рисунок 2.64). Апотеции 6—8 см высотой, обычно

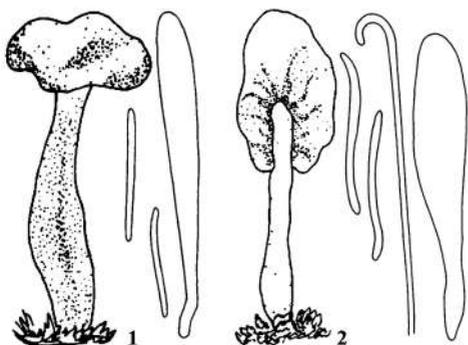


Рисунок 2.64 — Роды Кудония и Спатулярия:

1 — *Cudonia circinans* (плодовое тело, споры и сумка); 2 — *Spathularia flavida* (плодовое тело, споры, парафиза и сумка)

размещены большими группами, нередко образуют «ведьмины кольца». Шляпка округлая, выпуклая, 1—3 см в диаметре, с закрученным вниз краем, складчатая или волнистая, желтоватая, клейкая или сухая. Ножка 3—6 см длиной, 0,3—0,4 см толщиной, сплюснутая, полая, желтоватая или буроватая. Растёт на подстилке в лесах, преимущественно хвойных, с преобладанием ели, в период с июля по сентябрь. Широко распространённый вид.

Род Спатулярия (*Spathularia* PERSOON, 1797) имеет апотеции прямостоячие, до нескольких сантиметров высотой, на ножке, мясистые, с лопаточкообразной плодущей частью, чётко ограниченной от ножки, светлоокрашенные. Сапротрофы, встречаются на почве и подстилке в лесах. Известны четыре вида, в России распространён один вид. Спатулярия желтоватая (*Spathularia flavida* PERSOON, 1794) (рисунок 2.64) — другой напочвенный дискомицет из порядка Леоциевых, распространён в тех же лесах, что и кудония, появляющаяся в конце лета и осенью. Апотеции до 4—6 см высотой, 1—2,5 см шириной (в более широкой части), жёлтые, имеют форму лопаточки. Ножка 0,2—0,6 см толщиной, прямая или изогнутая, гладкая, беловатая или желтоватая. Плодущая часть, слегка низбегающая по ножке, волнистая. Сапротроф на подстилке обычно растёт в ельниках или смешанных лесах.

Порядок Пецииевые (Pezizales). Апотеции типичны по строению: чашевидные, реже с выпуклой поверхностью или в виде складчатой шляпки на ножке, часто мясистые, светло- или яркоокрашенные, реже коричневые или чёрные. В диаметре их размер варьирует от 1 мм до 10 см и более.

Сумки в асках цилиндрические, иногда булавовидные. Аскоспоры одноклеточные, шаро-, эллипсо- или веретеновидной формы, с гладкой или мелкобородавчатой поверхностью, бесцветные или слегка фиолетового оттенка. В гимении всегда присутствуют парафизы. Конидиальная стадия спороношения у пецииевых встречается крайне редко. Сумки при освобождении аскоспор вскрываются крышечкой.

Порядок включает около 250 видов, в том числе в России встречается более 30. Это преимущественно сапротрофы, встречаются паразиты растений.

Род **Пецица** (*Peziza* LINNAEUS, 1753) включает грибы с блюдце- или чашевидными апотециями диаметром 0,5—5 см и более, жёлтого, оранжевого, красного или коричневого цвета, с возрастом иногда блюдцевидные, сидячие или на короткой стерильной ножке, тонкие и хрупкие, ломкие, иногда мясистые. Снаружи они бурые, голые, иногда зернистые или мучнистые. На поверхности апотеция развивается палисадный слой длинных цилиндрических сумок, имеющих 8 спор, и более тонких разделяющих их парафиз. Это *гимений* (рисунок 2.65). Под ним располагается субгимениальный слой, образованный рыхло сплётёнными аскогенными гифами, и закладываются материнские клетки сумок.

Известно более 50 видов пециц, из них в России отмечено более 10. Типичным сапротрофом, часто встречающимся на влажной почве в хвойных лесах является П. коричнево-каштановая (*P. badia* PERSOON, 1800), которую можно найти летом и осенью. Её чашевидные коричневые апотеции образуются обычно группами, в которых могут быть плодовые тела от 1 до 6 см в диаметре (рисунок 2.65). Наиболее распространены П. фиолетово-чёрная (*P. violaceonigra* (РЕНМ) SMITSKA, 1972), П. выемчатая (*P. repanda* PERSOON, 1808), П. фиолетовая (*P. violacea* (BULLIARD) RENVAN, 1793). Последний вид часто встречается в лесах, особенно на старых кострищах, с весны до осени.

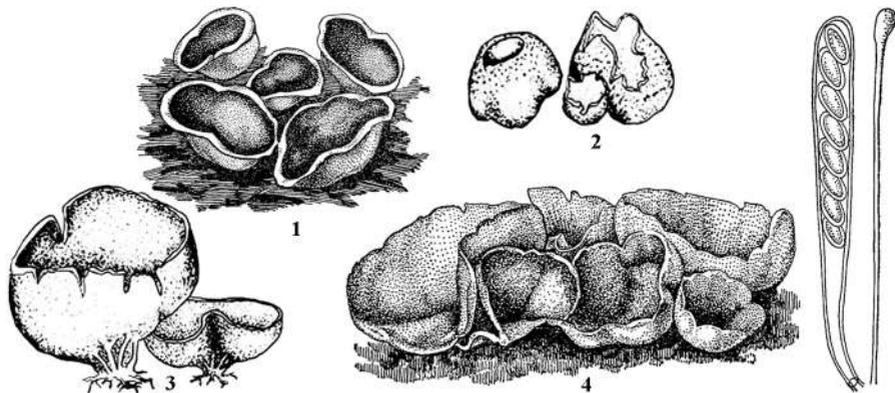


Рисунок 2.65 — Виды рода *Peziza*:

- 1 — пецица фиолетовая (*P. violacea*); 2 — пецица бородавчатая (*P. verrucosa*);
3 — пецица крупная (*P. macropus*); 4 — пецица коричнево-каштановая (*P. badia*)
(плодовое тело и сумка с аскоспорами и парафизой)



Рисунок 2.66 — *Aleuria aurantia*:

a — апотечий; *б* — сумка со спорами и парафизой;
в — спора

Род Алеврия (*Aleuria* (FRIES) GILLET, 1879) (рисунок 2.66) некоторые микологи считают синонимом рода Пецица (*Peziza* (= *Aleuria*)). У этого рода апотечии диаметром 3—10 см, чашевидные, сидячие, оранжево-красные, снаружи с мучнистым налётом. Мякоть тонкая, ломкая, без особого запаха и вкуса. Сумки 8-споровые, цилиндрические. Споры эллипсоидные, бесцветные, шероховатые, с сетчатой оболочкой и заострёнными концами.

Известно 10 видов, распространённых в Западной Европе, Азии, Австралии, Америке. В России известны три вида, из них наиболее часто встречается *A. aurantia* (PERSOON) FÜCKEL, 1870), которая растёт группами на почве в лесах, часто на месте кострищ, но преимущественно в лиственных и смешанных лесах. Её крупные чашевидные апотечии, 2—10 см в диаметре, также растут группами и хорошо заметны благодаря яркой оранжево-красной окраске.

A. aurantia появляется с начала лета до осени. Гриб растёт на хорошо освещённой местности, встречается также на лугах и на обочинах дорог. Малоизвестный съедобный гриб, употребляется после предварительного отваривания.

К порядку Пецициевых относятся и сморчковые грибы, представляющие в пределах порядка отдельные семейства — *Morchellaceae*, *Discinaceae* и *Helvellaceae*. Их апотечий состоит из стерильной ножки и шляпки со складчатой или морщинистой поверхностью, покрытой гимением. Все сморчковые — почвенные сапротрофы.

Род Сморчок, или Моршелла (*Morchella* DILLENIUS ex PERSOON, 1794) (семейство *Morchellaceae*) (рисунок 2.67) включает грибы с круп-

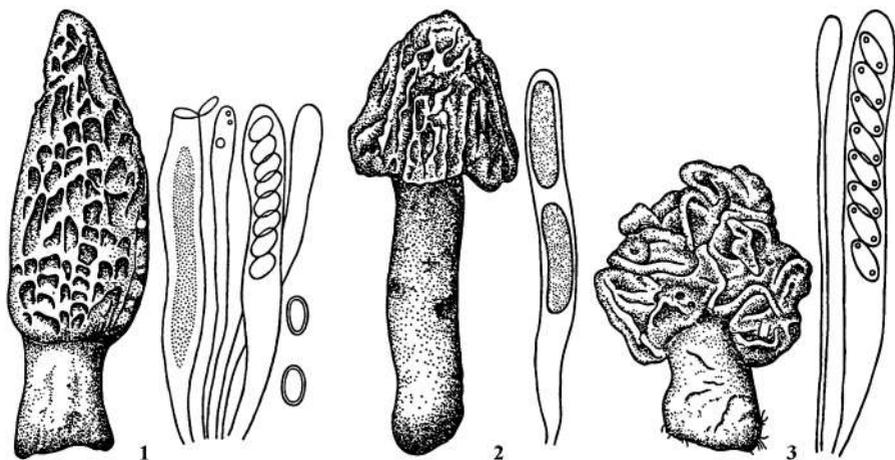


Рисунок 2.67 — Сморчковые грибы:

1 — сморчок конический (*Morchella conica*): внешний вид апотеция и сумки со спорами и парафизы; 2 — сморчковая шапочка (*Verpa bohemica*): внешний вид апотеция и сумки с двумя аскоспорами ; 3 — строчок обыкновенный (*Gyromitra esculenta*): внешний вид апотеция и парафиза, сумка с аскоспорами

ными (до 2—15 см высотой) мясистыми апотециями, состоящими из шляпки и ножки. Шляпка правильных очертаний: яйцевидной, конической формы. На ней имеются как продольные, так и поперечные складки, от пересечения которых образуются довольно правильные ячейки. Их углубления покрыты гимением, а рёбра ячеек остаются стерильными. Шляпка внутри полая, внизу срастается с ножкой, ровной или у основания иногда утолщённой, пустой, белого или желтоватого цвета. Сумки вытянуто-овальные, 8-споровые, находятся в ячейках. Споры эллипсоидные, бесцветные.

В роде 15 видов, из них 3 отмечены в России. Наиболее известны С. обыкновенный (*M. esculenta* (LINNAEUS) PERSOON, 1801) (рисунок 2.68) и С. конический (*M. conica* PERSOON,

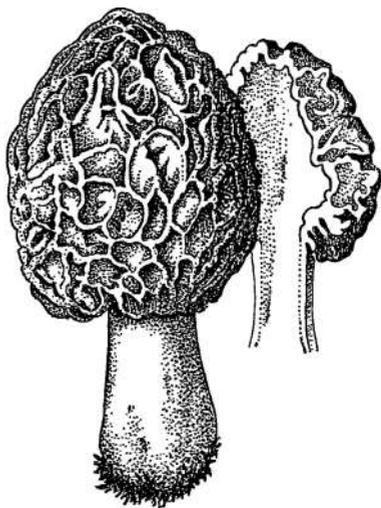


Рисунок 2.68 — Обыкновенный сморчок (*Morchella esculenta*)

1818) (см. рисунок 2.67, 1). Сапротрофы распространены на почве в лесах, просёлках и на полянах. Весенние грибы, плодоносящие в апреле — мае, съедобные, употребляются после предварительного длительного отваривания или в сушёном виде.

Род Шапочка, или Верпа (*Verpa SWARTZ, 1815*), в отличие от моршеллы, имеет шляпку, не срастающуюся с ножкой, а свободно ниспадающую (рисунок 2.67, 2). Ножка длинная, толстая, белая, несколько уплощённая. Шляпка коричневато-оливковая, колокольчатая, продольно складчатая со свободным, не приросшим к ножке краем и соединена с ней только в её верхней части. Вся поверхность шляпки покрыта гимением. Ножка цилиндрическая, кремовая с лёгким муаровым рисунком. Сумки цилиндрические с двумя крупными аскоспорами. Споры овальные, гладкие, бесцветные или желтоватые.

Известно пять видов рода Верпа, распространённых в Евразии. В России наиболее часто встречается Ш. сморчковая (*V. bohemica* (KROMBHOlz) J. SCHRÖTER, 1893). Она растёт в светлых лиственных лесах, на опушках и полянах, плодоносит в апреле — мае. Условно съедобный гриб, употребляется после предварительно длительного отваривания или сушёный.

Род Строчок, или Гиromитра (*Gyromitra FRIES, 1849*) (семейство Discinaceae) имеет крупные, мясистые, шоколадно-коричневые пустые шляпки неправильной формы, диаметр которых достигает 20—30 см, с беспорядочно расположенными складками, придающими их поверхности мозговидную структуру, часто срастается с ножкой. Она обычно короткая, пустая, белая, иногда с фиолетовым оттенком. Ножка толстая, также неправильной формы, иногда бороздчатая или складчатая. У некоторых видов ножки отсутствуют. Окраска апотециев бурая, реже светло-бурая.

Известно три вида рода Строчок: С. обыкновенный (*G. esculenta* (PERSOON) FRIES, 1849), С. гигантский (*G. gigas* (KROMBHOlz) COOKE, 1878) и С. осенний (*G. infula* (SCHÄFFER) QUÉLET, 1886). Распространены по всему земному шару, в том числе в России. Растут на песчаной почве в хвойных лесах. Весенние грибы, кроме С. осеннего, который плодоносит осенью. Условно съедобные грибы, употребляются сушёными.

Широко распространён С. обыкновенный (*G. esculenta*), обычно появляющийся в апреле — мае, в хвойных и особенно в сосновых лесах на песчаной почве (см. рисунок 2.67, 3).

Плодовые тела С. гигантского (*G. gigas*) имеют диаметр 12—18 см. Фертильная часть полушаровидная, неправильно шаровидная, мозговидно складчатая глинисто-коричневой, желтовато-коричневой окраски, полностью покрытая гимением. Ножка короткая, широкая, внут-

ри полая или с камерами, с бархатисто-мучнистой поверхностью, беловатая, основание которой часто обрастает листья и хвою подстилки. Сумки цилиндрические с 8 эллипсоидальными гладкими спорами, содержащими в себе две капли масла, расположенные полярно. Парافизы цилиндрические, вверху расширенные (рисунки 2.69, 1).

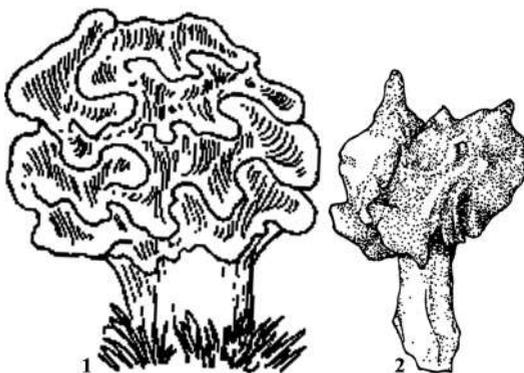


Рисунок 2.69 — Строчок гигантский (*Gyromitra gigas*) (1) и строчок осенний (*G. infula*) (2)

Плодовые тела развиваются в конце апреля — в мае. Известны случаи отравления этим грибом, хотя считается, что он съедобен после специальной термической обработки.

Гриб С. осенний (*G. infula*) имеет плодовые тела высотой до 12—15 см с крупной седловидной треугольно-конической тёмно-коричневой или красновато-коричневой шляпкой. Ножка длиной около 10 см, почти цилиндрическая, полая, снаружи мучнистая, кремовой до слегка красноватой окраски (рисунки 2.69, 2). Сумки длинные, цилиндрические с 8 гладкими эллипсоидальными спорами и двумя каплями масла. Осенний вид, развивающийся с конца августа по сентябрь на гнилой древесине. Гриб считается съедобным после термической обработки.

Род Лопастник, или Гельвелла (*Helvella* LINNAEUS, 1753) (семейство *Helvellaceae*). Плодовые тела с двухлопастной (седловидной) или трёхлопастной шляпкой, со свободным краем. У *H. acetabulum* (LINNAEUS) QUÉLET, 1874 плодовые тела достигают высоты 1,5—7 см (при созревании с чашевидным апотецием до широко распростёртого), диаметром от 6 до 10 см. Внешняя поверхность опушённая, бархатистая, серовато-коричневая, с беловатыми разветвлёнными рёбрами. Ножка плодового тела беловатая, короткая, толстая, ребристая, с рёбрами, переходящими на наружную сторону апотеция. Окраска гимения варьирует от светло- до тёмно-коричневой (рисунки 2.70, 2).

Плодовые тела Л. курчавого (*H. crispa* (SCOROLI) FRIES, 1822) (рисунки 2.70, 1) высотой до 10 см, с седловидной фертильной шапочкой из двух долей, волнисто изогнутых по краям, белые до кремовых. Ножка цилиндрическая, прямая, полая внутри, снаружи с крупными рёбрами, белая до кремовой. Сумки цилиндрические, длинные, с 8 широкоэллип-



Рисунок 2.70 — Внешний вид апотециев *Helvella crispa* (1), *H. acetabulum* (2), *H. lacunosa* (3)

липсоидальными бесцветными спорами, содержащими одну крупную центральную круглую каплю масла. Парафизы цилиндрические, расширенные сверху. Встречается в лесах на гнилой и обгоревшей древесине в августе — сентябре.

Плодовые тела Л. ямчатого (*H. lacunosa* AFZELIUS, 1783) (рисунок 2.70, 3) бывают высотой до 10 см, с фертильной частью седловидной формы с 2—3 лопастями, отступающими от ножки и затем резко прижатыми к ней.

Поверхность гимения тёмно-серая до почти чёрной, снизу светло-серая с выступающими венами. Ножка цилиндрическая, с высокими продольными рёбрами, светло-серая, полая или с камерами и отверстиями между рёбрами. Встречается в конце августа — сентябре на гниющей древесине, часто погребённой в почву.

Большинство сморчковых грибов появляется именно весной и лишь виды рода Лопастник (*Helvella*) — летом или осенью, а также строчок осенний (*Gyromitra infula*).

Сморчковые грибы условно съедобны, поэтому перед употреблением в пищу их требуется прокипятить, а воду слить.

Порядок Ритисмовые (Rhytismatales). Небольшая группа паразитов на листьях и стеблях растений или сапротрофов на растительном опаде, где они образуют чёрные пятна. Апотеции обычно погружены в субстрат или стromу и долго остаются прикрытыми сплетением мицелия; они округлые или линейные и нетипичные по строению. Гифы гриба распространяются в субстрате и сплетаются в плоское ложе, на поверхности которого формируется гимений. Он долго остаёт-

ся закрытым и открывается при созревании сумок вследствие разрыва прикрывающего его слоя лопастями или щелью.

Род **Ритисма** (*Rhytisma* FRIES, 1818) имеет апотеции линейные, реже округлые, групповые или одиночные на чёрной строме. Сумки булавовидные. Аскоспоры одноклеточные, бесцветные. В цикле развития отмечена конидиальная стадия гриба из рода Меласмия (*Melasmia* LÉVEILLÉ, 1846).

В России отмечены Р. кленовая (*Rh. acerinum* (PERSOON) FRIES, 1819), Р. ивовая (*Rh. salicinum* (PERSOON) FRIES, 1823), Р. крапивная (*Rh. urticae* FRIES, 1823), Р. подбеловая (*Rh. andromeda* (PERSOON) FRIES, 1819). Среди них встречаются сапротрофы и паразиты преимущественно древесных растений.

Широко распространён вид Р. кленовая (*Rh. acerinum*), вызывающий образование чёрных блестящих пятен на листьях клёна. Они являются стромами гриба, в которых после опадения листьев формируются апотеции (рисунок 2.71, 1).

Спора прорастает в мицелиальный росток, который через устьице проникает в ткани листа, на котором образуются жёлтые пятна. Затем мицелий темнеет, и на его плотном сплетении образуются конидиеносцы с конидиями (стадия *Melasmia acerina* LÉVEILLÉ, 1846). Предполагают, что конидии выполняют роль спермаций.

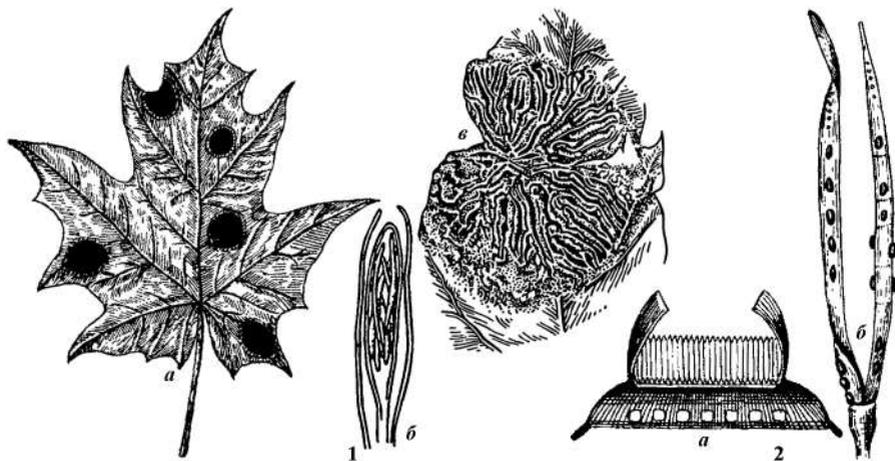


Рисунок 2.71 — Представители порядка Ретисмовых:

1 — *Rhytisma acerinum* (а — поражённый лист клёна с конидиальной стадией *Melasmia acerina*; б — сумка со спорами; в — апотеции в строме); 2 — *Lophodermium pinastri* (а — разрез апотеция; б — апотеции на хвое сосны)

Во второй половине лета конидии исчезают, мицелий уплотняется, стромы чернеют и превращаются в склероций. После зимовки в стромах образуются удлинённые, прямые или изогнутые апотеции, где формируются булавовидные сумки с нитевидными аскоспорами, которые и заражают листья.

Род Лофодермиум (*Lophodermium* CHEVALLIER, 1826) объединяет грибы с погружёнными в ткань растения апотециями, линейными или удлинёнными, раскрывающимися при созревании широкой продольной щелью и отделённые друг от друга чёрточками (рисунок 2.71, 2). В зрелых апотециях образуется слой булавовидных сумок, разделённых нитевидными парафизами и содержащих длинные нитевидные споры.

Известно более 10 видов, из которых наибольшее значение имеет Л. сосновый (*L. pinastri* (SCHRADER) HÖNNEL, 1917), являющийся возбудителем широко распространённой в лесных питомниках болезни шютте — опадение хвои (название происходит от нем. schütten — осыпаться). Он особенно вредоносен и опасен в питомниках, где заражает молодые, восприимчивые к заболеванию сеянцы, вызывая их массовую гибель.

Порядок Трюфелевые (Tuberales). Виды трюфельных образуют крупные клубневидные подземные плодовые тела, замкнутые в зрелом состоянии. Их внутренняя ткань имеет мраморный рисунок. Однако в начальной стадии развития они открытые, блюдцевидные, что позволяет рассматривать их как нетипичные апотеции. Замкнутая форма плодового тела трюфельных связана с их формированием в почве. Снаружи их плодовые тела одеты чёрно-бурой многослойной оболочкой — *перидием*. Сумки, располагающиеся в плодовых телах среди сплетения мицелия слоем или чаще гнёздами, почти шаро- или булавовидные, цилиндрические. В них насчитывается от 2 до 8 спор. Освобождение сумок и аскоспор происходит пассивно, после разрушения перидия и оболочек сумок.

Трюфелевые — облигатные микоризообразователи. Размеры их плодовых тел колеблются от 1 до 10 см в диаметре. Многие виды съедобны. Однако ввести их в культуру не удаётся, так как все трюфельные обязательно должны сформировать микоризу с древесными растениями (рисунок 2.72).

Известно более 100 видов из 8 родов, распространённых преимущественно в зонах тёплого и умеренного климата Евразии и Америки. В России встречаются четыре вида из трёх родов, являющихся микоризообразователями.

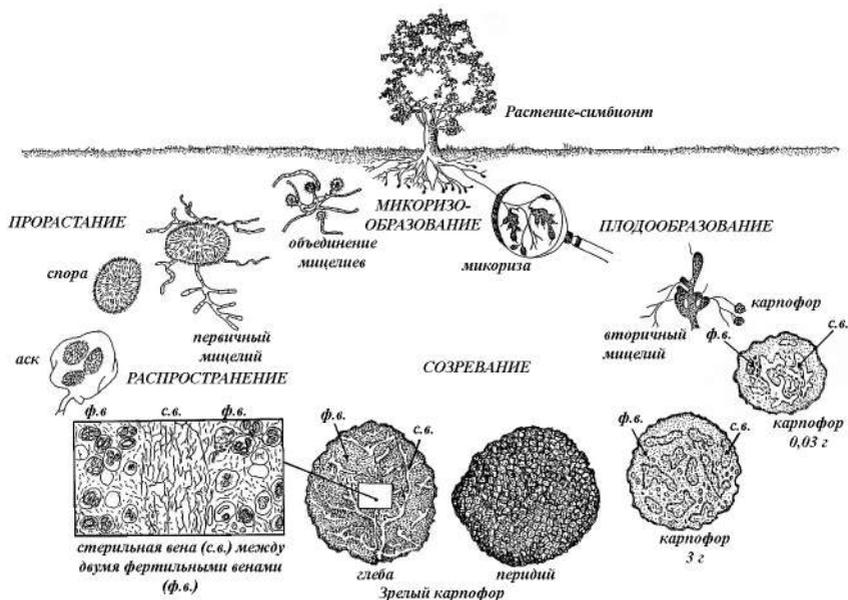


Рисунок 2.72 — Жизненный цикл чёрного трюфеля (*Tuber melanosporum*)

Род Трюфель (*Tuber* P. МІСНЕЛІ, 1729) имеет плодовые тела клубневидной формы, крупные (2—12 см в диаметре, масса достигает 1 кг), мясистые, с гладкой или бородавчатой поверхностью, коричнево-чёрные или беловато-жёлтые. Мякоть рыхлая, губчатая, желтовато-белая, потом пепельно-серая, красно-бурая, с приятным запахом и вкусом, с многочисленными светлыми извилистыми канальцами, в которых формируются 4—6-споровые сумки. Споры овальные, тёмные, шиповатые.

Род включает более 50 видов, в том числе два из них встречаются в России. Плодоносят летом и осенью. Грибы съедобные. Наиболее ценен по вкусовым качествам чёрный, или французский трюфель (*T. melanosporum* VITTAĐINI, 1831), произрастающий на юге Франции, в Италии на известковой, щебнистой почве. Гриб образует микоризу с дубом, буком, грабом. Он столь высоко ценим за вкус и сильный аромат, что на юге Франции его искусственно разводят в специально посаженных для этого дубовых рощах (рисунок 2.73).

На Черноморском побережье Кавказа и в Крыму встречаются летний трюфель (*T. aestivum* VITTAĐINI, 1831) (рисунок 2.74) и зимний трюфель (*T. brumale* VITTAĐINI, 1831), образующие микоризу с теми же древесными породами, но по вкусовым качествам значительно уступающие чёрному трюфелю.

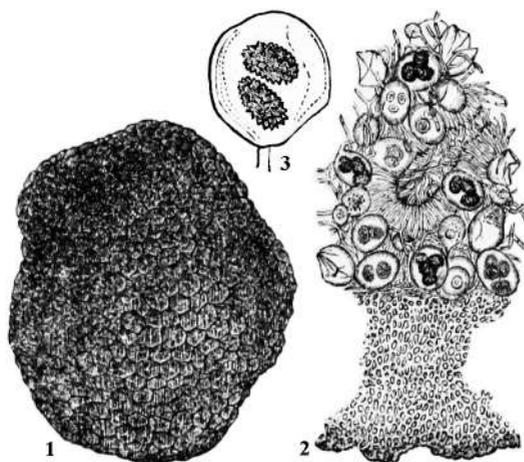


Рисунок 2.73 — Чёрный, или французский трюфель (*Tuber melanosporum*):

1 — съедобное плодовое тело; 2 — его часть, сильно увеличена со спорами на различных стадиях зрелости; снизу внешний корковый слой; 3 — сумка с двумя спорами, ещё более увеличена

Плодовые тела летнего трюфеля (*T. aestivum*) диаметром 2—7 см, перидий плодового тела чёрный с многочисленными многогранными пирамидальными бородавками (рисунок 2.74). Спороносная часть (глеба) коричневатая с густой сетью белых вен. Сумки короткоэллипсоидальные до почти шаровидных, с 1—4 широкоэллипсоидными аскоспорами, орнаментированными крупными многоугольными ячейками. Образует микоризу с дубами.

Род Белый трюфель, или Хойромицес (*Choïromyces* ВИТТАДИНИ, 1831) характеризуется беловатыми или желтоватыми, неправильно-округлой формы с волокнистым перидием плодовыми телами. Мякоть плодового тела вначале белая, при созревании желтовато-буроватая. На срезе мякоти хорошо видны извилистые светлые и тёмные полосы, образуемые внутренними и наружными венами (рисунок 2.75).

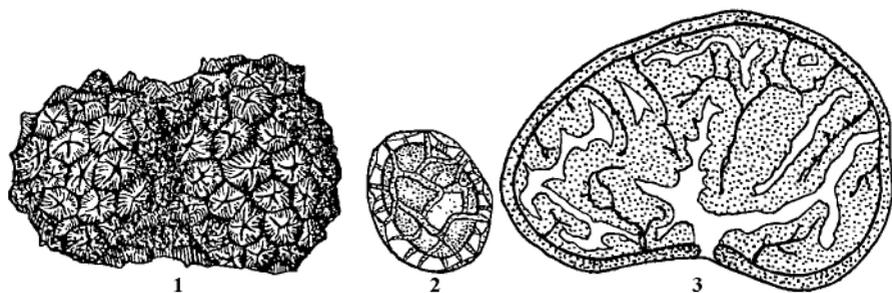


Рисунок 2.74 — Трюфели:

1 — общий вид плодового тела летнего трюфеля (*Tuber aestivum*); 2 — его спора (сильно увеличенная); 3 — разрез через плодовое тело красного трюфеля (*Tuber rufum* Писсо, 1788)

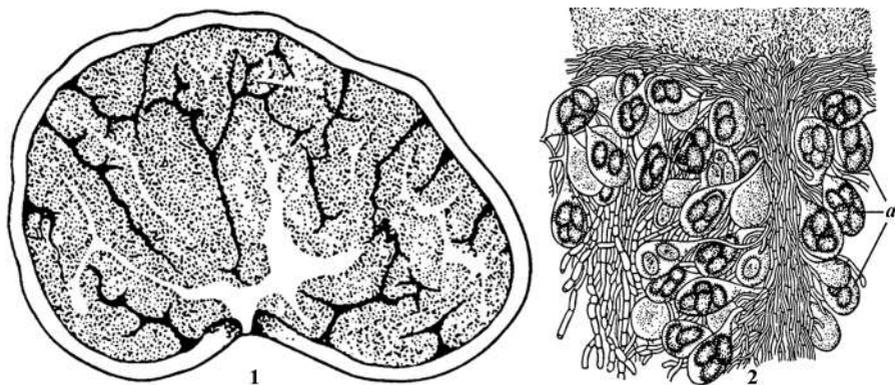


Рисунок 2.75 — Белый трюфель (*Choiromyces venosus*):

1 — разрез плодового тела; 2 — разрез при большом увеличении (*a* — сумки со спорами)

В средней полосе Европейской части России встречается белый трюфель (*Ch. venosus* (FRIES) TH. FRIES, 1909 = *Ch. meandriformis* VITTADINI, 1831). На срезе плодового тела виден гимений с мешковидно-булавовидными сумками, в которых находятся 8 широкоэллипсоидных шиповатых желтоватых аскоспор. Наружные слои плодового тела бесплодны. Гриб образует микоризу с берёзой, осиной, орешником и некоторыми другими деревьями, встречается также в глинистой почве около лугов, сельскохозяйственных полей и газонов. Гриб съедобен, но невысокого качества.

В лесах на территории России широко распространён ещё один вид — трюфель красно-бурый (*Hudnotrya tulasnei* (BERKELEY) BERKELEY & ВРООМЕ, 1846), образующий микоризу с корнями ели.

Плодовые тела трюфеля красно-бурого имеют неправильно-округлую форму, желтовато-коричневатой окраски, с гладким перидием, развиваются в почве на глубине 2—5 см. Сумки с 8 шаровидными шиповатыми аскоспорами.

Класс Локулоаскомицеты (*Loculoascomycetes* = *Dothideomycetes*)

Сумки образуются из аскогенных гиф в особых полостях — *локулах* (от лат. *loculus* — местечко, уголок), возникающих в сплетении мицелия — *аскостроме*, или *псевдомеци*. Оболочки сумок битуникатные, т. е. двуслойные, в каждой локуле может быть по одной или несколько сумок. Настоящие парафизы отсутствуют, и локулы в строме отделены друг от друга участками межсумочной плектенхимы. В случае её разрушения у некоторых локулоаскомицетов остатки ткани

сохраняются между сумками в виде нитевидных структур — *псевдопарафиз*. По форме локула похожа на перитеций, но без собственной оболочки (перидия). Функцию оболочки выполняет ткань стромы, которая сверху разрушается, образуя отверстие (*порус*) для выхода сумок и рассеивания спор. По этой причине их называют ложными плодовыми телами (рисунок 2.76) или псевдо-, тирио-, мирио- или гистеротециями (*псевдотеции* — плодовые тела почти шаровидной формы с многочисленными локулами; *тириотеции* — щитовидные уплощённые плодовые тела; *мириотеции* — подушковидные тела с многими локулами, расположенными в беспорядке; *гистеротеции* — вытянутые в длину плодовые тела, открывающиеся при созревании щелью). Зрелые псевдотеции многих локулоаскомицетов по форме могут быть сходны с плодовыми телами плодосумчатых: клейстотециями, перитециями и апотециями.

Класс объединяет 5 порядков, около 5 000 видов, распространённых по всему земному шару. В России 4 порядка и более 100 видов сапротрофных и паразитных грибов. В основу деления класса на порядки положен тип развития аскостром. Основные порядки: Myriangiales, Dothideales, Pleosporales.

Порядок Мириангиевые (Myriangiales). Аскостромы шаровидные с беспорядочно расположенными в них односумочными локулами. Сумки округлые. Мириангиевые паразиты высших растений и насекомых. Распространены преимущественно в тропиках и субтропиках.

Род **Эльсиное** (*Elsinoë* RABIBORSKI, 1900) относится к порядку Мириангиевых. Виды этого рода являются возбудителями многих болезней сельскохозяйственных растений. Э. малиновый (*E. veneta* JENKINS,

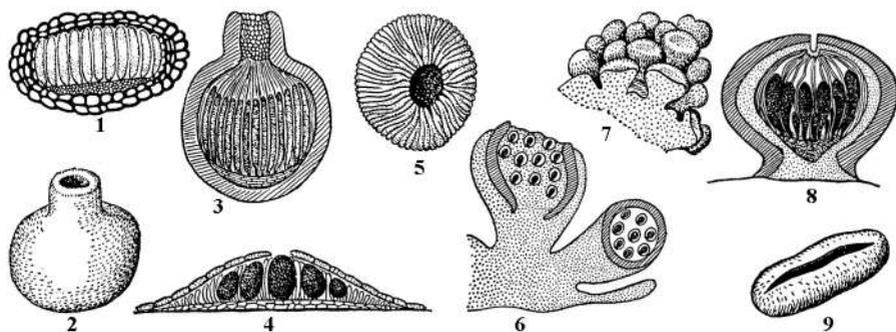


Рисунок 2.76 — Плодовые тела локулоаскомицетов:

1—3 — псевдотеции; 4—5 — тириотеции; 6—7 — мириотеции; 8—9 — гистеротеции

1932) вызывает антракноз малины, проявляющийся в образовании на листьях и молодых побегах серых пятен с пурпурной каймой. На живых растениях развивается конидиальная стадия *Gloeosporium venetum* SPEGAZZINI, 1879, а аскостромы образуются на некротизированных частях стеблей и листьев растений. Э. виноградный (*E. ampelina* SNEAR, 1929) вызывает антракноз винограда, а Э. Фавцетта (*E. fawcettii* BITANCOURT & JENKINS, 1936) — паршу цитрусовых. Э. канавальный (*E. canavaliae* RACIBORSKI, 1900) (рисунок 2.77) на растениях рода Канавалия (*Canavalia*) и других растениях семейства Мотыльковые (Leguminosae).

Порядок Дотидейные (Dothideales). Псевдотеции грибов этого порядка погружены в ткань питающего растения, шаро- или почти грушевидной формы, чёрные, включающие одну или несколько локул. Сумки булавовидные, цилиндрические, почти яйце- или грушевидные, прямые или согнутые, сидячие или на короткой ножке, располагаются в локулах в виде гимениального слоя либо объединены в пучок. У многих представителей между сумками имеются псевдопарафизы. Сумки содержат по 8 аскоспор, которые бывают одноклеточными, с одной или несколькими поперечными перегородками, эллипсо-, короткобулаво-, веретеновидными, почти яйце- или нитевидными, бесцветными, бурыми или оливковыми. Этим грибам свойственно сумчатое и конидиальное спороношение. Сапротрофы на растительных остатках или паразиты высших растений. Для паразитных видов характерно развитие аскостром на опавшей листве, на месте конидиальных спороношений, развивавшихся на живом растении-хозяине.

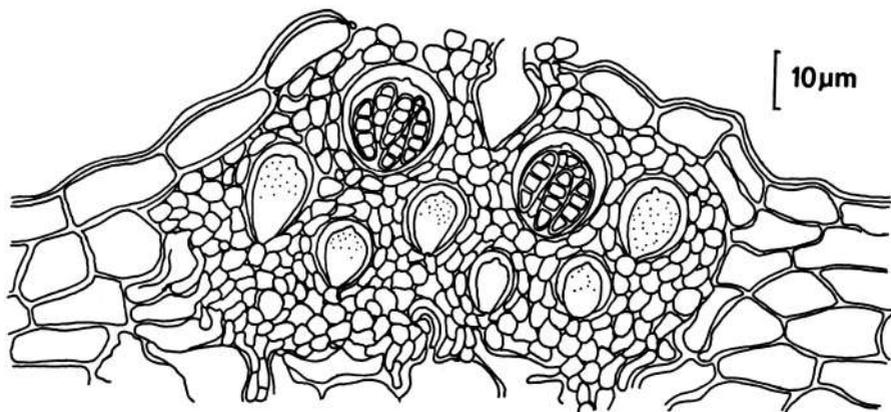


Рисунок 2.77 — *Elsinoë canavaliae*

В порядке 4 семейства, около 3 000 видов, распространённых преимущественно в умеренных зонах Евразии и Северной Америки. В России известно около 40 видов из 10 родов. Многие из них паразитируют на культурных растениях, вызывая такие серьёзные болезни, как парша яблони и груши, церкоспороз винограда, пасмо льна и др.

Род Гигнардия (*Guignardia* VIALA & RAVAZ, 1892) включает важный в хозяйственном отношении вид *G. bidwellii* (ELLIS) VIALA & RAVAZ, 1892 — паразит винограда, вызывающий распространённое заболевание, известное под названием «чёрная гниль» (рисунок 2.78).

Развиваясь на ягодах, листьях и молодых побегах виноградной лозы, гриб образует резко очерченные пятна мёртвой ткани. На них формируется конидиальное спороношение гриба *Phoma uvicola* BERKELEY & M. A. CURTIS, 1873 в виде чёрных пикнид. Поражённые ягоды сморщиваются и чернеют. На отмерших листьях и ягодах после перезимовки в полостях бывших пикнид образуются сумки с аскоспорами. Псевдопарафизы отсутствуют.

Род Микосферелла (*Mycosphaerella* JOHANSON, 1884) включает более 1 000 видов. *M. sentina* (FRIES) J. SCHRÖTER, 1894 (рисунок 2.79)

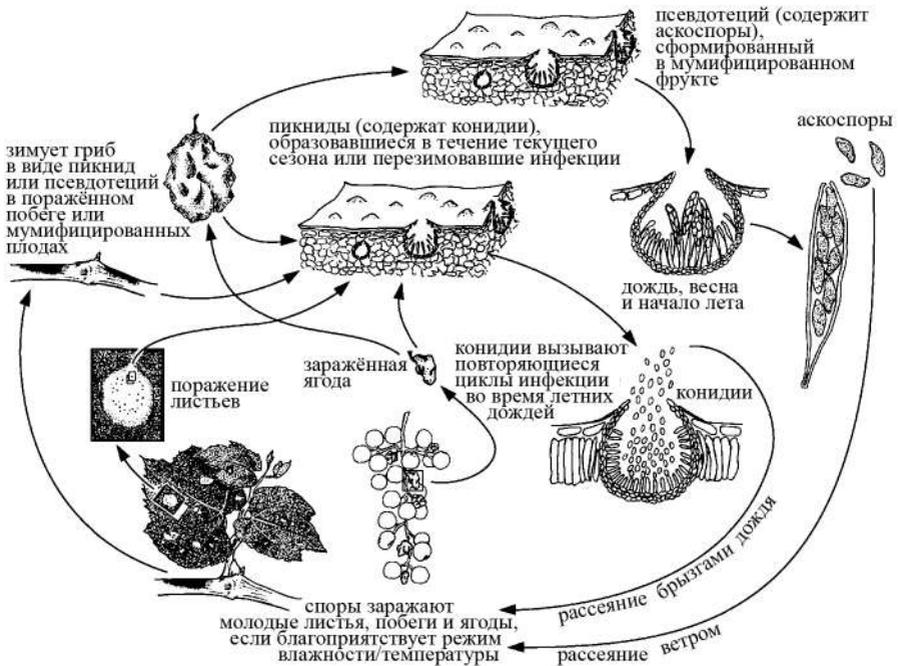


Рисунок 2.78 — Цикл болезни чёрная гниль, вызванной *Guignardia bidwellii*

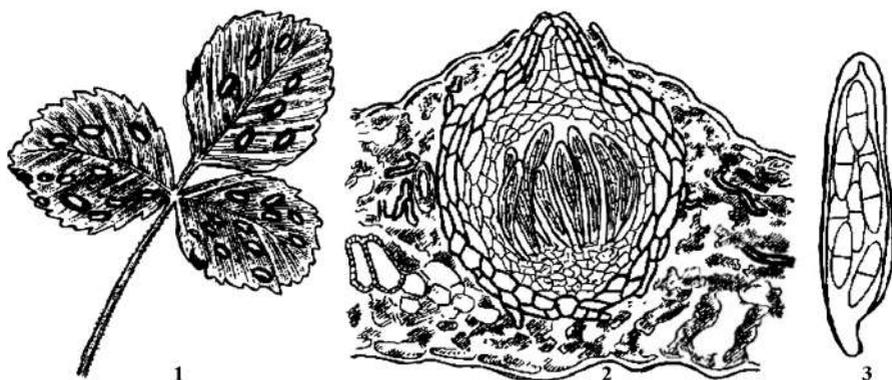


Рисунок 2.79 — *Mycosphaerella fragariae*:

1 — поражённый лист земляники; 2 — псевдотеций; 3 — сумка с аскоспорами

вызывает белую пятнистость листьев груши, *M. fragariae* (TULASNE & C. TULASNE) LINDAU, 1897 — белую пятнистость листьев земляники. Особенно значительный вред приносит гриб *M. linorum* (WOLLENWEBER) GARCÍA-RADA, 1942, вызывающий заболевание пасмо льна. На поражённых листьях и стеблях появляются желтовато-зелёные, позднее буреющие пятна отмирающей ткани. При поражении льна пасмо снижается качество волокна и уменьшается урожай семян.

Льняное волокно становится непрочным, ломким. На живых растениях развивается конидиальная стадия гриба *Septoria linicola* (SPGAZZINI) GARASSINI, 1938 в виде пикнид, а на засохших стеблях льна образуются аскостромы. На территории России сумчатая стадия гриба пока не обнаружена. Заболевание передаётся с помощью семян. Кроме того, инфекция сохраняется и на послеуборочных остатках растений.

Порядок Плеоспоровые (Pleosporales). Аскостромы шаровидные или слегка приплюснутые, часто перитециевидные, тёмноокрашенные. В локулах развиваются несколько сумок, расположенных слоем и псевдопарафизы. Сумки цилиндрические. Аскоспоры с перегородками. Сапротрофы на растительных остатках и паразиты высших растений.

Род Вентурия (*Venturia* SACCARDO, 1882) включает грибы, имеющие чёрные шаровидные псевдотеции, расположенные на листьях растений группами. В каждом из них насчитывается 120—200 булавовидных сумок с 8 двухклеточными спорами оливкового или бурого цвета.

Наибольший интерес представляют В. неравная (*V. inaequalis* (COOKE) G. WINTER, 1875) (рисунок 2.80) с конидиальной стадией *Fusicladium dendriticum* (WALLROTH) FÜCKEL, 1870 вызывает паршу яблони и В. груше-

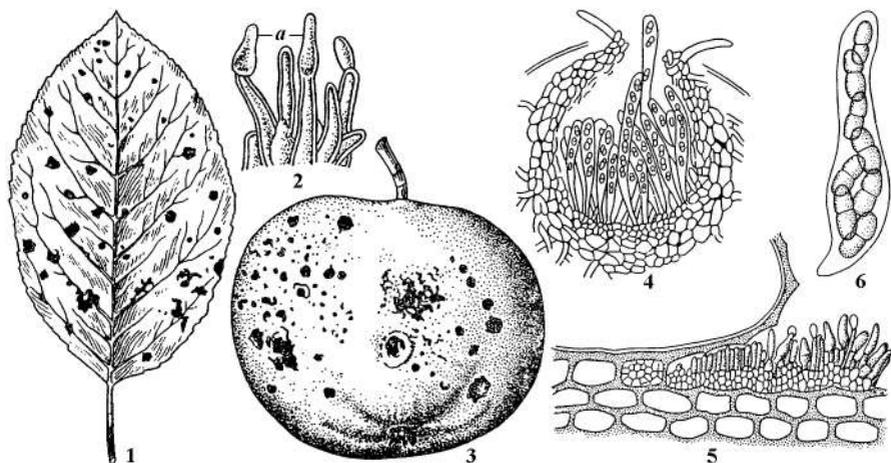


Рисунок 2.80 — *Venturia inaequalis* — возбудитель парши яблони:

1 — поражённый лист яблони; 2 — конидиеносцы с конидиями (a); 3 — поражённое яблоко; 4 — псевдотелий с сумками и аскоспорами; 5 — конидиальное спороношение гриба в тканях хозяина; 6 — сумка со спорами

вая (*V. pirina* ADERHOLD, 1896) с конидиальной стадией — *Fusicladium pirinum* CORDA, 1837 — паршу груши. Они паразитируют на побегах и плодах яблони и груши, вызывая заболевание под названием «парша».

У этих грибов сходные жизненные циклы. На опавших поражённых листьях растений они образуют псевдотелии. Сумки и аскоспоры созревают весной и вызывают первичное заражение растений. В течение лета конидиальная стадия, представленная видами из родов Фузикладидум (*Fusicladium* BONORDEN, 1851) и Фузидиум (*Fusidium* LINK, 1809), обеспечивает получение 8—10 генераций, вызывая массовое заражение растений. На поражённых листьях и плодах образуются бархатистые оливковые пятна конидиального спороношения гриба. При раннем заражении плоды развиваются уродливыми, однобокими, в местах поражения часто растрескиваются, особенно сильно у груши. На побегах вначале образуются небольшие вздутия коры, которые затем разрываются, кора покрывается продольными и поперечными трещинами и шелушится.

Особенности жизненного цикла есть результат коэволюции гриба и высшего растения. Так как гриб почти не нарушает фотосинтетический аппарат хозяина, то дерево продолжает развиваться и плодоносить, способствуя таким образом поддержанию популяций паразитирующего организма.

У плодов, поражённых паршой, снижается урожай и качество. Это заболевание угнетает рост и развитие деревьев, ослабляет их.

Контрольные вопросы

1. Назовите характерные особенности сумчатых грибов.
2. Как происходит развитие сумок и аскогенных гиф у аскомицетов?
3. Какие преимущества обеспечивает аскомицетам образование аскогенных гиф? Какие типы полового процесса характерны для сумчатых грибов?
4. Как происходит рассеивание аскоспор и как это отражается на строении сумок и плодовых тел?
5. Какова смена ядерных фаз в цикле развития сумчатых грибов?
6. Каковы особенности строения, цикла развития и систематического положения тафриновых грибов? Каково их практическое значение?
7. Каким способом размножаются эвросциевые грибы?
8. Каковы особенности строения мицелия и органов бесполого размножения пеницилла и аспергилла?
9. Чем отличаются мучнисторосяные грибы от пероноспорных (ложномучнисторосяных)?
10. Как происходят размножение и перезимовка мучнисторосяных грибов? Каково их практическое значение? Каков цикл развития и практическое значение спорыньи? Что такое строма у грибов и каково её биологическое значение?
11. Охарактеризуйте, что такое клейстотеций, перитеций и апотеций.
12. Какова особенность плодовых тел грибов порядка Erysiphales?
13. Что такое гимений и как осуществляется рассеивание спор у дискомицетов?
14. Каковы особенности вскрывания сумок у дискомицетов?
15. Охарактеризуйте циклы развития ритизмы, монилии и склеротинии. Каковы меры борьбы с ними?
16. Каковы характерные особенности локулоаскомицетовых грибов?
17. Виды какого рода из порядка Мириангиевых являются возбудителями многих болезней сельскохозяйственных растений?
18. Охарактеризуйте цикл развития видов рода Вентурия и назовите растения, на которых паразитируют эти грибы.

2.9 Отдел Базидиомикота (Basidiomycota)

Базидиомикота — грибы с клеточным мицелием, объединяющие около 30 тыс. видов. Клеточная стенка состоит из хитина и глюканов, у некоторых — маннана, обычно ламеллярная, многослойная и электроннопроницаемая. Кроме типичного клеточного мицелия, у некоторых групп и видов встречается дрожжеподобная стадия. Для большинства базидиомикота характерна особая *долиповая* клеточная перегородка (септа), имеющая трубчатое расширение у поры, с обеих сторон прикрытой *поровыми колпачками* или *парентосомами*. Виды, не образующие телеоморф (базидий), но имеющие мицелий с пряжками и долиповыми септами, включаются в этот отдел. Половое спороношение — экзогенные базидиоспоры, сидящие на особых образованиях *базидиях* (от греч. *basídion* — фундамент), или *мейоспорангиях*, возникающих в результате полового процесса (рисунок 2.81).

Половые органы у базидиальных грибов не образуются. Половой процесс, в основном *соматогамия*, осуществляется путём слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор.

У гомоталлических видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталлических, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков «+» и «-» (рисунок 2.81).

При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары — дикарионы, которые затем синхронно делятся. Такой дикариотичный мицелий базидиальных грибов может существовать длительное время, пронизывая субстрат: почву, древесину, стебли и листья растений-хозяев у фитопатогенных видов. Многолетний мицелий характерен для трутовиков, рас-



Рисунок 2.81 — Цикл развития шляпочного гриба

тущих на деревьях, для многих шляпочных грибов — почвенных или подстилочных сапротрофов, для микоризных грибов. Из дикариотичного мицелия сложены и плодовые тела базидиальных грибов, например многочисленные трютовки или шляпочные грибы (см. рисунок 2.81).

У большинства видов базидиальных грибов дикариотичный мицелий имеет *пряжки* — особые клетки, находящиеся у поперечных перегородок клеток мицелия. Пряжка гомологична крючку аскогенной гифы и выполняет ту же функцию, восстанавливая двудерность клетки, от которой отделилась материнская клетка базидии.

Базидии образуются на концах дикариотичных гиф из двудерных клеток следующим образом. У перегородки, отделяющей апикальную клетку дикариотичной гифы, начинает формироваться пряжка в виде небольшого бокового выроста (рисунок 2.82, 1—3). Вскоре после этого одновременно делится пара ядер дикариона, причём оси веретён деления лежат на одном уровне вдоль клетки (рисунок 2.82, 3). В результате деления в клетке образуются четыре ядра. Сама клетка также делится, и одна пара несестринских ядер остаётся в верхней, материнской клетке — базидии. В дальнейшем эти ядра сливаются, и диплоидное ядро делится редуционно. Сама клетка обычно вытягивается, образуя базидию (рисунок 2.82, 5—9). На её вершине формируются выросты — *стеригмы* (от греч. *sterigma* — подпора), которые, вздуваясь на конце, развиваются в *базидиоспоры* (рисунок 2.82, 9—10).

В каждую базидиоспору через узкий просвет стеригмы проникает по одному ядру. В типичных случаях на каждой базидии формируется четыре базидиоспоры. При созревании споры отбрасываются от сте-

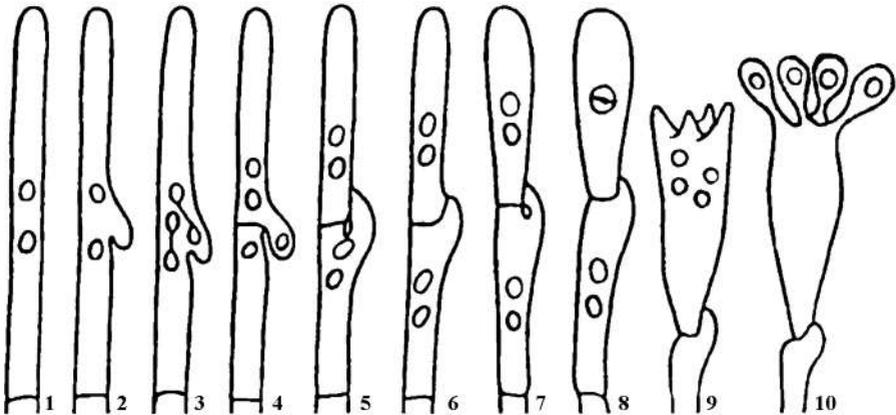


Рисунок 2.82 — Схема развития базидии и базидиоспоры

ригмы на небольшие расстояния. Поэтому их называют *баллистоспорами*. В основе отбрасывания, как и в случае выбрасывания аскоспор из сумок, лежит процесс, основанный на гидролизе гликогена. В результате в созревающей базидии повышается тургорное давление, которое через очень узкий канал стеригмы передаётся базидиоспоре, в результате она получает незначительный по силе толчок и отбрасывается всего на несколько десятых миллиметра.

У части видов базидиомицота формируются *статиспоры* (от греч. *statós* — стоящий, неподвижный и *спора*), освобождающиеся без активного отделения от базидии после её разрушения (например, в группе порядков Гастеромицеты).

Из оставшейся после формирования базидии пары ядер одно остаётся в нижней клетке-ножке, а второе попадает в боковой вырост — пряжку, ещё не отделённую перегородкой от материнской клетки базидии (см. рисунок 2.82, 2). В дальнейшем пряжка отделяется перегородкой от материнской клетки базидии, и вершина её, загибаясь книзу, прирастает к клетке-ножке. Между ними образуется отверстие, через которое ядро из пряжки переходит в клетку-ножку, восстанавливая её двуядерность (см. рисунок 2.82, 3—6). Благодаря этому клетка-ножка способна к дальнейшему функционированию: она может развивать дикариотичный мицелий и новые базидии, как описано выше. Таким образом, в цикле развития базидиальных грибов преобладает дикариотичная фаза (см. рисунок 2.81). Гаплоидная фаза короткая: это базидиоспоры и мицелий, выросший из них и существующий короткий период. Таким образом, базидию можно рассматривать как орган, гомологичный сумке аскомицота.

Базидии с базидиоспорами могут развиваться прямо на мицелии. Но у большинства базидиомицетов они возникают на поверхности или внутри плодовых тел — *базидиом*, очень разнообразных по форме, консистенции и окраске. Они бывают паутинистыми, плотно-войлочными, кожистыми, деревянистыми, мягко мясистыми. Имеют форму плёнок, корочек, могут быть булавовидными, копытообразными или состоять из шляпки и ножки. Спороносный слой плодового тела — *гимений* (от греч. *γυμῆν* — плёнка, кожа) — у более примитивных видов располагается на верхней, а у более высокоорганизованных видов — на нижней стороне плодового тела.

Гимений базидиальных грибов состоит из базидий с базидиоспорами и базидиол (молодые или недоразвитые базидии). Это стерильные клетки, отделяющие базидии друг от друга и предохраняющие бази-

диоспоры от слипания. У некоторых видов в гимении имеются *цистиды* — крупные клетки, возвышающиеся над гимениальным слоем. Они защищают гимений и, особенно базидии, от давления сверху. Форма цистид для многих видов постоянна и часто служит систематическим признаком (рисунок 2.83).

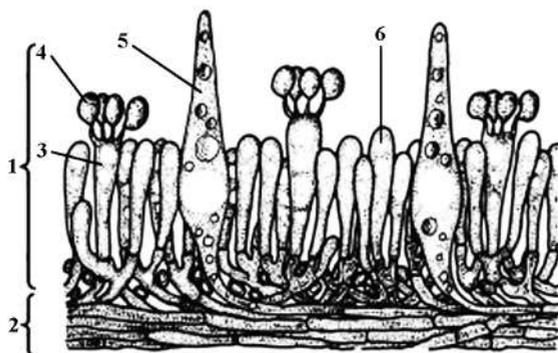


Рисунок 2.83 — Гимений базидиального гриба:

- 1 — гимениальный слой; 2 — субгимений;
3 — базидия; 4 — базидиоспора; 5 — цистиды;
6 — базидиола

Поверхность плодового тела, несущая гимений, называется *гименофором* (от греч. *hymē'n* — плёнка, кожа и *phorós* — несущий). У низших представителей он гладкий, у более высокоорганизованных имеет форму зубцов, трубочек, пластинок. Общая эволюция плодовых тел базидиомицетов происходила, во-первых, благодаря увеличению общей поверхности гименофора и, соответственно, площади гимения за счёт возникновения на нём шипов, складок и т. д., что приводило к увеличению числа базидиоспор, и, во-вторых, перемещению гименофора с гимением на нижнюю сторону плодового тела, что способствовало предохранению базидий с базидиоспорами от механических повреждений, попадания избытка влаги и т. д.

В закрытых плодовых телах сформированный гимений часто не образуется, а базидии имеют разнообразную форму и разное расположение спор (например, по бокам базидии), что связано с отсутствием активного отбрасывания базидиоспор. В этом случае они освобождаются после разрушения базидии и оболочки плодового тела.

Базидиоспоры имеют эллипсоидную, овальную или шаровидную форму, а их поверхность может быть гладкой или иметь определённую скульптуру (рисунок 2.84). Окраска базидиоспор — от бесцветной, бледно-жёлтой или розовой до тёмно-фиолетовой и чёрной — определяет и окраску гименофора зрелого плодового тела. Например, белые споры сыроежек определяют белый цвет их пластинок, а тёмно-коричневые споры шампиньонов — коричневый цвет зрелых пластинок грибов. Собранные в виде спорового отпечатка на бумаге споры шляпоч-

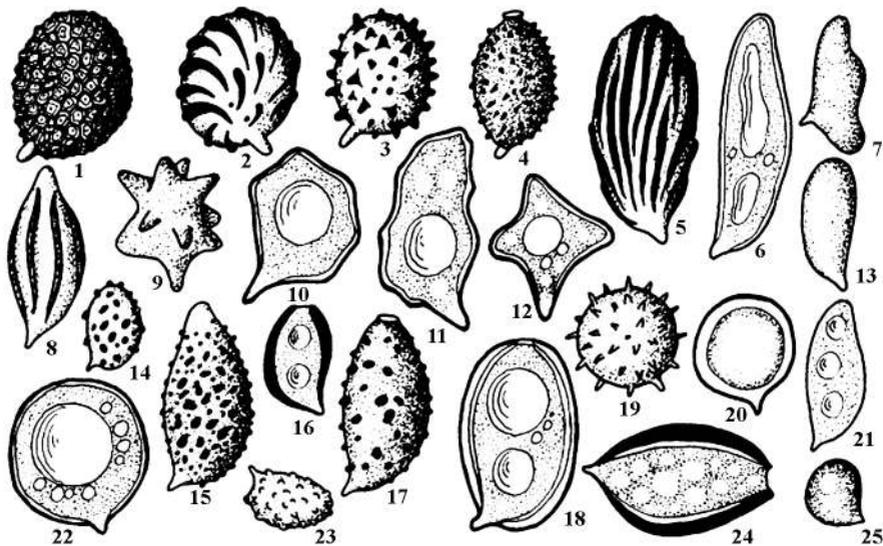


Рисунок 2.84 — Споры группы агарикальных грибов (Agaricales s. l.):

1 — шишкогриб клочковато-ножковый (*Strobilomyces floccopus*); 2 — млечник жгучемлечный (*Lactarius pyrogalus*); 3 — сыроежка буреющая, селёдочная (*Russula xerampelina*); 4 — псатирелла бархатистая (*Psathyrella velutina*); 5 — *Boletellus floriformis*; 6 — подберёзовик обыкновенный (*Leccinum scabrum*); 7 — лепиота, чешуйница зернистая (*Lepiota subgranulosa*); 8 — клитопилус подвишень (*Clitopilus prunulus*); 9 — волоконница звёздчато-споровая (*Inocybe asterospora*); 10 — розовопластинник щитовидный (*Entoloma clypeatum*); 11 — розовопластинник Бабингтона (*Entoloma babingtonii*); 12 — розовопластинник шишковато-споровый (*Entoloma staurospora*); 13 — лепиота, чешуйница белая (*Lepiota alba*); 14 — лейкопаксиллус парадоксальный (*Leucopaxillus paradoxus*); 15 — ольховница ивовая (*Alnicola salicis*); 16 — строфария украшенная (*Stropharia coronilla*); 17 — панеолина сенокосная (*Paneolina foenicicii*); 18 — гриб-зонтик высокий (*Macrolepiota procera*); 19 — лаквица лаковая (*Laccaria laccata*); 20 — поплавок серый (*Amanitopsis vaginata*); 21 — кантарелулла выпуклая (*Cantharelulla umbonata*); 22 — удемансиелла канареечно-жёлтая (*Oudemansiella canarii*); 23 — леписта, рядовка лиловоногая (*Lepista saeva*); 24 — навозник нечистотный (*Coprinus sterquilinus*); 25 — рядовка белая (*Tricholoma album*)

ных грибов и трутовиков позволяют определить их цвет, что является для многих родов важным систематическим признаком (рисунок 2.85).

Конидиальные спороношения у базидиальных грибов встречаются относительно редко. Они могут развиваться на гаплоидном и на дикариотичном мицелиях, но не достигают того обилия и разнообразия, которое характерно для сумчатых грибов.

По строению базидии бывают трёх типов (рисунок 2.86). Одноклеточная цилиндрическая или булавовидная базидия называется х о -

лобазидия (от греч. *hólos* — полный, весь и *базидия*).

Базидия может состоять из двух частей: нижней расширенной — *гипобазидии* и верхней — *эпибазидии*, являющейся её выростом. Эпибазидия часто состоит из 2 или 4 част-

тей, и некоторые из них отделены от гипобазидии перегородкой. Такая сложная базидия называется *гетеробазидией* (от греч. *héteros* — иной, другой и *базидия*), или *фрагмобазидией* (от греч. *phragmós* — перегородка и *базидия*).

Третий тип — базидия, формирующаяся из толстостенной покоящейся клетки *телиоспоры* — *телиобазидия*.

По типу развития и строения базидий базидиальные грибы в настоящее время разделяют на три класса, что достаточно близко соответствует современным данным геносистематики, подтверждающим наличие в отделе *Basidiomycota* трёх монофилетических групп: *Basidiomycetes*, *Urediniomycetes* и *Ustilaginomycetes*.

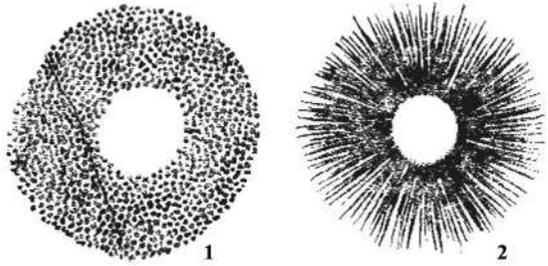


Рисунок 2.85 — Споровые отпечатки грибов с трубчатым (1) и пластинчатым (2) гименофорами

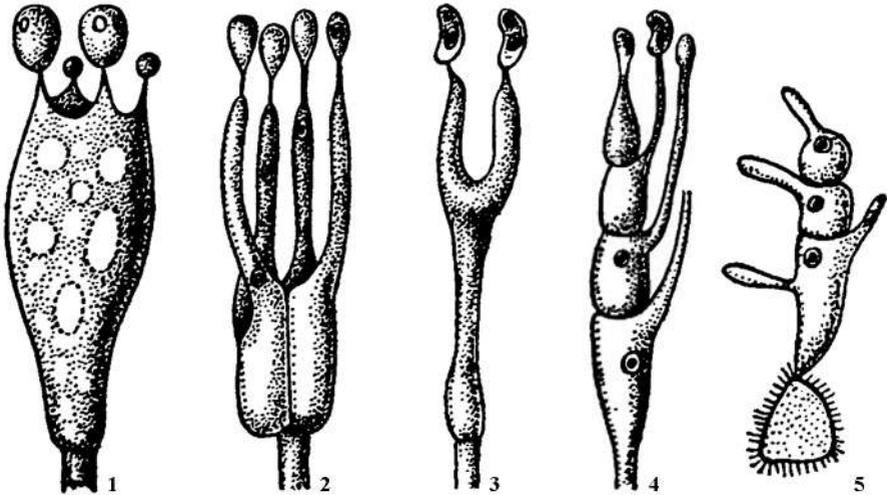


Рисунок 2.86 — Типы базидий:

1 — холобазидия; 2—4 — гетеробазидии; 5 — телио-, фрагмобазидия

Класс Базидиомицеты (Basidiomycetes)

В классе Basidiomycetes половой процесс — соматогамия; часто образуются макроскопические плодовые тела (базидиомы). Сапротрофы, симбиотрофы (микоризные грибы) или паразиты растений. Базидиоспоры могут освобождаться активно — баллистоспоры или отбрасываться пассивно — статиспоры. Пряжки имеются, реже отсутствуют. Гифы с долиповыми септами и парентесомами. В разных системах класс, включающий от 15 до 32 порядков, подразделяется на два подкласса.

Представители подкласса Homobasidiomycetidae имеют булаво-видную или цилиндрическую, урновидную или вильчатую базидию, лишённую внутренней перегородки (одноклеточную). Базидиоспоры обычно прорастают в мицелий или размножаются делением или почкованием, образуя студенистые структуры. Подкласс включает почвенные сапротрофы, ксилотрофы, микоризные грибы и реже микопаразиты, содержит 15—27 порядков.

В подклассе Heterobasidiomycetidae базидиоспоры обычно при прорастании размножаются делением или почкованием или образуют конидии. Базидии или их стеригмы видоизменены, часто имеют вертикальную или поперечную перегородку (фрагмобазидия). Такая сложная по строению базидия состоит из эпи- и гипобазидии. При этом материнская клетка базидии обычно не разрастается. Появляется вырост, куда переходят гаплоидные ядра, а затем он может делиться перегородками. Это ксилотрофы или микопаразиты. Подкласс включает 3—5 порядков.

Подкласс Гомобазидиомицеты (Homobasidiomycetidae)

Подкласс объединяет грибы с неразделённой одноклеточной булаво-видной или цилиндрической базидией, располагающейся на поверхности или внутри плодовых тел. В соответствии с этим и особенностями строения гименофора среди гомобазидиомицетов выделяют три условных линии: афиллофороидные, агарикоидные и гастероидные (гастеромицеты) гомобазидиомицеты. Две первые линии традиционно объединяют в группу гименомицеты.

Гименомицеты (Hymenomycetidae)

Гименомицеты — самая большая по числу видов и наиболее известная среди базидиальных грибов группа, включающая более 12 тыс. видов. То, что обычно называют грибами, в большинстве случаев — плодовые тела гименомицетов, вегетативная часть которых — грибница — находится в субстрате (почве, древесине и т. д.).

Базидии соединены в тесный палисадный слой — гимений, расположенный на поверхности плодовых тел. Он может быть открытым или пер-

воначально прикрытым покрывалом, в виде плёночки из стерильных гиф, но к моменту созревания и отбрасывания базидиоспор он всегда открыт.

Поверхность плодовых тел, несущая гимений, — гименофор. Он разнообразен по форме: гладкий или с различными выростами в виде шипов, складок, трубочек, пластинок, увеличивающих его общую поверхность. Типы гименофора имеют важное значение в систематике гименомицетов.

Гименофор с гимением на поверхности плодовых тел является определяющим признаком гименомицетов. Плодовые тела гименомицетов также разнообразны по окраске, консистенции, форме. Среди них есть однолетние, например, большинство мягких мясистых плодовых тел шляпочных грибов. Время их образования — от нескольких часов, например, у мелких видов рода Навозник (*Coprinus* PERSOON, 1797) до 10—14 суток у некоторых видов рода Болетус (*Boletus* LINNAEUS, 1753), куда относится белый гриб (*Boletus edulis* BULLIARD, 1782).

Многолетние деревянистые плодовые тела имеют многие трутовые грибы, развивающиеся как сапротрофы или паразиты на деревьях, например трутовик обыкновенный (*Fomes fomentarius* (LINNAEUS) FRIES, 1849), формируется на мёртвых стволах берёз, осин и других деревьев (см. рисунок 2.94). Гимений у них образует споры в течение всего вегетационного периода. Трубочки гименофора нарастают ежегодно и функционируют в течение нескольких лет. Возраст отдельных плодовых тел некоторых трутовиков может составлять 80 лет, а диаметр копытообразного плодового тела может достигать 50 см. Размеры плодовых тел гименомицетов колеблются в зависимости от вида: от 0,2—0,5 см в диаметре шляпки у мелких шляпочных грибов и до 72 см в диаметре и массе 20 кг у гриба-барана (*Grifola frondosa* (DICKSON) GRAY, 1821) из семейства Трутовиковых (Polyporaceae).

Споры гименомицетов распространяются в основном ветром — токами воздуха. Это в особенности относится к трутовиковым, плодовые тела которых обычно находятся на деревьях, сравнительно высоко над поверхностью земли. В распространении базидиоспор мясистых плодовых тел шляпочных грибов принимают участие и животные — обитающие в почве личинки и взрослые насекомые, слизи и некоторые млекопитающие (лоси, олени, белки), которые используют эти плодовые тела в пищу. При этом споры грибов проходят через пищеварительный тракт животных неперевавшими и выбрасываются с экскрементами уже в другом месте. В этом случае биологическая роль мясистых плодовых тел отчасти может быть сопоставлена с ролью сочного околоплодника у высших растений.

Гименомицеты растут на почве, деревьях и разнообразных растительных остатках. Грибница обычно равномерно и центробежно разрастается в субстрате, а на его поверхности формируются плодовые тела. Этим объясняется образование, в основном у луговых шляпочных грибов, так называемых «ведьминых кругов» или «ведьминых колец», когда плодовые тела располагаются по кругу (рисунок 2.87).



Рисунок 2.87 — «Ведьино кольцо»

По размерам они могут достигать нескольких десятков метров. С учётом скорости роста грибница по радиусу в год, которая составляет в зависимости от условий и вида гриба от 8 до 50 см в год (в среднем около 10 см), можно вычислить приблизительный возраст отдельных колец, который может составлять 100 лет. «Ведьины круги» образуют некоторые виды шампиньонов, например, шампиньон обыкновенный (*Agaricus campestris* LINNAEUS, 1753), луговой опёнок (*Marasmius oreades* (VOLTON) FRIES, 1836) и некоторые другие гименомицеты, в основном почвенные сапротрофы.

Гименомицеты широко распространены по всему земному шару от о. Шпицберген в Заполярье до Огненной Земли в южном полушарии. Столь широко представлены они и в самых различных биоценозах: в лесу, на лугах, в степях, в тундре и т. д.

Гименомицеты условно можно разделить на две группы: *непластинчатые*, или *афиллофороидные*, имеющие разнообразные плодовые тела с гименофором различного типа — гладким, складчатым, шиповатым, трубчатым; *пластинчатые*, или *агарикоидные*, плодовые тела которых имеют гименофор в виде пластинок и почти всегда состоят из шляпки и ножки. Сходны с ними виды с мягко-мясистыми плодовыми телами и трубчатым гименофором, легко отделяющимся от мякоти шляпки, т. е. её стерильной части (белый гриб — *Boletus edulis*, подосиновик красный — *Leccinum aurantiacum* (BULLIARD) GRAY, 1821 и др.). Трубчатый гименофор этих грибов по своему происхождению связан с пластинчатым. Эти грибы иногда выделяют в самостоятельный порядок Болетовых (Boletales). Обе группы полифилетичны, не имеют определённого таксономического статуса.

Группа Афиллофороидные гименомицеты

Представители группы характеризуются разнообразными по форме, консистенции и микроскопическому строению базидиомами и разнообразным по форме гименофором, кроме пластинчатого. В случае наличия трубчатого гименофора трубочки не отделяются от стерильной части плодового тела.

Афиллофороидные гименомицеты распространены во всех природных зонах и особенно широко представлены в лесах, где являются основными разрушителями древесины. Большинство из них — сапротрофы. Часть видов паразитирует на живых деревьях.

Группа включает 9—11 порядков, выделяемых по комплексу признаков, среди которых основными являются форма и строение гименофора и плодового тела, некоторые микроскопические признаки, например, наличие щетинок в гимении, тип гифальной системы, а также материалы геносистематики.

Порядок Телефоровые (*Thelephorales*). Гименофор гладкий. Плодовые тела чаще кожистой консистенции, разнообразной формы, наиболее типичны вееровидные, черепитчато расположенные. Растут на мёртвой древесине и валежнике.

Род **Телефора** (*Thelephora* ЕНННАРТ ex WILLDENOW, 1787) имеет плодовые тела вееровидной, лопастной, лапчато- или пальмовидно-разветвлённой формы, воронковидные, иногда распростёртые, часто с рассечёнными краями, сидячие или с ножкой. Большинство они коричневого цвета, мягкокожистые или кожистые. Поверхность гименофора гладкая или неровная бугристая.

Сапротрофы встречаются на почве, симбиотрофы. В России распространены пять видов рода Телефора.

На валежнике, полупогружённом в почву, в сухих сосновых лесах часто встречаются розетки *T.* наземной (*Th. terrestris* ЕНННАРТ, 1787) (рисунок 2.88). Её плодовые тела раковинчатой или почти воронковидной формы, поверхность кожистая, тёмно-коричневого цвета, с бугорчатым сероватым гименофором. Когда плодовое тело образуется рядом с сеянцем сосны (или какого-либо другого дерева), оно может его обволакивать, что приводит к его гибели. Гриб не является паразитом. Сеянец для него является опорой. Тем не менее в лесных питомниках этот гриб может вызывать серьёзные повреждения.

При отсутствии подходящей опоры гриб может образовать распростёртые плодовые тела на нижней стороне валежных веток или даже небольших камней.

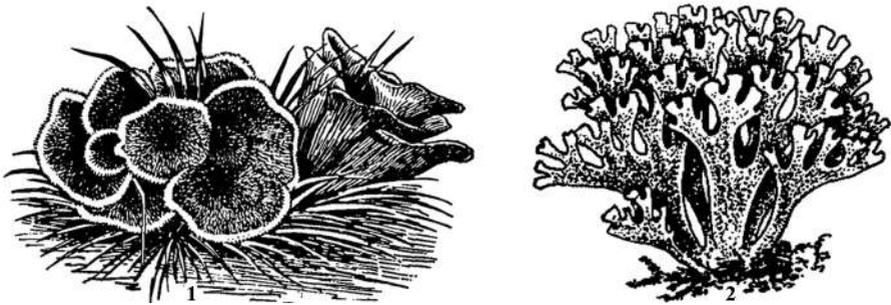


Рисунок 2.88 — Плодовые тела представителей рода Телефора (*Thelephora*):

1 — наземная (*Th. terrestris*); 2 — пальмовидная (*Th. palmata*)

Т. пальмовидная, или пальчатая (*Th. palmata* (SCOPOLI) FRIES, 1821) (рисунок 2.88), — сапротроф, распространен на почве в хвойных лесах. Плодовые тела на ножке 1,0—1,5 см длиной, 0,2—0,5 см толщиной, состоят из нескольких плоских, пальмовидных ветвей или лопастей с рассечённым краем, кожистой структуры, беловатого, затем шоколадно-коричневого цвета. Гимений покрывает всю поверхность ветвей. Ткань с неприятным запахом, сохраняющимся при высушивании. Встречается нечасто в июле-октябре во всех лесных зонах.

Род Саркодон (*Sarcodon* QUÉLET ex P. KARSTEN, 1881) имеет мясистые плодовые тела довольно больших размеров, шляпки нередко до 20 см в диаметре. Грибы растут на почве в хвойных и смешанных лесах.

Наиболее распространённый на территории России вид — С. черепитчатый (*S. imbricatus* (LINNAEUS) P. KARSTEN, 1881) (рисунок 2.89). Шляпка 5—20 см в диаметре, коричневого цвета, покрытая крупными, более тёмными, черепитчато расположенными чешуйками. Шипы до 7 мм длиной, светло-коричневые. Ткань горьковатая. Гриб встречается с сентября в хвойных (особенно сосновых) лесах, иногда в большом количестве. Молодые плодовые тела съедобные, но маловкусные.



Рисунок 2.89 — Плодовые тела грибов рода Саркодон (*Sarcodon*):

1 — саркодон черепитчатый (*S. imbricatus*);
2 — саркодон светло-бурый (*S. fuligineoalbus*)

Аналогичные плодовые тела, но нередко с пурпуровым оттенком и покрытые только едва заметными чешуйками имеет *S. лощённый* (*S. laevigatus* (SWARTZ) P. KARSTEN, 1881). Встречаются совсем гладкие плодовые тела. Растёт в сосновых лесах с июля по сентябрь.

Третий близкий вид — *S. светло-бурый* (*S. fuligineoalbus* (J. C. SCHMIDT) QUÉLET, 1886) (рисунок 2.89) — имеет шляпку несколько меньших размеров (до 10 см в диаметре). Поверхность голая, вначале беловатого, затем от кремового до грязно-охряного цвета. В отличие от большинства видов светло-бурая ткань этого саркодона приобретает при высыхании сильный запах кумарина (напоминает запах сушёных корней цикория). Гриб распространён в сосновых лесах, где произрастает с конца лета до начала осени.

Порядок Ежовиковые, или Герициевые (*Hericiales*). Плодовые тела разнообразны по форме (коралловидные, в виде корочек или шляпки с ножкой). Гименофор шиповатый или зубчатый. В основном — почвенные сапротрофы или встречаются на гнилой древесине.

Род **Герициум** (*Hericium* PERSOON, 1794) имеет плодовые тела мясистые по структуре, древовидно разветвлённые, по форме иногда желвакообразные или состоящие из черепитчато расположенных, сросшихся у основания лопастей (шляпок), сидячие или на короткой ножке, как исключение распростёртые, распростёрто-отогнутые или в виде полукруглых шляпок; белого, желтоватого или с розовым оттенком, в сухом состоянии с поверхности иногда рыжеватого цвета.

Шипы гименофора обычно свисающие, различной длины.

В гимениальном слое имеются цистиды (глеоцистиды, схизоцистиды, цистиды). Базидиоспоры и схизоспоры по форме от широко эллипсоидальных до почти округлых, с одной большой каплей, амилоидные (за исключением Г. Шестунова (*H. schestunovii* (NIKOLAEVA) NIKOLAEVA, 1961)).

В России распространены восемь видов, произрастающих на стволах и на валежной древесине. Ежовик коралловидный (рисунок 2.90), или Г. ветви-



Рисунок 2.90 — Герициум коралловый (*Hericium coralloides*)

стый, или Г. коралловый, или Г. решётчатовидный (*H. coralloides* (SCOPOLI) PERSON, 1794) растёт на гниющей древесине. Плодовое тело в ширину составляет до 15—30 см и в высоту — до 30 см, древовидно разветвлённое, кустистое, иногда у основания желвакообразное, мясистой консистенции, затем твердеющее; белого, при высыхании желтоватого цвета. Ткань мясистая, твердеющая при высыхании, белая, позднее слегка желтоватая. Шипы покрывают ветви почти до самого их основания, обычно по бокам, в свежем состоянии белые, затем кремовые с розоватым оттенком, буреющие при высыхании.

Растёт на пнях и валежных стволах лиственных пород, преимущественно берёзы, реже бука, вяза, ольхи, дуба, липы, осины, в смешанных и лиственных, изредка хвойных лесах. Плодоношение происходит в июле-сентябре. Редкий вид, включённый в список охраняемых видов в Красную книгу России.

Порядок Трутовиковые, или Полипоровые (Polyporales). Большой порядок, включающий виды с гименофором разного типа: гладкий (сем. Ramariaceae и Sparassidaceae), лабиринто-сетчатый или бугорчатый (Meruliaceae), трубчатый или ячеистый (Polyporaceae), лабиринтовидный с переплетающимися складками (Fomitopsidaceae) и др.

Семейство Рогатиковые (Ramariaceae). Гименофор гладкий, покрывает большую часть плодового тела. Плодовые тела булавовидной, цилиндрической или коралловидно-разветвлённой формы, в основном мясисто-хрящеватой консистенции, однолетние. По окраске представлены разными оттенками жёлто-оранжевого, реже красного, лилового или бурого цвета. Большинство из них — сапротрофы (почвенные, подстилочные или встречаются на гнилой древесине).

Род Рамария (*Ramaria* HOLMSKJOLD, 1790) включает виды с небольшими или крупными (до 20 см высотой), сильно разветвлёнными плодовыми телами коралловидной, разветвлённо-радиальной в две стороны или более формы, интенсивно окрашенные в жёлтые, оранжевые, розовые, красные цвета, изредка беловатые. Концы веточек притуплённые, заострённые или гребневидные (рисунок 2.91). Ткань мясисто-волокнистая, мягко-кожистая, жёсткая или студенистая, ломкая, иногда окрашивается в местах излома или при прикосновении в винно-красный, буроватый или синеватый цвет. Ножка слабо дифференцирована, толстая, кожистая, гладкая, иногда морщинистая. Споры эллипсоидные, веретеновидные или цилиндрические, гладкие, шероховатые, мелкобородавчатые или шиповатые.

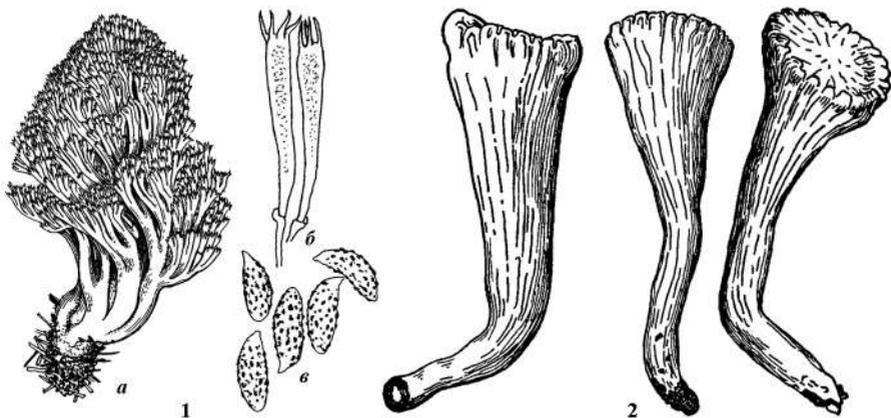


Рисунок 2.91 — Представители Рогатиковых (Ramariaceae):

1 — рамария жёлтая, или «грибная лапша» (*Ramaria flava*) (a — плодовое тело; б — базидии; в — споры); 2 — плодовые тела рогатика усечённого (*Clavariadelphus truncatus*)

Около 30 видов встречаются на почве или гниющей древесине в лесах.

Плодовые тела Р. жёлтой (*R. flava* (SCHÄFFER) QUÉLET, 1888) (рисунок 2.91) с хорошо развитым основанием и толстыми нижними ветвями, верхние сильно ветвятся, мелкие и плотно расположены. Плодовые тела крупные, высотой достигают 10—20 см. Окрашены в лимонно-жёлтые или серно-жёлтые тона, с возрастом становятся более блёклыми, цвета охры. Основание ножки более светлое, беловатое. Мякоть белая или палево-жёлтая. Растёт на почве в смешанных лесах. «Грибная лапша» съедобна, на некоторых людей оказывает слабительное действие.

Род Рогатик, или Клавариадельфус (*Clavariadelphus* DONK, 1933) имеет плодовые тела нитевидные, булавовидной, веретеновидной, цилиндрической формы, иногда ветвящиеся, распространены одиночно или группами, кожистые или губчатые по структуре, жёлтых, охряных или рыжеватых тонов.

Растут на почве, гниющих листьях, в хвойных и лиственных лесах, реже на древесине.

Наиболее известны такие представители этого рода, как Р. язычковый (*C. ligula* (SCHÄFFER) DONK, 1933) и Р. пестиковый, или Р. булавовидный, или Р. пестичный, или Р. Геркулеса, или дубинка Геракла (*C. pistillaris* (LINNAEUS) DONK, 1933). Последний вид имеет плодовые тела до 30 см высотой и до 25 см в диаметре, широкобулавовидной,

продольно-морщинистой структуры, светло-жёлтого или рыжеватого цвета, при надавливании окрашивается в буровато-красный цвет, у основания беловолючные. Поверхность сначала гладкая, позже покрывается глубокими складками, неравномерно спускающимися вниз. Мякоть сначала белая, плотная, затем становится губчатой, мягкой. При нажатии она меняет цвет на красноватый. Споровый порошок белый. Плодоношение — август-сентябрь. Съедобный, редкий вид распространён на Северном Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке. Включён в Красную книгу России и Краснодарского края.

На Северном Кавказе распространён *P.* усечённый (*C. truncatus* (QUÉLET) DONK, 1933) (см. рисунок 2.91), имеющий трубчатое плодовое тело, не ветвящееся, с характерной усечённой вершиной. Представители вида окрашены в оранжево-жёлтые, розоватые или буроватые тона. Мякоть беловатая, ватная, на срезе приобретает буровато-фиолетовый цвет. Ножка к основанию суживается. Споры белые. Это достаточно крупный, растущий в одиночку гриб. Плодовые тела его — до 15 см высотой и у вершины — до 10 см в диаметре.

Семейство Спарассиевые (Sparassidaceae). Гименофор гладкий, покрывает большую часть плодового тела. Оно разветвлённое, в основном мясисто-хрящеватой консистенции, однолетнее, окраска желтоватая или буроватая. Сапротрофы, преимущественно распространены на гниющей древесине.

Род Спарассис (*Sparassis* Fries, 1819) объединяет виды с мясистыми плодовыми телами, состоящими из многочисленных расширенных пластинок, сросшихся своими суженными концами. Ответвления плоские, лопатовидные, с волнистым краем. Ножка толстая, малозаметная.

Паразитируют на корнях хвойных и лиственных деревьев. В России распространены два вида. *S.* курчавый, или «грибная капуста» (*S. crispa* (WULFEN) FRIES, 1821) — редкий вид, занесённый в Красную книгу России (рисунок 2.92). Плодовое тело 15—20 см в диаметре, напоминает головку цветной капусты, округлое, состоит из многочисленных плоских коротких курчавых ветвей, частично сросшихся, желтовато-красного цвета, с зубчатым краем. Ножка короткая, клубневидная, толстая, слабо заметная, укореняющаяся. Мякоть белая, на изломе не изменяется, с приятным запахом и вкусом. Споровый порошок жёлтый. Споры эллипсоидные, желтоватые, гладкие.

Плодовые тела произрастают в основании стволов хвойных деревьев (кедра, лиственницы, сосны, ели и пихты), появляются в период с конца июля по октябрь.

Съедобный гриб пригоден для употребления в свежем виде, а также используется для сушки. В то же время он вреден для лесного хозяйства, так как вызывает красную гниль у поражённых деревьев.

Семейство Мерулиевые (Meruliaceae). Гименофор из неправильных складок, лабиринто-сетчатой или бугорчатой структуры. Плодовые тела хрящеватые, представлены в виде ржаво-бурых или тёмно-коричневых лепёшек (рисунок 2.93). Сапротрофы поселяются на древесине, которую разлагают очень активно, питаясь целлюлозными стенками её клеток. Домовый гриб (*Serpula lacrymans* (WULFEN) J. SCHRÖTER, 1885) при благоприятных условиях способен очень быстро разрушать деревянные конструкции мостов и других сооружений

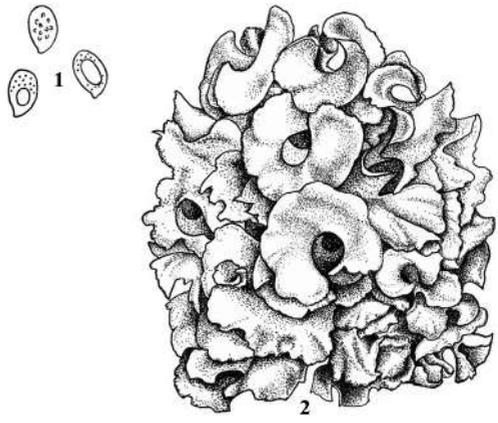


Рисунок 2.92 — Спарассис курчавый, или «грибная капуста» (*Sparassis crispa*):

1 — споры; 2 — плодовое тело

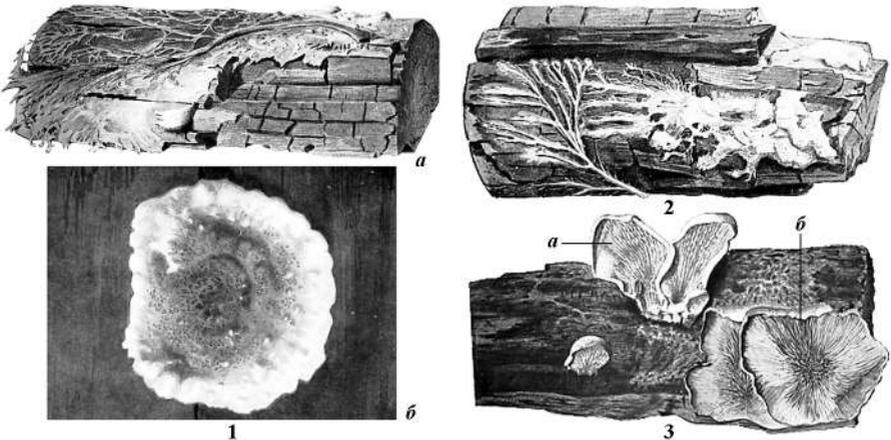


Рисунок 2.93 — Мерулиевые грибы (Meruliaceae):

1 — настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*) (a — разрушенная древесина, покрытая старой грибницей и шнурами гриба; б — плодовое тело гриба); 2 — белый домовый гриб (*Coriolus vaporarius*); 3 — плодовые тела шахтного гриба (*Paxillus panuoides*) шляпочной (a) и распростёртой (б) формы

и причиняет значительный ущерб. Его мицелий обычно развивается внутри древесины и на её поверхности и очень быстро распространяется с помощью ризоморф. Распростёртые жёлто-бурые плодовые тела со складчатым гименофором образуются довольно редко (см. рисунок 2.93, 1а). Особенностью плодового тела домового гриба является выделение капель жидкости (экссудата) на его поверхности, поэтому он получил название «плачущий». Меры борьбы с домовым грибом в основном профилактические: использование при строительстве сухой древесины или её обработка антисептиками, вентиляция помещений.

Семейство Трутовиковые (Polyporaceae) — самое крупное в порядке гименомицетов. Гименофор трубчатый, реже ячеистый. Плодовые тела — деревянистые, толстые, копытообразные, консолевидные (треугольные в сечении) или кожистые, тонкие, раковинообразные, черепитчато-расположенные, многолетние и однолетние.

По способу питания — сапротрофы и паразиты на деревьях. Грибница многолетняя, развивается в стволах деревьев, а на их поверхности формируются плодовые тела, которые обычно прикрепляются боком к субстрату.

Род Фомес (*Fomes* (FRIES) FRIES, 1849) включает большое количество видов, паразитирующих на древесных растениях. Многолетний мицелий живёт в древесине, разрушая её. Плодовые тела различной формы, образующиеся через несколько лет после заражения, на нижней поверхности которых располагается трубчатый гименофор. Этот вид наносит огромный ущерб лесному хозяйству.

Настоящий трутовик (*F. fomentarius* (LINNAEUS) FRIES, 1849) (рисунок 2.94) — типичный представитель этого семейства, часто развивается на мёртвых или сильно ослабленных деревьях, особенно на берёзах. Он имеет крупные копытообразные многолетние базидиомы, прикреплённые к субстрату боковой стороной. Поверхность плодового тела серая с концентрическими зонами, по которым определяют его ежегодный прирост.

На его нижней стороне расположен оливково-коричневый или ржаво-коричневый гименофор, состоящий из системы вертикально расположенных трубочек, нижний конец которых открыт. Внутренняя полость трубочек выстлана гимением, состоящим из булавовидных базидий с четырьмя базидиоспорами, расположенными на длинных стеригмах, базидиол и длинных шиловидных цистид (рисунок 2.94, 3в). Базидиоспоры после созревания отбрасываются в полость трубочки и через её свободный открытый конец выпадают наружу. В связи

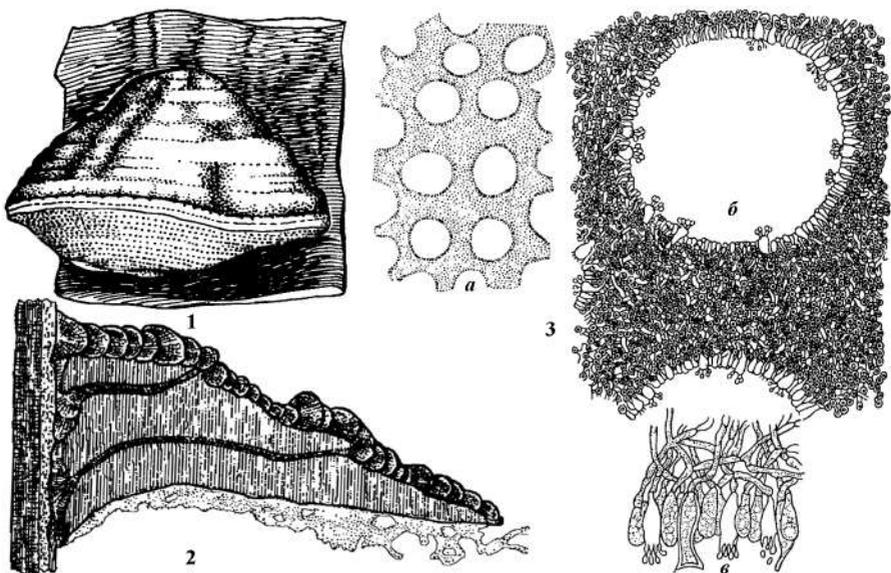


Рисунок 2.94 — Строение плодового тела трутовика настоящего (*Fomes fomentarius*):

1 — плодовое тело; 2 — распил трёхлетнего плодового тела; 3 — разрез трубчатого гименофора (а — при малом увеличении; б — при большом увеличении; в — гимений с цистидами)

с этим трубочки трутовиковых грибов всегда ориентированы строго вертикально к поверхности земли. Гименофор многолетних трутовиков ежегодно обновляется. Весной прошлогодние трубочки начинают зарастать мицелиальным сплетением, постепенно уплотняющимся. В нём формируется новый трубчатый гименофор, начинающий функционировать во второй половине лета. Настоящий трутовик — космополит, широко распространённый в лесных зонах. Вызывает мраморную гниль древесины. Вначале развивается сердцевинная светло-жёлтая, затем белая гниль с чёрными линиями, отделяющими загнившую древесину от здоровой. Древесина в поражённых местах становится ломкой и в конечном итоге распадается на пластинки по годичным кольцам.

Корневая губка (*F. annosus* (FRIES) COOKE, 1885) — паразит ели и сосны. Вызывает красную гниль древесины. Плодовые тела — пластинчатые, белые, с приподнимающимися краями. Образуются на корнях и в нижней части стволов.

Ложный трутовик (*F. igniarius* (LINNAEUS) FRIES, 1849) встречается на стволах многих лиственных деревьев. Плодовые тела представлены в виде чёрных желваков.

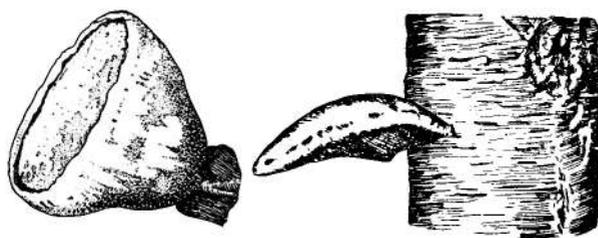


Рисунок 2.95 — Молодое плодовое тело и базидиома на стволе дерева берёзового трутовика (*Piptoporus betulinus*)

Род Пиптопорус (*Piptoporus* P. KARSTEN, 1881)

характеризуется од-
нолетними плодовы-
ми телами с тонкой
кожицей и очень
рыхлой тканью. Са-
мым обычным гри-
бом этого рода яв-

ляется берёзовый трутовик (берёзовая губка) (*P. betulinus* (BULLIARD) P. KARSTEN, 1881 [syn.: *Polyporus betulinus* (BULLIARD) FRIES, 1815]) (рисунок 2.95), растущий только на отмерших (очень редко на живых) берёзах. Диаметр плодового тела составляет до 20 см, характерный край с утолщением в виде валика. Цвет молодых грибов беловатый, позже — желтоватый, коричневый или буровато-серый до бурого. Прикрепляется базидиома только незначительной своей частью, вытянутой в виде ножки. Споровый порошок белого цвета. Споры цилиндрические, гладкие, бесцветные, слегка согнутые. Гриб вызывает бурую гниль.

В конечной её стадии древесина становится желтовато-бурой либо красновато-коричневой и легко растирается в порошкообразную массу, которую использовали ранее при шлифовке часовых деталей.

Семейство Фомитопсидные (Fomitopsidaceae). Базидиомы сидячие, распростёрто-отогнутые, толстые, копытообразные, пробковые или кожисто-пробковые, светлого древесного оттенка. Гименофор типичный лабиринтовидный, состоящий из толстых переплетающихся складок, бархатистый. Сапротрофы на древесине.

Род Дедаляя (*Daedalea* PERSOON, 1801). В России известны два вида: дубовая губка (*D. quercina* (LINNAEUS) PERSOON, 1801) и дедалея Дикенса (*D. dickinsii* YASUDA, 1923) (дальневосточный вид). Наиболее распространённым представителем является дубовая губка, или Д. дубовая (рисунок 2.96). Базидиома полукруглой или копытообразной формы, распростёрто-отогнутая, прикреплённая боком, одиночная или собрана черепитчатыми группами. Гименофор лабиринтовидный, в виде толстостенных извилистых ходов, проникающих в базидиому на глубину 3—5 см, бархатистый на ощупь. «Ткань» базидиомы пробковая, светло-коричневая или сероватая, при разрезании ножом скрипит, чем обусловлено народное название гриба — скрипуха.

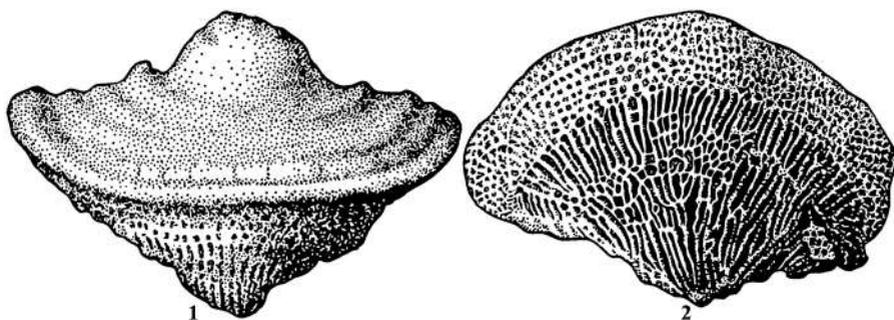


Рисунок 2.96 — Базидиома дубовой губки (*Daedalea quercina*) (1) и её гименофор (2)

Базидиомы дубовой губки однолетние. *D. quercina* является типичным сапротрофом, развивается на отмершей древесине, вызывает тёмно-бурую деструктивную гниль стволов дуба и бука.

Порядок Кантарелловые, или Лисичковые (*Cantharellales*). Базидиомы шляпковидные, гименофор состоит из правильных толстых складок, спускающихся на ножку или шпиков. Сапротрофы, распространены на почве или являются симбиотрофами (микоризными грибами).

Семейство Лисичковые (Cantharellaceae). Плодовые тела у видов этого семейства шляпковидной, трубковидной или воронковидной формы, мясистой или мясистоплёчатой структуры, большей частью жёлтого, оранжевого, охряного или сероватого, буроватого цвета. Гименофор складчатый, неровный, желобчатый или почти гладкий. Споры порошок белый.

Представители распространены на почве, лесной подстилке, в лесах. В семействе описано четыре рода, около 100 видов. В России встречается 10 видов из трёх родов.

Род Лисичка (*Cantharellus* ADANSON ex FRIES, 1821) имеет плодовые тела шляпконожечные, небольшие или крупные, мясистые, более или менее воронковидной формы. У большинства видов они жёлтого или красноватого цвета, реже беловатые, например, Л. подбелённая (*C. subalbidus* A. H. SMITH & MORSE, 1947) или сероватые, например, Л. серая (*C. cinereus* (PERSOON) FRIES, 1821). Шляпка мясистая, с довольно толстым, тупым краем. Гименофор у большинства видов складчатый, не отделяемый от шляпки и ножки. Складки толстые, у большинства видов разветвлённые, у некоторых видов образуют «сеточку». У некоторых видов гименофор гладкий, как и у видов близкородственного рода Вороночник (*Craterellus* PERSOON, 1825). Складчатый или гладкий гиме-

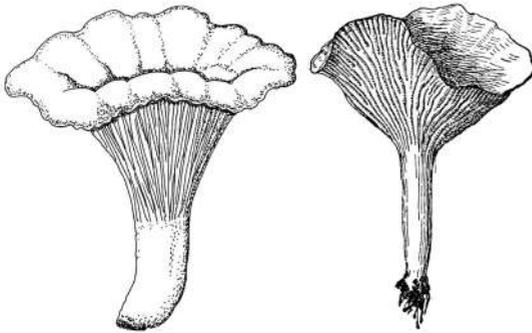


Рисунок 2.97 — Лисичка жёлтая, или обыкновенная
(*Cantharellus cibarius*)

Среди лисичек отсутствуют ядовитые виды, но у них существуют ядовитые двойники, например, некоторые виды рода Омфалотус (*Omphalotus* FAYOD, 1889). На почве в лесах очень часто и обильно встречается Л. жёлтая, или обыкновенная (*C. cibarius* FRIES, 1821) (рисунок 2.97).

Семейство Гидновые (Hydnaceae). Гименофор шиповидный возникает в результате конвергентного сходства с настоящими ежовиковыми (порядок *Hericiales*).

Род Гиднум, или Ежовик (*Hydnum* LINNAEUS, 1753) имеет плодовые тела в виде шляпки с центральной или эксцентрической ножкой. Гименофор представлен в виде зубцов, гребешков или конических шипов. Сапрофиты встречаются на древесине, на почве. У Г. жёлтого (*H. repandum* LINNAEUS, 1753) (рисунок 2.98) плодовое тело со шляпкой до 12 см в диаметре, но обычно значительно меньше, она выпуклая или чаще неровная, с волнистым краем, гладкая голая или слегка волокнистая, кремового, охряно-жёлтого или розовато-жёлтого цвета. Гименофор бывает в виде конических, заострённых, одноцветных со шляпкой шипов, расположенных на нижней её поверхности. Ножка 3—8 см длиной, 0,5—3 см толщиной, прямая или несколько искривлённая, сплошная, одноцветная со шляпкой.

Мякоть плотновато-мясистая, сначала белая, потом желтоватая, без особого запаха и вкуса. Споры почти шаровидные, бесцветные, в массе жёлтые.

Плодовые тела появляются с июля по сентябрь (единично или небольшими группами). Представители рода встречаются в хвойных, лиственных и смешанных лесах, как правило на более или менее плодородной почве, исключение составляют песчаные и торфяные (по всей территории России).

нофор является характерной особенностью грибов рода. Ножка довольно толстая, мясистая, короткая. Мякоть белого или жёлтого цвета, на разрезе у многих видов синеватая, реже — краснеет или остаётся неокрашенной. Покрывало отсутствует. Споры в порошке у всех видов белого цвета.

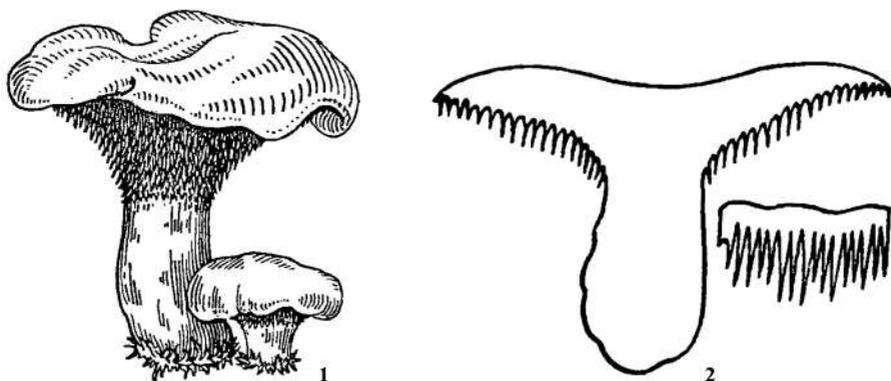


Рисунок 2.98 — Гиднум жёлтый (*Hydnum repandum*):

1 — общий вид плодового тела; 2 — продольный разрез плодового тела и шиповидный гименофор гриба

Грибы рода Гиднум съедобны в молодом возрасте, относятся к четвёртой категории ценности, используются только в варёном и жареном виде.

Группа Агарикоидные гименомицеты

Плодовые тела мягкие, мясистые, однолетние. Гриб состоит из шляпки и ножки, реже имеет хрящеватую консистенцию и боковую ножку. Сидячие плодовые тела характерны для некоторых агарикоидных грибов, растущих на древесине, например видов рода вёшенка *Pleurotus* (FRIES) P. KUMMER, 1871 (рисунок 2.99). Гименофор пластинчатый, расположен в виде радиально расходящихся от ножки пластинок на нижней стороне шляпки.

В сечении пластинка имеет вид конуса, поверхность которой покрыта гимением (рисунок 2.100). Центральная стерильная часть пластинки, состоящая из сплетения гиф, называется *трамой*, и её при-

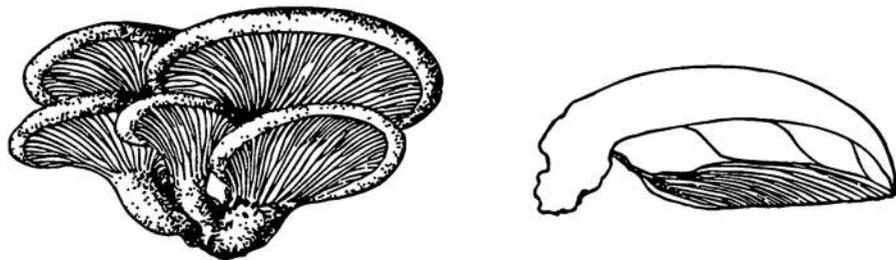


Рисунок 2.99 — Сrostок плодовых тел вёшенки устричной (*Pleurotus ostreatus* (JACQUIN) P. KUMMER, 1871) и продольный разрез шляпки

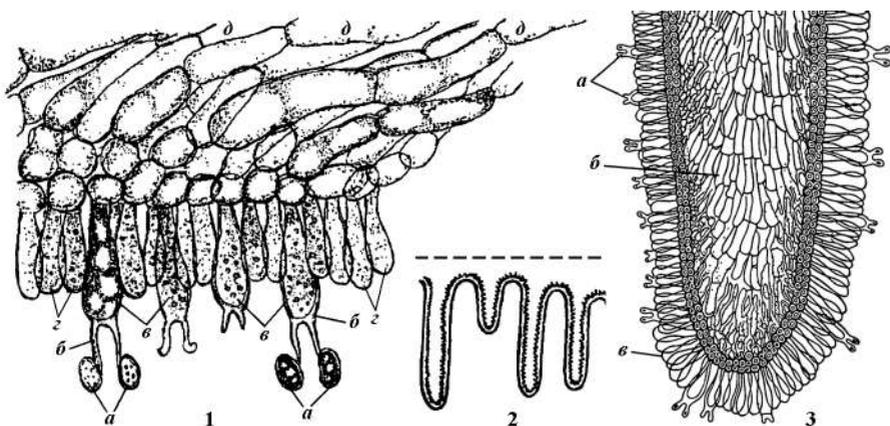


Рисунок 2.100 — Строение пластинчатого гименофора *Agaricus bisporus*:

1 — гимениальный слой (*а* — споры; *б* — стеригмы; *в* — базидии; *г* — псевдопарафизы; *д* — ткань пластинки); 2 — разрез пластинчатого гименофора; 3 — разрез отдельной пластинки (*а* — двуспоровые базидии; *б* — трама; *в* — псевдопарафизы)

знаки имеют систематическое значение при выделении семейств агариковых грибов (рисунок 2.100). У одного порядка — болетовых (*Boletales*) гименофор трубчатый, связанный по происхождению с пластинчатым гименофором.

Существуют различные типы расположения пластинок по отношению к ножке, что имеет важное систематическое значение при определении агариковых шляпочных грибов.

Пластинки бывают свободными, не достигающими ножки. Они могут её касаться, но не прикрепляться к ней. Пластинки могут крепиться к ножке всем краем или зубцом, а также нисходить по ней (рисунок 2.101).

По особенностям развития гименофора плодовые тела агариковых грибов подразделяют на два типа. У части видов гименофор закладывается открыто. Это *гимнокарпные плодовые тела*, характерные для большинства видов родов Сыроежка (*Russula* PERSOON, 1796), Говорушка (*Clitocybe* (FRIES) STAUDE, 1857) и др. У другой группы видов гименофор сначала прикрыт сплетением гиф — *покрывалом*, которое к моменту созревания базидиоспор всегда разрывается, обнажая гимений. Это *гемиангиокарпные плодовые тела*.

Двум типам покрывала — общему и частному соответствуют три типа гемиангиокарпных плодовых тел агариковых грибов — с общим покрывалом (например, род Поплавок — *Amanitopsis* ROZE,

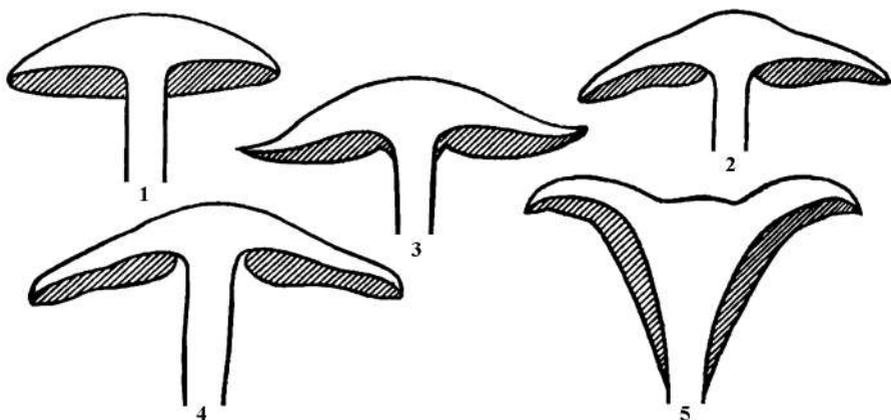


Рисунок 2.101 — Типы прикрепления пластинок к ножке у агариковых грибов:

1 — прикрепление к ножке всем краем; 2, 4 — свободные пластинки; 3 — прикрепление зубцом; 5 — нисходящие по ножке

1876) (рисунок 2.102, 1), с частным покрывалом (род Шампиньон — *Agaricus* LINNAEUS, 1753) (рисунок 2.102, 2) и с обоими покрывалами (род Мухомор — *Amanita* DILLENIUS ex ВÖNМER, 1760) (рисунок 2.102, 3).

Частное покрывало хорошо выражено у культивируемого шампиньона двуспорового (*Agaricus bisporus* (J. E. LANGE) IMBACH, 1946). Оно имеет вид плёнки, натянутой между краем шляпки и ножкой и прикрывающей молодые пластинки. К моменту созревания базидиос-

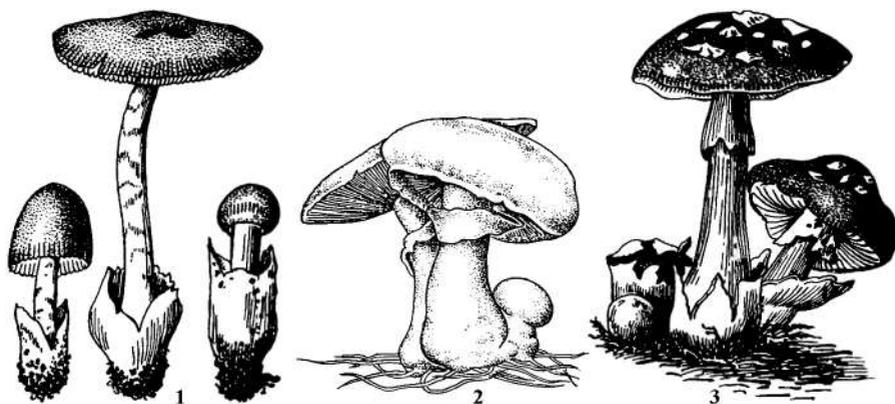


Рисунок 2.102 — Гемангиокарпные плодовые тела агариковых грибов:

1 — поплавок (*Amanitopsis*); 2 — шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*); 3 — цезарский гриб (*Amanita caesarea*)

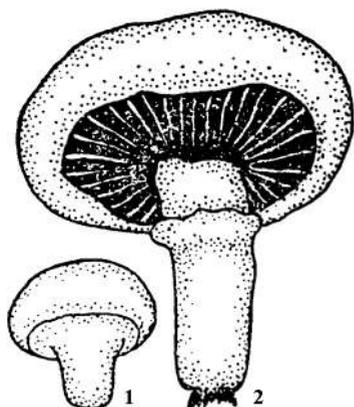


Рисунок 2.103 — Развитие плодового тела агарикового гриба с частным покрывалом:

1 — молодое плодовое тело с частным покрывалом, закрывающим гимений; 2 — зрелое плодовое тело с кольцом на ножке — остатком частного покрывала

пор шляпка, первоначально прижатая краем к ножке, раскрывается, и частное покрывало, разрываясь, остаётся в виде кольца на ножке и иногда бахромы по краю шляпки (рисунок 2.103).

Общее покрывало, наряду с частным, заметно выражено у красного мухомора (*Amanita muscaria* (LINNAEUS) LAMARCK, 1783) и у цезарского гриба (*Amanita caesarea* (SCOPOLI) PERSOON, 1801). Оно охватывает всё молодое плодовое тело, которое в этот период развития имеет форму яйца или неправильного шара. При его разрастании общее покрывало разрывается и остаётся в виде воротника — *вольвы* или *влагалища* — у основания ножки и в виде белых хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки (рисунок 2.104).

По комплексу признаков, включающих окраску спор, тип прикрепления пластинок к ножке, наличие общего и частного покрывала, типу трамы и другим признакам в группе агарикоидных гименомицетов выделяют 3—7 порядков.

Порядок Болетовые (Boletales). Гименофор трубчатый, легко отделяющийся от мякоти плодового тела. Споровый порошок бурый или жёлтый. Порядок включает 5 семейств, 17 родов и около 250 видов грибов, большинство которых — микоризообразователи. Это исключительно обитатели лесов (рисунок 2.105). Сюда относятся белый гриб

По комплексу признаков, включающих окраску спор, тип прикрепления

пластинок к ножке, наличие общего и частного покрывала, типу трамы

и другим признакам в группе агарикоидных гименомицетов выделяют

3—7 порядков.

Порядок Болетовые (Boletales). Гименофор трубчатый, легко

отделяющийся от мякоти плодового тела. Споровый порошок бурый

или жёлтый. Порядок включает 5 семейств, 17 родов и около 250 видов

грибов, большинство которых — микоризообразователи. Это исклю-

чительно обитатели лесов (рисунок 2.105). Сюда относятся белый гриб

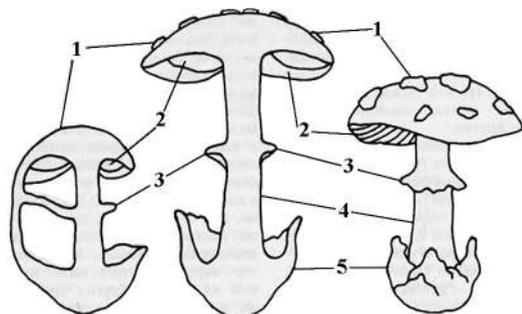


Рисунок 2.104 — Схема строения плодового тела гриба на разных стадиях развития:

1 — общее покрывало или его остатки в виде чешуек на шляпке; 2 — пластинки; 3 — частное покрывало и его остаток в виде кольца на ножке; 4 — ножка; 5 — вольва (влагалище) — остаток общего покрывала



Рисунок 2.105 — Болетовые грибы:

1 — белый гриб (*Boletus edulis*); 2 — подберёзовик (*Leccinum scabrum*); 3 — подосиновик (*Leccinum aurantiacum*)

(*Boletus edulis* BULLIARD, 1782), подосиновик (*Leccinum aurantiacum* (BULLIARD) GRAY, 1821), подберёзовик (*L. scabrum* (BULLIARD) GRAY, 1821) из семейства Boletaceae.

Из семейства Suillaceae сюда относятся виды родов Маслёнок (*Suillus* P. MICHEL, 1729), а из семейства Paxillaceae — рода Свинушка (*Paxillus* FRIES, 1836) и др. Молекулярно-генетические исследования подтвердили монофилию порядка Boletales.

Порядок Пластинчатые, или Агариковые (Agaricales). Крупный, вероятно, полифилетический, порядок включающий пластинчатые грибы, от 12 до 16 и более семейств в разных системах.

Семейство Шампиньоновые, или Агариковые (Agaricaceae). Пластинки свободные. Окраска спор — от белой (у видов рода Зонтик *Lepiota* P. BROWNE, 1756) (рисунок 2.106) до чёрно-бурой (род Шампиньон — *Agaricus* LINNAEUS, 1753). Всегда имеется частное покрывало, оставляющее на ножке кольцо, реже чешуйки. Типичные представители — шампиньон обыкновенный, или печерица (*Agaricus campestris* LINNAEUS, 1753), также известен как настоящий шампиньон; Ш. полевой (*A. arvensis* (SCHÄFFER, 1774)) и очень крупный гриб-зонтик пёстрый, или большой (*Macrolepiota procera* (SCOPOLI) SINGER, 1948), высота которого достигает 30 см, а диаметр шляпки — до 25 см (рисунок 2.106).

Семейство Навозниковые (Cortinariaceae). Пластинки приросшие или нисходящие, редко свободные, обычно чёрные от созревающих спор. Известны виды с общим и частным покрывалами, обычно быстро исчезающими.

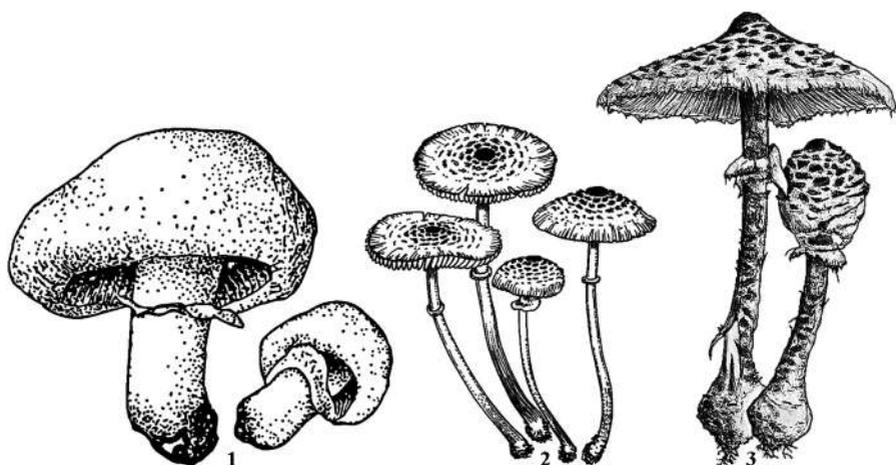


Рисунок 2.106 — Агариковые грибы:

1 — шампиньон обыкновенный (*Agaricus campestris*); 2 — зонтик гребенчатый (*Lepiota cretata*); 3 — гриб-зонтик пёстрый (*Macrolepiota procera*)

Шляпки плодовых тел яйцевидные или цилиндрические. Представители семейств в основном сапротрофы, распространённые на богатой перегноем почве.

Род Навозник (*Coprinus* PERSOON, 1797) — самый обширный и

отличается тем, что его пластинки при созревании спор расплываются, или автолизуются, а споры разносятся насекомыми. Крупный Н. белый, или лохматый (*C. comatus* (O. F. MÜLLER) PERSOON, 1797) распространён на газонах скверов и парков, на унавоженной почве. Молодой белый гриб съедобен (рисунок 2.107).

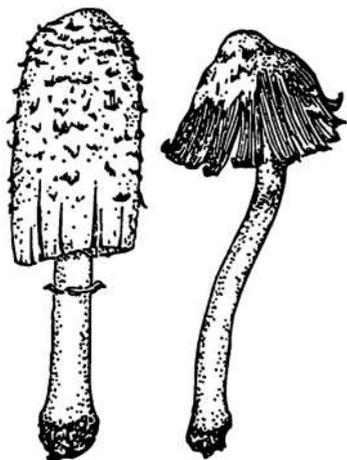


Рисунок 2.107 — Молодое (слева) и зрелое (справа) плодовые тела навозника белого (*Coprinus comatus*)

Семейство Рядовковые (Tricholomataceae). Самое обширное семейство в порядке, включающее около 62 родов. Пластинки приросшие или нисходящие. Споры светлого цвета (белый, кремовый, бледно-буроватый). Среди рядовковых встречаются виды почти из всех экологических групп (рисунок 2.108).



Рисунок 2.108 — Рядовковые:

1 — опёнок осенний (*Armillaria mellea*); 2 — говорушка дымчатая, или серая (*Clitocybe nebularis* (BATSCH) P. KUMMER, 1871); 3 — рядовка наземная (*Tricholoma terreum* (SCHÄFFER) P. KUMMER, 1871) (а — споры; б — разрез плодового тела; в — плодовые тела)

Наиболее крупные роды: Рядовка (*Tricholoma* (FRIES) STAUDE, 1857), Говорушка (*Clitocybe* (FRIES) STAUDE, 1857), Коллибия, или Денежка (*Collybia* (FRIES) STAUDE, 1857).

К рядовковым относится широко известный опёнок осенний, или настоящий (*Armillaria mellea* (VAHL) P. KUMMER, 1871) (рисунок 2.108).

Семейство Паутинниковые (Cortinariaceae). Базидиомы с правильной шляпкой и центральной ножкой. Пластинки приросшие (рисунок 2.109). Гименофор, как правило, на начальных стадиях развития закрыт покрывалом, чаще общим или реже частным и общим. Покрывала

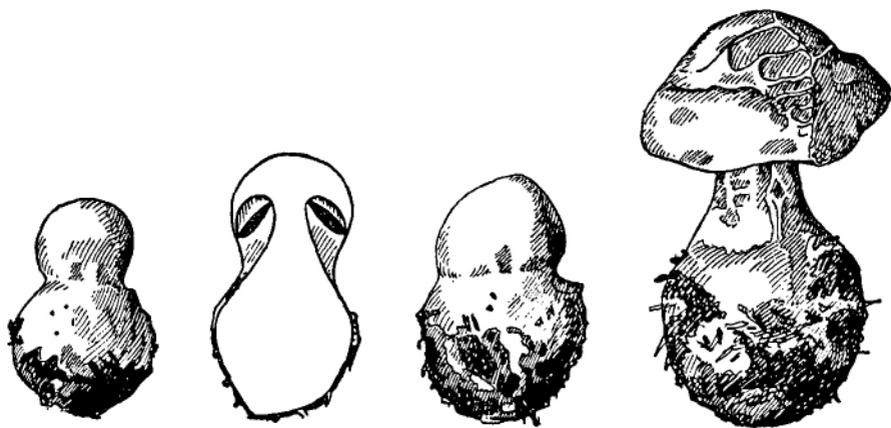


Рисунок 2.109 — Стадии развития плодового тела паутинника вонючего (*Cortinarius traganus* FRIES, 1818)

паутиноистые, у многих видов встречаются на зрелых базидиомах, плохо заметные, в основном, в виде полос или пятен, на ножке. Пластинки или споровый порошок жёлто-охристо-буроватого цвета. Большинство видов микоризообразователи. Встречаются в различных типах леса. Семейство включает более 500 видов, большая часть видов которых несъедобны. Основной род Паутильник (*Cortinarius* (PERSEON) GRAY, 1821) (см. рисунок 2.109). Среди его видов известны смертельно ядовитые. К ним относятся паутильник плюшевый, или горный (*C. orellanus* FRIES, 1838) с оранжево-жёлтой шляпкой и паутильник красноватый, или красивейший (*C. rubellus* COOKE, 1887) с оранжево-красновато-бурой шляпкой и оранжево-охристой мякотью с речечным запахом. Съедобны паутильник, или приболотник жёлтый (*C. triumphans* FRIES, 1838) и паутильник красный, или браслетчатый (*C. armillatus* (FRIES) FRIES, 1838) с многочисленными ярко-красными плёнчатыми поясками на ножке.

Порядок Мухоморовые (*Amanitales*). Пластинки свободные, споровый порошок белый или кремовый. У большинства имеется общее и частное покрывала. В основном микоризообразователи. Известны три рода, центральный из них — Мухомор.

Род Мухомор (*Amanita* DILLENIIUS ex BÖNNER, 1760) (рисунок 2.110) — род микоризообразующих пластинчатых грибов, включающий ряд ядовитых видов. Среди них бледная поганка (*A. phalloides* (VAILLANT ex FRIES) LINK, 1833) и мухомор вонючий, или белая поганка (*A. virosa* SECRETAN, 1833) смертельно ядовиты. Токсические вещества — фаллоидин и аманилин — относятся к группе полипептидов. Признаки отравления проявляются через 6—12 ч, когда помочь пострадавшему трудно, это подтверждает опасность и вредность этих грибов. Несколько менее ядовиты и опасны мухоморы: поганковидный (*A. citrina* (SCHAEFFER) PERSEON, 1797), пантерный (*A. pantherina* (DE CANDOLLE) KROMBHOHLZ, 1846), порфиновый (*A. porphyria* ALBERTINI & SCHWEINITZ, 1805) и красный (*A. muscaria* (LINNAEUS) LAMARCK, 1783).



Рисунок 2.110 — Бледная поганка (*Amanita phalloides*)

Порядок Сыроежковые (*Russulales*). Пластинки приросшие, при созревании почти свободные. Споры белого или кремового цвета, с сильно

орнаментированной оболочкой. Мякоть плодовых тел хрупкая состоит из тонких и толстых гиф, почти всегда белая, содержит крупные пузырьвидные клетки (*сфероцисты*), придающие ей слегка зернистый вид на разломе. Порядок включает два рода и около 230 видов, в основном микоризообразователей.

Род Млечник (*Lactarius* PERSOON, 1797) включает около 80 видов, содержащих в мякоти млечный сок, например, рыжик еловый (*L. deterrimus* GRÖGER, 1968), рыжик сосновый (*L. deliciosus* (LINNAEUS) GRAY, 1821), волнушка розовая (*L. torminosus* (SCHÄFFER) GRAY, 1821), груздь настоящий (*L. resimus* (FRIES) FRIES, 1838) (рисунок 2.111, 1—4) и др.

Род Сыроежка (*Russula* PERSOON, 1796) включает около 150 видов, не содержащих млечный сок. Например, сыроежка пищевая (*R. vesca* FRIES, 1836) (рисунок 2.111, 6) с красновато-бурой мясистой шляпкой, а сыроежка зеленоватая (*R. virescens* (SCHÄFFER) FRIES, 1836) (рисунок 2.111, 5) — один из самых вкусных видов с твёрдой и толстой шляпкой обычно медно-зелёного или оливково-охряного цвета, часто покрыта ржавыми пятнами.

Гастеромицеты (Гастероидные базидиомицеты) (*Gasteromycetes*)

Плодовые тела замкнуты до полного созревания базидиоспор — *ангиокарпные* (греч. от *angos, angeion* — сосуд и *каpός* — плод). Гимениальный слой находится внутри и к моменту созревания базидиоспор

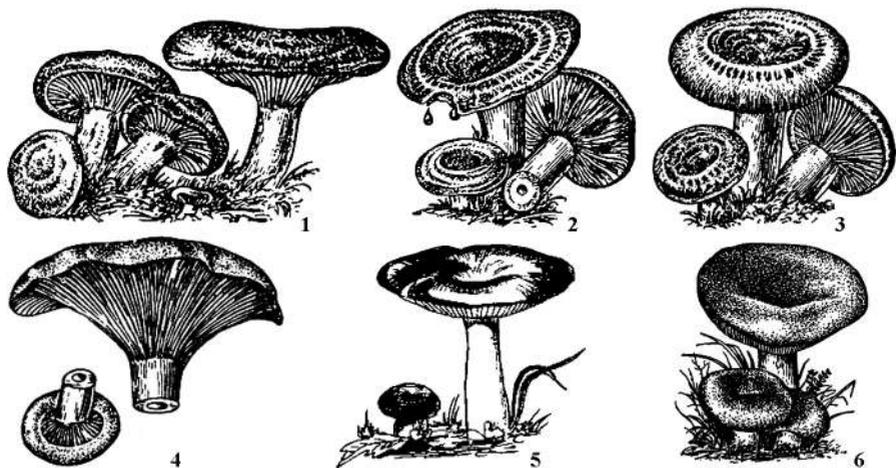


Рисунок 2.111 — Млечники (*Lactarius*) и сыроежки (*Russula*):

- 1 — рыжик еловый (*L. deterrimus*); 2 — рыжик сосновый, или боровой (*L. deliciosus*); 3 — волнушка розовая (*L. torminosus*); 4 — груздь настоящий (*L. resimus*); 5 — сыроежка зеленоватая (*R. virescens*); 6 — сыроежка пищевая (*R. vesca*)

почти всегда разрушается. У некоторых гастеромицетов внутри плодовых тел базидии располагаются беспорядочно на гифах. Базидиоспоры освобождаются из плодового тела после их отделения от базидий в результате местного разрыва или общего разрушения оболочки базидиом. Большинство гастеромицетов — почвенные сапротрофы, некоторые образуют микоризу с древесными породами. Они растут в условиях самых различных биоценозов: лес, луг, степь и пустыня.

Гастеромицеты объединяют около 1 000 видов, относящихся к 110 родам (рисунок 2.112). По особенностям строения и развития плодовых тел среди них выделяют 4—5 порядков. К основным относятся следующие: Дождевиковые (*Lycoperdales*), Ложнодождевиковые (*Sclerodermales*), Гнездовковые (*Nidulariales*), Весёлковые (*Phallales*).

Порядок Дождевиковые (*Lycoperdales*). Плодовые тела напочвенные, размещённые на ложной или настоящей ножке, шаровидной, грушевидной, булавовидной или звездообразной формы, сидячие или со стерильным основанием, вытянутым в ножку. Их оболочка состоит из плотного, иногда жёсткого сплетения гиф, называемого *перидием*, образованным одним или несколькими слоями — наружным *экзоперидием* и внутренним *эндоперидием*. У некоторых видов экзоперидий многослойный, гладкий или орнаментированный. При созревании плодового тела внешний слой перидия у многих гастеромицетов разрушается, и

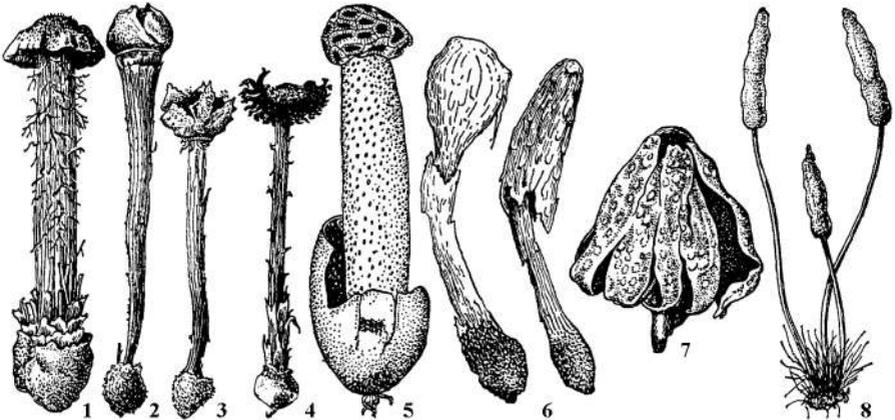


Рисунок 2.112 — Разнообразие плодовых тел гастеромицетов:

1 — баттарея весёлковидная (*Battarea phalloides*); 2 — хламидопус Мейена (*Chlamydopus meyenianus*); 3 — шизостома разорванная (*Schizostoma laceratum*); 4 — монганя песчаная (*Montagnea arenaria*); 5 — сотовик круглоголовый (*Simblum sphaerocephalum*); 6 — подаксис пестичный (*Podaxis pistillaris*); 7 — эндоптихум шляпочный (*Endoptychum agaricoides*); 8 — галеропсис пустынный (*Galeropsis desertorum*)

от него на поверхности остаются бородавочки, шипики, мелкозернистая гранулированность, которые часто опадают, оставляя следы в виде разнообразного орнамента. Экзоперидий некоторых видов может частично или полностью распадаться, обнажая тонкий плёнчатый или бумагообразный эндоперидий. Эндоперидий более прочный и обычно сохраняется до полного освобождения базидиоспор. У некоторых дождевиков он также быстро исчезает. Споры гастеромицетов имеют тёмную окраску. У представителей порядка глеба сухая. Она обнажается только при полном созревании спор, когда в ней остаются стерильные гифы *капиллиция* (остатки стенок камер, в которых располагался разрушившийся слой базидий). Он способствует разрыхлению споровой массы и более эффективному их освобождению из плодового тела (рисунок 2.113). Споры шаровидные, сетчатые, шиповатые, тёмные. Все виды порядка Дождевиковые сапротрофы. Некоторые грибы съедобны.

Порядок включает около 25 родов и более 100 видов, распространённых по всему земному шару. В России отмечено более 20 вид из 6 родов, основные из них — Дождевик (*Lycoperdon*), Головач (*Calvatia*), Порховка (*Bovista*), Звездовик (*Geastrum*).

Род Дождевик (*Lycoperdon* P. MICHEL, 1729) включает около 50 видов (рисунок 2.114). В России известно примерно 20 видов. Д. шиповатый, или жемчужный (*L. perlatum* PERSOON, 1796) — один из распространённых видов порядка Дождевиковые, встречается на лугах,

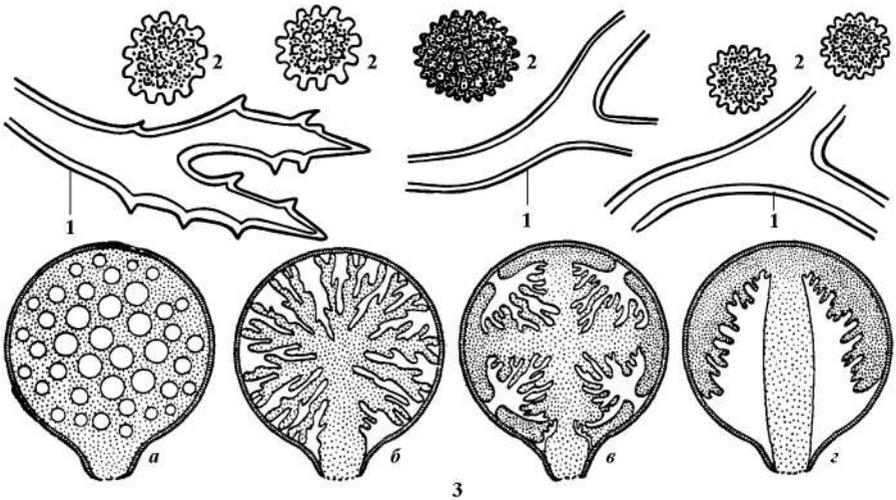


Рисунок 2.113 — Капиллиций (1), споры (2) и типы глебы гастеромицетов (3) (а — лакунарный; б — коралловидный; в — многошляпочный; г — одношляпочный)

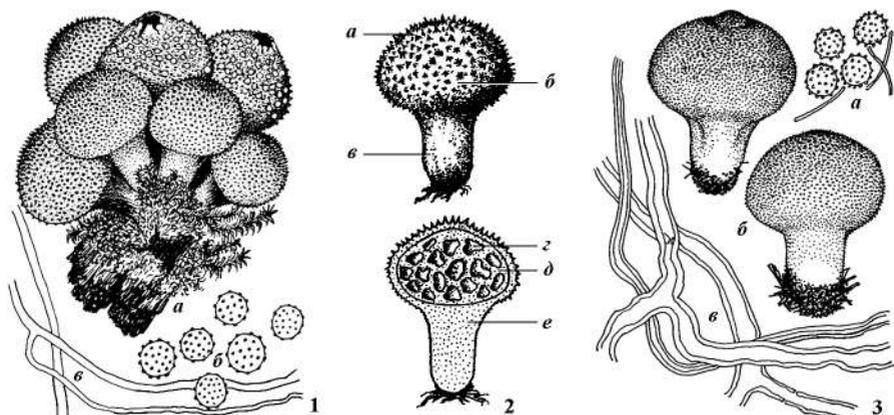


Рисунок 2.114 — Дождевики:

1 — дождевик шиповатый (*Lycopodium perlatum*) (*a* — базидиома; *б* — споры; *в* — капиллиций); 2 — внешнее (вверху) и внутреннее (внизу) строение плодового тела дождевика шиповатого (*a* — шип экзоперидия; *б* — эндоперидий; *в* — ложная ножка; *г* — камеры; *д* — трама; *е* — бесплодный столбик), 3 — дождевик мягкий (*Lycopodium molle*) (*a* — споры; *б* — базидиома; *в* — капиллиций)

лесных полянах. Его плодовое тело имеет типичное для большинства гастеромицетов строение. Оно образуется на плотных белых шнурах, формируемых, находящейся в почве грибницей, и покрыто двуслойной оболочкой — перидием, состоящим из экзо- и эндоперидия.

Экзоперидий не сплошной, а расположен на эндоперидии в виде групп шипов или бородавочек. Один большой шип окружён группой более мелких. Внутреннюю часть плодового тела называют глебой. Вначале она рыхлая, сероватая, однородная (см. рисунок 2.113). Затем в глебе образуются полости, поверхность которых выстлана гимением. Он состоит из округлых, коротких, часто неправильной формы базидий, на которых на длинных стеригмах формируются базидиоспоры.

Бесплодные участки глебы, разделяющие полости, состоят из сплетения гиф и называются трамой. При созревании базидий она разрушается. Тёмно-оливковые базидиоспоры размещены внутри перидия свободно. Часть гиф трамы сохраняется и из них образуются особые волокна — капиллиций (см. рисунок 2.113), разрыхляющий массу спор. При полном созревании плодового тела эндоперидий разрушается на вершине, через это отверстие при малейшем сотрясении освобождаются базидиоспоры.

Из других видов дождевиков широко встречаются на почве, на поверхности мёртвой древесины и валежнике в лесу Д. умбровый (*L. umbrinum* PERSOON, 1801), распространённый по всему северному полуша-

рию; и Д. мягкий (*L. molle* PERSOON, 1801), растущий в Европе, Северной Америке, Северной Африке. Последний имеет сдавленноокруглое тело диаметром 3—4 см с суживающейся к основанию ножковидной частью (см. рисунок 2.114). В глебе хорошо развита стерильная колонка. Вид встречается на почве, гнилой древесине, опавших шишках в хвойных и лиственных лесах.

Род **Звездовик**, или **Земляные звёздочки** (*Geastrum* PERSOON, 1794), имеет базидиомы звездообразной формы, растущие на песчаной почве в хвойных и смешанных лесах в сентябре-октябре (рисунок 2.115). Вначале их плодовые тела имеют почти шаровидную форму и одеты толстым экзоперидием, который радиально растрескивается несколькими лопастями, отгибающимися наружу и вниз. В результате всё плодовое тело приобретает вид буроватой звёздочки, лежащей на земле.

Спороносная часть, расположенная на короткой ножке в центральной части звёздочки, покрыта эндоперидием, имеет шаровидную форму или сплюснута в вертикальном направлении. При созревании плодового тела эндоперидий вскрывается на вершине отверстием, окружённым носиком из коротких выростов, который называют *перистомом* (см. рисунок 2.115).

Наиболее распространены звездовики, относящиеся к видам 3. гребенчатый (*G. pectinatum* PERSOON, 1801), 3. сводчатый (*G. fornicatum* HUDSON) HOOKER, 1821), каштаново-коричневый (*G. badium* PERSOON, 1809), увенчанный (*G. coronatum* PERSOON, 1801), окружённый (*G. limbatum* FRIES, 1829) и 3. бахромчатый (*G. sessile* (SOWERBY) POUZAR, 1971) (см. рисунок 2.115).

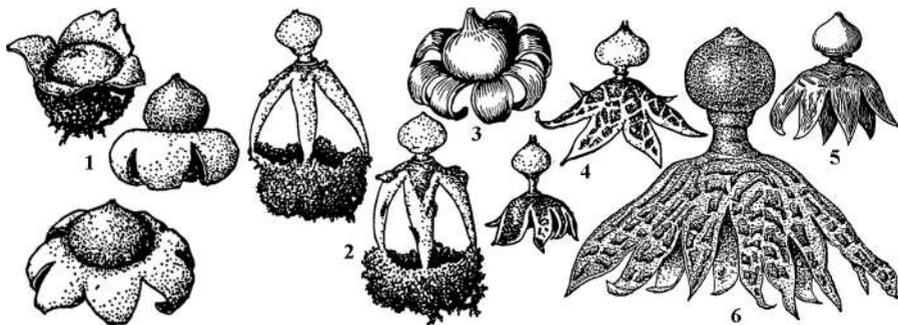


Рисунок 2.115 — Виды звездовиков (*Geastrum*):

1 — бахромчатый (*G. sessile*); 2 — сводчатый (*G. fornicatum*); 3 — каштаново-коричневый (*G. badium*); 4 — гребенчатый (*G. pectinatum*); 5 — увенчанный (*G. coronatum*); 6 — окружённый (*G. limbatum*)

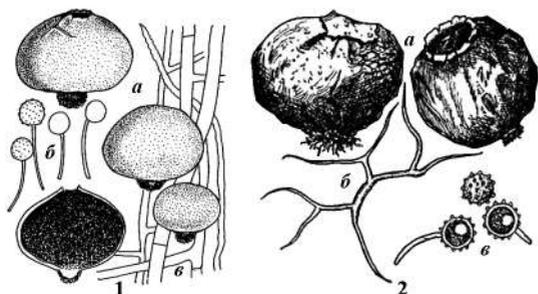


Рисунок 2.116 — Виды рода Порховка (*Bovista*):

- 1 — свинцово-серая (*B. plumbea*) (а — плодовые тела; б — споры; в — гифы капиллиция);
 2 — чернеющая (*B. nigrescens*) (а — плодовые тела; б — гифы капиллиция; в — споры)

или отверстием на вершине (рисунок 2.116). Глеба мягкая, белая, затем оливково-бурая, порошистая. Споры шаровидные, пурпурно-коричневые, слабошероховатые, с длинным придатком.

Известно около 10 видов рода Порховка, распространённых в Евразии и Северной Америке. В России известны три вида, из них наиболее распространены П. чернеющая (*B. nigrescens* PERSOON, 1794) и П. свинцово-серая (*B. plumbea* PERSOON, 1795) (рисунок 2.116). Сапротрофы на почве, полях, пастбищах и лугах. Плодоносят в июне-сентябре. В молодом возрасте съедобны.

Порховка свинцово-серая (*B. plumbea*), известная под названием «дедушкин табак» — дождевик округлой формы, часто встречающийся на лесных полянах, лугах, местах выпаса скота.

Порядок Ложнодождевиковые (*Sclerodermatales*). Базидиомы чаще наземные, сидячие, редко подземные или выступающие, по форме шаровидные, клубневидные, иногда с ножкой. Перидий чаще однослойный, реже двухслойный, плотный, реже тонкокожистый. Перидий разрывается на вершине неправильными лопастями, открывается правильным отверстием либо разрушается. Глеба без камер. Капиллиций, как правило, не образуется.

Род Ложнодождевик (*Scleroderma* PERSOON, 1801) включает широко распространённые виды, особенно ложнодождевик обыкновенный (*S. aurantium* (LINNAEUS) PERSOON, 1801), часто встречающийся на почве в лесах (рисунок 2.117). Он имеет плотную бородавчатую или растрескивающуюся оболочку и обладает пряным запахом. Гриб несъедобен, а в больших количествах даже ядовит.

Род Порховка (*Bovista* PERSOON, 1794) имеет плодовые тела шаровидные, иногда немного приплюснутые, диаметром — 1,5—6 см. Перидий двухслойный. Экзоперидий сначала белый, потом сероватый, при созревании слущивается. Эндоперидий тонкий, кожистый, свинцово-серый или чёрный, при созревании открывается щелью

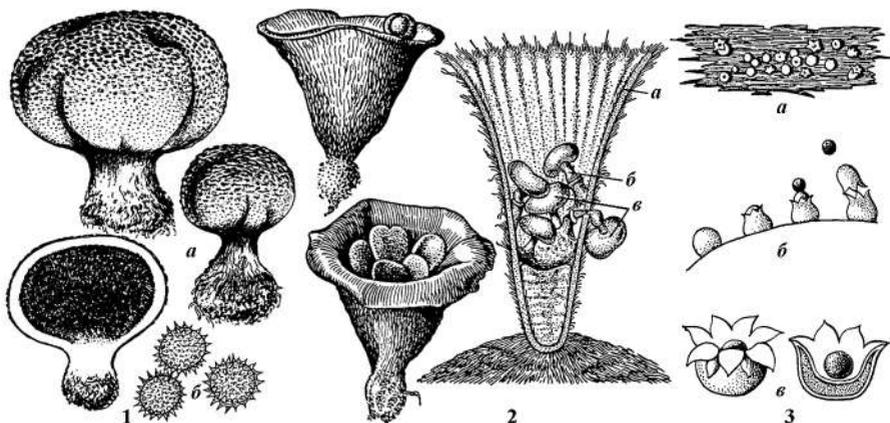


Рисунок 2.117 — Представители порядков Ложнодождевиковые (*Sclerodermatales*) (1) и Гнездовковые (*Nidulariales*) (2, 3):

1 — ложнодождевик обыкновенный (*Scleroderma aurantium*) (а — плодовое тело и его разрез; б — споры); 2 — плодовое тело бокальчика Олла (*Cyathus olla*) и его разрез (а — стенка перидия; б — шнур (фуникулюм); в — перидиоли); 3 — схема строения плодового тела и механизма отбрасывания глебы в роде Сфероболус (*Sphaerobolus*) (а — плодовые тела на субстрате; б — последовательные стадии отбрасывания глебы; в — плодовое тело и его разрез)

Порядок Гнездовковые (*Nidulariales*). Плодовые тела мелкие (0,5—1,5 см), чашевидные или воронковидные, сверху прикрыты перидием. В них лежат округлые тела — *перидиоли*, содержащие внутри базидиоспоры (рисунок 2.117).

Капиллиций отсутствует. Перидиоли выпадают из плодовых тел целиком, и базидиоспоры освобождаются лишь после разрушения их оболочек. Сапротрофы размещены на растительных остатках, древесине. На мелком валежнике часто встречаются виды родов: Бокальчик (*Cyathus* HALLER, 1768), Круцибулюм (*Crucibulum* TULASNE & C. TULASNE, 1844), Гнездовка (*Nidularia* WITHERING, 1787) и Сфероболус (*Sphaerobolus* TODE, 1790) с одной активно отбрасываемой перидиолей (см. рисунок 2.117).

Виды **рода Бокальчик**, или **Циатус** (*Cyathus* HALLER, 1768) растут на гниющей древесине, разнообразных растительных остатках, реже на земле, на навозе. Род включает около 50 видов. В России распространены приблизительно 40 видов, из которых наиболее известны Б. Олла (*C. olla* (BATSCH) PERSEON, 1801) и Б. полосатый, или гнездовка полосатая (*C. striatus* (HUDSON) WILLDENOW, 1787) (см. рисунок 2.117).

Порядок Весёлковые, или Фаллюсовые (Phallales) (рисунок 2.118). Молодые плодовые тела шаровидной или яйцевидной формы, одетые беловатым перидием, зрелые встречаются разнообразной, сложной формы. Глеба мясистая или желатинозная, в зрелости слизистая, расплывающаяся, с резким запахом, привлекающим насекомых, они распространяют находящиеся в ней базидиоспоры. Порядок включает около 20 родов, распространённых преимущественно в тропиках и субтропиках. На территории России наиболее известна весёлка обыкновенная (*Phallus impudicus* LINNAEUS, 1753), иначе называемая фаллюс нескромный, или сморчок вонючий, или сморчок подагрический (рисунок 2.118, 6, 7), встречающаяся в лиственных лесах.

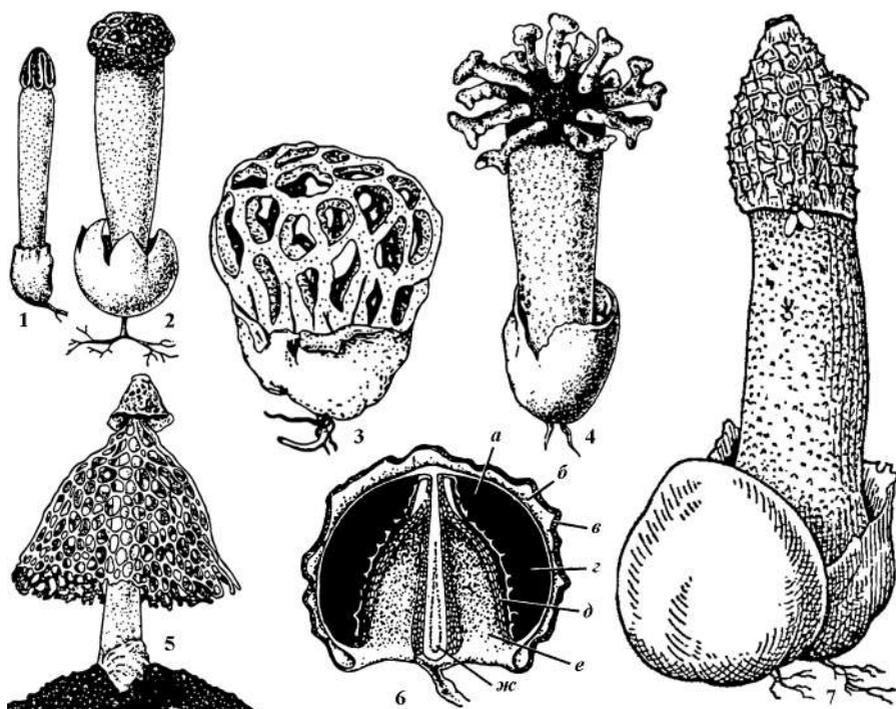


Рисунок 2.118 — Типы плодовых тел Весёлковых (Phallales):

1 — цветохвостник бореальный (*Anthurus borealis*); 2 — симблум, или соговик круглоголовый (*Simblum sphaerocephalum*); 3 — решёточник красный (*Clathrus ruber*); 4 — коралловая головка (*Kalchbrennera corallocephala*); 5 — диктиофора, или сетконоска (*Dictyophora indusiata*); 6 — разрез плодового тела (а — спороносная глеба; б — желеобразное влагалище; в — перидий; г — спороносная «шляпка»; д — индустий; е — первичная ложная ткань; ж — ножка (рецептакул)); 7 — весёлка обыкновенная, или фаллюс (*Phallus impudicus*); зрелое и молодое плодовые тела в стадии «яйца»

Молодое плодовое тело весёлки, или фаллюса, одетое белой оболочкой, имеет вид крупного яйца. Внутри него в центре дифференцируется бесплодная часть — рецептакулом, представленный цилиндрической полой ножкой с губчатыми стенками. У его вершины в виде свободно «надетого» на него колокола обособляется спороносная глеба. При созревании рецептакулом быстро вытягивается в длину до 30 см (скорость вытягивания может достигать 5 мм в минуту), разрывает оболочку и выносит на вершине зеленоватую глебу в виде конусовидной ячеистой шляпки (рисунок 2.118, б). Она вскоре расплывается в чёрно-зелёную слизь, содержащую споры. В это время гриб легко обнаружить по издаваемому им неприятному запаху падали, привлекающему мух, разносящих его споры.

Изредка на территории нашей страны встречаются тропические виды фаллюсовых. Это решётчатник красный (*Clathrus ruber* P. MICHEL ex PERSOON, 1801) (рисунок 2.118, 3), цветохвостник веретеновидный (*Pseudocolus fusiformis* (E. FISCHER) LLOYD, 1909), диктиофора, или «дама с вуалью» (*Dictyophora duplicata* (BOSC) E. FISCHER, 1888), мутинус собачий (*Mutinus caninus* (HUDSON) FRIES, 1849) и некоторые другие. Перечисленные виды относятся к редким охраняемым грибам и внесены в Красную книгу России.

Некоторые гастеромицеты способны к быстрому росту. Например, шаровидное однолетнее плодовое тело дождевика гигантского, или головача гигантского (*Langermannia gigantea* (BATSCH) ROSTKOVIOUS, 1839) (рисунок 2.119) из порядка Lycoperdales в диаметре может достигать 1,5 м, масса составлять 12 кг. Оно образует до 7,5 триллионов спор, т. е. приблизительно столько же, сколько 400 плодовых тел шампиньона обыкновенного.

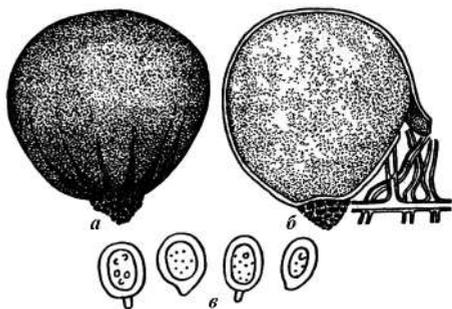


Рисунок 2.119 — Дождевик гигантский (*Langermannia gigantea*):

a — внешний вид базидиомы; *б* — разрез плодового тела; *в* — споры

Подкласс Гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae)

Базидия сложная — гетеробазидия, состоящая из нижней расширенной гипобазидии и верхней эпибазидии (см. рисунок 2.86). Базидиоспоры одноклеточные или многоклеточные, прорастающие конидиями или вторичными спорами. Плодовые тела студенистой, реже сухой

кожистой консистенции, распространены в виде корочек, подушечек, цилиндрических или коралловидных выростов, распростёртые или вертикально стоящие. Они имеют гладкую или волнисто-морщинистую поверхность. Плодовые тела гетеробазидиальных грибов в сухую погоду быстро теряют воду и превращаются в сухие роговидные плёнки или корочки. С наступлением влажной погоды они набухают, приобретают студенистую консистенцию и чётко выраженную форму. Гимений расположен по всей или только на нижней поверхности плодового тела.

Подкласс объединяет четыре небольших по объёму порядка. Два из них Аурикуляриевые (*Auriculariales*) и Дрожалковые (*Tremellales*) имеют базидию с перегородками (см. рисунок 2.86, 2, 4). Два другие — Дакриомицетные (*Dacryomycetales*) и Тюланелловые (*Tulasnellales*) — неразделённую базидию (см. рисунок 2.86, 3).

Большинство гетеробазидиомицетов — сапротрофы на древесине, развиваются преимущественно на опавших тонких веточках и других древесных остатках, реже паразиты встречаются на живых деревьях. Это, например, *Tremella faginea* BRITZELMAYR, 1895 на буке, *Auricularia mesenterica* (DICKSON) PERSOON, 1822 (рисунок 2.120) — на ослабленных яблонях и грушах.

Гриб *Helicobasidium purpureum* (TULASNE) PATOUILLARD, 1885, конидиальная стадия которого *Rhizoctonia crocorum* (PERSOON) DE CANDOLLE, 1815 вызывает корневую гниль клевера, люцерны, многих овощных и декоративных растений, развивается на гниющей древесине.

Виды рода *Auricularia* BULLIARD, 1780, растущие на отмершей древесине и известные под названием «древесные уши», употребляют в пищу и даже искусственно выращивают в некоторых странах Дальнего Востока и на островах Тихого океана.

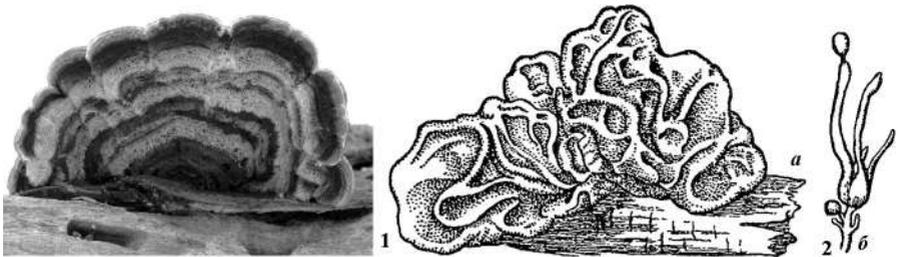


Рисунок 2.120 — Гетеробазидиальные грибы:

1 — аурикулярия плёнчатая (*Auricularia mesenterica*); 2 — дрожалка извилистая (*Tremella mesenterica*) (а — студенистое плодовое тело; б — базидия, разделённая продольными перегородками на 4 клетки, на одной длинной стеригме спора)

В последнее время ряд микологов рассматривает гетеробазидиальные грибы как сборную группу. Поэтому наблюдается тенденция к ликвидации подкласса или изменению его объёма в связи с различной трактовкой происхождения эпи- и гипобазидий в пределах указанных порядков. Однако благодаря сходству строения базидиоспор и способов их прорастания, что имеет основополагающее значение в систематике базидиомицетов, на этом этапе гетеробазидиомицеты рассматриваются как единая группа в ранге подкласса.

Класс Урединиомицеты (Urediniomycetes)

В классе Urediniomycetes (Teliomycetes) половой процесс — *сперматизация*, плодовые тела (базидиомы) не образуются. Базидия развивается из толстостенной покоящейся клетки — *телиоспоры*, которая рассматривается в качестве предшественника базидии — *пробазидии*. Базидиоспоры являются *баллистоспорами*. У них отсутствуют пряжки, гифы с долипоровыми септами, часто с пробками, но без парентесом. облигатные паразиты растений и насекомых. Класс включает 2—4 порядка (по разным источникам), из которых порядок Ржавчинные (Uredinales) разделён на 14 семейств.

У большинства базидиальных грибов, включаемых в этот класс, телиоспоры служат для реализации зимующей стадии и сохранения в неблагоприятных условиях. У урединиомицетов плодовые тела утрачены вследствие паразитического образа жизни.

Урединиомицеты — паразиты насекомых и растений. Они разделяются на два порядка — Септобазидиальные (Septobasidiales), виды которого паразитируют на щитовках. Второй основной порядок — Ржавчинные (Uredinales) — облигатные паразиты высших растений.

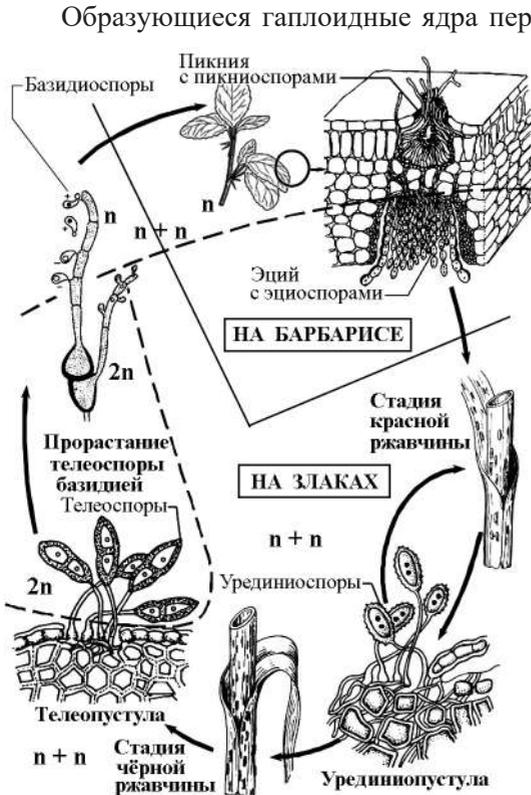
Порядок Ржавчинные (Uredinales). Грибы, относящиеся к этому порядку, паразитируют на высших растениях. У них известно несколько следующих одно за другим типов спороношений. В конечном итоге образуются покоящиеся споры или телиоспоры, чаще прорастающие после некоторого периода покоя в четырёхклеточную базидию.

Ржавчинные грибы паразитируют главным образом на вегетативных органах растений. Их мицелий распространяется по межклетникам, внедряясь в клетки при помощи гаусториев. Мицелий и споры ржавчинных грибов содержат капли масла, окрашенного в оранжевый цвет. В связи с этим на органах, поражённых ржавчинными грибами растений, развиваются подушечки (*пустулы*) оранжевого или красно-бурого цвета. Ко времени образования телиоспор *пустулы* приобретают тёмный (почти чёрный) цвет.

Ржавчинные грибы могут быть разнохозяйинными (*гетероэцичными*), когда отдельные типы спороношений развиваются на разных питающих их растениях и однохозяйинными (*авто- или гомоэцичными*), когда весь цикл развития гриба проходит на одном виде растения-хозяина.

Цикл развития разнохозяйинного (гетероэцичного) ржавчинного гриба удобно рассмотреть на примере возбудителя стеблевой линейной ржавчины злаков — Пукции злаковой (*Puccinia graminis* PERSOON, 1794) (рисунок 2.121).

Гриб начинает развиваться чаще всего весной, когда телиоспоры, зимующие на соломе в скирдах или на стерне злаков, прорастают в фрагмобазидию с четырьмя базидиоспорами разных половых знаков. Перед прорастанием дикариотичные ядра в телиоспорах сливаются. В результате формируется диплоидное ядро, которое затем делится редукционно.



Образующиеся гаплоидные ядра переходят через стеригмы в базидиоспоры. Они активно отбрасываются и переносятся в воздушном потоке. Для дальнейшего развития они должны попасть на листья барбариса — промежуточного или эциального хозяина. На верхней поверхности листа базидиоспоры («+» и «-») прорастают в гаплоидный мицелий, с половым знаком, соответствующим знаку базидиоспоры.

Между палисадной тканью и верхним эпидермисом формируются округлые клубочки гиф, которые затем образуют мелкие вместилища с выводным отверстием — *спермогонии*, иногда называемые *пикниями* (рисунок 2.122).

Рисунок 2.121 — Схема жизненного цикла стеблевой ржавчины злаков (*Puccinia graminis*)

При созревании они принимают форму кувшинчиков, от стенок полости которых вырастают короткие спороносцы, несущие очень мелкие шаровидные споры, называемые *спермациями*, или *пикниоспорами*. Из спермогония вовне выступают короткие гифы — *перифизы* с прилипающими спермациями к ним. Между перифизами наружу выступает привлекающая насекомых сахаристая пахучая жидкость с массой погружённых в неё спермациев, на брюшке и лапках переносимых с одной пикнии на другую. На образовании спермациев, не вызывающих заражение, но играющих важную роль в возникновении дикариотического мицелия, завершается гаплоидная фаза развития ржавчинного гриба.

Для продолжения цикла развития необходимо объединить два гаплоидных ядра из «+» и «-» спермогониев (пикниев) в дикариотичной гифе.

Объединение спермациев разных половых знаков осуществляется на поверхности листьев барбариса несколькими способами: 1) между гифами выступает привлекающая насекомых сахаристая пахучая жидкость с массой погружённых в неё спермациев, на брюшке и лапках переносимых с одного спермогония в другой; 2) попавшие на поверхность листа спермации образуют ростковые трубки, которые могут врастать в спермогоний противоположного знака; 3) содержимое двух ростковых трубок, развившихся из спермациев, может сливаться непосредственно на поверхность листа.

В конечном итоге внутри тканей барбариса развиваются дикариотичные гифы, образующие клубочки внутри тканей листьев, которые затем формируют *эции* в виде чашевидных образований чаще с нижней стороны листьев. В основании эция появляется слой базальных клеток, от которого отчленяются в виде цепочек дикариотичные весенние споры или *эциоспоры* гриба. С боков эций окружён более толстостенными клетками псевдоперидия (рисунок 2.122).

С изменением ядерной фазы мицелия изменяются паразитические свойства гриба. Эциоспоры не могут заражать барбарис. Дальнейшее развитие происходит на злаках, куда эциоспоры переносятся воздуш-

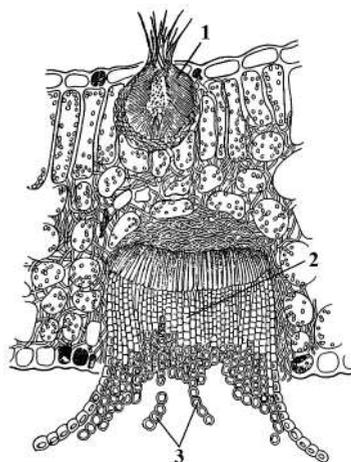


Рисунок 2.122 — Поперечный разрез листа барбариса со спермогонием (1) и эцием (2) с эциоспорами (3) *Puccinia graminis*

ными потоками. На влагищах листьев злаков или стеблях образуются пустулы в виде порошащих полос или пятен. Этот налёт представляет собой следующий тип спороношения — *урединии с урединиоспорами* (см. рисунок 2.121). Они бывают одноклеточные, яйцевидной формы, двудерные, крепятся на клетке-ножке. После разрыва эпидермиса урединиоспоры отрываются от своих ножек и способны снова заражать злаки. За лето образуется несколько новых поколений урединиоспор (по некоторым данным до семи и более за сезон). На этом мицелии обычно в конце лета возникают двудерные *телиоспоры* с толстой тёмно-бурой оболочкой. Весной каждая их клетка прорастает четырёхклеточной базидией (см. рисунок 2.121), в неё переходит образовавшееся после слияния двух гаплоидных ядер дикариона диплоидное ядро, делящееся затем редукционно. Далее цикл развития повторяется (см. рисунок 2.121).

Таким образом, цикл развития ржавчинного гриба *Puccinia graminis* и у многих других видов этой группы включает пять стадий. Отдельные виды имеют все описанные стадии, другие лишены части спороношений или они у них неизвестны. Для удобства описания жизненного цикла каждая из стадий обозначается отдельной цифрой римского алфавита. У ржавчинных грибов с полным циклом развития стадии следуют в следующем порядке: базидия — IV, спермогоний — 0; эции — I; урединии — II; телии — III.

Каждая из стадий образует характерные для неё формы спор: базидиоспоры, спермации, эциоспоры, урединиоспоры, телиоспоры. В отечественных учебниках применяют следующие наименования спор и соответствующих спороношений ржавчинных грибов — эцидиоспоры (эцидии), уредоспоры (уредоспороношение), телейтоспоры (телейтоспороношение). Спермогонии часто называют пикнидами, а развивающиеся в них споры пикноспорами.

Например, вид *P. graminis* может быть обозначен как имеющий 0, I, II, III и IV стадии спороношения. Ржавчинные грибы, в цикле развития которых имеются все стадии спороношений, называются грибами с полным циклом развития. Если у некоторых видов выпадают какие-либо стадии спороношения, то они относятся к видам с неполным циклом развития. Многие виды ржавчинных грибов лишены той или иной стадии развития, и тогда они отличаются обозначениями.

Виды с 0, I, II, III стадиями называют Eu-формами; 0, II, III — отсутствуют эции — Brachy-; II, III — нет спермогониев и эциев — Nemi-; 0, I, III — отсутствует урединиостадия — Opsis-; III — известны

только телиоспороношения, телиоспоры прорастают после периода покоя — Micro-; III — известны телиоспороношения, но споры прорастают сразу — без периода покоя — Lepto-; 0, I — развиваются только спермогонии и эции Endo-формы; II — развиваются только урединии, несовершенные ржавчинные грибы.

Существует также группа несовершенных ржавчинных грибов, к которой относятся виды, развивающиеся только в урединиостадии.

Порядок ржавчинных грибов включает более 5 000 видов (по данным некоторых микологов до 6 000 видов), относящихся к 140—150 родам. В России отмечено более 400 видов и около 15 родов. Порядок ржавчинных грибов делят на семейства на основании следующих признаков:

1. Строение телиоспор. Они могут развиваться на ножке или без неё, быть одиночными или в виде цепочек, иметь разную форму.

2. Строение эциев. Они могут быть окружены псевдоперицием как у видов *Puccinia*; они могут выступать из листа сначала в закрытом виде и при созревании их стенки вскрываются, формируя своеобразную решётку, через которую выходят эциоспоры, например, у ржавчины груши *Gymnosporangium sabinae* (DICKSON) G. WINTER, 1884. Этот тип эциев называют Roestelia. Эции *Cronartium ribicola* A. DIEBRIEN, 1856 — пузырчатой ржавчины разных видов сосны представляют собой пузыревидные вздутия на ветвях растений, их относят к типу эциев под названием Peridermium и, наконец, псевдопериций может отсутствовать — тип Saecoma.

3. Специализация в отношении растений-хозяев. Учитывается вид и род растения-хозяина, однохозяинность или разнохозяинность, спороношение ржавчинного гриба, зафиксированное на растении. На основании указанных признаков в настоящее время в порядке Uredinales разными авторами описывается различное число семейств (до 14), важнейшие из них — семейство Пуккциниевые (Pucciniaceae) и семейство Мелампсоровые (Melampsora-seae).

Семейство Пуккциниевые (Pucciniaceae) с одиночными (у большинства видов) телиоспорами насчитывает 69 родов. Грибы этого семейства паразитируют на покрытосеменных растениях. Среди представителей семейства встречаются как разно-, так и однохозяинные виды. Наибольшее распространение получили следующие три рода.

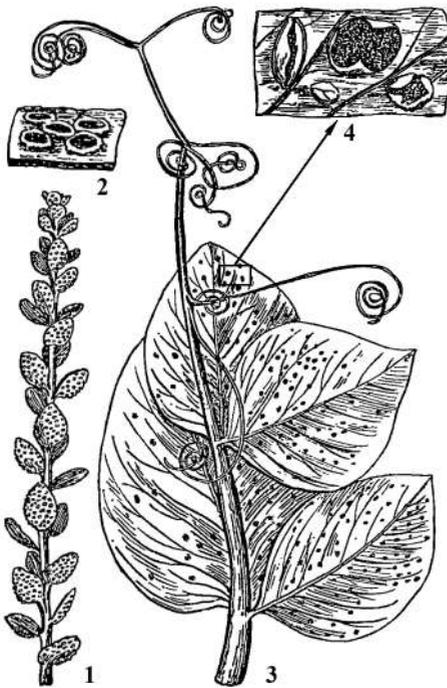


Рисунок 2.123 — Уромицес гороха (*Uromyces pisi*):

1 — поражённый, сильно изменённый молочай; 2 — несколько эциев при небольшом увеличении; 3 — лист гороха с кучками телиоспор; 4 — телиокучки при увеличении $\approx \times 10$

Род Уромицес (*Uromyces* (LINK) UNGER, 1833) имеет одноклеточные телиоспоры, закреплённые на бесцветной короткой ножке, эции с перидием. Телиоспоры округлые, эллипсоидные или яйцевидные или угловатые, иногда зауженные на вершине, со светло-бурой или коричневой, гладкой, бородавчатой или полосатой оболочкой и одной ростковой порой. Многие виды рода *Uromyces* в уредино- и телиостадиях паразитируют на бобовых растениях, а в эциальной — на молочаях (рисунок 2.123).

Род представлен около 500 видами, из них примерно 30 видов встречаются в России. Наиболее известны среди них *U. pisi* (PERSEON) DE VARY, 1863 — на горохе (рисунок 2.123); *U. betae* (PERSEON) J. G. KÜHN, 1867 — на свёкле; *U. trifolii* (R. HEDW.) LÉVEILLÉ, 1847 — на клевере; *U. viciae-cracca* CONST., 1904 —

на мышином горошке; *U. lupini* BERKELEY & M. A. CURTIS, 1860 — на люпине; *U. rumicis* (SCHUMACHER) G. WINTER, 1884 — на щавеле и др.

Род Пукциния (*Puccinia* MICHEL, 1729) с двухклеточными телиоспорами, закреплёнными на ножках, каждая их клетка имеет по одной поре, эции с псевдоперидием. Представители этого рода паразитируют на многих видах злаков: П. злаковая (*P. graminis* PERSEON, 1794) (рисунок 2.124) — возбудитель стеблевой или линейной ржавчины злаков, П. корончатая (*P. coronifera* КЛЕВ., 1894) — возбудитель корончатой ржавчины овса, П. скрытая (*P. recondita* DIETEL & HOLW., 1857) — возбудитель бурой (листовой) ржавчины ржи и пшеницы, П. пшеничная (*P. triticina* ERIKSSON, 1899) — специализированный биотрофный паразит, поражающий мягкую пшеницу (*Triticum aestivum* L.) и другие виды

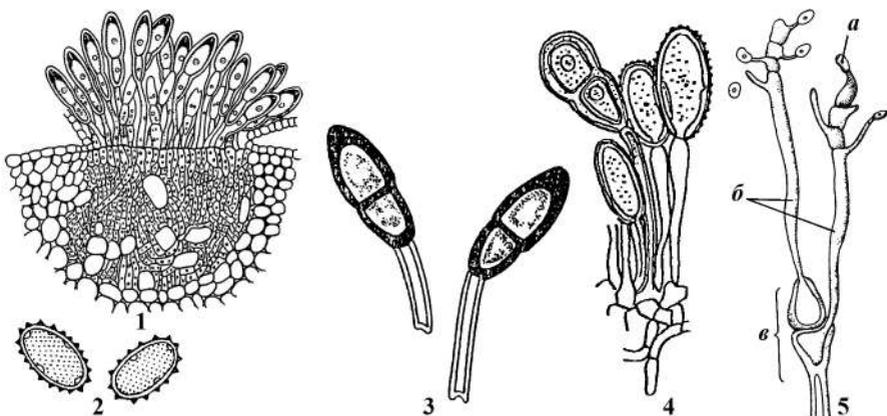


Рисунок 2.124 — Пукция злаковая (*Puccinia graminis*):

1 — подушка телиоспор; 2 — уренинспоры; 3 — телиоспоры; 4 — уренинспоры с одной телиоспорой; 5 — прорастание телиоспоры; а — базидиоспора; б — фрагмобазидия; в — телиоспора

злаков (кукурузу, овёс) и др., а также на различных видах двудольных. Весьма вредоносна П. подсолнечниковая (*P. helianthi* SCHWEINITZ, 1822), паразитирующая на подсолнечнике.

У ржавчинных грибов из рода **Гимноспорангиум** (*Gymnosporangium* R. HEDW. ex DE CANDOLLE, 1805) телиоспоры двухклеточные, расположенные на длинных ножках, ослизняющиеся, сливающиеся в общую студенистую массу. Цикл развития неполный, эции появляются на деревьях семейства Розоцветные (яблоне, груше), телиоспоры — на можжевельниках.

В семействе *Мелампсоровых* (Melampsoraceae) телиоспоры формируются без ножек, они или срастаются боками в виде плоской корочки или образуют столбик. В большинстве они случаев разнохозяйные, часто с эциями на хвойных, уренинио- и телиоспоры на двудольных. В семейство включают 6 родов.

Наиболее распространён род **Мелампсора** (*Melampsora* CASTAGNE, 1843), у которого телиоспоры срастаются в плотную корочку. Большой вред приносит ржавчина льна (*M. lini* (EHRENBERG) LÉVEILLÉ, 1847) (рисунок 2.125) — однохозяйный вид. Среди представителей этого рода разнохозяйные виды встречаются на хвойных и двудольных.

У видов рода **Кронарциум** (*Cronartium* FRIES, 1815) (семейство Cronartiaceae) телиоспоры срастаются в колонку. Разнохозяйные виды

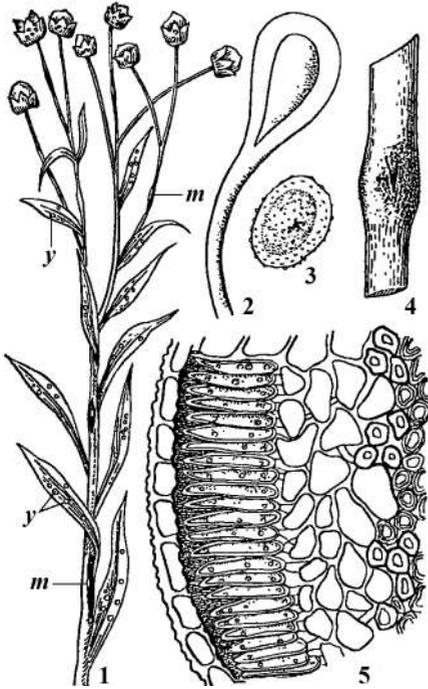


Рисунок 2.125 — Меламспора (*Melampsora lini*) на льне:

1 — веточка льна, поражённая ржавчиной; 2 — одна из парафиз; 3 — урединиоспора; 4 — часть стебля с кучкой телиоспор; 5 — разрез поражённого стебля (под эпидермисом расположен слой телиоспор, сросшихся боковыми стенками) ; у — подушечки урединиоспор; m — подушечки телиоспор

этого рода в эциальную стадию развиваются на хвойных, редко образуются телиоспоры на двудольных. Известен паразит смородины *C. ribicola* A. DIETRICH, 1856.

У представителей рода **Колеоспориум** (*Coleosporium* LÉVEILLÉ, 1847) (семейство Coleosporiaceae) телиоспоры одноклеточные срастаются боками. Базидии развиваются внутри цепочки спор путём деления каждой клетки телиоспоры на четыре части. Грибы этого рода поражают хвойные (эции) и двудольные (урединии) растения.

У представителей рода **Хризомикса** (*Chrysomyxa* UNGER, 1840) (семейство Coleosporiaceae) телиоспоры размещены в ветвистых цепочках. Это паразиты хвойных и двудольных.

Ржавчинные грибы — облигатные паразиты, в природе они встречаются только на живых растениях. Только покоящиеся стадии (телиоспоры) сохраняются на растительных

остатках. В настоящее время некоторые ржавчинные грибы удалось культивировать на искусственных питательных средах.

Класс Устилагиномицеты (*Ustilaginomycetes*)

В классе Устилагиномицеты (*Ustilaginomycetes* [*Ustomycetes*]) половой процесс — соматогамия, как в классе Basidiomycetes, но базидии образуются из характерных толстостенных спор — телиоспор (устоспор), развивающихся интеркалярно или на концах (терминально) дикариотичных гиф. В телиоспорах происходит кариога-

мия. В клеточных перегородках поры простые. Долиповые септы обычно отсутствуют, как и парентесомы. Плодовые тела не образуются. Класс, включающий в основном паразитов растений, некоторых сапротрофов, подразделяется на 2—7 порядков. Важное практическое значение имеет порядок Головнёвые грибы (*Ustilaginales*), состоящий из 14 семейств и включающий примерно 1 200 видов из 50 родов.

Порядок Головнёвые (*Ustilaginales*) включает грибы, паразитирующие на многих цветковых растениях. Они поражают и разрушают цветки, семена. Некоторые виды наносят вред листьям, стеблям, редко корням. На поражённых органах появляются тёмные полосы, вздутия, иногда всё растение или его часть деформируется. Области поражения превращаются в чёрную, пылящую или мажущуюся массу, представляющую собой скопление устоспор [телиоспор] (или головнёвых спор), которые выглядят как обугленные (отсюда название болезни «головня»).

Дикариотический мицелий головнёвых грибов распространяется по межклетникам заражённых растений. В клетки гриб проникает при помощи гаусториев. После попадания в ткани растений мицелий во многих случаях долго там находится, не влияя на его внешний облик. Лишь головнёвые грибы, паразитирующие на злаках, вызывают некоторое угнетение роста растений.

После образования метёлок или колосьев гриб заполняет появившиеся завязи скоплением устоспор, сформировавшихся из мицелия. При заражении вегетативных органов болезнь может проявляться сразу в виде просвечивающих сквозь эпидермис тёмных полос или вздутий, в которых развивается масса устоспор (рисунок 2.126).

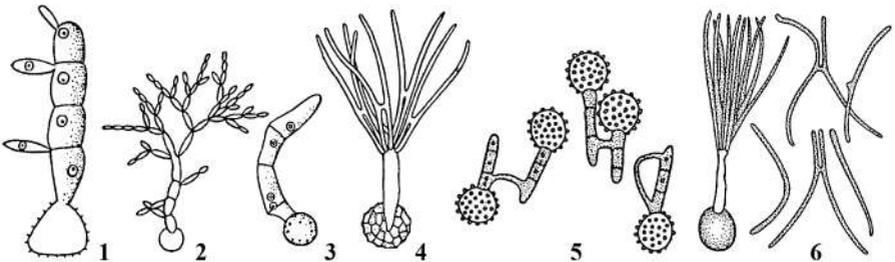


Рисунок 2.126 — Прорастание устоспор (1—4) и копуляция базидиоспор (5—6) у головнёвых грибов:

1 — *Ustilago*; 2 — *Ustilago maydis*; 3 — *Ustilago nuda*; 4 — *Tilletia tritici*; 5 — *Ustilago*; 6 — *Tilletia*

Устоспоры [телиоспоры] прорастают чаще четырёхклеточной, реже одноклеточной базидией (см. рисунок 2.126). Виды отличаются дальнейшим развитием базидиоспор.

У возбудителя головни проса (*Sphacelotheca (Ustilago) panici-milicacei* (PERSOON) ВУВÁК, 1912) базидиоспоры гаплоидные. Они при попадании в почву копулируют между собой или почкуются, и копуляция происходит между почкующимися клетками. При этом базидиоспоры или почки копулируют с разными половыми знаками «+» и «-» (см. рисунок 2.126). После заражения всходов дикариотическим мицелием болезнь проявляется ко времени образования цветочных метёлок в виде вздутий, состоящих из остатков мицелия и устоспор, покрытых плёнкой. После её разрушения они распыляются, и происходит дальнейшее развитие гриба. Аналогично развивается возбудитель стеблевой головни ржи (*Urocystis occulta* (WALLROTH) RABENHORST, 1870), твёрдой головни пшеницы (*Tilletia tritici* (BJERK.) G. WINTER, 1874), каменной и чёрной головни ячменя (*Ustilago hordei* (PERSOON) LAGERHEIM, 1889), головни овса (*Ustilago avenae* (PERSOON) ROSTRUP, 1890). У последнего вида прорастание устоспор и образование диплоидного мицелия происходят сразу после попадания их под покрывающие зёрна чешуйки. Под ними мицелий зимует, весной заражая растения. Возбудитель карликовой головни пшеницы (*Tilletia controversa* J. G. KÜHN, 1874) заражает всходы только после выхода их на поверхность почвы.

У возбудителей пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici* С. ВАУНИН, 1596) и ячменя (*U. nigra* ТАРКЕ, 1932) устоспоры распыляются во время цветения растений-хозяев. После попадания на рыльца цветков они прорастают четырёхклеточной базидией с диплоидным ядром. Затем происходят редукционное деление и образование гаплоидных ядер. Дикарион возникает путём перехода ядер из одной клетки базидии в другую или копуляции соседних клеток базидии или клеток соседних базидий. Из ставшей двуядерной клетки образуется дикариотический мицелий, проникающий в завязь по пыльцевой трубке. Семя при этом развивается нормально, хотя в тканях его эндосперма, а часто и в зародыше находится мицелий гриба. Заражённые семена, попадая в почву, прорастают нормально, но вместе с ростком развивается находящийся внутри семян мицелий патогена. По мере роста мицелий продвигается в тканях растения по межклетникам, скапливаясь особенно в точке роста. Затем гриб проникает в залагающийся колос, разрушает зерно и колоски, обильно разрастается, распадаясь в конечном итоге на устоспоры. У выходящих из листовых влагалищ колосьев сохраняются

лишь стержень и разрушенные боковые колоски. Все остальные части колоса превращаются в массу устоспор, которые ветром разносятся на цветущие растения и прорастают при отсутствии периода покоя. Дальнейшее развитие патогена происходит аналогично.

Возбудитель пузырчатой головни кукурузы (*Ustilago maydis* (DE CANDÓLLE) CORDA, 1842 = *U. zeaе* (LINK) UNGER, 1836) поражает вегетативные органы растения, а также женские и мужские цветки, початки. Восприимчивы к головне молодые растения, а у взрослых лишь молодые растущие ткани. Устоспоры возбудителя пузырчатой головни прорастают в четырёхклеточную базидию, на которой базидиоспоры начинают почковаться. Почкующиеся клетки опадают, воздушными течениями переносятся на восприимчивые органы кукурузы, где они копулируют с клетками, имеющими разные половые знаки («+» и «-»). В результате копуляции возникает дикариотический мицелий, который и заражает растение. В его тканях мицелий разрастается, вызывая местные поражения в виде галлов или вздутий, заполненных устоспорами патогена, которые могут прорасти и заражать новые ткани.

Порядок Головнёвые представлен двумя семействами — Устилаговых (*Ustilaginaceae*) — с разделёнными поперечными перегородками четырёхклеточными базидиями (фрагмобазидии) и Тиллециевых (*Tilletiaceae*) — с одноклеточной (не разделённой перегородками) базидией и развивающимися на её конце базидиоспорами.

В семействе Устилаговых (*Ustilaginaceae*) наиболее обширен одноимённый род Устилаго (*Ustilago* (PERSOON) ROUSSEL, 1806), у видов которого формируются поражающие главным образом репродуктивные органы злаков тёмноокрашенные шиповатые, реже гладкие устоспоры. У немногих видов заболевание проявляется на вегетативных органах. Особенно большой вред в этом случае приносит пузырчатая головня кукурузы. На территории России известно около 100 видов рода *Ustilago* (рисунок 2.127).

В роде Сорспориум (*Sorosporium* F. RUDOLPHI, 1829) устоспоры собраны в клубочки и окружены студенистой оболочкой. Через определённое время она исчезает и клубочки распадаются на отдельные споры. Устоспоры шаровидные, иногда слегка угловатые, различных оттенков коричневатого цвета. На территории России распространено до 30 видов. Наибольшую известность получил *S. reilianum* (J. G. KÜHN) McALPINE, 1910 — возбудитель пыльной головни кукурузы.

У грибов из рода Сфацелотека (*Sphacelotheca* DE BARY, 1884) споровая масса вначале прикрыта оболочкой, состоящей из стерильных гиф



Рисунок 2.127 — Представители рода *Ustilago*:

1 — *U. avenae*; 2 — *U. hordei*; 3 — устоспоры [телиоспоры]; a — здоровый колосок

и стеблях появляются чёрные полосы, небольшие вздутия, прикрытые тонким слоем эпидермиса, споры распыляются после его разрыва. Устоспоры в клубочках, по 3—10 клеток в каждой споре, из которых одна-две тёмные центральные, окружённые несколькими небольшими неокрашенными клетками. Прорастают только центральные клетки. Базидия короткая, цилиндрическая с пучком базидиоспор на вершине.

В роде **Энтилома** (*Entyloma* DE BARY, 1874) около 100 видов, поражающих листья, стебли, цветоножки, черешки, на которых образуются пятна или небольшие вздутия, наполненные одиночными устоспорами разных оттенков коричневого цвета. Они гладкие, иногда с двойной обо-

патогена и разрушенных тканей растения. Устоспоры, распыляющиеся после разрыва оболочки, шаровидной формы, одиночные, оливкового цвета, у большинства видов шиповатые (рисунок 2.128). Просяная сфацелотека (*S. panici-miliacei* (PERSON) VUBÁK, 1912) вызывает головню метёлок проса.

В семействе *Тиллециевых* (Tilletiaceae) основной род **Тиллеция** (*Tilletia* TULASNE & CHARLES TULASNE, 1847) имеет устоспоры шаровидные, крупные. Споровая масса часто с характерным селёдочным запахом. Базидия одноклеточная с четырьмя серповидными базидиоспорами, развивающимися на её конце. Род включает около 80 видов.

Род **Уроцистис** (*Urocystis* RAVENHORST ex FUSKEL, 1870) представлен 60 видами. Поражение растений этим грибом проявляется на надземных, вегетативных органах, редко на корнях и соцветиях. На листьях

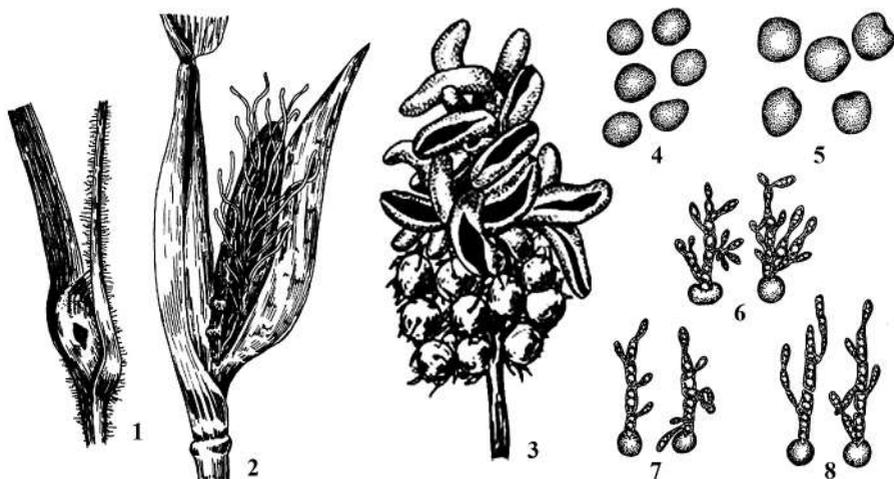


Рисунок 2.128 — Представители рода *Sphacelotheca*:

1 — початок кукурузы, поражённый *S. reiliana* CLINT.; 2 — соцветие проса, поражённое *S. destruens* (SCHLECHT.) STEV. & JOHN.; 3 — зерновки сорго, поражённые *S. sorghi* EHRENB.; 4 — морфология устоспор *S. sorghi* EHRENB.; 5 — морфология устоспор *S. cruenta* (KUEHN) A. A. POTTER; 6 — прорастание устоспор *S. reiliana* CLINT.; 7 — прорастание устоспор *S. cruenta* (KUEHN) A. A. POTTER; 8 — прорастание устоспор *S. sorghi* (Lk.) CLINT.

лочкой. Возбудитель листовой головни ежи сборной (*E. dactylidis* (PASSERINI) CIFERRI, 1924) образует двусторонние, различной формы пятна длиной 0,5—4,0 мм, тёмного или коричневого цвета. Внутри ткани пятен образуются неправильно шаровидные, тесно скученные и склеенные, угловатые или удлинённо-овальные споры с гладкой коричневой оболочкой.

Порядок Экзобазидиальные (Exobasidiales) включает грибы, у которых базидии формируются непосредственно на мицелии. Плодовые тела отсутствуют. Ранее грибы этого порядка относили к гименомицетам. Считалось, что эта группа отличается от типичных гименомицетов отсутствием плодовых тел, связанным с паразитизмом на растениях. Однако в настоящее время эти грибы включают в класс Устилагомицеты в качестве порядка.

В порядке одно семейство, которое содержит четыре рода и около 50 видов.

Виды рода Экзобазидиум (*Exobasidium* WORONIN, 1867) могут вызывать пятна и утолщённые подушки на листьях, галлы, «ведьмины мётлы», развитие уродливых ветвей растения-хозяина. Нередко на одном виде растения встречаются два вида экзобазидиума, которые отличаются

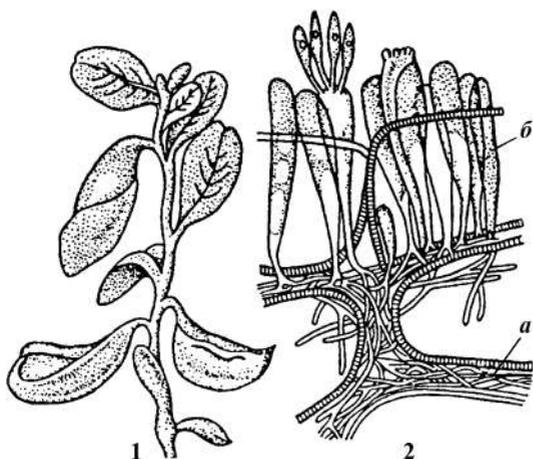


Рисунок 2.129 — Экзобазидиум брусничный (*Exobasidium vaccinii*):

1 — внешний вид поражённого растения; 2 — разрез поражённого растения; *a* — гифы гриба в тканях растения; *б* — несомкнутый слой базидий с базидиоспорами

Почти во всех таёжных лесах до северной границы Заполярья очень часто встречается экзобазидиум брусничный (*Exobasidium vaccinii* (FUCKEL) WORONIN, 1867 (рисунок 2.129). Под эпидермисом растений брусники, который впоследствии разрушается, непосредственно на мицелии образуется слой параллельно расположенных базидий. На каждой из них развиваются 2 или 4 (реже 6 или 8) одноядерные базидиоспоры, которые распространяются ветром и заражают новые растения. Мицелий вызывает гипертрофию тканей хозяина. В начале или середине лета листья, а иногда и молодые стебли брусники деформируются. Заражённые участки листьев разрастаются, их поверхность на верхней стороне листьев становится вогнутой и приобретает красную окраску. На нижней стороне листьев поражённые участки выпуклые, снежно-белые.

Деформированный участок становится толще (в 3—10 раз по сравнению со здоровыми листьями). В редких случаях деформируемые стебли утолщаются, искривляются и становятся белыми, а также поражаются цветки.

Экзобазидиум брусничный паразитирует также на голубике и других видах рода Вакциниум (*Vaccinium*), а также на видах рода Рододендрон (*Rhododendron*), Багульник (*Ledum*) и некоторых других. В

друг от друга характером поражения. Например, на рододендроне жёлтом распространённом на Кавказе встречаются два вида — *E. dubium* RACIBORSKI, 1909 и *E. horvathianum* (F. THOMAS) NANNFELDT, 1981. Первый из них вызывает появление жёлтых пятен на листьях, а второй — образование мясистых округлых галлов диаметром до 7 см. Наиболее распространённым паразитом чайного куста является *E. vexans* MASSEE, 1898, приносящий существенный ущерб плантациям чая.

Северной Америке этот вид имеет практическое значение, так как паразитирует на культивируемой клюкве крупноплодной.

На чернике паразитирует другой вид *E. myrtilli* SIEGM., 1879, вызывающий сходные симптомы поражения растений, но отличающийся по размеру спор и некоторым физиологическим признакам.

К роду *Exobasidium* близок арктоальпийский род **Арктикомицес** (*Arcticomyces* SAVILE, 1959), у видов которого под базидиями образуется плотное сплетение гиф — строма, что можно считать этапом развития или, наоборот, рудиментом плодового тела, редуцированного в связи с паразитическим образом жизни. Арктикомицес Варминга (*A. warmingii* (ROSTRUP) SAVILE, 1959) паразитирует на камнеломке (*Saxifraga* spp.).

У видов тропического рода **Kordyana** (RACIBORSKI, 1900), обитающих в тропиках Азии, базидии закладываются в дыхательной полости поражённого листа и появляются небольшими пучками через устьица вместе с перепутанными стерильными гифами. Виды этого рода вызывают образование на листьях традесканций и некоторых пальм пятен неправильной формы.

Контрольные вопросы

1. Назовите характерные признаки базидиальных грибов.
2. Как развивается базидия? В чём заключается сходство и различие в развитии базидий и сумок?
3. Что такое вторичный мицелий базидиомицетов и какому состоянию аскомицетов он соответствует?
4. Что такое гименофор и в каком направлении происходила его эволюция?
5. Какие известны типы базидий?
6. В каких направлениях происходила эволюция плодовых тел и гименофоров у гименомицетов?
7. Каково значение гименомицетов в природе и народном хозяйстве?
8. Каковы особенности строения плодового тела гастеромицетов?
9. Какие типы расположения спороносного слоя глебы характерны для гастеромицетов?
10. Какие признаки указывают на высокий уровень развития фаллюсовых грибов?
11. Каково значение гастеромицетов в природе и хозяйственной деятельности человека?
12. Какие типы спороношений характерны для ржавчинных грибов?

13. Где и как осуществляется дикариотизация у ржавчинных грибов и как образуются эциоспоры?

14. Расскажите о цикле развития возбудителя линейной ржавчины злаков.

15. Что означает одно- и разнохозяйные паразиты, с полным и неполным циклом развития? Приведите примеры.

16. Каковы меры борьбы с ржавчинными грибами?

17. Назовите три основных биологических типа головнёвых грибов, паразитирующих на злаках.

18. Охарактеризуйте циклы развития возбудителей пыльной головни ячменя и твёрдой головни пшеницы.

19. Каковы способы заражения растений головнёй и меры борьбы с ней?

20. Как чередуются три стадии в цикле развития головнёвых грибов?

2.10 Анаморфные, несовершенные, или митоспоровые грибы

К анаморфным (несовершенным) относятся грибы с клеточным мицелием, утратившие в ходе эволюции половую стадию (сумчатую или реже базидиальную) и размножающиеся только бесполом путём — конидиями или вегетативно почкованием. Таким образом, виды этой группы связаны происхождением с аско- и базидиомицетами и рассматриваются как новая, находящаяся в процессе становления эволюционная ветвь грибов полифилетического происхождения. Эволюция группы на этом этапе направлена на усовершенствование конидиального аппарата — основного органа размножения и на компенсацию отсутствующего полового процесса другими механизмами (гетерокариозом, парасексуальным процессом), которые обеспечивают этим грибам новые механизмы микроэволюции.

Выявление принадлежности видов этой группы к отделам сумчатых или базидиальных грибов возможно только по молекулярно-генетическим и микроморфологическим (строение септы, наличие пряжек и т. д.) признакам.

У некоторых, однако далеко не всех видов этой группы установлена связь между бесполом спороношением (анаморфами) и половой стадией (телеоморфой). Некоторые исследователи рекомендуют относить отдельные виды этой группы с телеоморфами к соответствующим группам сумчатых или базидиальных грибов. Применение прагмати-

ческого подхода, позволяющего создать формальную, далёкую от филогенетической, но пригодную для идентификации систему, которая в большинстве случаев принимается в настоящее время. Она включает три класса: Гифомицеты (*Hyphomycetes*), Целомицеты (*Coelomycetes*) и Агономицеты (*Agonomycetes*).

Анаморфные грибы широко распространены в природе. Они входят в состав многочисленных экологических групп грибов: почвенных, ксилофильных (обитающих на древесине), паразитов растений, хищных (улавливающих микроскопических животных и питающихся ими), водных, микофильных (обитающих как паразиты на других грибах), энтомофильных (паразитирующих на насекомых) и др.

К этой группе относится большое число фитопатогенных видов, вызывающих болезни многих сельскохозяйственных культур: зерновых, картофеля, свёклы, льна, хлопчатника, овощных, плодовых и декоративных растений. В результате воздействия многих видов грибов корма и продукты питания портятся.

Среди анаморфных грибов встречаются виды — продуценты антибиотиков и ферментов. Их широко используют в микробиологической промышленности. Грибы, паразитирующие на насекомых-вредителях и фитопатогенных грибах, применяют в борьбе с болезнями растений.

Велика роль этой группы грибов в природе как редуцентов растительных остатков, участников почвообразовательного процесса. Среди анаморфных грибов встречаются виды, патогенные для человека и животных, а также, поселяясь на фураже и продуктах питания, выделяющие токсины, которые могут вызвать тяжёлые отравления у животных и человека.

По строению конидиального спороношения анаморфные, или несовершенные грибы подразделяют на три формальных класса.

Класс Гифомицеты (*Hyphomycetes*)

Класс *Hyphomycetes* с порядком *Hyphomycetales* включает виды со свободными, простыми или ветвящимися конидиеносцами, развивающимися на мицелии одиночно или плотными пучками (*коремиями*) или соединёнными в подушечки (*спородохи*) (рисунок 2.130, 1, 3, 4).

Гифомицеты подразделяют на четыре семейства, различающиеся по строению и окраске конидиеносцев и конидий: монилиевые, демациевые, стильбелловые и туберкуляриевые.

Семейство Монилиевые (Moniliaceae). У представителей этого семейства мицелий, конидиеносцы и конидии бесцветные, иногда по-

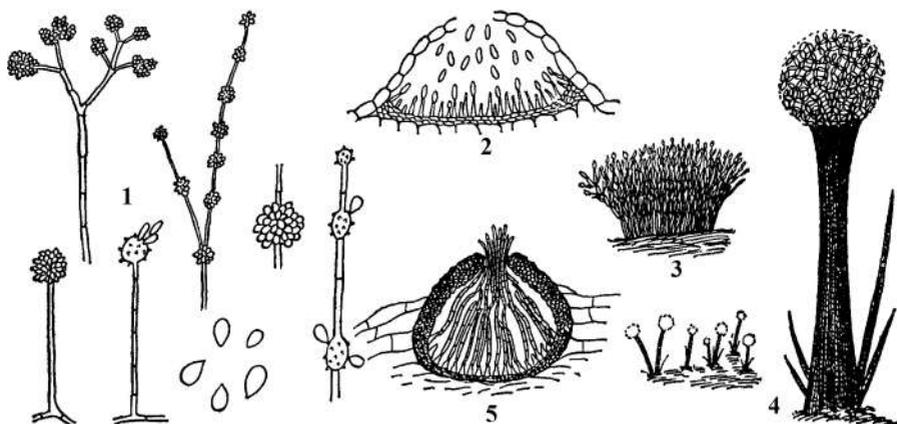


Рисунок 2.130 — Спорношения анаморфных грибов:

1 — одиночные конидиеносцы с конидиями; 2 — ложе; 3 — спорохоий; 4 — коремин;
5 — пикнида

следние могут быть окрашены. Конидиеносцы — одиночные или собраны в небольшие, рыхлые группы (рисунок 2.130, 1). Семейство включает множество родов и видов.

Род Монилиния (*Monilinia* HONEY, 1928). Мицелий у грибов этого рода в основном находится внутри субстрата, выступает на поверхность в виде пучков гиф. Конидии формируются в цепочках, а затем распадаются на отдельные клетки. Наиболее вредоносные виды *M. fructigena* HONEY, 1945, *M. cinerea* HONEY, 1945, *M. mali* (ТАКАН.) WNETZEL, 1945 вызывают соответственно плодовую гниль семечковых, серую плодовую гниль косточковых и монилиальный ожог яблони.

Род Ботритис (*Botrytis* P. MICHELL, 1729). Конидиеносцы древесно разветвлённые, конидии эллиптические, собраны в головки. Многие виды паразитируют на растениях и вызывают гнили. *B. cinerea* PERSOON, 1794 — возбудитель серой гнили плодов, ягод и овощей, *B. allii* MUNN, 1917 — возбудитель шейковой гнили лука (см. рисунок 2.131, 1).

Род Ооспора (*Oospora* WALLROTH, 1833). Мицелий в основном поверхностный, конидиеносцы неразветвлённые, короткие, конидии по форме от бочкообразных до шаровидных. Большинство видов сапротрофы. Патогенные грибы рода вызывают заболевание растений, получившее название ооспороз. *O. pustulans* M. N. OWEN & WAKEF., 1919 — возбудитель ооспороза, или бугорчатой парши клубней картофеля; *O. lactis* (FRESENIUS) SACCARDO, 1886 — возбудитель гнили плодов томата.

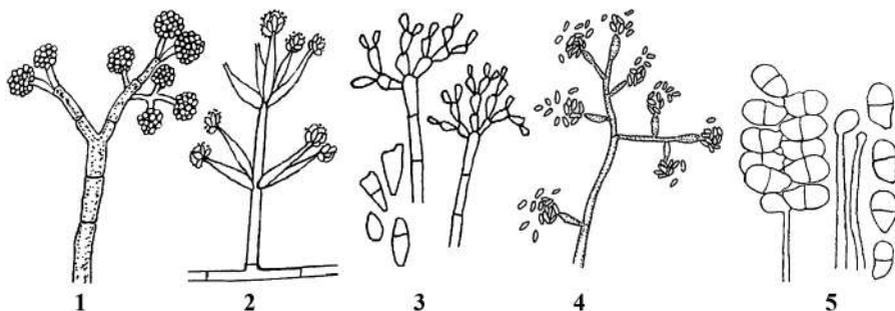


Рисунок 2.131 — Анаморфные грибы:

1 — *Botrytis*; 2 — *Verticillium*; 3 — *Cladosporium*; 4 — *Trichoderma*; 5 — *Trichothecium*

Род Оидиум (*Oidium* LINK, 1809). Конидиеносцы у грибов этого рода слабо развиты, неветвящиеся, конидии в цепочках. Его виды представляют собой конидиальные стадии сумчатых грибов из порядка Эризифовые — возбудителей настоящей мучнистой росы. Например, гриб из класса Аскомицеты *Erysiphe cichoracearum* вызывает мучнистую росу на растениях из рода Табаков (*Nicotiana*). Развитие гриба в основном проходит в конидиальную стадию, поэтому он получил специальное название *O. tabaci* THÜMEN, 1879. Возбудитель оидиума, или мучнистой росы винограда — *Uncinula necator* в конидиальной стадии имеет название *O. tuckeri* BERKELEY, 1847 (рисунок 2.132).

Род Вертициллиум (*Verticillium* NEES, 1816). Для грибов этого рода характерны мутовчато разветвлённые конидиеносцы, одноклеточные, мелкие конидии. Некоторые виды вызывают увядание хлопчатника, картофеля, овощных, ягодных и плодовых культур. Так, *V. dahliae* КЛЕВАНН, 1913 — возбудитель вертициллёзного увядания хлопчатника, *V. albo-atrum* REINKE & BERTHOLD, 1879 — возбудитель вертициллёзного увядания и сухой гнили картофеля (рисунок 2.131, 2).

Род Пенициллиум (*Penicillium* LINK, 1809). Конидиеносцы на вершине кистевидно разветвлены.

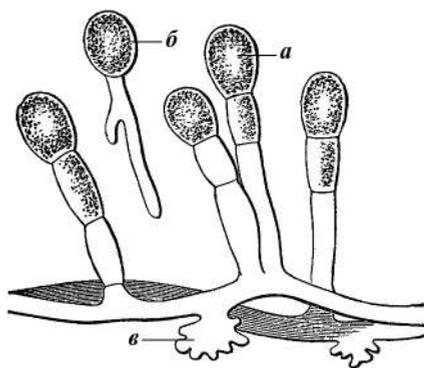


Рисунок 2.132 — Унцинула винограда (*Uncinula necator*), известная по анаморфной стадии, носящей название оидий Такера (*Oidium tuckeri*):

a — зрелая конидия; *б* — прорастающая конидия; *в* — гаустория

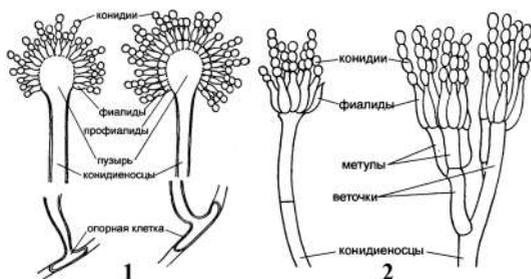


Рисунок 2.133 — Строение конидиеносцев *Aspergillus* (1) и *Penicillium* (2)

Конидии, расположенные в виде цепочек, широко представлены в почве. Большое значение имеют представители рода, синтезирующие биологически активные вещества — антибиотики. Почвенный сапротроф *P. chrysogenum* ТНОМ, 1910, из которого был получен первый антибиотик пенициллин, широко применяемый в медицинской практике для спасения жизней людей. Немногочисленные фитопатогенные виды являются возбудителями голубой и зелёной плесени плодов цитрусовых, коробочек хлопчатника, луковиц и семян многих растений (рисунок 2.133, 2).

Род Аспергиллус (*Aspergillus* P. MICHEL, 1729). Для грибов этого рода характерны шаровидно или булавовидно вздутые конидиеносцы, несущие на вершине цепочки конидий. В основном это почвенные сапротрофы. Фитопатогенные виды вызывают плесени.

Аспергиллус чёрный (*A. niger* VAN TIEGHEM, 1867) — возбудитель чёрной плесени на различных растительных субстратах. Представителей рода используют в микробиологической промышленности. Например, *A. niger* применяют для получения органических кислот (лимонной и др.) и ряда ферментов (рисунок 2.133, 1).

Род Триходерма (*Trichoderma* PERSOON, 1794). Конидиеносцы мутовчато разветвлённые. Конидии шаровидные, собраны в головки. Отдельные виды вызывают гнили. Некоторые виды рода, например, *T. viride* PERSOON, 1794 используют в борьбе с фитопатогенными грибами (биометод) (см. рисунок 2.131, 4).

Род Трихотециум (*Trichothecium* LINK, 1809). У грибов этого рода конидиеносцы простые, удлинённые, конидии двухклеточные, бесцветные, одиночные или собраны в головку. Наиболее известен *T. roseum* (PERSOON) LINK, 1809 — обычная розовая плесень — почвенный сапротроф, или сапротроф на растительных остатках (см. рисунок 2.131, 5).

Род Рамулярия (*Ramularia* UNGER, 1833). Характерны простые, короткие конидиеносцы, выступающие пучками из устьиц на нижней стороне листьев, конидии цилиндрические или овальные с одной-тремя

перегородками. У фитопатологов вызывает интерес *R. tulasnei* SACCARDO, 1886 — возбудитель белой пятнистости листьев земляники.

Род Мастигоспорium (*Mastigosporium* RIESS, 1852). Конидии у грибов этого рода продолговато-яйцевидные, с тремя-пятью перегородками и двумя нитевидными придатками. Фитопатогенный вид — *M. album* RIESS, 1863 вызывает белую пятнистость листьев луговых злаков.

Семейство Демациевые (Dematiaceae). У грибов этого семейства мицелий, конидиеносцы и конидии тёмноокрашенные — оливковые, коричневые, бурые, чёрные. В отдельных случаях (виды рода Церкоспора и др.) конидии могут быть почти бесцветными. Конидиеносцы — одиночные или собраны небольшими рыхлыми группами. Семейство включает ряд фитопатогенных видов, вызывающих опасные болезни растений.

Род Кладоспорium (*Cladosporium* LINK, 1816). Конидиеносцы слабоветвлённые, собраны в виде пучков, конидии одноклеточные или с одной-двумя перегородками, овальной формы, окрашенные. Фитопатогенные виды: *C. fulvum* COOKE, 1878 — возбудитель бурой пятнистости листьев томата, *C. cucumerinum* ELLIS & ARTHUR, 1889 — возбудитель бурой пятнистости плодов огурца (см. рисунок 2.131, 3).

Род Фузикладиум (*Fusicladium* BONORDEN, 1851). Характерны короткие конидиеносцы, с одной-двумя перегородками. Конидии вначале одноклеточные, затем двухклеточные, яйцевидной, грушевидной или булавовидной формы. Представитель рода *F. dendriticum* (WALLROTH) FUSKEL, 1870 является конидиальной стадией *Venturia inaequalis* — возбудителя парши яблони, вида из класса Аскомицеты. Гриб поражает листья, плоды и побеги (см. рисунок 2.80).

Род Церкоспора (*Cercospora* FRESSENIUS, 1863). Конидиеносцы — простые или разветвлённые, окрашены в оливковый или коричневый цвета, собраны в пучки. Конидии светлоокрашенные, иногда почти бесцветные, веретеновидные, удлинённые, с многочисленными перегородками. Все представители рода — паразиты растений, вызывающие пятнистости на листьях, черешках, стеблях, плодах. Поражают многочисленные травянистые и древесные растения, вызывая в некоторых случаях опасные заболевания. *C. beticola* SACCARDO, 1876 — возбудитель церкоспороза столовой и сахарной свёклы, одного из наиболее вредоносных заболеваний этой культуры (рисунок 2.134).

Анаморфный род **Гельминтоспорium (*Helminthosporium* LINK, 1809)** по результатам изучения ряда признаков — особенностям строения основания конидий, пролиферации конидиеносцев, характеру прорастания конидий и образования в них септ в 1980-е гг. был подверг-

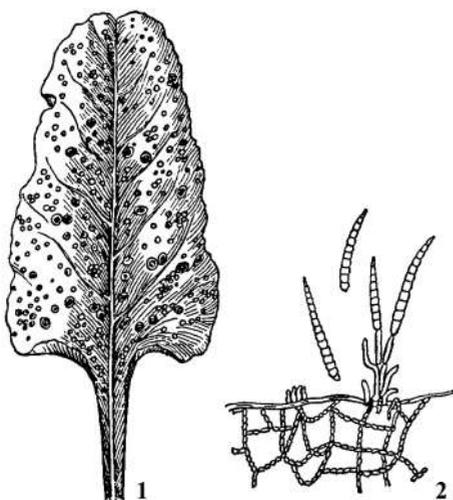


Рисунок 2.134 — Церкоспора свекольная (*Cercospora beticola*):

1 — поражённый лист; 2 — конидиеносцы с конидиями

пориозы» имеет скорее историческое значение. Однако на практике в российской фитопатологии оно широко распространено. Гельминтоспориоз может проявляться в виде корневой гнили, различного типа пятнистостей листьев, сажистого налёта на колосьях, «чёрного зародыша» семян. Один и тот же вид паразита может вызывать сразу несколько типов заболеваний. Например, *Bipolaris sorokiniana* (SACCARDO) SHOEMAKER, 1959 (син. *Helminthosporium sativum* PAMMEL, С. М. KING & ВАККЕ, 1910) является возбудителем корневой гнили, пятнистости листьев, сажистого налёта на колосьях и «чёрного зародыша» семян пшеницы, ячменя и других злаков. *B. oryzae* (BREDA DE HAAN) SHOEMAKER, 1959 (син. *H. oryzae* BREDA DE HAAN, 1900) паразитирует на рисе, но может выделяться из почвы. *B. maydis* (Y. NISIK. & С. MIYAKE) SHOEMAKER, 1959 (син. *H. maydis* Y. NISIK. & С. MIYAKE, 1926) — высокоагрессивный возбудитель «южной гнили» кукурузы. Повреждает листья, влагалища, стебли и початки растений. Заболевание передаётся семенами и встречается повсеместно во всех районах выращивания кукурузы. В России отмечен на Северном Кавказе.

Род Дрекслера (*Drechslera* S. Ито, 1930) (рисунок 2.135). Для грибов этого рода характерны хорошо развитые конидиеносцы, продолговатые, цилиндрические или обратнобулавовидные конидии, бледно-оливко-

нут значительной ревизии. В целом бывший формальный род Гельминтоспориум отличается характерной формой конидий. Они прямые или слегка изогнутые, веретеновидные или обратно-булавовидные с несколькими поперечными перегородками, тёмноокрашенные. Конидиеносцы — неразветвлённые, хорошо развиты, собраны пучками.

К важнейшим представителям рода относятся возбудители болезней злаков, называемых *гельминтоспориозами*. Поскольку формальный род Гельминтоспориум в последние десятилетия подвергся существенному пересмотру, название «гельминтос-

вые или почти бесцветные. Наиболее важные представители: *D. graminea* (RABENHORST ex VON SCHLECHTENDAL) S. ITO, 1930 (син. *Helminthosporium gramineum* RABENHORST ex VON SCHLECHTENDAL, 1857) — возбудитель полосатой пятнистости ячменя; *D. teres* (SACCARDO) SHOEMAKER, 1959 (*H. teres* SACCARDO, 1886) — возбудитель сетчатой пятнистости ячменя.

Род Альтернария (*Alternaria* NEES, 1816). Для видов этого рода характерны обратно-булавовидные, оливково-бурые конидии в цепочках на неразветвлённых конидиеносцах (рисунок 2.136). Его виды широко представлены в природе сапротрофами, встречающимися обычно на растительных остатках, на листьях здоровых растений в качестве эпифитов, всегда присутствуют на семенах. При сильном их развитии семена теряют всхожесть, но обычно присутствие гриба на семени не сказывается на дальнейшем развитии растения. Некоторые виды представляют собой паразитов высших растений. Так, *A. brassicae* (BERKELEY) SACCARDO, 1880 вызывает альтернариоз капусты. При этом заболевании на стручках и листьях образуются пурпурные, впоследствии темнеющие пятна, на которых появляется спороношение гриба. Источник инфекции — семена.

Семейство Туберкуляриевые (Tuberculariaceae). Конидиальное спороношение представлено в виде состоящих из неразветвлённых или разнообразно разветвлённых конидиеносцев, собранных в подушечки различной окраски. Конидии разнообразны по окраске, форме и строению. Наибольшей вредо-

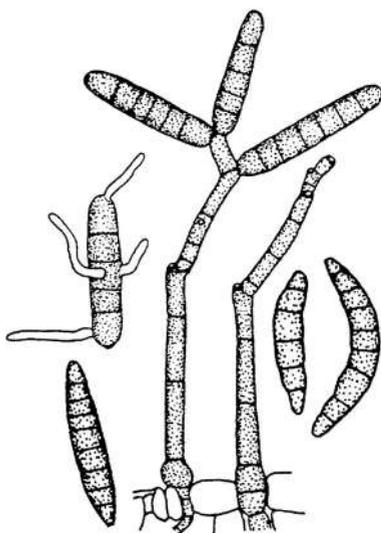


Рисунок 2.135 — Конидиеносцы с конидиями рода *Drechslera*

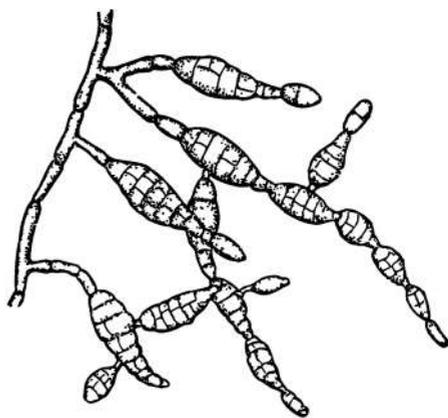


Рисунок 2.136 — Конидиеносцы *Alternaria* с цепочками конидий

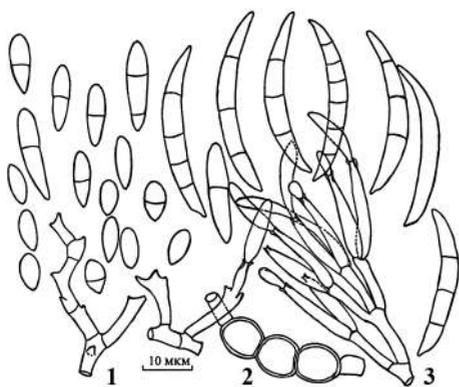


Рисунок 2.137 — Спороношение *Fusarium*:

- 1 — микроконидии и конидиеносцы;
 2 — хламидоспоры; 3 — септированные
 макроконидии

Большинство грибов этого рода — возбудители болезней растений. Наибольшее распространение получил фитопатогенный вид *F. oxysporum* VON SCHLECHTENDAL, 1824, вызывающий фузариоз льна, картофеля, зерновых, овощных и других культур.

Род Туберкулярия (*Tubercularia* WEBER ex F. H. WIGGERS, 1780). Характерны яркие, чаще красные конидиальные подушечки, выступающие через разрывы коры ветвей. Конидии одноклеточные, светлые, яйцевидно-цилиндрической формы. Конидиеносцы простые. Представляет интерес *T. vulgaris* TODE, 1790, вызывающий усыхание и отмирание побегов смородины, вишни, берёзы.

Семейство Стильбелловые (*Stilbaceae*). Конидиеносцы соединены в коремии. Важнейший род **Графиум (*Graphium* CORDA, 1837)**. Виды, входящие в него, имеют конидии, погружённые в слизь (рисунок 2.138), в их распространении участвуют вода и насекомые. *G. ulmi* M. B. SCHWARZ, 1922 (сумчатая стадия *Ophiostoma ulmi* (BUISMAN) NANNFELDT, 1934) — возбудитель голландской болезни вязов (см. рисунок 2.52).

Класс Целомицеты (*Coelomycetes*)

Класс Целомицеты, включающий виды с собранными в группы конидиеносцами, подразделяется на два порядка.

Порядок Меланкониевые (*Melanconiales*) содержит виды, конидиеносцы которых собраны плотным слоем на поверхности сплетения гиф — ложа (рисунки 2.138).

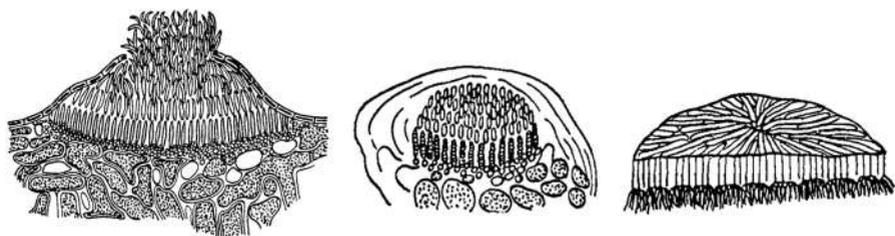


Рисунок 2.138 — Строение ложа меланкониевых грибов

Среди них в основном встречаются сапротрофы на растительных остатках и паразиты растений.

Меланкониевые вызывают главным образом пятнистости и антракнозы растений. При этом образуются глубокие язвы на плодах, ветвях и стеблях. Порядок включает одно семейство.

Семейство Меланкониевые (Melanconiaceae). Характеристика семейства и порядка совпадают. В его состав входит большое число фитопатогенных видов, вызывающих болезни различных сельскохозяйственных культур. Наиболее важные с точки зрения фитопатологии виды представлены следующими родами.

Род Коллетотрихум (*Colletotrichum* CORDA, 1831) (рисунок 2.139). Конидиеносцы короткие, расположены скученно, по краям конидиального ложа находятся тёмные щетинки. Конидии одноклеточные, овальные, яйцевидные или серповидные. Представители рода вызывают антракнозы тыквенных, льна, фасоли и других культур. *C. lindemuthianum* (SACCARDO & MAGNUS) BRIOSI & CAVARA, 1889 вызывает антракноз фасоли. *C. lagenarium* (PASSERINI) ELLIS & HALST., 1893 вызывает антракноз арбузов и дынь, в меньшей степени поражаются огурцы и тыквы.

Род Сфацеллома (*Sphaeloma* DE BARY, 1874). По строению конидиального спороношения близок к роду *Colletotrichum*. В наибольшей степени известна *S. fawcettii* JENKINS, 1925 — возбудитель парши цитрусовых. Гриб широко распространён, особенно при культивировании лимона и апельсина. *S. ampelinum* DE BARY, 1874, вызывает пятнистый антракноз виноградной лозы.

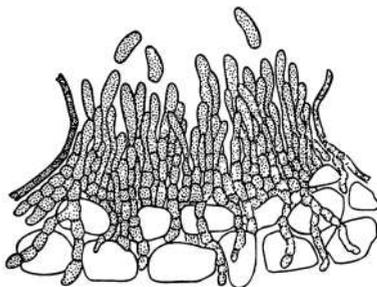


Рисунок 2.139 — Разрез через ложе с палисадным слоем конидиеносцев с конидиями рода *Colletotrichum*

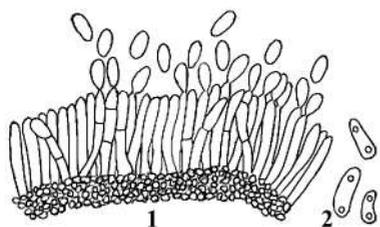


Рисунок 2.140 — *Gloeosporium ampelophagum*:

1 — конидиеносцы с конидиями;
2 — споры

Род Глеоспоринум (*Gloeosporium* DESMAZIÈRES & MONTAGNE, 1849).

Характерны яйцевидные, светлые, одноклеточные конидии, ложе без щетинок. Фитопатогенные виды споры бесцветные рода вызывают антракнозы смородины, малины, винограда и других культур. *G. ampelophagum* (PASSERINI) SACCARDO, 1878 — возбудитель антракноза винограда (рисунок 2.140).

Род Марсонина (*Marssonina* MAGNUS, 1906).

Для грибов этого рода характерны светлые, двухклеточные конидии, верхняя клетка которых изогнута или крупнее нижней, ложе тёмноокрашенное. Наиболее известны *M. populi* (LIBERT) MAGNUS, 1906, на листьях ив и тополей, *M. rosae* (LIBERT) DIED., 1915 — широко распространённый возбудитель чёрной пятнистости роз и *M. fragariae* (LIBERT) КЛЕВ., 1918 — возбудитель бурой пятнистости листьев земляники.

Род Цилиндроспоринум (*Cylindrosporium* GREVILLE, 1822). Конидии нитевидные, бесцветные. Среди его видов много паразитов ценных деревьев и кустарников. Так, *C. hiemalis* (B. V. HIGGINS) SACCARDO, 1914 вызывает опасные заболевания косточковых пород — коккомикоз вишни и черешни. *C. hiemalis* — конидиальная стадия сумчатого гриба *Coccomyces hiemalis*.

Порядок Сферопсидные (Sphaeropsidales), или Пикнидиальные (Pycnidiales). Конидии образуются внутри шаровидных или грушевидных вместилищ — пикнид, с отверстием на вершине (см. рисунки 2.130, 5; 2.141). В пикниде, имеющей шаровидную или грушевидную форму, формируется слой тонких конидиеносцев, образующих

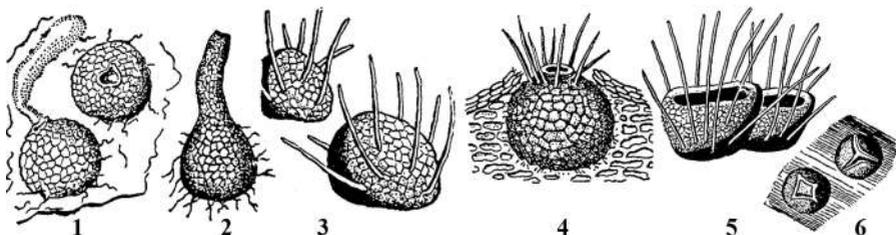


Рисунок 2.141 — Пикниды родов:

1 — *Phoma*; 2 — *Plenodomus*; 3 — *Chaetomella*; 4 — *Wojnowicia*; 5 — *Dinemasporium*;
6 — *Discella*

конидии или пикноспоры. Конидии в пикнидах обычно погружены в слизь и выходят наружу при её набухании.

Большая часть сферопсидных грибов сапротрофы, но среди них много паразитов растений. К симптомам поражения этими грибами относят пятнистости, некрозы, усыхания.

Общим признаком заболевания является образование на поражённых частях растений множества пикнид возбудителя в виде бугорков или чёрных точек. Многочисленные роды, относящиеся к этому порядку, различаются строением, формой и окраской конидий.

Семейство Сферопсидные (Sphaeropsidaceae). У грибов этого семейства пикниды тёмноокрашенные, шаровидные, жёсткие, кожистые, с устьищем или замкнутые, свободные или погружённые в субстрат.

Род Фома (*Phoma* SACCARDO, 1880) (рисунок 2.141, 1). Характеризуется шаровидными, эллипсоидальными, погружёнными в субстрат, реже выступающими пикнидами и одноклеточными, бесцветными конидиями. Большинство грибов этого рода сапротрофы или факультативные паразиты, которые часть своего цикла развития проводят на растении. Чаще всего они поражают стебли растений. Болезни, вызываемые грибами рода Фома, называют фомозами. Наиболее известен *Ph. exigua* SACCARDO, 1879 — возбудитель болезней растений, принадлежащих к сорока шести семействам. Гриб вызывает фомоз картофеля, поражая его стебли и клубни. На стеблях проявляется пятнистость, на клубнях — вдавленные пятна отмершей ткани. Обязательный симптом — наличие пикнид с конидиями на поверхности поражённой ткани. Источником инфекции могут быть растительные остатки, больные клубни, почва.

Высокой степенью вредоносности обладают также *Ph. rostrupii* SACCARDO, 1895 — возбудитель фомозной гнили моркови и *Ph. betae* A. V. FRANK, 1892 (рисунок 2.142) — возбудитель фомоза свёклы.

Род Сферопсис (*Sphaeropsis* RAFINESQUE-SCHMALTZ, 1815).

Для грибов этого рода характерны шаровидные пикниды, яйцевид-

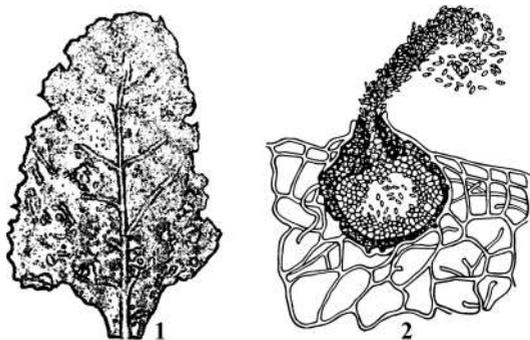


Рисунок 2.142 — Фомоз свёклы (*Phoma betae*):

1 — поражённый лист свёклы; 2 — разрез пикниды в ткани листа свёклы с конидиями

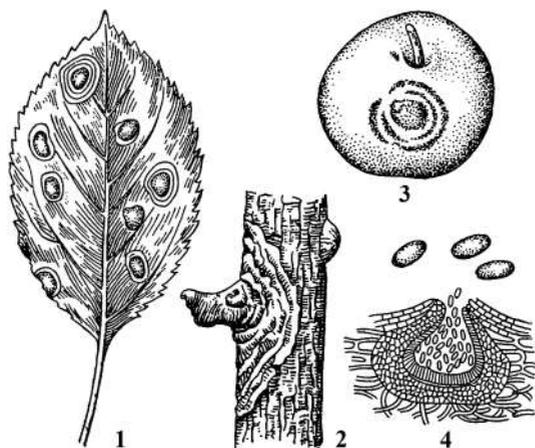


Рисунок 2.143 — Чёрный рак плодовых деревьев (*Sphaeropsis malorum*):

- 1 — поражённый лист; 2 — поражённая ветвь;
3 — поражённый плод; 4 — разрез пикниды со спорами гриба

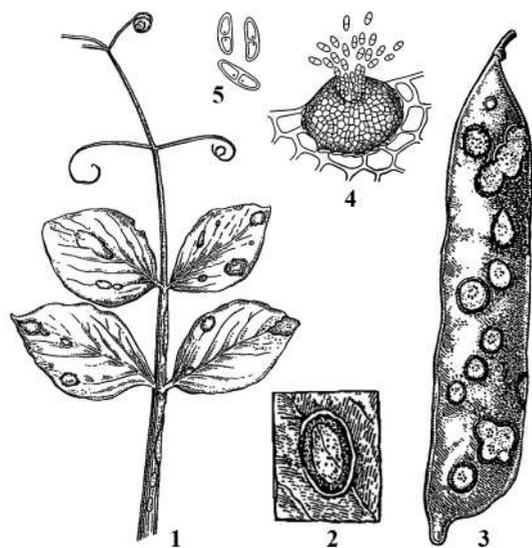


Рисунок 2.144 — Аскохита гороховая (*Ascochyta pisi*):

- 1 — лист гороха, поражённый грибом;
2 — отдельное пятно; 3 — поражённый боб гороха;
4 — разрез пикниды; 5 — конидии

ные, тёмноокрашенные пикноспоры. Наиболее вредоносен возбудитель чёрного рака плодовых деревьев — *S. malorum* (BERKELEY) BERKELEY, 1860 (рисунок 2.143). На листьях яблони он вызывает образование коричневых пятен, на которых к осени образуются пикниды. На цветках и молодых побегах поражение напоминает ожог, на плодах — чёрную гниль.

На скелетных сучьях и штамбе постепенно разрастаются красно-бурые вдавленные пятна. Постепенно кора становится как бы обугленной и отмирает, обнажая чёрную древесину. Дерево погибает через три-четыре года.

Род Аскохита (*Ascochyta* ЛИБЕРТ, 1830). Пикниды шаровидные или приплюснутые с округлым отверстием. Конидии у грибов этого рода двухклеточные, бесцветные. Его виды возбудители пятнистостей различных частей растений. Болезни, вызываемые ими, называют аскохитозами. Чаще всего грибы этого рода паразитируют на растениях бобовых (рисунок 2.144), сложноцветных,

розоцветных, паслёновых и др. Так, *A. pisi* LIBERT, 1830 — возбудитель аскохитоза гороха. Болезнь поражает все надземные органы растений — листья, стебли, бобы, семена. Развитие заболевания иногда приводит к надламыванию стеблей. Другой известный паразит *A. cucumis* FAUTREY & ROUMEGUÈRE, 1891 — возбудитель аскохитоза многих тыквенных культур.

Род Диплодия (*Diplodia* FRIES, 1834). Характерны двухклеточные, окрашенные конидии. Из патогенных видов этого рода наиболее известен *D. zae* LÉVEILLÉ, 1848 — возбудитель диплодиоза кукурузы. Гриб поражает початки и зёрна в них, стебли, листья, корни, проростки.

Род Септория (*Septoria* SACCARDO, 1884). Пикниды как у рода аскохита (рисунок 2.145). Конидии у грибов этого рода многоклеточные, нитевидные или цилиндрические, окрашенные. Большая часть видов паразитирует на мятликовых, астровых, розовых, сельдерейных и других. Среди видов рода Септория есть как узкоспециализированные, так и неспециализированные паразиты. Болезни, вызываемые ими, называют септориозы. У злаков они проявляются в виде светло-коричневых или бурых пятен на листьях, листовых влагалищах, иногда на колосковых чешуйках. При сильном поражении листья засыхают, а зёрна становятся шуплыми или совсем не развиваются. Наиболее вредоносны: *S. nodorum* (BERKELEY) BERKELEY, 1850 — возбудитель септориоза пшеницы; *S. lycopersici* SPEGAZZINI, 1881 — возбудитель септориоза томата.

Род Цитоспора (*Cytospora* EHRENBERG, 1818). Конидии у грибов этого рода одноклеточные, мелкие, изогнутые, бесцветные. Пикниды образуются в стромах, погружённых в ткань субстрата. Виды рода Цитоспора представляют собой конидиальные стадии аскомицетов семейства Вальсовы. Эти грибы вызывают широко распространённое заболевание косточковых — цитоспороз, или усыхание.

Один из возбудителей этого заболевания — *C. rubescens* FRIES, 1823 (син. *C. leucostoma* (PERSOON) SACCARDO, 1881). Наряду с другими патогенами, цитоспороз семечковых вызывает *C. schulzeri* SACCARDO & P. SYDOW, 1899 (син. *C. capitata* SCHULZER & SACCARDO, 1884) (рисунок 2.146).

Представляет интерес род **Полистигмина (*Polystigmina* SACCARDO, 1884).** Пикниды грибов этого рода погружены в ярко-красные стро-

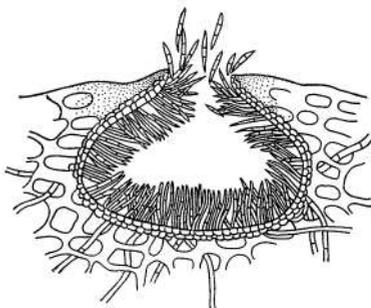


Рисунок 2.145 — *Septoria*. Разрез через пикниду

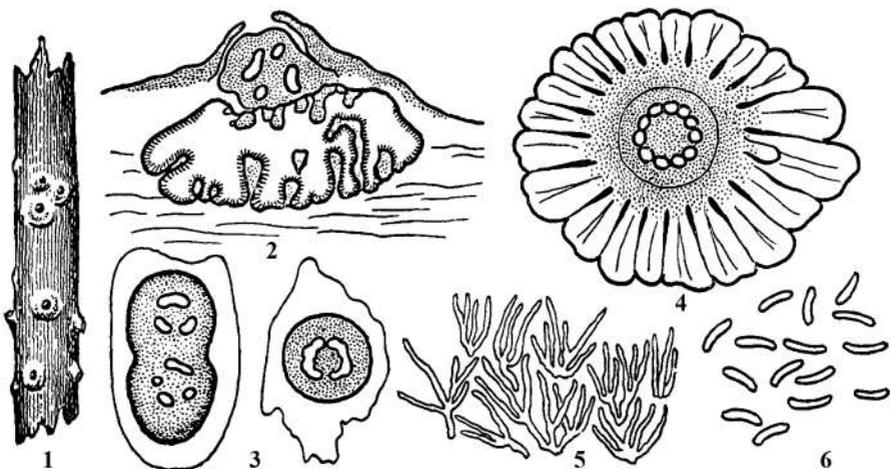


Рисунок 2.146 — Цитоспора Шульцера (*Cytospora schulzeri*):

1 — внешний вид спороношения на ветке яблони; 2 — продольный разрез стромы; 3 — поперечные разрезы через диски; 4 — поперечный разрез стромы; 5 — конидиеносцы; 6 — конидии

мы в виде утолщённых красных пятен на листьях сливы, вишни, черёмухи и миндаля. Пикноспоры тонкие, изогнутые. *P. rubra* (PERSEON) SACCARDO, 1884 вызывает полистигмоз сливы. Сумчатая стадия гриба *Polystigma rubrum* (PERSEON) DE CANDOLLE, 1815.

Класс Агономицеты (*Agonomycetes*)

В цикле развития грибов класса Агономицеты, не образующих спороношений (*Mycelia sterilia*), имеются только мицелий и склероции.

Виды рода Склероциум (*Sclerotium* TODE, 1790) вызывают сухие гнили тканей растений — стеблей кукурузы, подсолнечника, корней сахарной свёклы и др. При поражении *S. betulae* LIBERT, 1830 части растений становятся серовато-чёрными от образования чёрных мелких (50—150 мкм) склероциев, поэтому болезнь часто называют угольной пылью. Склероции прорастают мицелием, внедряющимся в растения. Возбудитель южной склероциальной гнили *S. rolfsii* SACCARDO, 1911 поражает корневую шейку, корни арахиса, фасоли, табака, арбуза и многих других растений. На поражённых тканях вначале появляются бурые пятна, кора стебля разрушается и растение погибает. Склероции гриба вначале белые, затем буреющие (0,8—1,5 мм в диаметре) служат для перезимовки гриба. Весной они прорастают мицелием, заражающим новые растения.

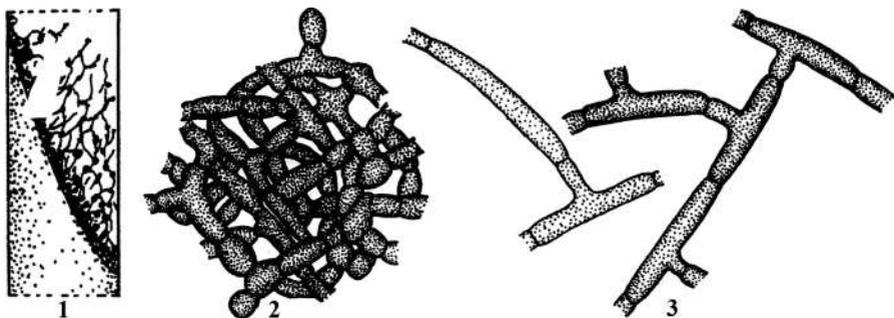


Рисунок 2.147 — *Rhizoctonia*:

1 — маленькая склероция и мицелий; 2 — разрез рыхлого склероция; 3 — клетки мицелия

В роде Ризоктония (*Rhizoctonia* DE CANDÓLLE, 1805) (рисунок 2.147) наиболее известен *R. solani* J. G. KÜHN, 1858, поражающий многие культурные и дикорастущие растения.

Гриб вызывает чёрную паршу картофеля, заболевание всходов сахарной свёклы, хлопчатника, томатов и других растений. У гриба известна телеоморфа — базидиомицет *Thanatephorus cucumeris* (A. B. FRANK) DONK, 1956.

Приведённая система анаморфных видов грибов в определённой степени имеет формальный характер, так как не отражает родственных связей между отдельными родами и видами входящих в неё грибов.

Контрольные вопросы

1. Каковы характерные особенности строения и размножения несовершенных грибов?
2. Деление несовершенных грибов на формальные классы по строению конидиального спороношения.
3. Назовите основных вредителей сельского хозяйства из несовершенных грибов.
4. Охарактеризуйте роды несовершенных грибов, используемые человеком.

Контрольные вопросы к главе «Грибы и грибоподобные организмы»

1. Каково современное представление о положении грибов в системе органического мира?

2. Каково происхождение грибов?
3. Какие признаки положены в основу деления царства Грибы?
4. Какова роль биохимических признаков в обосновании происхождения разных групп грибов?
5. В каком направлении эволюционировало вегетативное тело грибов?
6. Каково происхождение оомицетов?
7. Какие существуют гипотезы о происхождении зигомицетов, аскомицетов и базидиомицетов?
8. Что такое плеоморфизм грибов?
9. Какие типы плодовых тел известны у аскомицетов?
10. Чем различаются между собой протуникатные и эутуникатные сумки?
11. Чем отличается настоящее плодовое тело от аскостромы?
12. Каков принцип деления класса аскомицеты на подклассы?
13. Назовите характерные особенности голосумчатых грибов.
14. Каким образом возникает сумка у первичносумчатых и в чём заключается отличие её происхождения от происхождения сумки других аскомицетов?
15. Какие типы онтогенеза установлены для различных представителей сахаромицетов?
16. Каковы способы развития сумки у культурных дрожжей?
17. Каково распространение голосумчатых в природе и их практическое значение?
18. Каковы характерные особенности эуаскомицетов и принцип их классификации?
19. В чём заключается роль пеницилла и аспергилла в природе и жизни человека?
20. Каковы характерные признаки грибов группы порядков Пиреномицеты?
21. Какая связь между строением тел эуроциевых и эризифовых со способами рассеивания из них аскоспор?
22. Как развивается плодовое тело у трюфелевых?
23. С какой группой аскомицетов и почему филогенетически связываются трюфелевые? Приведите примеры сапротрофных и паразитных дискомицетов.
24. Расскажите о происхождении и эволюции сумчатых грибов.
25. Каково значение сумчатых грибов в природе и хозяйственной деятельности человека?

26. Чем отличаются сумчатые и базидиальные грибы?
27. Каков принцип деления класса Базидиомицеты на подклассы?
28. Каково биологическое значение урео- и телеоспор?
29. Какой признак положен в основу деления ржавчинных грибов на семейства?
30. В каких условиях развивается мицелий головнёвых грибов в гаплоидной и дикариотической фазах?
31. Каково значение головнёвых грибов в практической деятельности человека?
32. В чём заключается отличие ржавчинных грибов от головнёвых по образу жизни в гаплоидном и дикариотическом состояниях?
33. Какие известны экологические группы грибов и чем они характеризуются?

Глава 3. ОДЕЛ ЛИШАЙНИКИ, или ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ (МУСОРНОСОРНОУТА, ЛИЧЕНОРНОУТА, ЛИЧЕНЕС)

3.1 Общая характеристика

Лишайники состоят из двух генетически обособленных, но в то же время физиологически взаимосвязанных симбиотрофных организмов: гетеротрофного гриба и автотрофной (фототрофной) водоросли. При этом симбиотрофизм повлёк за собой существенные изменения в метаболизме участников симбиоза, что привело к образованию новых форм талломов, отличающихся от свободноживущих видов грибов и водорослей. В талломах лишайников синтезируются специфические для этой группы организмов соединения — «лишайниковые вещества», которые свободноживущие грибы и водоросли не образуют. В связи с этим лишайники можно рассматривать как симбиотрофную ассоциацию двух генетически обособленных организмов или как **лихенизированные грибы**, перешедшие к особому способу питания, которое вызвало указанные выше морфологические и физиологические изменения.

Двойственная природа лишайников была открыта в 1860-е гг. немецким ботаником С. Швенденером. Он установил, что их вегетативное тело (*таллом*) состоит из двух компонентов: гриба — *микобионта* и водоросли — *фико-* или *фотобионта*.

Грибы и водоросли лишайников

Микобионты лишайников — преимущественно сумчатые грибы из групп *пиреномицетов* и *дискомицетов*. В первом случае на талломе формируются плодовые тела — *перитеции*, во втором — типичные блюдцевидные *апотеции*. Например, они хорошо заметны на жёлто-оранжевых талломах стеной золотнянки (*Xanthoria parietina*) достигают 1—2 мм в диаметре. У нескольких десятков видов, преимущественно тропических лишайников, микобионт относится к отделу Базидиомикота, группам порядков *Афиллофороидных* и *Агарикоидных гименомицетов*.

Более точная идентификация грибов (до семейства, рода, вида) невозможна, так как, являясь изолированными из лишайника, они образуют только небольшой прототаллом, состоящий из гиф гриба без каких-либо спораношений. Таким образом, лишайниковый гриб утратил способность к самостоятельному существованию без контакта с водорослью.

Фикобионты большинства лишайников относятся к отделу Зелёных водорослей (Chlorophyta), у меньшей части — к отделу Синезелёных водорослей (Cyanophyta). Около 70 % лишайников содержат зелёную водоросль рода **Требуксия** (*Trebouxia* РУМАЛЫ, 1924), очень редко встречающуюся в свободноживущем состоянии. Часто фикобионтом бывает зелёная водоросль рода **Трентеполия** (*Trentepohlia*), а из синезелёных — **родов Носток** (*Nostoc*) и **Анабена** (*Anabaena*) (рисунок 3.1).

Водоросль, находясь в талломе лишайника, обычно существует в виде отдельных клеток или коротких нитей, утрачивая способность размножаться зооспорами или половым путём. Они размножаются только присущим им вегетативным делением или автоспорами. Однако являясь изолированными из таллома лишайника, в соответствующих условиях они восстанавливают морфологические признаки рода и способность к бесполому размножению зооспорами, а иногда образуют и гаметы. Поэтому идентификация водорослевого компонента (фикобионта) возможна до рода.

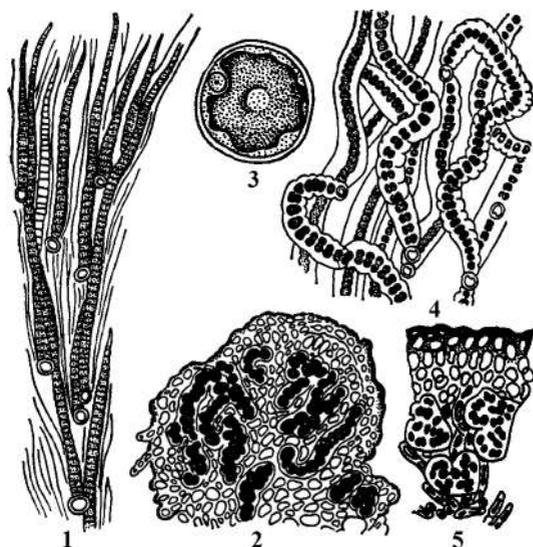


Рисунок 3.1 — Фикобионты лишайников:

1 — часть колонии свободноживущей водоросли ривулярии (*Rivularia*); 2 — ривулярия в слоевище лишайника *Lichina*; 3 — водоросль требуксия (*Trebouxia*); 4 — часть колонии свободноживущей водоросли ностока (*Nostoc*); носток в слоевище лишайника *Pannaria*

Морфология и анатомия лишайников

Жизненные формы лишайников крайне разнообразны. В целом можно выделить три основных типа талломов: *накипной*, или *корковый*; *лиственный* и *кустистый*.

Наиболее простым считается *накипной* тип таллома, к которому относится около 80 % всех лишайников.

Такой таллом представляет собой зернистую, бугорчатую, порошковатую или даже гладкую корочку, очень тесно срастающуюся с субстратом и неотделяемую от него без значительных повреж-

дений (рисунок 3.2, 1). Иногда такой таллом можно обнаружить только по изменению окраски субстрата или по присутствию плодовых тел гриба — апотециев или перитециев. Для зоны умеренного пояса характерен накипный лишайник графис письменный (*Graphis scripta*). Он образует на гладкоствольной коре осин и тополей беловатые пятна с характерными чёрными удлинёнными апотециями, создающими на поверхности коры замысловатый узор, напоминающий восточные письмена (рисунок 3.2, 1).

Более высокоорганизованный листоватый таллом имеет вид крупных пластинок, обычно разрезанных на округлые или узкие лопасти, у некоторых видов приподнимающиеся по краям от субстрата. Он прикрепляется к субстрату с помощью пучков грибных гиф — ризин.

В условиях умеренного пояса наиболее распространены листоватые лишайники: стенная золотнянка (*Xanthoria parietina*) — на коре деревьев (рисунок 3.2, 2), пармелия бороздчатая (*Parmelia sulcata*) с дихотомически разветвлёнными на концах лопастями таллома; гипогимния вздутая (*Hypogymnia physodes*), у которой лопасти таллома на кончиках вздуты и имеют небольшую полость. На лесных почвах и в условиях открытых мест — влажных лугах и торфяниках часто встречаются крупные, до 30 см в диаметре, серовато-голубоватые талломы пельтигеры собачьей (*Peltigera canina*) с крупными лопастями и хорошо заметными на нижней стороне жилками и ризинами.

Между накипными и листоватыми талломами образуются промежуточные формы, у которых таллом в центре накипный, а по периферии — листоватый.

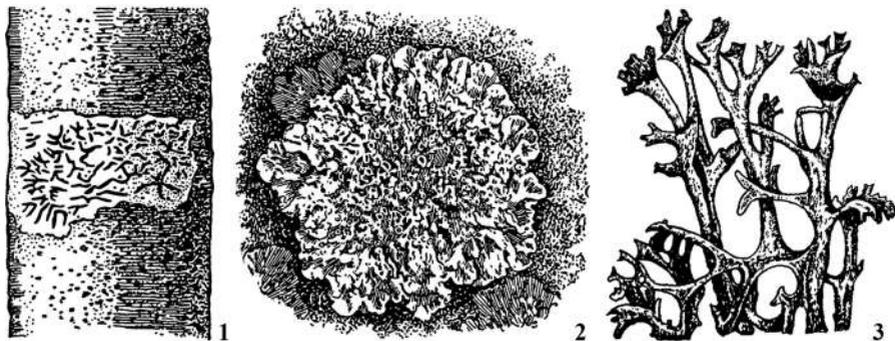


Рисунок 3.2 — Типы талломов лишайников:

1 — накипной (*Graphis scripta*); 2 — листоватый (*Xanthoria parietina*); 3 — кустистый (*Cetraria islandica*)

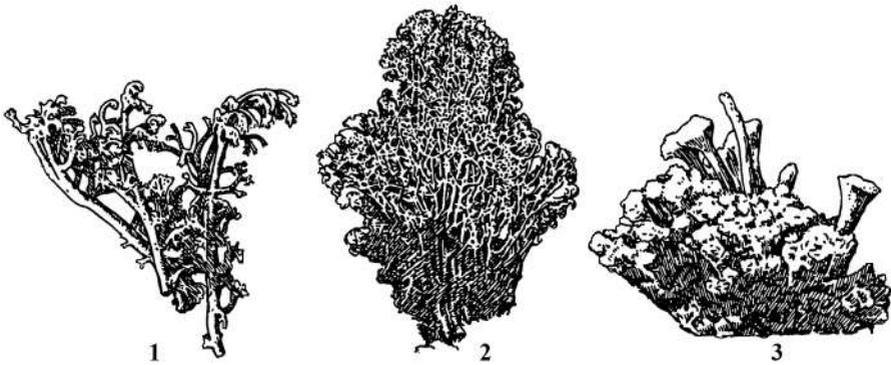


Рисунок 3.3 — Кустистый тип таллом лишайников рода *Cladonia*:

1 — *C. rangiferina*; 2 — *C. stellaris*; 3 — *C. fimbriata*

Третий тип таллома — кустистый. Он состоит из тонких, большей частью ветвящихся нитей или из более толстых тоже ветвящихся стволиков (рисунок 3.2, 3). Кустистые лишайники сростаются с субстратом только своим основанием, где формируется плотный пучок гиф — *гомф*. Он встречается у некоторых листоватых лишайников. Кустистые лишайники чаще всего растут вертикально от субстрата. Это в основном напочвенные, или эпигейные лишайники, например, виды родов кладония и кладина — *Cladonia rangiformis*, *Cladonia rangiferina*, *Cladina arbuscula*, *Cladina stellaris* (рисунок 3.3).

Эпифитные лишайники свисают вниз в виде черноватых или сероватых прядей со стволов и ветвей деревьев (рисунок 3.4). Это обычные в лесах так называемые «бородатые» лишайники из родов уснея (*Usnea*), например уснея длиннейшая (*U. longissima*) и алектория (*Alectoria*), например алектория гривастая — *A. jubata*.

Для некоторых родов лишайников, таких как кладония (*Cladonia*), кладина (*Cladina*), стереокаулон (*Stereocaulon*) характерно сочетание двух типов тал-

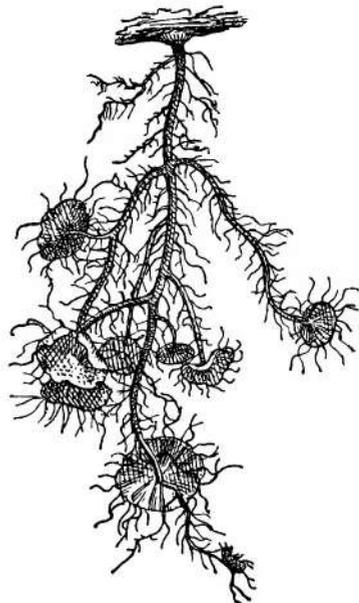


Рисунок 3.4 — *Usnea florida*

ломов: первичного — накипного, мелкочешуйчатого или листоватого и вторичного — кустистого, которые носят название — *п о д е ц и й*. Развитие таких видов начинается с первичного таллома, и затем на нём появляются подеции. У части видов этих родов первичный таллом обычно быстро исчезает (роды *Cladina*, *Stereocaulon*).

Для многих видов родов *Cladina*, *Cladonia* и *Stereocaulon* характерно образование на подециях листовидных чешуек — *ф и л л о к л а д и е в*, значительно увеличивающих общую фотосинтезирующую поверхность таллома и, вероятно, тем самым способствующих росту лишайника и накоплению его биомассы.

По анатомическому строению выделяют два основных типа талломов лишайников.

Гомеомерный таллом по всей толщине имеет равномерно распределённые гифы гриба и клетки или нити водорослей, например, у видов рода *Collema* (рисунок 3.5, *a*).

Гетеромерный таллом более сложен по структуре. На поперечном его разрезе заметны 3—4 хорошо различимые зоны, каждая из которых выполняет определённую функцию.

Верхняя кора таллома состоит из плотного переплетения гиф и выполняет защитную функцию. Её клетки часто пигментированы, что определяет окраску таллома лишайника. Непосредственно под верхней корой расположен *слой водорослей (альгальный)*, где среди рыхло расположенных гиф гриба сконцентрированы клетки или короткие

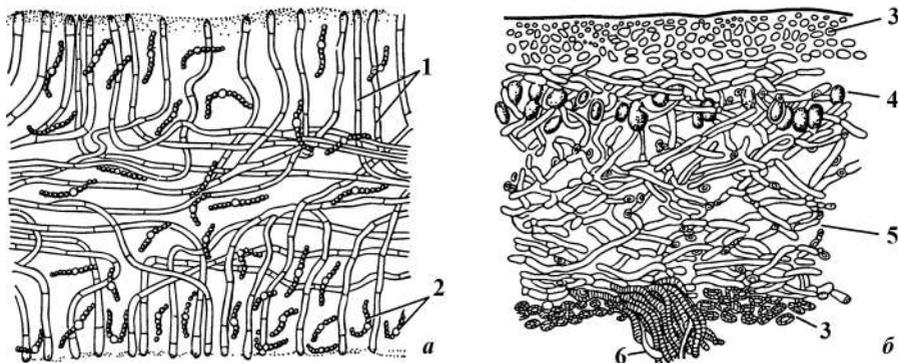


Рисунок 3.5 — Гомеомерный таллом (*a*) рода *Collema* и гетеромерный таллом (*б*) рода *Xanthoria*:

1 — гифы гриба (фикобионта); 2 — нити сине-зелёной водоросли (фикобионта); 3 — верхняя и нижняя кора; 4 — водоросль (фикобионт); 5 — сердцевина из рыхлого переплетения гиф гриба; 6 — ризины

нити водоросли. За ним располагается *сердцевина*, состоящая только из гиф гриба. В ней присутствуют два типа гиф. Одни состоят из толстостенных клеток, оболочки которых легко разбухают и достаточно долго удерживают воду, создавая внутри таллома определённую влажность. Другие гифы состоят из тонкостенных клеток, не смачиваемых водой. Вокруг них создаётся определённая воздушная среда. Таким образом, для фикобионта — водоросли создаются условия влажности и аэрации, благоприятные для фотосинтеза. *Нижняя кора*, похожая по строению на верхнюю, через которую из сердцевины отходят пучки ризин.

Такой таллом характерен для большинства листоватых лишайников, например, для золотнянки *Xanthoria parietina* (рисунок 3.5, б). У кустистых лишайников гетеромерный таллом имеет радиальное строение. Он одет корой со всех сторон, затем расположены слой водорослей и рыхло распределённые гифы сердцевины. В центре находится плотный тяж или цилиндр из гиф гриба, выполняющий опорную и проводящую функции. Такой осевой тяж имеется не у всех кустистых лишайников. Он характерен, например, для рода *Usnea* (рисунок 3.6). У накипных и у части листоватых лишайников нижняя кора отсутствует.

Размножение лишайников

Размножение лишайника как целостной ассоциации или единого комплекса двух организмов обеспечивается вегетативным способом. Оно осуществляется фрагментами таллома или специализированными морфологическими структурами — *соредиями* или *изидиями*, включающими как гриб, так и водоросль.

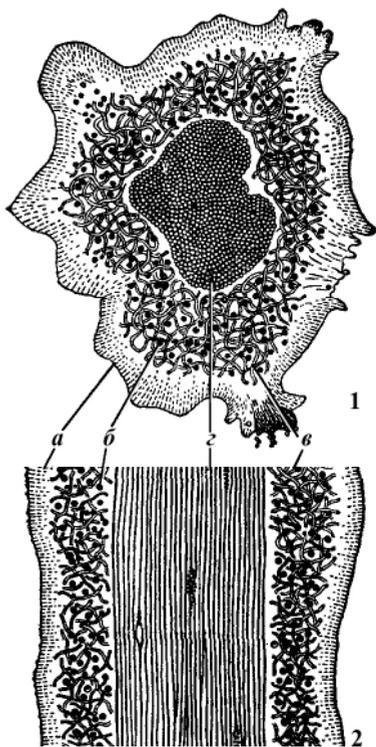


Рисунок 3.6 — Поперечный (1) и продольный (2) разрезы лопасть кустистого лишайника рода *Usnea*:

a — коровый слой; *б* — клетки водорослей; *в* — периферическая часть сердцевины; *г* — центральная часть сердцевины — осевой тяж

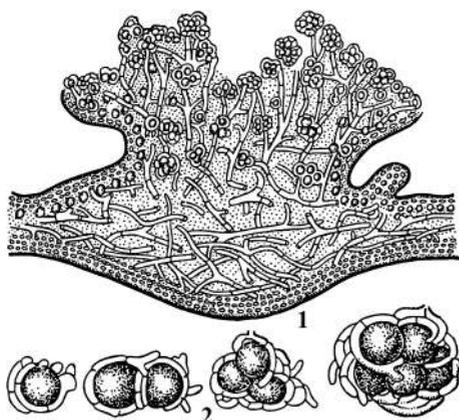


Рисунок 3.7 — Сораль (1) и отдельные соредии (2)

В сухую погоду талломы листоватых лишайников, первичные талломы кладоний и кладин легко распадаются на мелкие фрагменты, которые переносятся потоком воздуха или воды. Фрагментируются также талломы накипных лишайников, но обычно вместе с субстратом, в который онирастают при разрушении коры или растрескивании камней. Широко распространённые способы размножения вполне успешно обеспечивают увеличение числа

талломов и распространение лишайников.

Соредии — это микроскопические комплексы, состоящие из одной или нескольких клеток водоросли, оплетённых гифами гриба. Формирование соредиев начинается в слое фикобионта. В значительном количестве они, прорывая кору, выступают на поверхности таллома или по его краю в виде порошистых скоплений или каёмок (рисунок 3.7, 2). Беловатая кайма соредий по краю серовато-зеленоватых лопастей характерна для гипогимнии вздутой (*Hypogymnia physodes*). Скопление соредий называют **соральями** (рисунок 3.7, 1). По бокам они часто одеты корой. При длительной засушливой погоде весь таллом может распасться на соредии. Это особенно характерно для накипных и листоватых лишайников, по форме называемых **лепрозными**. По ним невозможно установить род и вид лишайника.

Изидии представляют собой простые или коралловидно-разветвлённые выросты на поверхности таллома. Верхняя их поверхность полностью покрыта корой (в отличие от соралей), а внутренняя содержат водоросли и гифы гриба (рисунок 3.8).

Изидии легко отделяются у основания. Встречаются они у меньшего числа лишайников.

Соредии и изидии, включая в себя клетки микобионта и фикобионта, в благоприятных условиях сразу дают начало новому таллому лишайника.

Апотеции. На поверхности дискомицетного лишайника часто образуются плодовые тела микобионта — *апотеции*, обычно дисковид-

ной или блюдцевидной формы или в виде выпуклых подушечек около 1 мм в диаметре. Они могут быть поверхностными или слегка погружёнными в слоевище, у некоторых лишайников расположены по краям или на концах лопастей и ветвей таллома. Апотеции у разных видов лишайников отличаются по окраске.

Выделяют два разных типа апотециев — *леканоровые* и *лецидеевые*, различающиеся как по внешнему виду, так и по анатомическому строению.

Леканоровые апотеции характерны для рода *Lecanora* АСНАРИУС, 1809. На срезе, проходящем перпендикулярно к поверхности апотеция, виден выступающий периферический валик (слоевищный край), образованный гифами микобионта, в который заходят клетки симбиотической водоросли, и по окраске совпадающий с цветом таллома.

Верхнюю часть апотеция занимает гимениальный слой (теций), образованный булавовидными сумками с 8 овальной формы окрашенными или бесцветными спорами и тонкими парафизами, которые впоследствии растворяются и исчезают (рисунок 3.9). На поверхности теция располагается *эпитеций*, представляющий собой тонкий слой,

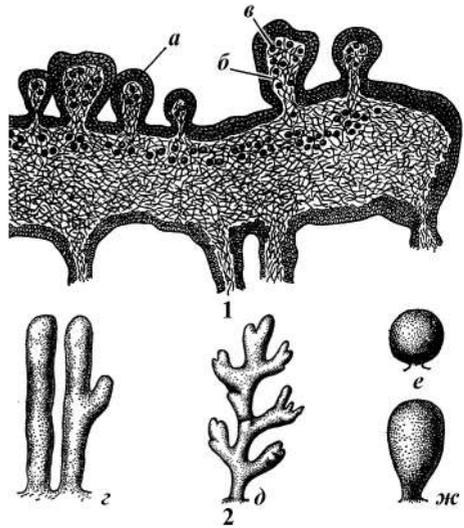


Рисунок 3.8 — Поперечный разрез через слоевище с изидиями (1) и различная форма изидий (2):

a — коровый слой; *б* — гифы гриба; *в* — водоросль; *г* — цилиндрическая; *д* — коралловидная; *е* — шаровидная; *ж* — булавовидная

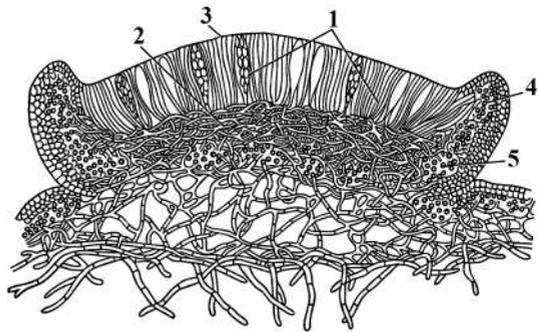


Рисунок 3.9 — Разрез леканорового апотеция:

1 — теций; 2 — гипотеций; 3 — эпитеций; 4 — слоевищный (талломный) край с водорослями; 5 — слой фотобионта

сформированный окрашенными булавовидно расширенными верхушками парафиз и защищающий гимений.

Под гимением находится субгимениальный слой (*гипотеций*), состоящий из плотно переплетающихся гиф, от которых отрастают сумки и парафизы. По краям апотечий охвачен *амфитецием*, содержащим водоросли и спускающимся вниз к слоевищу, а вверху образующим валик, выступающий над диском апотечия.

Лецидеевые апотечии свойственны многочисленным видам широко распространённого рода корковых лишайников Лецидея (*Lecidea* АСНАРИУС, 1803). Его таллом представленный в виде однородной гладкой, зернистой или бугорчатой корочки или реже сросшихся чешуек, встречается на камнях.

У корковых лишайников отсутствует нижняя кора, а таллом плотно сростается с субстратом, прикрепляясь к нему гифами сердцевинного слоя. Апотечии округлой или неправильной угловатой формы, приобретённой в результате взаимного сдавливания, погружены в таллом или расположены на его поверхности в виде выпуклых образований. Иногда они сильно перетянуты снизу или сужены в короткую ножку.

У лецидеевых апотечиев также есть *эпитеций*, *теций* и *гипотеций*. Кроме того, у них хорошо развит слой из тёмноокрашенных гиф гриба, подстилающий гипотеций снизу и охватывающий теций с боков. Он формирует оболочку апотечия, называемую *эксципулом*. Верхние концы его гиф выступают наружу и образуют собственный край апотечия, сходный по окраске с его диском. Край лецидеевого апотечия не содержит

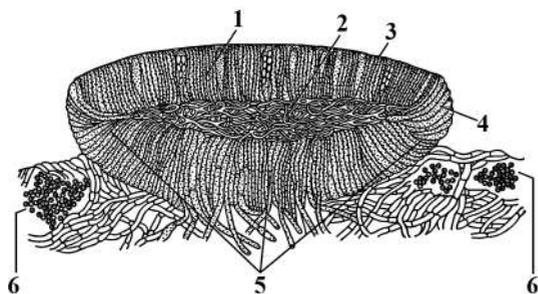


Рисунок 3.10 — Разрез лецидеевого апотечия:

- 1 — теций; 2 — гипотеций; 3 — эпитеций;
4 — собственный край апотечия (без водорослей);
5 — эксципул апотечия; 6 — слой водорослей (фотобионта)

клеток водорослей (рисунок 3.10). Эксципул обособляет апотечий от слоевища, и фотобионт не входит в него и не развивается под ним.

У лишайников с участием пиреномицетных грибов микобионт размножается с образованием перитециев, погружённых в таллом, с выступающим на поверхность устьищем (рисунок 3.11).

Образующиеся на талломах спороношения гриба перитеции и апотеции и созревшие в них аскоспоры обеспечивают половое размножение собственно микобионта. Прототаллом, развивающийся из аскоспор, образует лишайник только при контакте его гиф с клетками соответствующего вида водоросли. Для такого взаимодействия необходимо сочетание определённых экологических условий, что в природе происходит, вероятно, крайне редко. В противном случае микобионт погибает. Этот способ размножения служит не только для увеличения числа особей видов лишайников, но и для образования новых форм при генетической рекомбинации наследственного материала микобионта. Таким образом, при размножении лишайников с участием полового процесса особенно отчётливо проявляется генетическая обособленность ассоциантов.

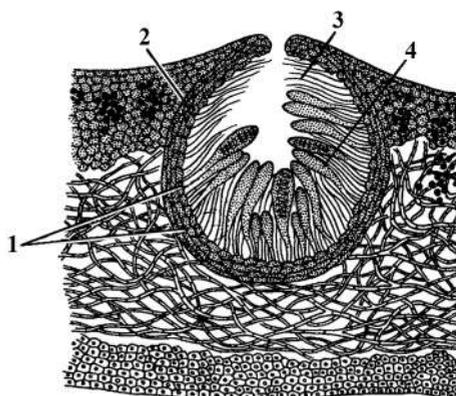


Рисунок 3.11 — Поперечный разрез через слоевище с погружённым в него перитецием:

- 1 — гипотеций; 2 — экципул; 3 — перифизы; 4 — гимениальный слой, образованный сумками со спорами и парафизами

Значение лишайников

Лишайники, являясь симбиотрофным (авто-, гетеротрофным) компонентом биогеоценозов, одновременно синтезируют и накапливают органические вещества, и в то же время разлагают минеральные соединения. Это позволяет им первыми колонизировать субстраты, делая их пригодными для дальнейшего заселения высшими растениями. Таким образом, лишайники участвуют в первоначальном этапе почвообразовательного процесса, выполняя основную и важнейшую функцию в природе.

В некоторых биоценозах, например в тундре и высокогорье, они являются доминирующими компонентами, что обеспечивается их долговечностью, устойчивостью к неблагоприятным условиям, терпимостью к питательности субстрата.

Практическое использование лишайников ограничено. Кроме лишайноиндикации и общей оценки состояния окружающей среды, лишайники в ограниченном объёме используют как сырьё в парфюмерной промышленности. Эверния сливовая (*Evernia prunastri*) известна на мировом рынке как «дубовый мох» (mousse de chene). Из него получают

концентрированный спиртовой экстракт — резиноид, который используется в качестве ароматического компонента при производстве парфюма, а также для обеспечения их стойкости. Этот же лишайник использовали в Древнем Египте как ароматизатор хлебобулочных изделий.

С глубокой древности лишайники служили сырьём для получения красителей. Например, *Rocella tinctoria* использовалась для приготовления синей краски, которая при добавлении уксусной кислоты приобретает пурпурный, красный и жёлтый оттенок. В настоящее время такие краски получают синтетическим путём. Однако в текстильной промышленности Шотландии некоторые виды традиционных шотландских твидов окрашиваются только красителями, добытыми из лишайников.

Лишайники имеют наибольшее практическое значение и служат основным кормом северных оленей.

Перспективно в практическом отношении использование лишайников в медицинских целях. Первые сведения о применении лишайников в медицине относятся к глубокой древности, например, в Древнем Египте более 2000 лет назад. Лишайники образуют специфические вещества, не синтезируемые другими организмами, их изучение может оказаться перспективным в поиске и получении новых биологически активных веществ. Водные экстракты многих видов лишайников характеризуются значительной антибактериальной активностью. В 1950-е гг. из лишайников были получены медицинские препараты эвонин-2 или паралицин, применявшиеся при лечении открытой формы туберкулёза лёгких. Уснимицин использовался при лечении туберкулёза и некоторых кожных заболеваний. Препарат «Бинан» (натриевая соль усниновой кислоты) — эффективное наружное антимикробное средство для лечения ран, нашедшее применение в хирургической практике, при лечении ожогов, был разработан сотрудниками Ботанического института АН СССР в Ленинграде. Исходным сырьём для приготовления этого препарата служат лишайники родов Кладония, Уснея, Алектория, Эверния, Пармелия. Исследования в этом направлении проводятся во многих странах мира.

При очень медленном росте лишайники являются долгожителями. Средний возраст листоватых эпифитных и эпигейных лишайников, опеределённый по величине ежегодного прироста таллома и его диаметра, составляет 30—50 лет. Возраст отдельных талломов, в основном накипных лишайников, установленный по косвенным признакам, составляет около 600 лет. Лишайники, особенно с учётом их медленного роста и особой роли в биогеоценозах, нуждаются в охране и ограниченном использовании в практической деятельности.

3.2 Методы сбора, хранения и изучения лишайников

Листоватые, кустистые и особенно накипные лишайники желательно собирать вместе с кусочками субстрата с помощью острого ножа. Лишайники, растущие на камнях, вместе с камнем отбивают топориком. Кустистые слоевища, растущие на земле, легко отделяются от субстрата без применения инструментов. Лишайники, встречающиеся на коре деревьев, вырезают вместе с её участком.

Собранные образцы с подробной информацией на этикетке помещают в отдельные коробочки или пакеты из сушильной бумаги. На этикетке указывают время и место сбора, детально описывают микроэкологические условия произрастания лишайников, отмечая субстрат и экспозицию слоевища на нём (солнечная или теневая сторона, ориентация по сторонам света, характер поверхности коры дерева, высота произрастания и т. п.).

При сборе в сухую погоду образцы не нуждаются в дальнейшей обработке, но легко обламываются и не поддаются формовке. Влажные образцы лишайников (как и гербарий сосудистых растений) необходимо просушить, чтобы избежать развития плесени. Объёмные лишайники, например из родов *Cladina*, *Cladonia*, целесообразно спрессовать во влажном состоянии для удобства хранения и дальнейшей обработки.

Для предотвращения плесневения и порчи лишайников в период хранения их тщательно высушивают. Они быстро и основательно высушаются непосредственно на воздухе, полностью сохраняя свой естественный вид и окраску. Хранить лишайники лучше в коробочках.

Качественное изучение собранного материала проводится в лаборатории по соответствующим определителям. Методику количественного учёта лишайников выбирают с учётом цели и задач проводимых исследований, формы их слоевища и места произрастания и т. д.

Почти все из часто встречающихся родов и видов лишайников можно определить на основе их морфологических признаков, различных визуально или с помощью лупы с десятикратным увеличением. В некоторых случаях желательно сделать анатомический срез апотеция и посмотреть строение спор под микроскопом.

Важным дополнением к морфологическим признакам, установленным по внешнему строению, является выполнение простейших химических тестов, когда на поверхность или сердцевину (коровой слой обычно срезается бритвой) лишайника наносят каплю индикатора и наблюдают за изменением его окраски в этом месте.

К основным наиболее используемым индикаторам относятся следующие:

1. Насыщенный водный раствор гипохлорита кальция $\text{Ca}(\text{ClO})_2$; (вместо хлорки можно использовать, например, хлорсодержащее средство «Белизна» и т. п.).

2. 10%-й раствор КОН.

3. Диаминовый индикатор — раствор парафенилендиамина, $\text{C}_6\text{H}_4(\text{NH}_2)_2$, в спирте в соотношении 1 : 50. Им можно пользоваться только в течение одного дня, или более долговечный реактив Штейнера — 1 г парафенилендиамина + 10 г сульфита натрия + 100 г дистиллированной воды. Этот диаминовый индикатор незаменим при определении ряда групп, особенно *Cladina* и *Cladonia*, но требует аккуратного обращения, так как весьма токсичен, особенно при попадании на кожу.

4. Слоевнице некоторых видов лишайников светится в ультрафиолете (наблюдения проводят в темноте).

3.3 Систематика лишайников

Определить таксономический статус лишайников и их место, как в системе живого мира, так и непосредственно в царстве грибов достаточно сложно. В настоящее время лишайники характеризуют как лишенизированные грибы. Как самостоятельный отдел *Mycophycophyta* в царстве *Fungi* они имеют собственную систему. Лишайники распределяют также в ранге порядков среди других групп грибов (в основном среди сумчатых), основываясь на систематической их принадлежности. В таком случае лишайники перестают существовать как обособленная самостоятельная таксономическая группа.

Значительно меньше сторонников рассмотрения лишайников как самостоятельной группы организмов — симбиотрофной ассоциации. В этом случае они приобретают неопределённый статус — группа *Lichenes*.

Насчитывают около 20 тыс. видов лишайников. В основу выделения групп лишайников положена систематическая принадлежность микобионта. По этому признаку лишайники подразделяют на две группы: сумчатые или аскомицетные и базидиальные.

Класс Аскомицетные лишайники (*Ascolichenes*)

Сумчатые лишайники включают виды, имеющие в качестве микобионта сумчатый гриб, образующий на талломе перитеции

или апотеции. Это самая многочисленная (почти все известные виды) и древняя группа лишайников, которая появилась в результате симбиоза примитивных сумчатых грибов с сине-зелёными и зелёными водорослями. В процессе длительной эволюции они образовали разнообразные формы слоевища.

В зависимости от формы плодового тела выделяют два подкласса сумчатых лишайников: Пиренокарповые (Pyrrenocarpeae) с закрытыми плодовыми телами (перитециями) и Гимнокарповые (Gymnocarpeae), которым свойственны открытые плодовые тела — апотеции, реже гастеротеции с унитарными или битунитарными (порядок Arthoniales) сумками. *Гастеротеций* (гастеротеции) — плодовое тело открытого типа некоторых лишайнизированных аскомицетов, по своему строению идентичное апотециям, но отличающееся от последних значительно вытянутой линейной формой. Гастеротеции обычно имеют вид штрихов, простых или разветвлённых линий и характерны для накипных лишайников родов *Graphis* и *Opegrapha*. Подкласс Гимнокарповые включает свыше 250 родов, объединённых в четыре порядка: Калициевые (Caliciales), Артониевые (Arthoniales), Графидовые (Graphidales) и Круглоплодные (Cyclocarpales).

Порядок Графидовые (Graphidales) объединяет лишайники с примитивно устроенным слоевищем, прикрепляющимся к субстрату сердцевинными гифами. Слоевища или совсем лишены корового слоя, или покрыты слабо развитой корой. Гастеротеции имеют линейную форму и по виду напоминают простые или разветвлённые линии. Плодовый диск гастеротециев и округлых апотециев узкий и углублённый, окружённый сильно выступающим краем. Сумки 1—8-споровые, унитарные, в верхней части с сильно утолщённой стенкой. Споры бесцветные или коричневые, поперечно-многоклеточные или муральные. Их фикобионт является чаще всего нитчатая зелёная водоросль трентеполия.

Порядок насчитывает около 1 000 видов лишайников, объединённых в одно семейство Графидовые (Graphidaceae). Они распространены преимущественно в тропических и субтропических странах, развиваются на коре деревьев, иногда на камнях, почве и листьях вечнозелёных растений.

Род Графис (*Graphis* (ADANSON) MÜLLER, 1882) насчитывает 300 видов. Наиболее широко распространён в умеренных районах Г. письменный (*G. scripta* (LINNAEUS) ASHARIUS, 1809) (см. рисунок 3.2, 1). На гладкой коре лиственных пород (ольха, липа, рябина и черёмуха) его слоевища имеют вид мелкозернистой, оливково-серой, матовой корочки, часто малозаметной или целиком погружённой в субстрат. Гастеро-

теции многочисленны, длинные и узкие (длиной до 3 мм и шириной 0,1—0,4 мм), простые, прямые, дуговидно изогнутые, иногда волнистые и трёхвильчаторазветвлённые, образуют на коре рисунок, напоминающий сложные письмена. Диск гастеротециев узкий, щелевидный, окаймлён нависающим над ним высоким краем, образованным тёмно-коричневым эксципулом. Сумки широкобулавовидные, 8-споровые.

Порядок Круглоплодные (Cyclocarpales) объединяет лишайники с округлыми, блюдцевидными апотециями, диск которых окружён хорошо развитым собственным или слоевищным краем (валиком). Фотобионты у них преимущественно зелёные (чаще *Trebouxia*), реже — сине-зелёные водоросли. Плодовые тела аскогимениального типа. Сумки унитарные, тонкослойные, с 1—8 и более спорами. Слоевища имеют разнообразные размеры, форму и анатомическое строение: накипные, листоватые и кустистые, гомео- и гетеромерные. В состав порядка входит 30 семейств, которые выделяют на основе анатомо-морфологического строения апотециев, слоевищ, морфологии спор, вида фотобионта и т. д.

Род Коллема (*Collema* WEBER ex F. H. WIGGERS, 1780) одноимённого семейства включает листоватые, очень редко накипные формы гомеомерного строения. Слоевища у них тёмноокрашенные, оливково-чёрного, зеленовато-коричневого или грязно-зелёного цвета, имеют форму крупных (до 10 см) розеток с широкими листоватыми или узкими, многократно рассечёнными курчавыми лопастями. Они прикрепляются к субстрату гифами нижней поверхности, реже ризоидами или ризинами. Часто вся поверхность слоевища покрыта крупнозернистыми чёрными изидиями. В сухом состоянии слоевище жёсткое и ломкое, при смачивании оно ослизняется и разбухает. Апотеции леканорового типа, окрашенные в красноватый или красновато-бурый цвет, хорошо заметны на поверхности слоевища (редко глубоко погружённые). Сумки, как правило, 8-споровые. Споры двухклеточные или поперечно-многоклеточные, бесцветные. Фотобионтом является нитчатая, сине-зелёная водоросль *Nostoc*.

Род насчитывает около 64 видов, широко распространённых по всему земному шару. В России около 28 видов расселено во влажных и сырых местах, на поросших мхами каменистых субстратах и основаниях старых деревьев, иногда на глинистых почвах, в местах с нарушенным травяным покровом. Наиболее часто встречаются К. скальная (*C. flaccidum* (ACHARIUS) ACHARIUS, 1810) (рисунок 3.12, 1), К. черноватая (*C. nigrescens* (HUDSON) DE CANDOLLE, 1805) и К. вязкая (*C. tenax* (SWARTZ) ACHARIUS, 1810) (рисунок 3.12, 2).

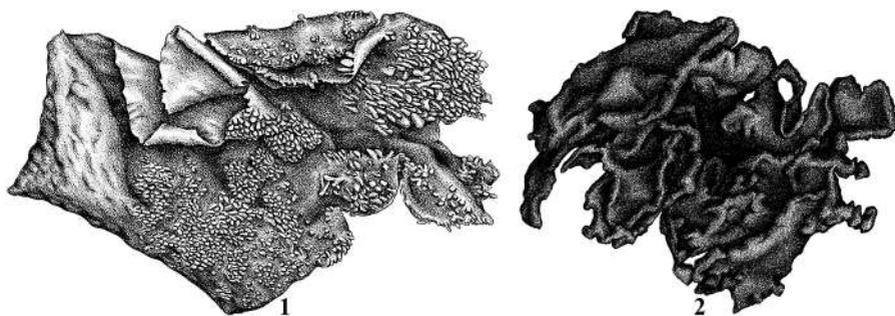


Рисунок 3.12 — Виды рода Коллема (*Collema*):

1 — коллема скальная (*C. flaccidum*); 2 — коллема вязкая (*C. tenax*)

Род Пельтигера (*Peltigera* WILLDENOW, 1787) одноимённого семейства объединяет крупнолопастные лишайники, отличающиеся развитием апотециев на концах лопастей с верхней стороны слоевища.

Таллом у них обычно крупный (20—30 см в диаметре), рассечён на широкие, часто извилистые по краям лопасти. Верхняя его поверхность сероватая, серовато-коричневая или серовато-зелёная, при увлажнении иногда ярко-зелёная, гладкая, блестящая или матовая. Нижняя кора отсутствует, и на поперечных разрезах можно различить только три слоя: крупноклеточный верхний коровый, образованный бесцветными клетками, хорошо развитый альгальный и сердцевина. На поверхности слоевища встречаются изидии, а соредии могут отсутствовать. Апотеции округлые или эллипсоидные, сидячие, втиснутые в слоевище и окружённые узким, немного зазубренным краем, с коричневым, красно- или чёрно-коричневым диском. Сумки 6—8-споровые. Споры бесцветные или коричневые, 4—8-клеточные, продолговато-овальные, веретено- или игловидные. У большинства пельтигер фотобионтом является водоросль рода *Nostoc*, нити которой в слоевищах лишайников распадаются на отдельные клетки. У некоторых видов фотобионтом бывают одноклеточные зелёные водоросли родов Дактилококк (*Dactylococcus*) или Коккомикса (*Coccomyxa*).

Род включает более 90 видов, широко распространённых по всему земному шару, особенно в тропических районах Южного полушария. В России отмечено около 20 видов, произрастающих в лесах, на обочинах дорог и песчаных склонах. Наиболее часто встречаются П. пупырчатая (*P. aphthosa* (LINNAEUS) WILLDENOW, 1787) (рисунок 3.13, 1), П. собачья (*P. canina* (LINNAEUS) WILLDENOW, 1787) (рисунок 3.13, 2), П. рыжеватая (*P. rufescens* (WEISS) VON HUMBOLDT, 1793), П. многопальчатая (*P. polydactyla* (DE NECKER) HOFFMANN, 1789), П. мягкая (*P. malacea* (ACHARIUS) FUNCK, 1827) и др.

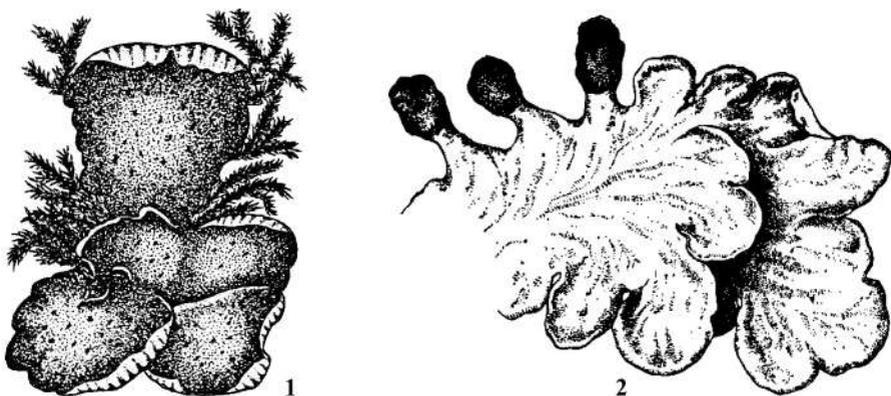


Рисунок 3.13 — Виды рода Пельтигера (*Peltigera*):

1 — пельтигера пупырчатая (*P. aphthosa*); 2 — пельтигера собачья (*P. canina*)

Род Кладония (*Cladonia* HILL ex P. BROWNE, 1756) одноимённого семейства характеризуется разделением слоевища на две части — первичную и вторичную. Первичное слоевище располагается горизонтально и состоит из листоватых чешуек разной формы и величины (от 1 до 30 мм), покрывающих субстрат. По мере старения лишайника они реденеют или совсем исчезают. Вторичное слоевище (*подеций*) имеет палочковидную, цилиндрическую, простую или разветвлённую форму, на концах шило-, роговидные или тупые. На них часто образуются соредии и изидии. Высота подециев у большинства видов составляют 2—8 см, редко достигает 20 см. На верхушках подециев, нередко покрытых чешуйками — *филлокладиями*, увеличивающими их ассимиляционную поверхность, образуются разноцветные плодовые тела (апотеции). Сумки цилиндрические 8-споровые. Споры бесцветные, преимущественно одноклеточные, яйцевидные, удлинённые или веретеновидные. Фотобионт — обычно зелёная водоросль *Требухсия* (*Trebouxia*).

Известно около 300 видов данного рода, из них в России встречается около 40. Кладонии — напочвенные лишайники, поселяются чаще на песчаной почве в хвойных лесах, образуя сплошное покрытие, реже — на гнилой древесине. Такие виды кладоний, как К. оленья (*Cl. rangiferina* (LINNAEUS) WEBER ex F. H. WIGGERS, 1780) (см. рисунок 3.3, 1), К. лесная (*Cl. sylvatica* (LINNAEUS) HOFFMANN, 1796), К. альпийская (*Cl. alpestris* (LINNAEUS) RAVENHORST, 1887) и др., называемые в народе «оленьи мхи» и «ягели», характеризуются большой массой (до 10—15 кг) и служат ценнейшим кормом для северных оленей и других копытных животных. Кроме того, они являются сырьём для по-

лучения антибиотических препаратов. Указанные виды встречаются в основном в тундре, лесотундре и в зоне хвойных лесов.

В России часто можно встретить *К. бесформенную* (*Cl. deformis* (LINNAEUS) HOFFMANN, 1796), *К. вздутую* (*Cl. turgida* EHRLHART ex HOFFMANN, 1796), *К. кариозную* (*Cl. cariosa* (ACHARIUS) SPRENGEL, 1827), *К. порошистую* (*Cl. coniocraea* (FLÖRKE) SPRENGEL, 1827) и др.

Род Цетрария (*Cetraria* ACHARIUS, 1803) объединяет формы с кустистыми слоевищами, образованными лентовидно-рассечёнными лопастями, плоскими или свёрнутыми в трубки (рисунок 3.14). Слоевище сверху сероватое, серовато-зеленоватое, зеленовато-желтоватое или жёлтое до коричневого с пятнами и точками, с соредиями и изидиями. Апотеции распространены сидячие или на короткой ножке, леканорового типа, расположены преимущественно на краях лопастей. Споры одноклеточные, продолговатые, бесцветные, по 8 в сумке.

Известно около 50 видов цетрарий, распространённых во всех растительно-климатических зонах.

В России встречается 47 видов. Наиболее доступные для наблюдения *Ц. исландская* («исландский мох») (*C. islandica* (LINNAEUS) ACHARIUS, 1803) (рисунок 3.14, 1), *Ц. заборная* (*C. sepincola* (EHRLHART) ACHARIUS, 1803), *Ц. клубучковая* (*C. cucullata* (BELLARDI) ACHARIUS, 1803), *Ц. снежная* (*C. nivalis* (LINNAEUS) ACHARIUS, 1803), *Ц. Делиса* (*C. delisei* (BORY ex SCHÄRER) NYLANDER, 1867), *Ц. сосновая* (*C. pinastri* (SCOPOLI) GRAY, 1821), *Ц. сизая* (*C. glauca* (LINNAEUS) FRIES, 1831) (рисунок 3.14, 3), *Ц. черноватая* (*C. nigricans* NYLANDER, 1859), *Ц. печёночная* (*C. hepatizon*

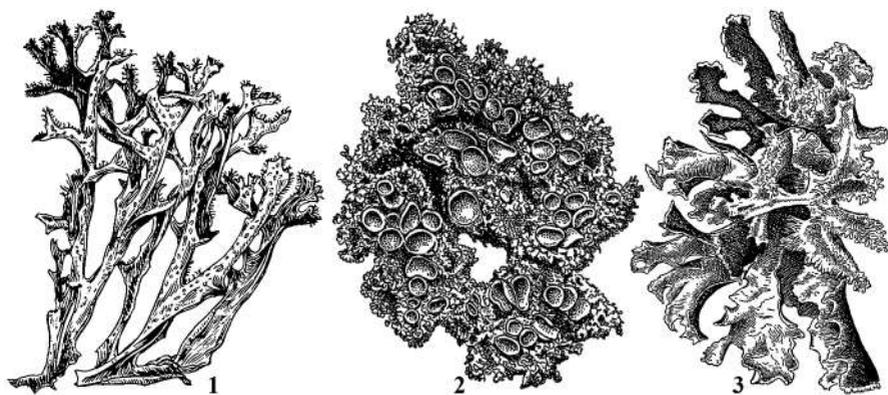


Рисунок 3.14 — Виды рода Цетрария (*Cetraria*):

1 — *ц. исландская* (*C. islandica*); 2 — *ц. печёночная* (*C. hepatizon*); 3 — *ц. сизая* (*C. glauca*)

(ACHARIUS) VAINIO, 1899) (рисунок 3.14, 2), Ц. золотистая (*C. chrysantha* TUCKERMAN, 1858), Ц. можжевельниковая (*C. juniperin* (LINNAEUS) АСНАРИУС, 1803), Ц. смешанная (*C. commixta* (NYLANDER) TH. FRIES, 1871).

Род **Уснея** (*Usnea* DILLENIUS ex ADANSON, 1763) одноимённого семейства включает виды, которые отличаются присутствием внутри слоевища прочного, бесцветного центрального цилиндра в виде осевого белого стержня, образованного плотным сплетением гиф. Слоевище в виде кустиков, серо- или желтовато-зелёное, различной длины, нередко до 1—2 м и более (рисунок 3.15). К субстрату оно прикрепляется своим основанием — гомфом, состоящим из гиф центральной сердцевины.

Слоевищные веточки цилиндрические или угловато-округлые, обычно сильно разветвлённые. Апотеции леканорового типа расположены сбоку или на концах веточек. Сумки булавовидные, 8-споровые. Споры одноклеточные, бесцветные.

Все виды (около 600) этого рода — эпифиты, произрастающие на коре и ветвях деревьев, реже встречаются на камнях, заборах и т. п. Некоторые виды усней прядями свешиваются с ветвей деревьев в виде длинных серых или серо-зелёных кустиков, по внешнему виду напоминающих бороду — «бородатые лишайники». Слоевища усней служат сырьём для приготовления препарата «Бинан» (натриевая соль усниновой кислоты), который используют при лечении туберкулёза, гнойных процессов, язв, ожогов и др.

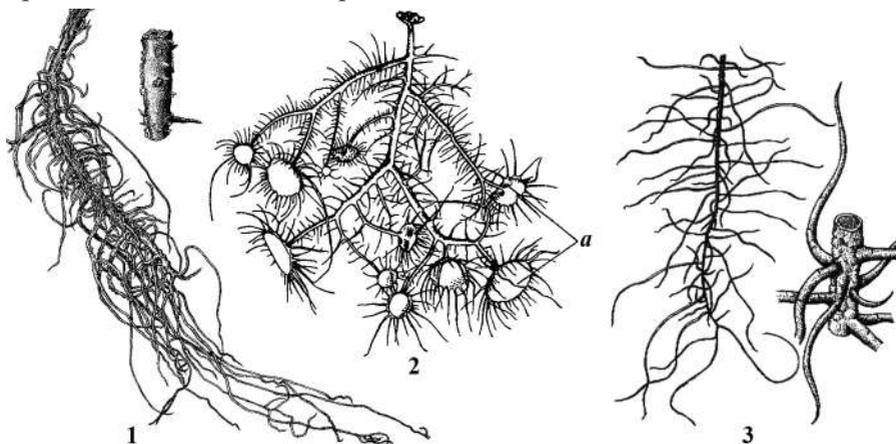


Рисунок 3.15 — Виды рода Уснея (*Usnea*):

1 — у. густобородая (*Usnea dasopoga*); 2 — у. цветущая (*Usnea florida*) (a — апотеции);
3 — у. длиннейшая (*Usnea longissima*)

В России встречается более 50 видов, наиболее распространены У. длиннейшая (*U. longissima* АШАРИУС, 1810) (рисунок 3.15, 3), У. хохлатая (*U. comosa* (АШАРИУС) РӨНЛИНГ, 1813), У. густобородая (*U. dasopoga* (АШАРИУС) NYLANDER, 1876) (рисунок 3.15, 1), У. цветущая (*U. florida* (LINNAEUS) WEBER ex F. H. WIGGERS, 1780) (рисунок 3.15, 2), У. жёсткая (*U. hirta* (LINNAEUS) WEBER ex F. H. WIGGERS, 1780).

Род Эверния (*Evernia* АШАРИУС, 1809) семейства Уснеевых объединяет виды с мягким кустистым слоевищем, прикрепленным к субстрату тонкой основой.

Сверху эверния серовато-зелёная или беловато-серая, снизу более светлая. Края лопастей обычно заворачиваются на нижнюю поверхность и почти всегда обильно усеяны серовато-белыми скоплениями соредиев — сералиями. Апотеции образуются очень редко, имеют вогнутый красно-коричневый или тёмно-каштановый диск и расположены на боковых толстых и средних ветках. Сумки продолговатые, споры яйцевидные.

В России встречается примерно шесть видов. Среди них получили наибольшее распространение Э. шелушащаяся (*E. furfuracea* (LINNAEUS) W. MANN, 1825), Э. мезоморфная, или среднеморфная (*E. mesomorpha* NYLANDER, 1861), Э. растопыренная (*E. divaricata* (LINNAEUS) АШАРИУС, 1810). Наиболее известна Э. сливовая (*E. prunastri* (LINNAEUS) АШАРИУС, 1810) (рисунок 3.16), произрастающая на коре деревьев, особенно лиственных. Её используют в парфюмерной промышленности под названием «дубовый мох» для изготовления парфюмерной продукции (спиртовой экстракт из этого лишайника (ризиноид) служит фиксатором запаха).

Кроме того, эверния является сырьём для изготовления антибиотического препарата «Эвазин», мыла, кремов, пудры, сухих духов и др.

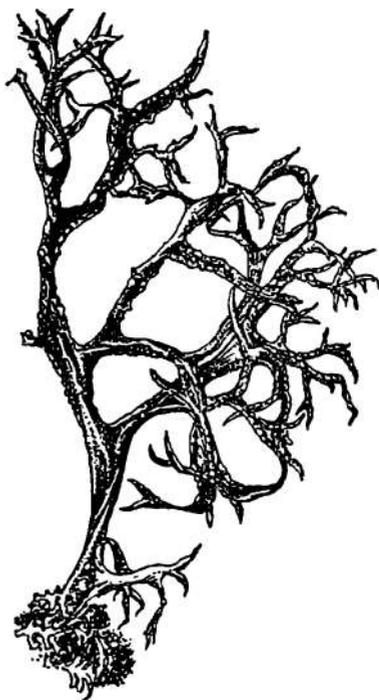


Рисунок 3.16 — Эверния сливовая (*Evernia prunastri*)

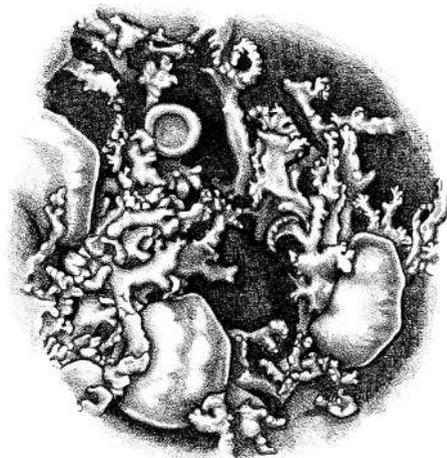


Рисунок 3.17 — Ксантория восковидная (*Xanthoria candelaria*)

Род Ксантория (*Xanthoria* (FRIES) Th. FRIES, 1861) семейства Телошистовых объединяет формы с листоватым оранжево-жёлтым слоевищем и хорошо развитым верхним и нижним коровым слоем. Апотеции блюдцевидные, встречаются сидячие или на коротких ножках. Сумки булабовидные, 8-споровые. Споры бесцветные, биполярные.

Известно 15 видов ксанторий, распространённых по всему земному шару.

В России встречается около 10 видов. К этому роду принадлежит один из самых обычных лишайников — К. настенная (стенная золотнянка) (*X. parietina* (LINNAEUS) BELTRAMINI DE CASATI, 1858) (см. рисунок 3.2, 2), встречающаяся на коре деревьев, камнях, обработанной древесине, заборах и стенах домов. Этот лишайник вынослив к повышенной загрязнённости воздуха, поэтому распространён в городах. Известны также К. многоплодная (*X. polycarpa* (HOFFMANN) RIEBER, 1891) и К. восковидная (*X. candelaria* (LINNAEUS) TH. FRIES, 1861) (рисунок 3.17).

Класс Базидиомицетные лишайники (Basidiolichenes)

Базидиальные лишайники включают виды с плодовыми телами базидиомицетов (в основном из группы гименомицеты). Морфологически они соответствуют свободноживущим базидиомицетам. При этом они повторяют форму их плодовых тел, которые в этом случае содержат слой водорослей. Плодовое тело формируется на рыхлой слизистой плёнке, состоящей из гиф гриба и клеток или коротких нитей водоросли. Такие лишайники часто факультативны, и составляющие их гриб и водоросль могут существовать отдельно. В случае базидиальных лишайников симбиоз гриба и водоросли не приводит к образованию новых типов талломов, как у сумчатых лишайников. В них не обнаружены специфические лишайниковые вещества.

Все перечисленные особенности базидиальных лишайников указывают на их относительную эволюционную молодость. В этом случае симбиотические взаимоотношения водоросли и базидиального

гриба не закрепились в процессе эволюции и не привели к образованию новых морфологических типов таллома и биосинтезу особых лишайниковых веществ. Базидиальные лишайники включают около 20 преимущественно тропических видов и относительно мало изучены (рисунок 3.18).

В качестве примера можно привести кору павлинью (*Cora pavonia* (SWARTZ) FRIES, 1825) — самый распространённый в тропиках вид базидиальных лишайников. Его микобионт относится к роду *Thelephora*, а фикобионт — зелёная водоросль из рода *Chlorococcum*. Этот лишайник растёт на почве и имеет вид больших (до 10 см в диаметре) светло-серых пластинок, несущих на нижней стороне гимений. В центре таллома расположен слой водорослей (рисунок 3.18, 1). Другой базидиальный лишайник мультиклавула заплесневелая (*Multiclavula mucida* (PERSON) R. H. PETERS-EN, 1967) имеет микобионт из рода *Clavulinopsis* и фотобионт — зелёные

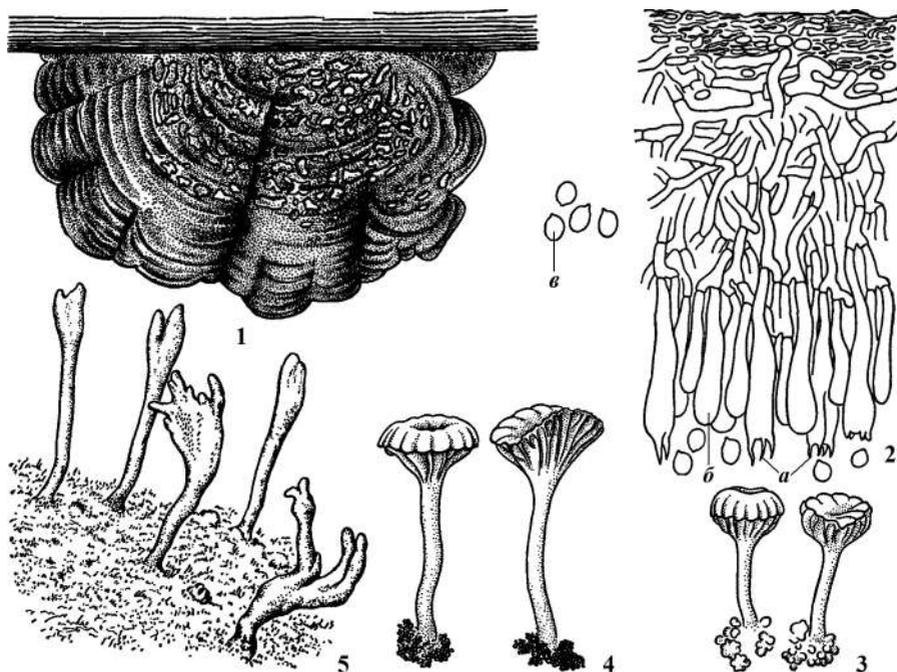


Рисунок 3.18 — Базидиальные лишайники:

1 — *Cora pavonia*; 2 — поперечный разрез через плодовое тело *Omphalina leucdilacina*; 3 — базидиальный лишайник *Omphalina leucdilacina* с плодовыми телами в форме шляпочного гриба; 4 — *O. ericetorum*; 5 — роговидные плодовые тела *Clavulinopsis septrionalis*; а — базидии; б — парафизы; в — споры

водоросли *Coccomyxa* или *Chlamydomonas*. Его характерные для рогатиковых низкие булабовидные плодовые тела вырастают из прикрепленной к гнилой древесине грибо-водорослевой плёнки. Близкий вид сходного строения — *Clavulinopsis septentrionalis* CORNER, 1956 (см. рисунок 3.18, 5).

Контрольные вопросы к главе «Отдел Лишайники»

1. Что представляет собой лишайник?
2. Каковы взаимоотношения гриба и водоросли в составе лишайника?
3. Какие водоросли и грибы входят в состав лишайников?
4. Верно ли, что лишайники — это грибы?
5. Существуют ли отличия грибов, входящих в состав лишайников, от обычных грибов?
6. Сколько лет живут лишайники?
7. Какие у лишайников существуют плодовые тела открытого и закрытого типа? Расскажите об их строении.
8. Есть ли лишайники, живущие в воде?
9. Что значит активное и пассивное высвобождение спор?
10. Почему лишайники существуют во всех природных зонах?
11. Как питаются лишайники?
12. Нужно ли бороться с лишайниками?
13. Каково практическое значение лишайников?

Глава 4. ЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

4.1 Общая характеристика миксомицетов

Миксомицеты в широком смысле и традиционном понимании в настоящее время относят к царству Protozoa (Olive, 1975) или Protoctista (Whittaker, 1969). Их объединяет наличие фаготрофной стадии.

Эта группа включает эукариотные гетеротрофные организмы, вегетативная (трофическая) стадия которых представлена голым многоядерным протопластом, способным к амёбоидному движению по субстрату — *плазмодиум*. Реже вегетативное тело миксомицетов — одноядерная амёба (амёбоид) или *псевдоплазмодий*, при этом они не теряют своей обособленности. Способ питания в основном голозойный (от греч. *hólos* — весь, целый и *zōon* — животное), характерный главным образом для животных посредством захвата твёрдых частиц пищи и поступления внутрь организма. Размер их составляет от нескольких микрометров до нескольких сантиметров. Репродуктивная стадия — простой или сложный спорангий.

У миксомицетов сложный цикл развития, включающий зооспоры с двумя гладкими жгутиками, гаплоидные и диплоидные *миксоамёбы*, у представителей двух отделов — Dictyosteliomycota и Acrasiomycota подвижная стадия отсутствует.

В большинстве своём миксомицеты — сапротрофы, живущие в гнилой древесине и листовом опаде, немногие — внутриклеточные паразиты растений. Группа включает около 500 видов и подразделяется по уровню организации плазмодия, особенностям цикла развития и способу питания: сапротрофному или паразитному на четыре отдела и шесть классов.

Отделы и классы миксомицетов

Отделы	Классы
Мухомycota	Protosteliomycetes Мухомycetes
Plasmodiophoromycota	Ceratiomycetes Plasmodiophoromycetes
Dictyosteliomycota	Dictyosteliomycetes
Acrasiomycota	Acrasiomycetes

4.2 Отдел Миксомикота, или Слизевики (*Muchomycota*)

Отдел составляют типичные миксомицеты. Вегетативное тело — фаготрофная стадия эктрацеллюлярная. Ассимилятивная фаза — сапротрофный плазмодий, подвижная стадия — миксофлагелляты. В состав клеточных стенок спорангиев и спор входит целлюлоза. Отдел включает три класса.

Класс Миксомицеты (*Muchomycetes*), или Миксогастровые (*Muchogasteromycetes*)

Наиболее крупный класс отдела, включающий около 400 видов сапротрофов, обитающих главным образом в лесах. Плазмодий живёт внутри растительного субстрата: в глубине гниющих пней, валежа, в лесной подстилке среди опавших перегнивающих листьев. В субстрате он амёбообразно передвигается со скоростью 0,1—0,4 мм в минуту.

Плазмодий содержит около 70—73 % воды, 25—30 % белков. В его составе имеются липиды, гликоген, пигменты и некоторые другие вещества.

Ядра плазмодия диплоидны. Находясь в субстрате, он обладает положительными гидро- и тропотаксисами и отрицательным фототаксисом. В определённый момент развития плазмодий, достигнув необходимых размеров, приобретает положительный фототаксис, выползает на поверхность субстрата, где его можно обнаружить в виде бесцветной или окрашенной слизистой массы. В этом случае он переходит к генеративной стадии — образованию спорангиев со спорами. Обычно в спорангий или в спорангии превращается весь плазмодий, причём очень быстро, часто в течение нескольких часов. Спорангии миксогастровых разнообразны по форме и строению. Внутри них образуется масса спор, а у многих родов и видов особые нити — *капиллиций* с неравномерно утолщёнными стенками. *Капиллиций*, или *волосяное сплетение* (лат. *capillitium*, восх. к лат. *capillus* — волос) представляет собой совокупность нитевидных волоконцев, которые формируют систему нитей в виде сетей и/или каркасов, которые содержатся в плодовых телах многих миксомицетов, а также у некоторых вздутых грибов (гастеромицетов). Капиллиций как орган способствует разрыхлению споровой массы и благодаря гигроскопическим движениям помогает рассеивать споры, что способствует процессу размножения. Эти нити образуются из спавшихся при образовании спор вакуолей, находившихся в плазмодии. Благодаря утолщениям стенок в виде колец, спи-

ралей, шипиков и т. д. они способны к гигроскопическим движениям и содействуют, таким образом, разрыхлению и рассеиванию спор.

Образованию спор и спорангиев предшествует редукционное деление диплоидных ядер плазмодия. Гаплоидные споры, попав на субстрат, прорастают в гаплоидные зооспоры с двумя гладкими жгутиками на переднем конце, способные размножаться делением, затем теряют жгутики и превращаются в гаплоидные *миксоамёбы*. Они также могут размножаться делением, затем попарно сливаются, в результате образуется диплоидная миксоамёба. У некоторых видов этот цикл укорочен и попарно сливаются зооспоры. У большинства видов слияние осуществляется только между миксоамёбами или зооспорами, имеющими разные типы спаривания. Таким образом, имеет место гетероталлизм. Диплоидная миксоамёба разрастается, число ядер в ней увеличивается за счёт митотических делений диплоидных ядер, и таким образом вновь образуется плазмодий, уходящий вглубь субстрата (рисунок 4.1). Это общая схема цикла развития миксомицетов, от которой могут быть отклонения. Так, имеются указания на наличие у сапротрофных миксомицетов бесполого размножения двухжгутиковыми зооспорами, образующимися из отделившихся участков плазмодия.

Класс объединяет более 400 видов, относящихся к четырём порядкам: Лициевые (Liciales), Физаровые (Physarales), Трихиевые (Trichiales) и Стемонитовые (Stemonitales).

В основе деления на порядки лежат особенности строения плазмодия, спорангиев, наличие настоящего и ложного капиллиция (псевдокапиллиция).

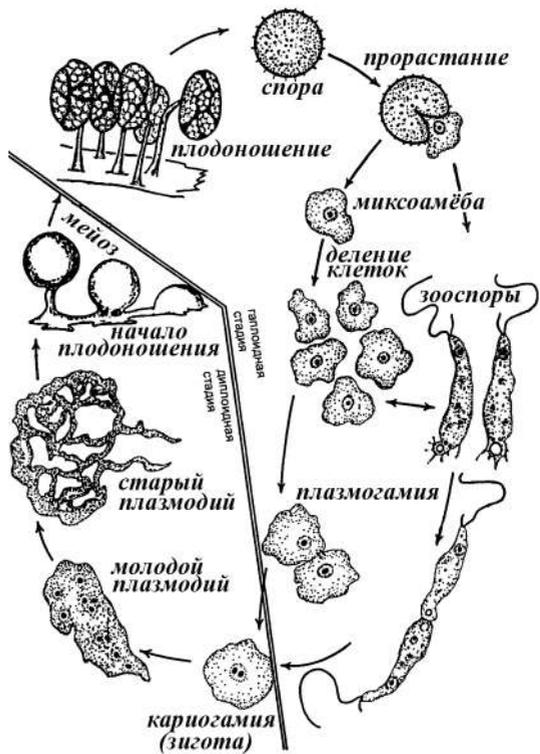


Рисунок 4.1 — Цикл развития миксомицетов

Порядок Лицевые (*Liciales*). У лицевых спорангии шаровидные или в виде плазмодиекарпиев, покрытых перепончатой или хрящеватой оболочкой (перидием), без настоящего капиллиция.

Род **Ликогала** (*Lycogala* ADANSON, 1763) характеризуется довольно крупными, напоминающими плодовое тело дождевика эталиями шаровидной, конической или подушковидной формы, величиной с горошину или несколько больше. Часто они встречаются тесно скученными группами, реже разбросаны одиночно. Плазмодий имеет кораллово-красную окраску. Эталии округлые, диаметром 0,3—1,5 см, сидячие, скученные или разбросанные на поверхности субстрата. Вначале они имеют ту же окраску, что и плазмодий, позже буреют. При их созревании перидий становится тонким, бородавчатым, с отверстием сверху для выхода спор (рисунок 4.2). В таком виде эталии ликогалы похожи на мелкие грибы-дождевики. Псевдокапиллиций представлен сеткой из трубчатых волокон с булавовидными концами. Споровый порошок розовый или оранжевый.

Сапротрофы развиваются на отмершей древесине и других субстратах.

Известно четыре вида рода Ликогала, распространённых в умеренных поясах земного шара. В России встречается наиболее известный

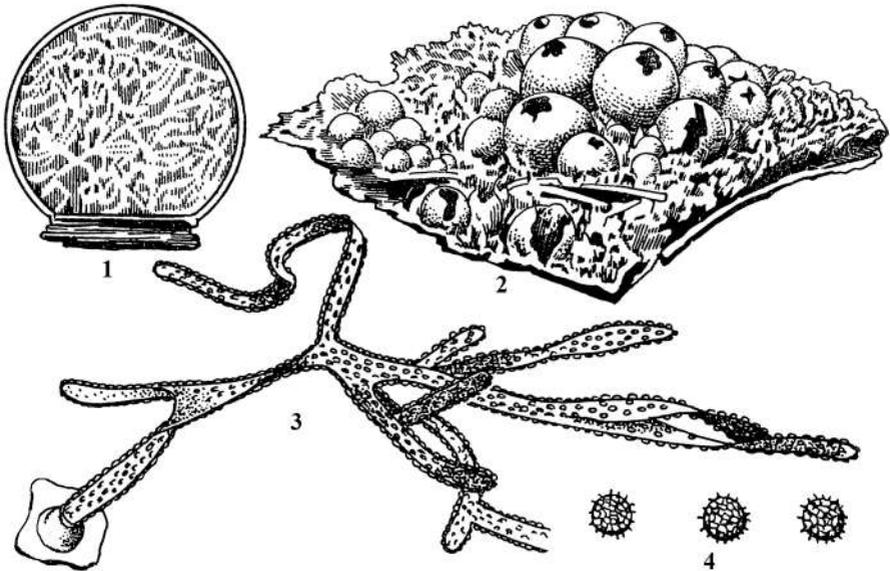


Рисунок 4.2 — Род Ликогала (*Lycogala*):

1 — зрелый эталий в разрезе; 2 — эталии; 3 — нить псевдокапиллиция; 4 — споры

вид — Л. древесинная, или «волчье вымя» (*L. epidendrum* (LINNAEUS) FRIES, 1829). Его незрелые эталии окрашены в розовый или оранжевый цвет, они мягкие и нежные. При малейшем повреждении из них выступает жидкость такого же цвета. При созревании окраска эталия изменяется на коричневую до почти чёрной, а содержимое превращается в порошок розово-коричневатую массу. Оболочка эталия на вершине растрескивается, и споры в виде пыли выдуваются и распространяются ветром.

Порядок Физаровые (Physarales). Плазмодий сильно гранулированный, бесцветный или яркоокрашенный. Спороношение в виде эталиев или одиночных, сидячих или на ножках спорангиев. Капиллиций чаще состоит из ветвящихся нитей, образующих узловые расширения. Для видов этого порядка характерны большие скопления извести, главным образом на поверхности перидия, ножках спороношения и капиллиции. Споры в массе своей тёмно-пурпурные, фиолетово-коричневые, от тёмно-коричневых до чёрных.

Род Фулиго (*Fuligo* HALLER, 1768) (рисунок 4.3) имеет эталии — самые крупные плодовые тела среди миксомицетов (размер до 20 см и более). Они образуются по одному из обширного плазмодия, окра-

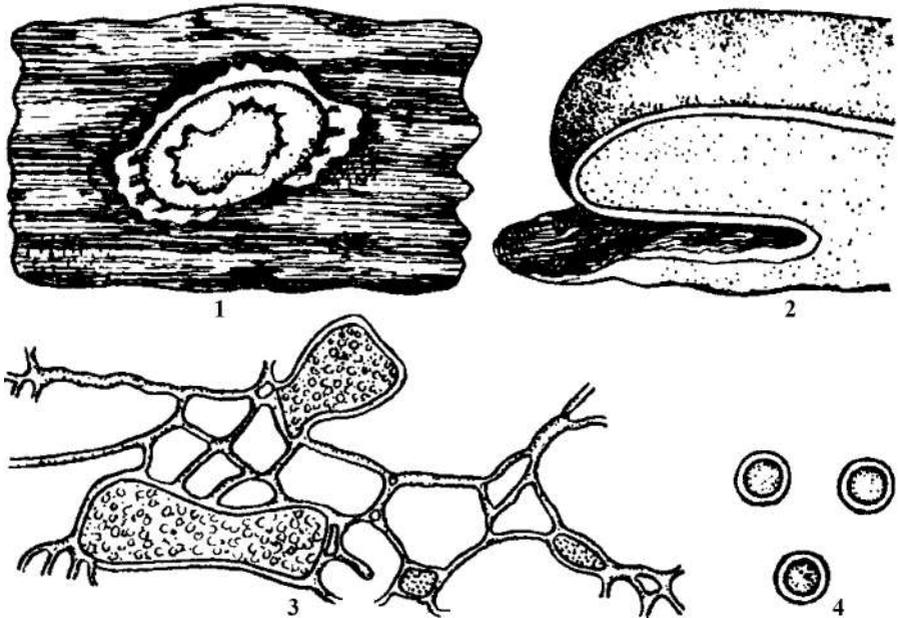


Рисунок 4.3 — Фулиго гниlostный (*Fuligo septica*):

1 — эталий; 2 — зрелый эталий в разрезе; 3 — капиллиций; 4 — споры

шенного в ярко-жёлтый, реже белый или кремовый цвет. Этелии подушковидные, сильно варьируют в размерах, форме и окраске: белые, охряные, зеленоватые, розоватые, тускло-красные, почти коричневые. Толстый, хрупкий перидий легко разрушается и отслаивается кусками, обнажая почти чёрную массу спор. Капиллиций состоит из очень тонких, бесцветных анастомозирующих нитей, соединённых вздутиями (узлами), на которых расположены бесцветные или желтоватые гранулы извести. У некоторых видов также есть псевдокапиллиций. Споры достаточно крупные, мелкобородавчатые, по цвету от тёмно-фиолетовых до чёрных в массе.

Род включает более 10 видов, распространённых во многих странах мира. У наиболее известного вида Ф. гнилостного (*F. septica* (LINNAEUS) F. H. WIGGERS, 1780) (см. рисунок 4.3) оболочка этелиа обызвествлённая, плотная или рыхлая, иногда не развита. Этелий окрашен в разные цвета: белый, серый, жёлтый, сиреневый, кирпично-красный.

Капиллиций состоит из белых, жёлтых или красноватых сливающихся узлов, соединённых бесцветными нитями. Псевдокапиллиция нет. Споры крупные, тускло-чёрные в массе, пурпурно-коричневые в проходящем свете, с мелкими шипиками.

Род **Физарум** (*Physarum* PERSOON, 1794) — наиболее обширный по числу видов род слизевиков (свыше 80). Плазмодии бесцветные или окрашены в жёлтые либо оранжевые тона. Спороношения очень разнообразны по окраске и строению, расположение сидячее или на ножке, открывающееся неправильными разрывами оболочки. Перидий, как правило, инкрустирован известью, хрупкий, неравномерно

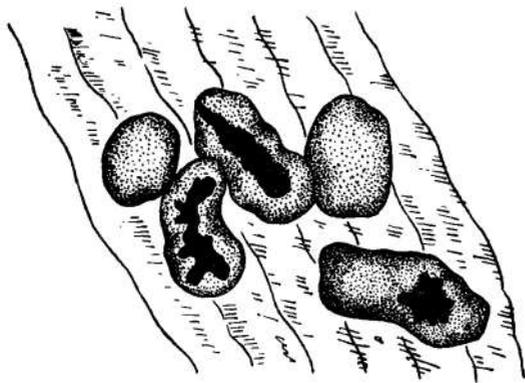


Рисунок 4.4 — Вскрывшиеся спорангии *Physarum cinereum*

растрескивающийся при созревании (рисунок 4.4). Капиллиций в виде сети тонких разветвлённых нитей, прикреплённых к основанию спорангия или к различным участкам перидия, с многочисленными расширениями и вздутиями. Споры в массе от фиолетовых до чёрных.

Известно более 70 видов рода Физариум, распространённых по всему

земному шару. В России их встречается около 10. Сапротрофы, развиваются в июле-сентябре на отмершей древесине, лесной подстилке, а также на плодовых телах макромицетов. В наибольшей степени распространены три вида: Ф. пепельный (*Ph. cinereum* (BATSCH) PERSOON, 1794) (см. рисунок 4.4), часто образующий спороношения даже на живых растениях; Ф. поникший (*Ph. nutans* PERSOON, 1795), развивающийся лишь на отмершей древесине, мхе, сухой соломе; Ф. многоголовый (*Ph. polycephalum* VON SCHWEINITZ, 1822). *Ph. nutans* образует одиночные или скученные, сидячие или на ножке спорангии (реже плазмодиокарпы). Перидий обызвествлённый, окрашенный в серые тона. Капиллиций в виде разветвлённых нитей, в местах ветвления имеются узелки с известью (форма и размеры у разных видов неодинаковы). Споры в массе от фиолетовых до чёрных, шиповатые или бородавчатые. *Ph. polycephalum* встречается на самых разных субстратах: мёртвой древесине, мясистых плодовых телах грибов, живых растениях и т. д. Плазмодий жёлтый или зеленовато-жёлтый, часто очень мощный. Спорангии скученные, жёлтые, желтовато-серые, редко белые, неправильной формы, прикреплённые на жёлтых ножках. Ножки обычно длинные, слабые, извилистые, часто сливающиеся. Оболочка спорангиев тонкая, хрупкая, с быстро исчезающими жёлтыми или белыми чешуйками. Капиллиций плотный, с жёлтыми или белыми узлами веретеновидной или неправильной формы. Споры в массе чёрные, в проходящем свете фиолетово-коричневые, с крошечными шипиками.

Порядок Трихиевые (Trichiales). У трихиевых плазмодий может быть бесцветный, беловатого, розоватого, красного или пурпурово-коричневого оттенка. Спорангии овальной формы, сидячие или расположенные на коротких ножках, одиночно или чаще скученно. У всех видов есть настоящий капиллиций, характерный для каждого рода.

Род Трихия (*Trichia* HALLER, 1768) (рисунок 4.5) является наиболее типичным для порядка. Сидячие или снабжённые очень короткой ножкой спорангии трихии даже у одного и того же вида имеют различную форму и окраску. Чаще всего они по форме грушевидные, цилиндрические или бокаловидные. В их окраске преобладают различные оттенки жёлтого цвета: золотисто-жёлтый, охряно-жёлтый, оливково-жёлтый или буровато-жёлтый. Каждый спорангий покрыт гладкой блестящей или матовой перепончатой оболочкой (перидием), на которой у некоторых видов расположены различного рода утолщения или мельчайшие бородавочки. При созревании оболочка спорангия разрывается на вершине неправильными трещинами (нерегулярно). Нити капилли-

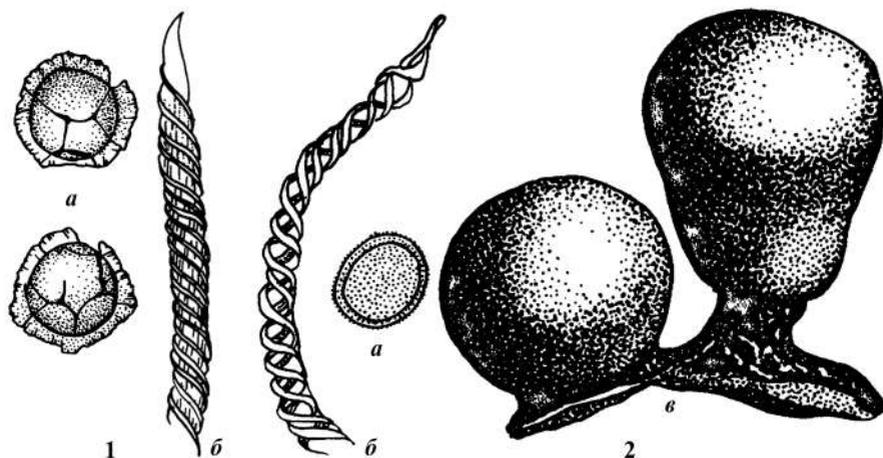


Рисунок 4.5 — *Trichia favoginea* (1) и *Trichia varia* (2):

a — спора; *б* — нить капиллиция; *в* — спорангии

ция (элатеры) одиночные, неразветвлённые, полые внутри, со спиралевидными утолщениями по всей длине, заострённые на концах. Споры шаровидные с сетчатой или шиповатой поверхностью, в массе жёлтые, оранжево-жёлтые или красноватые. Виды этого рода можно встретить на сухих деревьях, на отстающей коре и обнажающейся древесине которых образуется желтоватый налёт.

Известно 12 повсеместно распространённых видов. Наиболее часто встречаются *T. изменчивая* (*T. varia* (PERSOON) PERSOON, 1794) (см. рисунок 4.5, 2), у которой цилиндрические нити капиллиция имеют две спирали утолщений, выступающие очень резко, отчего нити кажутся извилистыми; споры мелкощетинистые, *T. гроздевидная* (*T. botrytis* (PERSOON) PERSOON, 1794), *T. обманчивая* (*T. decipiens* (PERSOON) T. MACBRIDE, 1899).

Для приготовления препарата в каплю щёлочи помещают небольшой фрагмент споровой массы из спорангия. При малом увеличении видны свободные нити капиллиция с заострёнными окончаниями, спиральными утолщениями и шаровидные споры. При большом увеличении заметны спиральные утолщения (от 2 до 5 у разных видов) и особенности морфологии спор. Например, у *T. varia* они крупные, с одной центральной каплей, а у *T. favoginea* (Batsch) PERSOON, 1794 — крупносетчатые и т. д. (см. рисунок 4.5, 1).

Род **Гемитрихия** (*Hemitrichia* ROSTAFIŃSKI, 1873) имеет плодовые тела — спорангии. Нити капиллиция соединены в сложную сеть с небольшим количеством свободных концов (рисунок 4.6).

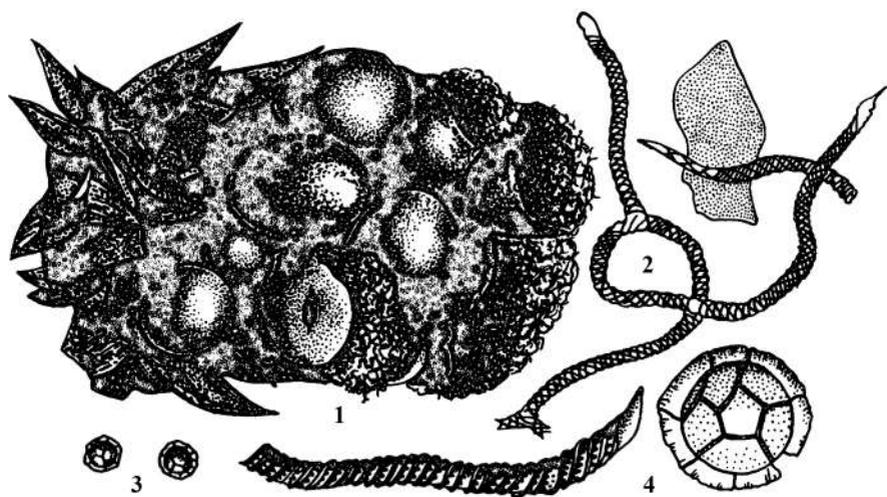


Рисунок 4.6 — *Hemitrichia chrysospora*:

1 — спорангии; 2 — капиллиций; 3 — споры; 4 — деталь капиллиция и спора

В роде известно около 15 видов. В России обнаружено восемь видов. Тип рода *H. clavata* (PERSOON) ROSTAFIŃSKI, 1873 образует сидячие или закреплённые на ножке спорангии, реже плазмодиокарпы, окрашенные в различные цвета — от коричневого до ярко-жёлтого. Перидий плёнчатый, после созревания спор сохраняется в виде чашечки. Капиллиций образует сеть, иногда со свободными окончаниями и орнаментирован спиральными утолщениями, шипиками. Споры в массе жёлтые, в проходящем свете бесцветные, сетчатые, шиповатые, мелкобородавчатые (рисунок 4.6).

Род Арцирия (*Arcyria* HILL ex F. H. WIGGERS, 1780), как и предыдущий, имеет плодовые тела — спорангии. Капиллиций состоит из длинных, обильно ветвящихся и анастомозирующих нитей, соединённых в сеть (рисунок 4.7).

Известно около 30 видов, на территории России зарегистрированы 11. *A. incarnata* (PERSOON) PERSOON, 1896 образует спорангии на ножках или сидячие, цилиндрической формы, обычно окрашенные в яркие цвета: алый, розовый, красный. Перидий плёнчатый, после созревания спор сохраняется в виде плоской блюдцевидной или кубковидной неглубокой чашечки, орнаментированной складками. Ножка короткая, постепенно переходящая в чашечку, заполнена спороподобными клетками, красная, коричневая. Капиллиций представляет собой замкнутую сеть без свободных окончаний. Нити капиллиция орнаментированы спиральными

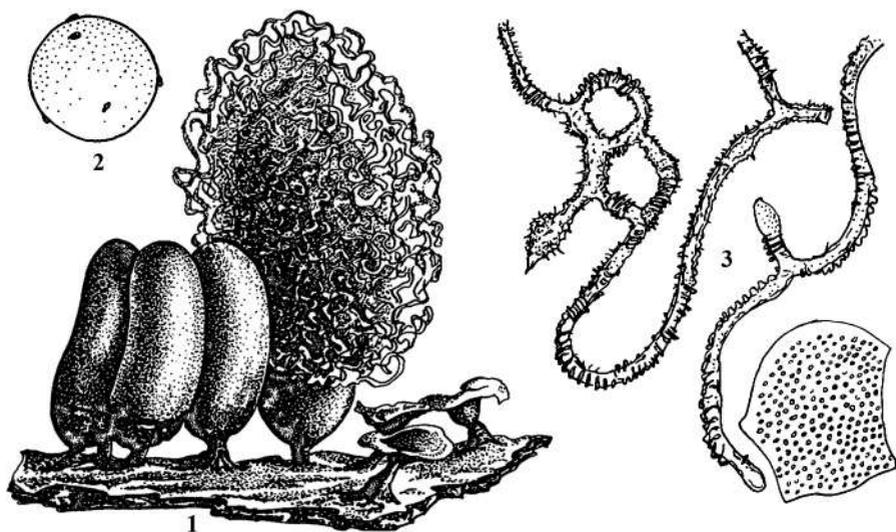


Рисунок 4.7 — *Arcyria incarnata*:

1 — спорангии; 2 — спора; 3 — капиллий и деталь перидия

утолщениями, кольцами, шипиками; при созревании спор они сильно вытягиваются. Споры в проходящем свете бесцветные, гладкие, шиповатые или мелкобородавчатые. Плазмодий белый. Этот вид отличается от *A. denudata* (LINNAEUS) WETTSTEIN, 1886 более яркой окраской спорангия, расширенной в верхней части чашечкой, более эластичной и менее прочно связанной с ней сеточкой капиллиция.

Порядок Стемонитовые (Stemonitales) объединяет миксомицеты с тонким прозрачным плазмодием. Спороношение в виде отдельных спорангиев или эталиев, покрытых плёнчатим, быстро исчезающим перидием.

Род Стемонитис (*Stemonitis* GLEDITSCH, 1753) имеет спорангии, у которых хорошо выражена колонка, представляющая собой продолжение ножки. Перидий исчезающий, замещающийся сетью капиллиция, соединённого с колонкой. Капиллий одного цвета с колонкой и ножкой, покрыт коричневым, буровато-фиолетовым или почти чёрным споровым порошком.

Известно около 20 видов, распространённых по земному шару. В России встречаются около 10 — С. травянистый (*S. herbatica* РЕСК, 1874), (рисунок 4.8, 1); С. бормочащий (*S. mussooriensis* G. W. MARTIN, K. S. THIND & SONI, 1957) (рисунок 4.8, 2) и др. У изученного С. бурого (*S. fusca* ROTH, 1787) спорангии прямостоячие, цилиндрической фор-

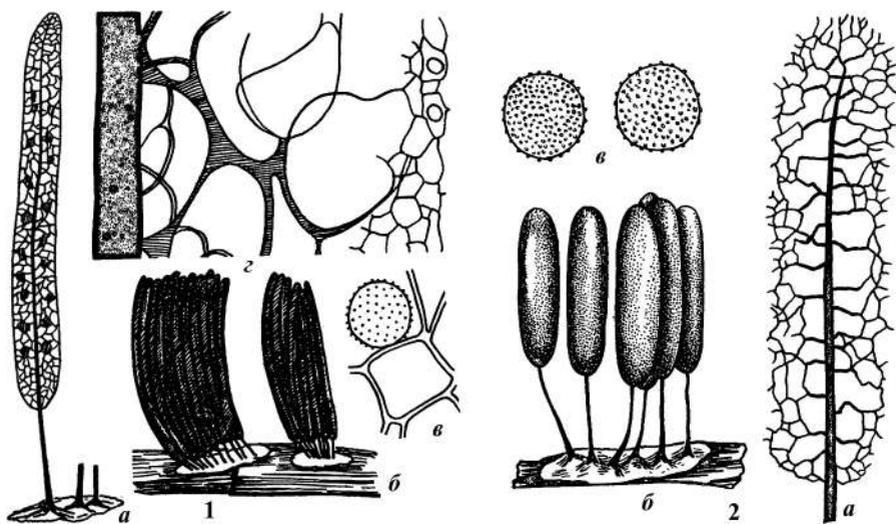


Рисунок 4.8 — *Stemonitis herbatica* (1) и *Stemonitis mussooriensis* (2):

a — ножка с колонкой и капиллицием; *б* — группа зрелых спорангиев; *в* — споры;
з — фрагмент капиллиция

мы, с закруглёнными верхушками, сидящие на ножках. Они собраны в тесные обширные группы и окрашены в оттенки коричневого, иногда чёрного цвета.

Перидий тонкий, быстро разрушающийся. Ножка продолжается в колонку и, постепенно утончаясь, доходит до конца спорангия. Капиллиций на всей поверхности спорангия образует замкнутую сеть. Споры в массе коричневые, прозрачные в проходящем свете, гладкие, шиповатые или сетчатые.

Классы Protosteliomycetes и Ceratiomycetes включают очень простые по строению сапротрофные миксомицеты с микроскопически ми плазмодиями и спорангиями с 1 или 2—8 спорами. Половой процесс не обнаружен.

4.3 Отдел Плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycota)

Виды имеют интрацеллюлярную фаготрофную стадию, т. е. внутриклеточный (паразитический) плазмодий, отличаются сложным циклом развития, включающим продолжительные по времени гаплоидную и диплоидную стадии. Отдел представлен одним классом Плазмодиофоромицеты (Plasmodiophoromycetes).

Внутриклеточные паразиты высших растений не образуют спорангиев. Вместилищем спор становятся поражённые клетки растения-хозяина. Цикл развития сходен с таковым у миксогастровых, но отличается ещё большей сложностью за счёт увеличения гаплоидной стадии.

Класс Плазмодиофоромицеты (*Plasmodiophoromycetes*)

Представители класса являются внутриклеточными паразитами. В отличие от свободноживущих слизевиков они не образуют спорангии, а споры развиваются из плазмодия внутри клетки растения-хозяина, которая выполняет функцию своеобразного вместилища спор. Плазмодиофоровые — паразиты, вызывающие гипертрофию тканей растения и образование опухолей.

Класс включает всего один порядок Плазмодиофоровые (*Plasmodiophorales*) и четыре рода: Плазмодиофора (*Plasmodiophora*), Спонгоспора (*Spongospora*), Тетрамикса (*Tetramyxa* K. I. GOEBEL, 1884) и Соросфера (*Sorosphaera* J. SCHRÖTER, 1886).

Род Плазмодиофора (*Plasmodiophora* WORONIN, 1877) включает виды с бесцветным зернистым плазмодием (рисунок 4.9), распадающимся при созревании на отдельные, не объединённые в цистосорусы одноклеточные, шаровидные, мелкие цисты с тонкой бесцветной, гладкой или шиповатой оболочкой. При прорастании они обычно превращаются в зооспоры с длинным и коротким жгутиками.

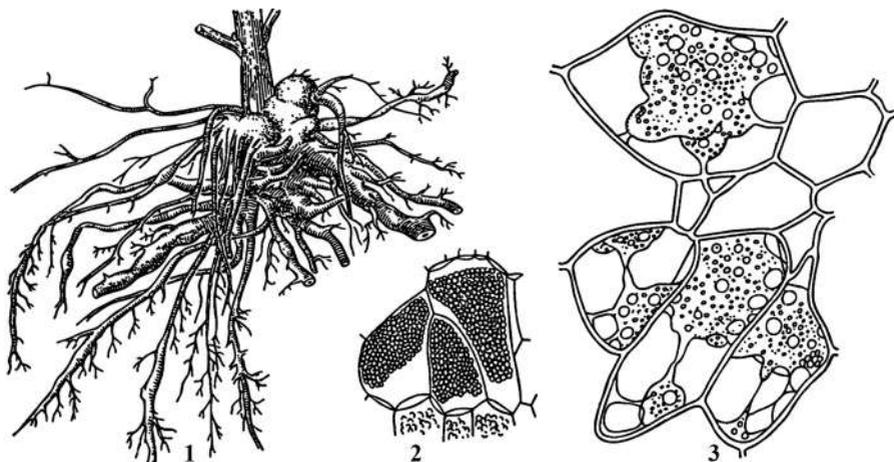


Рисунок 4.9 — Возбудитель килы крестоцветных *Plasmodiophora brassicae*:

1 — кила на корнях капусты; 2 — клетки растения со спорами паразита; 3 — клетки растения с плазмодием паразита

Род включает шесть видов, распространённых в умеренных поясах земного шара. Наиболее известный представитель П. капустная (*P. brassicae* WORONIN, 1877) — возбудитель болезни корней капусты и других крестоцветных, так называемой килы крестоцветных.

Паразит поражает корни капусты и других крестоцветных, вызывая на них возникновение больших опухолей. Особенно вредоносен он для рассады в парниках, из которых не формируются кочаны. Если поражено взрослое растение, то кочаны не доразвиваются. На срезах через опухоли видны гипертрофированные клетки с желтоватым плазмодием паразита, часто заполняющим всю клетку хозяина, или зернистой массой спор (см. рисунок 4.9). Здоровые клетки, окружающие инфицированные, интенсивно делятся, за счёт чего образуются опухоли. Корни растения при этом развиваются плохо. После сгнивания опухоли споры оказываются в почве, где могут сохраняться на протяжении многих лет.

Цикл развития *P. brassicae*. Оказавшиеся в почве споры прорастают, образуя двужгутиковые зооспоры, которые теряют жгутики и превращаются в гаплоидные миксамёбы. Они живут в почве, затем проникают в корневой волосок и, разрастаясь, образуют первичный гаплоидный плазмодий (рисунок 4.10).

Он не проникает глубоко в ткани корня и не образует опухолей. Затем он выходит из корневых волосков и формирует гаплоидные зооспоры (которые можно трактовать как гаметы), попарно копулирующие и образующие сначала двуядерную, а затем после слияния ядер диплоидную зооспору, которая теряет жгутики и превращается в диплоидную миксоамёбу. Последняя заражает клетки корня и разрастается в нём в диплоидный вторичный плазмодий. После периода вегетативного роста и мейотического деления ядер вторичный плазмодий распадается на гаплоидные споры. Диплоидная стадия приурочена к тканям растения-хозяина, и именно диплоидная миксоамёба способна вызывать основное заражение растения-хозяина с образованием опухолей (см. рисунок 4.10).

От этого цикла могут возникнуть некоторые отклонения. В частности, вторичное заражение корня может происходить двуядерной или диплоидной зооспорой, минуя стадию диплоидной миксоамёбы.

Род **Спонгоспора** (*Spongospora* BRUNCHORST, 1887) включает всего один вид — С. паслёновая (*S. solani* BRUNCHORST, 1887), поражающая клубни, корни, реже столоны растений картофеля, томатов и других паслёновых.

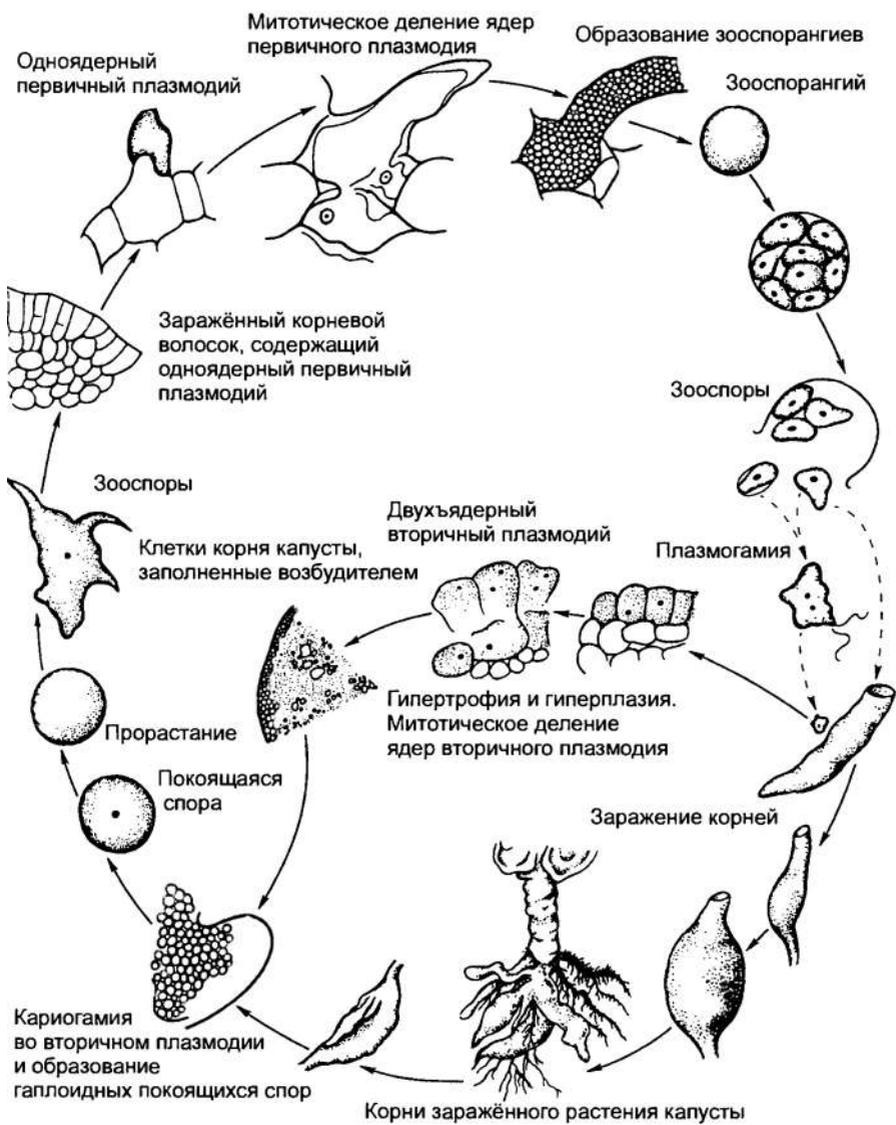


Рисунок 4.10 — Цикл развития *Plasmodiophora brassicae*

Спонгоспора — возбудитель порошистой парши картофеля (рисунок 4.11). Многоядерный плазмодий в клетках покровных тканей клубня картофеля распадается на многочисленные овальные, бурые цисты, собранные обычно в округлые сорусы. На повреждённых местах клубня сначала появляются бугорки, которые затем разрывают-

ся и обнажают цистосорусы с губчатыми комочками цист или спор. В почве покоящиеся споры прорастают зооспорами, которые проникают в растения через корневые волоски, чечевички, трещины в коже клубня и т. д. Заболевание известно почти во всех странах умеренного пояса.

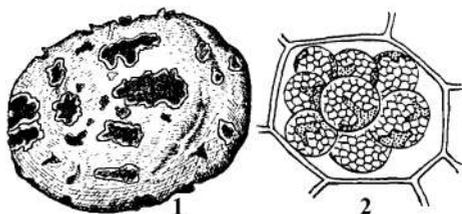


Рисунок 4.11 — Возбудитель парши картофеля *Spongospora solani*:

1 — парша на клубнях картофеля;
2 — губчатые комочки спор в клетке клубня

4.4 Отдел Диктиостелиомицота (*Dictyosteliomycota*)

Включает миксомицетоподобные организмы, ассимиляционная (трофическая) стадия которых — свободноживущие миксоамёбы, размножающиеся продольным делением, спорами, предварительно объединёнными в псевдоплазмодий.

Его образование происходит путём сползания (агрегации) миксоамёб, не теряющих при этом своей обособленности. Этим псевдоплазмодий отличается от настоящего плазмодия. Миксоамёбы встречаются в основном с нитевидными выростами — псевдоподиями. Ядра бывают с двумя и более периферическими ядрышками. Клеточные стенки спорангиев и спор содержат целлюлозу. Почвенные сапротрофы, живущие в богатых органическими веществами субстратах, например, в навозе и гниющих растительных остатках, питаются в основном, захватывая клетки бактерий и органические частицы.

В соответствии с системой К. В. Рэпера (1984) отдел представлен классом (*Dictyosteliomycetes*) и порядком (*Dictyosteliales*), объединяющим два семейства (*Acytosteliidaceae* и *Dictyosteliidaceae*), четыре рода и более 40 видов. Семейства диктиостелиид отличаются, в первую очередь, способом образования стебелька плодового тела.

Класс Диктиостелиомицеты (*Dictyosteliomycetes*)

Класс Диктиостелиомицеты (*Dictyosteliomycetes*) — небольшая группа так называемых «клеточных» миксомицетов (или слизевиков-диктиостелиев) — большую часть жизни проводящие непосредственно в почве, в виде одноклеточных амёб, питающихся бактериями и размножающихся делением. Диктиостелиомицеты образуют характерный для них «агрегат», называемый псевдоплазмодием. Он формирует-

ся только в неблагоприятной среде, например, в условиях недостатка пищи, когда амёбы начинают скапливаться вместе, образуя целые потоки клеток, одновременно движущихся к центру. Сам псевдоплазмодий покрывается тонкой защитной слизистой оболочкой и становится способным в таком состоянии к передвижению по субстрату как единое целое (обычно, по направлению к свету). В подходящих условиях он перестаёт двигаться и превращается в плодовое тело, состоящее из небольшой головки со спорами, возвышающейся над субстратом и прикреплённой на тонкой ножке. Из каждой такой споры, попавшей в благоприятные условия, формируется только одна маленькая амёба, и после этого жизненный цикл полностью повторяется.

Род Диктиостелиум (*Dictyostelium* BREFELD, 1870). Представитель *D. discoideum* RAPER, 1935, обитающий в навозе (рисунок 4.12). При исчезновении пищи (голодании), отдельно живущие амёбы сползаются, (стадия агрегации), образуя псевдоплазмодий. Он движется по направлению к источнику тепла, улавливая перепад температур до 0,0005 °С.

В псевдоплазмодии амёбы, прилегая друг к другу, формируют ножку 3 мм в диаметре, на которой образуется спорангий (спорокарп) 0,2—0,3 мм в диаметре, одетый целлюлозной оболочкой. Особенностью морфологии этого вида является то, что задняя по ходу движения часть псевдоплазмодия образует головку спорокарпа, а передняя — ножку (спорофор). Амёбы в ножке отмирают, и она становится полой. Амёбы внутри спорангия превращаются в покоящиеся споры, покрытые целлюлозной оболочкой. Из них при наступлении благоприятных условий выходят амёбы. Такой цикл развития проходит за 3—4 дня.

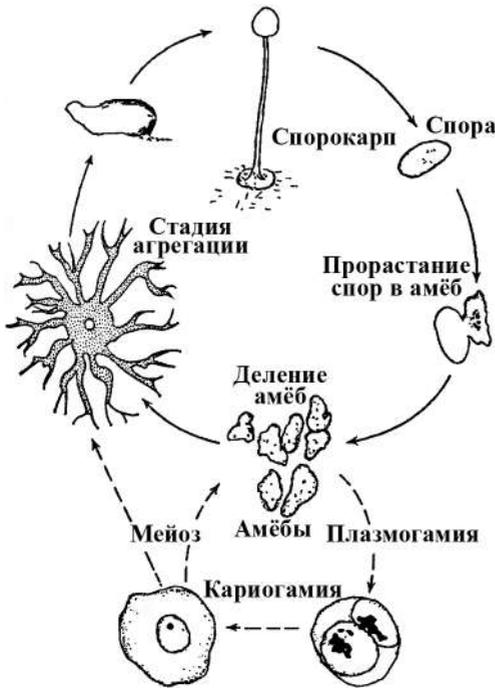


Рисунок 4.12 — Цикл развития диктиостелиума дисковидного (*Dictyostelium discoideum*)

У некоторых диктиостелиевых выявлено слияние ядер с последующим мейозом двух гаплоидных миксоамёб.

Диктиостелиевые, предположительно, происходят от наиболее простых *Mucromycota* (класс Протостелиевые). Их сближает присутствие целлюлозы в клеточных стенках спорангиев и спор, основное отличие заключается в отсутствии подвижных стадий.

4.5 Отдел Акразиевые, или Клеточные слизевики (*Acrasiomycota*)

Клеточные слизевики. Трофическая (вегетативная) стадия — свободно живущие почвенные миксоамёбы с лопастными псевдоподиями, объединяющиеся перед размножением в псевдоплазмодий. Ядро с центрально расположенным ядрышком. Последние признаки существенно отличают акразиевых от диктиостелиевых. В цикле развития отсутствует подвижная стадия (миксофлагелляты). Целлюлоза не обнаружена. Сапротрофы распространены в почве, на растительных остатках. Отдел включает 30—40 видов.

Класс Акразиомицеты (*Acrasiomycetes*)

Акразиомицеты — класс миксомицетов, характеризующийся наличием псевдоплазмодия. В нём миксамёбы, хотя и сливаются в общую массу, но никогда не утрачивают при этом индивидуальности, т. е. настоящего слияния их не происходит. У акразиомицетов отсутствуют в цикле развития неподвижные стадии типа зооспор. Они являются сапротрофами, обитающими на гниющих растительных остатках, навозе, в почве.

Акразиевых гипотетически рассматривают как филогенетическую ветвь свободноживущих почвенных амёб. Основанием для этого служит отсутствие у них в цикле развития жгутиковой стадии и целлюлозы.

Происхождение группы миксомицетов в целом связывают или со свободно живущими почвенными амёбами или с амёбоидными жгутиковыми (флагеллятами).

Класс *Acrasiomycetes* объединяет два порядка — *Acrasiales* и *Guttulinopsiales* и малое количество родов (*Acrasis* VAN TIEGHEM, 1880, *Pochonia* A. R. LOEBLICH Jr. & H. TAPPAN, 1961, *Guttulinopsis* L. S. OLIVE, 1901).

Трофическая стадия жизненного цикла акразиомицетов представлена амёбоидными клетками (миксамёбами), жгутиконосные клетки описаны у ограниченного числа видов. Миксамёбы способны обра-

зовывать неподвижный псевдоплазмодий, формирующий плодовые тела — с о р о к а р п ы, в которых происходит экзогенное спорообразование. Сорокарпы состоят либо из шаровидных спороносных головок, либо из ветвящихся цепочек спор. При этом они могут быть стебельчатыми или сидячими. При созревании сорокарп полностью распадается на споры, прорастающие новыми миксамёбами.

Жизненный цикл проходит в гаплофазе. Половой процесс и агамные отношения не обнаружены.

Миксамёбы акразиомицетов являются одноядерными клетками овальной формы, изредка образующими дольчатые псевдоподии, более широкие, чем у диктиостелиомицетов. Передний край миксамёбы содержит лишённую включений прозрачную цитоплазму — гиалоплазму, а задний конец представлен у р о и д н о й з о н о й — концевой лопастью, которая содержит сократительные вакуоли.

Миксамёбы передвигаются по субстрату, питаясь бактериями, простейшими и миксамёбами слизевиков, включая представителей своего вида. Их образ жизни мало отличается от такового у других свободноживущих слизевиков.

В процессе вегетации трофические клетки акразиомицетов активно делятся путём митоза.

При израсходовании запасов пищи, наступлении неблагоприятных условий среды или достижении «критической плотности» трофических клеток миксамёбы приступают к образованию псевдоплазмодия путём агрегации. В результате миксамёбы акразиомицетов, в отличие от диктиостелиомицетов, не образуют сплошных «клеточных потоков», а двигаются несогласованно поодиночке, вплоть до приближения к центру агрегации.

В результате агрегации миксамёбы образуют щитковидную клеточную массу — *псевдоплазмодий*. В отличие от диктиостелиомицетов псевдоплазмодий акразиомицетов не способен передвигаться как единая структура и поэтому сохраняет неподвижность. Псевдоплазмодии акразиомицетов являются кратковременной структурой, переходной между трофической и расселительной стадиями.

Вскоре после своего формирования псевдоплазмодий начинает приподниматься над субстратом, приобретая полусферическую форму. На стадии формирования плодового тела псевдоплазмодий называют с о р о г е н о м. Иногда один псевдоплазмодий образует несколько сорогенов. У некоторых видов полусферический сороген, не изменяя формы, превращается в примитивное плодовое тело — с о р у с.

Но у других акразиомицетов сороген развивается в более дифференцированное плодовое тело — сорокарп. При этом миксамёбы, сосредоточенные в верхней части сорогена, образуют сферический спороносный отдел, а клетки основания формируют цилиндрическую ножку. Сороген становится зрелым сорокарпом. Спороносный отдел при этом остаётся сферическим и образует головку, состоящую из большого числа округлых спор. Ножка также сохраняет первоначальную цилиндрическую форму. Сорокарпы, состоящие из головки и ножки, называют *головчатými*.

У представителей рода *Acrasis* развитие плодового тела не прекращается на этапе сферической головки. Напротив, спороносный участок сорогена начинает формировать лопасти, направленные радиально от его центра. Постепенно они становятся всё более тонкими и длинными и начинают дихотомически ветвиться до тех пор, пока не образуются ветви толщиной в одну клетку — цепочки спор, напоминающие бусы. В результате формируется *древовидный сорокарп*. Степень его разветвлённости зависит от числа клеток, составлявших псевдоплазмодий (рисунок 4.13).

В сорусе все клетки одинаковы и имеют округлую форму. В сорокарпе клетки спороносного отдела являются сферическими, а ножки — овальными или цилиндрическими. Все клетки сорокарпа, вне зависимости от их локализации, являются спорами. При созревании сорокарп полностью, включая ножку, распадается на отдельные клетки, каждая из которых может дать начало новой миксамёбе. При этом споры, расположенные на вершине

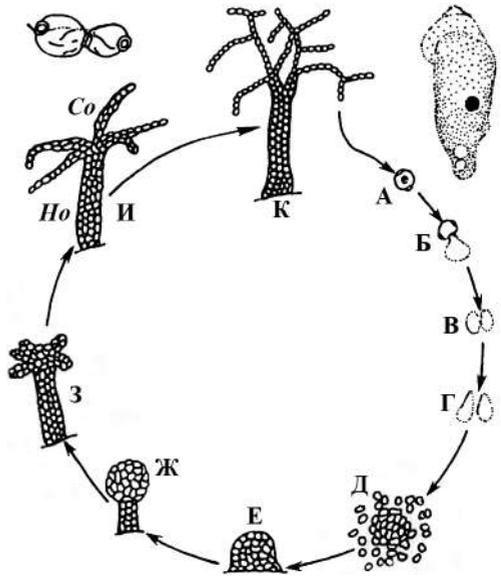


Рисунок 4.13 — Цикл развития акразиса розового (*Acrasis rosea*):

А—Г — прорастание споры миксамёбой, инцистирование её и новое прорастание; Д — агрегация миксоамёб; Е—И — образование сорокарпа с дифференцировкой на ножку (*Ho*) и сороген (*Co*); Ж — разветвление сорогена; И — формирование из миксоамёб цепочек спор; К — зрелый сорокарп

сорокарпа, перемещаются воздушными массами на значительные расстояния, а размещённые у основания — практически не мигрируют и прорастают на месте спороношения.

Образование плодовых тел у акразиомицетов, по-видимому, преследует единственную цель — переселение части особей в новые местообитания. При этом, с одной стороны, уменьшается конкуренция между миксамёбами в исходном местообитании, а с другой — происходит их распространение. Поэтому клетки ножки и спороносного отдела в равной степени выигрывают от споруляции: первые избавляются от конкурентов, а вторые получают возможность переселиться в места, возможно, более благоприятные для жизнедеятельности.

Споры акразиомицетов, как правило, гладкие и не имеют скульптурных утолщений. У видов, образующих древовидные сорокарпы, клетки веточек имеют по два гилума — кольцевидных рубца, оставшихся от соприкосновения с соседними клетками цепочки.

У большинства акразиомицетов споры одноядерные и прорастают одной гаплоидной миксамёбой. У представителей рода *Pochenia* ядро споры перед прорастанием может митотически разделиться, и тогда спора даст начало двум, как правило, жгутиконосным клеткам.

Род Акразис (*Acrasis* VAN TIEGHEM, 1880). У *A.* розового (*A. rosea* L. S. OLIVE & STOIANOVICH, 1960) (рисунок 4.14) миксоамёбы дви-

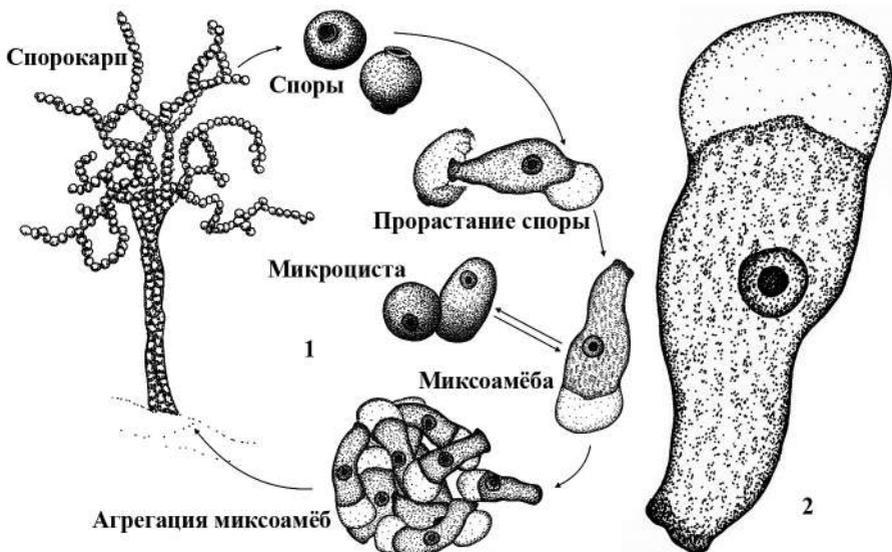


Рисунок 4.14 — Цикл развития (1) и миксоамёба (2) акразиса розового (*Acrasis rosea*)

жуются с помощью псевдоподиев, поглощая одноклеточные организмы и даже амёбы своего вида. Миксоамёбы образуют псевдоплазмодий оранжевого цвета, который достаточно быстро дифференцируется на спороносный орган — сорокарп, состоящий из ножки и головки — сорогена. Он расчленяется на доли, каждая из которых образует простую или разветвлённую цепочку спор, появившихся вследствие округления отдельных амёб и формирования ими клеточной стенки. Амёбы в ножке не отмирают, в отличие от диктиостелиевых, а также превращаются в споры.

Контрольные вопросы к главе «Царство Простейшие»

1. Что представляет собой вегетативное тело слизевиков?
2. От каких внешних факторов зависят скорость и направление движения плазмодия?
3. Что такое псевдоплазмодий?
4. Каковы строение и функции капиллиция? Что такое псевдо-капиллиций?
5. Каковы распространение, образ жизни и цикл развития миксомицетов?
6. Какие признаки положены в основу деления класса Миксогастровые на порядки?
7. Охарактеризуйте циклы развития плазмодиофоры капустной, вызывающей килу, и спонгоспоры паслёновой — возбудителя порошистой парши картофеля.
8. Каково филогенетическое положение слизевиков?
9. Каково значение миксомицетов в природе и хозяйственной деятельности человека?
10. Охарактеризуйте отдел Диктиостелиомицота.
11. Что такое псевдоплазмодий и как он образуется?
12. Охарактеризуйте отдел Акразиевые.
13. Что такое сороген, сорокарп и сорус?
15. Расскажите цикл развития акразиса розового.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранее низшие растения рассматривались как одно из двух подцарств растительного мира, к которому относили бактерии, актиномицеты, слизевики, грибы, водоросли, лишайники, т. е. все организмы, кроме высших растений и животных.

В современном понимании низшие растения таксоном не являются. Их объединяют как сборную группу однотипных по морфофизиологическому принципу растительных организмов, водорослей, грибов и лишайников.

Признаки, считавшиеся общими для группы низших растений, такие как отсутствие дифференциации тела на корень, стебель и листья, а также разграничение тканей и др., в настоящее время не относятся к определяющим. Существенными полагают фундаментальные различия в строении клеток, обмене веществ и ряде прочих особенностей, что не позволяет считать общим сообществом бывшую группу низших растений.

Нижнюю ступень низших растений занимали бактерии и сине-зелёные водоросли, теперь входящие в подцарство цианобактерий (Cyanobacteria). Одновременно все они относятся к надцарству прокариот (Prokaryota).

Остальные организмы из низших растений входят в надцарство эукариот (Eukaryota). Из них грибы и примыкающие к ним грибоподобные организмы, например, лишайники, выделяются в отдельное царство (Fungi или Mycota). Водоросли в качестве отдельного подцарства входят в царство растений (Plantae).

Тем не менее изучение этих групп организмов в той последовательности, которая предложена в учебнике, является оправданной и позволяет сохранить классическое деление растительных организмов (и некоторых близких к ним протистов) на низшие и высшие растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2 / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. — М.: Издат. центр «Академия», 2006. — 320 с.
2. Билай В. И. Основы общей микологии: учеб. пособие для вузов / В. И. Билай. — Киев: Вища школа, 1989. — 392 с.
3. Бондарцев А. С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа / А. С. Бондарцев. — М.; Л.: АН СССР, 1953. — 1106 с.
4. Ботанический атлас / под общ. ред. чл.-кор. АН СССР Б. К. Шишкина. — М.: Изд-во с.-х. лит-ры, журн. и плакатов, 1963. — 503 с.
5. Великанов Л. Л. Полевая практика по экологии грибов и лишайников / Л. Л. Великанов, И. И. Сидорова, Г. Д. Успенская. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 112 с.
6. Водоросли: справочник / С. П. Вассер [и др.]. — Киев: Наук. думка, 1989. — 608 с.
7. Всё о грибах / М. В. Горленко [и др.]. — М.: Лесная промышленность, 1986. — 281 с.
8. Гарибова Л. В. Обзор и анализ современных систем грибов / Л. В. Гарибова. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. — 28 с.
9. Голлербах М. М. Водоросли, их строение, жизнь и значение / М. М. Голлербах. — М.: Изд-во МОИП, 1951. — 176 с.
10. Голлербах М. М. Почвенные водоросли: учебник / М. М. Голлербах, Э. А. Штина. — Л.: Наука, 1969. — 196 с.
11. Горбунова Н. П. Альгология: учеб. пособие для вузов по спец-ти «Ботаника» / Н. П. Горбунова. — М.: Высш. шк., 1991. — 256 с.
12. Грибы СССР. Справочник-определитель / М. В. Горленко [и др.]. — М.: Мысль, 1980. — 303 с.
13. Грин Я. Биология / Я. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор; под ред. Р. Сопера. В 3 т. — 3-е изд. — М.: Мир, 2004. — Т. 1. — 454 с.
14. Грин Я. Биология / Я. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор; под ред. Р. Сопера. В 3 т. — 3-е изд. — М.: Мир, 2004. — Т. 2. — 436 с.
15. Грин Я. Биология / Я. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор; под ред. Р. Сопера. В 3 т. — 3-е изд. — М.: Мир, 2004. — Т. 3. — 451 с.
16. Дроздов А. Л. Биология для физиков и химиков: учеб. издание / А. Л. Дроздов. — Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. — 414 с.
17. Дудка И. А. Водные несовершенные грибы СССР / И. А. Дудка. — Киев: Наук. думка, 1985. — 188 с.

18. Дудка И. А. Грибы: справочник миколога и грибника / И. А. Дудка, С. Я. Вассер. — Киев: Наук. думка, 1987. — 535 с.
19. Дьяков Ю. Г. Введение в микологию и альгологию: учеб. пособие / Ю. Г. Дьяков. — М.: Изд-во МГУ, 2000. — 192 с.
20. Жизнь растений. В 6 т. / гл. ред. чл.-кор. АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. Т. 1. Введение. Бактерии и актиномицеты. — М.: Просвещение, 1974. — 487 с.
21. Жизнь растений. В 6 т. / гл. ред. чл.-кор. АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. Т. 2. Грибы. — М.: Просвещение, 1976. — 479 с.
22. Жизнь растений. В 6 т. / гл. ред. чл.-кор. АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. Т. 3. Водоросли. Лишайники. — М.: Просвещение, 1977. — 487 с.
23. Мир растений. В 7 т. / редкол. А. Л. Тахтаджян (гл. ред.) [и др.]. Т. 2. Грибы. — 2-е изд., перераб. — М.: Просвещение, 1991. — 475 с.
24. Зеров Д. С. Очерк филогении бессосудистых растений / Д. С. Зеров. — Киев: Наук. думка, 1972. — 316 с.
25. Зинова А. Д. Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР / А. Д. Зинова. — М.; Л.: Наука, 1967. — 398 с.
26. Комарницкий И. А. Ботаника (систематика растений) / И. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов. — 7-е изд. — М.: Просвещение, 1975. — 608 с.
27. Купревич В. Ф. Определитель ржавчинных грибов СССР. Ч. 1. Сем. Melampsoraceae и некоторые роды сем. Russiniaceae / В. Ф. Купревич, В. И. Ульянищев; под общ. ред. акад. АН БССР Н. А. Дорожкина. — Минск: Наука и техника, 1978. — 336 с.
28. Курс низших растений / под общ. ред. чл.-кор. АН СССР М. В. Горленко. — М.: Высш. шк., 1981. — 520 с.
29. Лемеза Н. А. Малый практикум по низшим растениям: учеб. пособие / Н. А. Лемеза, А. С. Шуканов. — Минск: Універсітэцкае, 1994. — 288 с.
30. Малый практикум по ботанике. Водоросли и грибы: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Т. Н. Барсукова [и др.]. — М.: Издательский центр «Академия», 2005. — 240 с.
31. Малый практикум по низшим растениям / Я. Я. Горбунова [и др.]. — 2-е изд., испр. и доп. — М.: Высш. шк., 1976. — 216 с.
32. Малый практикум по низшим растениям: учеб. пособие для студентов-биологов ун-тов / Н. П. Гробунова [и др.]. — М.: Высш. шк., 1976. — 206 с.

33. Методы экспериментальной микологии: справочник / под ред. В. И. Билай. — Киев: Наук. думка, 1982. — 550 с.
34. Мюллер Э. Микология: пер. с нем. / Э. Мюллер, В. Лёффлер. — М.: Мир, 1995. — 343 с.
35. Определитель грибов СССР. Порядок Головнёвые. Вып. 1. Семейство Устилаговые / И. В. Каратыгин, З. М. Азбукина. — Л.: Наука, 1989. — 220 с.
36. Определитель низших растений. В 5 т. Т. 1. Водоросли / под ред. Л. И. Курсанова. — М.: Сов. наука, 1953. — 396 с.
37. Определитель низших растений. В 5 т. Т. 2. Водоросли / под ред. Л. И. Курсанова. — М.: Сов. наука, 1953. — 312 с.
38. Определитель низших растений. В 5 т. Т. 3. Грибы / под ред. Л. И. Курсанова. — М.: Сов. наука, 1954. — 454 с.
39. Определитель низших растений. В 5 т. Т. 4. Грибы / под ред. Л. И. Курсанова. — М.: Сов. наука, 1956. — 449 с.
40. Определитель низших растений. В 5 т. Т. 5. Лишайники, бактерии и актиномицеты / под ред. Л. И. Курсанова. — М.: Сов. наука, 1960. — 294 с.
41. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1. Общая часть. Пресноводные водоросли и их изучение / М. М. Голлербах, В. И. Полянский. — М.: Сов. наука, 1951. — 200 с.
42. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезелёные водоросли / М. М. Голлербах, Б. К. Косинская, В. И. Полянский. — М.: Сов. наука, 1953. — 652 с.
43. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли / А. М. Матвиенко. — М.: Сов. наука, 1954. — 188 с.
44. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли / М. М. Забелина [и др.]. — М.: Сов. наука, 1951. — 619 с.
45. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Жёлто-зелёные водоросли. Xanthophyta / Я. Г. Дедусенко-Щеголева, М. М. Голлербах. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 272 с.
46. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6. Пиррофитовые водоросли / И. А. Киселев. — М.: Сов. наука, 1954. — 212 с.
47. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 7. Эвгленовые водоросли / Т. Г. Попова. — М.: Сов. наука, 1955. — 282 с.
48. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8. Зелёные водоросли. Класс Вольвоксковые. Chlorophyta: Volvocineae /

Я. Т. Дедусенко-Щеголева, А. М. Матвиенко. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — 230 с.

49. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 13. Зелёные водоросли, Chlorophyta: классы сифонокладовые — Siphonocladophyceae и сифоновые Siphonophyceae. Красные водоросли — Rhodophyta. Бурые водоросли — Phaeophyta / К. Л. Виноградова [и др.]. — Л.: Наука, 1980. — 248 с.

50. Пересыпкин В. Ф. Сельскохозяйственная фитопатология / В. Ф. Пересыпкин. — 4-е изд., перерб. и доп. — М.: Агропромиздат, 1989. — 480 с.

51. Пидопличко И. М. Грибы — паразиты культурных растений: определитель. В 3 т. Т. 1. Грибы совершенные / И. М. Пидопличко. — Киев: Наук. думка, 1977. — 296 с.

52. Пидопличко И. М. Грибы — паразиты культурных растений: определитель. В 3 т. Т. 2. Грибы несовершенные / И. М. Пидопличко. — Киев: Наукова думка, 1977. — 300 с.

53. Пидопличко И. М. Грибы — паразиты культурных растений: определитель. В 3 т. Т. 3. Пикнидиальные грибы / И. М. Пидопличко. — Киев: Наукова думка, 1978. — 232 с.

54. Протисты. Ч. 1. Руководство по зоологии / под общ. ред. акад. РАН, проф. А. Ф. Алимова. — СПб.: Наука, 2000. — 679 с.

55. Рейвн П. Современная ботаника. В 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. — М.: Мир, 1990. — Т. 1. — 348 с.

56. Рейвн П. Современная ботаника. В 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. — М.: Мир, 1990. — Т. 2. — 344 с.

57. Саут Р. Основы альгологии / Р. Саут, А. Уиттик. — М.: Мир, 1990. — 597 с.

58. Сержанина Г. Я. Шляпочные грибы Белоруссии: определитель и конспект флоры / Г. Я. Сержанина. — Минск: Наука и техника, 1984. — 407 с.

59. Солдатенкова Ю. П. Малый практикум по ботанике. Лишайники (кустистые и листоватые) / Ю. П. Солдатенкова. — М.: Изд-во МГУ, 1977. — 128 с.

60. Сосин П. Е. Определитель гастеромицетов СССР / П. Е. Сосин. — Л.: Наука, 1973. — 163 с.

61. Стрельская О. Я. Низшие растения. Систематика: учеб. пособие для пед. ин-тов по биол. и геогр. спец. / О. Я. Стрельская; под ред. Н. А. Дорожкина. — Минск : Вышэйша школа, 1985. — 240 с.

62. Топачевский А. В. Пресноводные водоросли Украинской ССР /

А. В. Топачевский, Н. П. Масюк; под ред. М. Ф. Макаревич. — Киев: Вища школа, 1984. — 336 с.

63. Ульянищев В. И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Ч. 2. / В. И. Ульянищев. — Л.: Наука, 1978. — 384 с.

64. Флора споровых растений СССР. Т. 11. Грибы (3). Порядок *Peronosporales* / Я. С. Новотельнова, К. А. Пыстина. — Л.: Наука, 1985. — 363 с.

65. Черепанова Н. П. Морфология и размножение грибов: учеб. пособие / Н. П. Черепанова. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. — 120 с.

66. Эволюция и систематика грибов: Теорет. и прикл. аспекты: сб. науч. тр. / отв. ред. Н. С. Новотельнова. — Л.: Наука, 1984. — 197 с.

67. Экспериментальная альгология: сб. статей / Б. В. Громов (ред.) [и др.]. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. — 182 с.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

А

- Absidia corymbifera* 220
Acellaria 225*, 227
Achlya 195, 195*
Achlya ambisexualis 195
Achlya bisexualis 195
Achlya flagellata 195
Achlya prolifera 195
Achnanthaceae 96
Achnanthes 96, 97*
Achnanthes affinis 97*, 97
Achnanthes exigua 97*, 97
Achnanthes gracillima 97*, 97
Achnanthes lanceolata 97*
Achnanthes laterostrata 97*, 97
Achnanthes linearis 97*, 97
Achnanthes nodosa 97*, 97
Acrasiales 389
Acrasiomycetes 373, 389
Acrasiomycota 5, 373, 389
Acrasis 389, 391, 392
Acrasis rosea 391*, 392, 392*
Actinotaenium 77
Acytosteliidaceae 387
Aegopodium podagraria 222
Agaricaceae 303
Agaricales 282*, 303
Agaricus 301, 303
Agaricus arvensis 303
Agaricus bisporus 300*, 301, 301*
Agaricus campestris 285, 303, 304*
Agonomycetes 333, 346
Albuginaceae 203
Albugo 203
Albugo candida 203*, 204
Alectoria 353
Alectoria jubata 353
Aleuria 262
Aleuria aurantia 262*, 262
Algae 4, 10
Alnicola salicis 282*
Alternaria 339, 339*
Alternaria brassicae 339
Amanita 301, 306
Amanita caesarea 301*, 302
Amanita mappa 306
Amanita muscaria 302, 306
Amanita pantherina 306
Amanita phalloides 306, 306*
Amanita porphyria 306
Amanita virosa 306
Amanitales 306
Amanitopsis 300, 301*
Amanitopsis vaginata 282*
Amoebidiales 226
Amoebidium parasiticum 226, 226*
Amphidinium 106
Anabaena 38, 38*, 39*, 88, 351
Anabaena flosaquae 38
Anabaena flosaquae f. *aptekariana* 39*
Anabaena hassalii 38
Anabaena lemmermannii 35*
Anabaena scheremetievii 35*, 38
Anabaena scheremetievii f. *ovalispora* 39*
Anabaena scheremetievii f. *ovospora* 39*
Anabaena scheremetievii f. *rotundospora* 39*
Anabaena spiroides 38, 39*
Anabaena variabilis 38, 39*
Anisolpidium 191
Anisolpidium ectocarpi 191

Anthurus borealis 314*
Aphanizomenon flosaquae 35*
Aphanomyces 197
Aphanomyces cochlioides 197
Aphanomyces polysporis 196*, 197
Aphanomyces stellatus 196*, 197
Aphanomyces volgensis 197
Aplanes 195*, 196
Aplanes androgynus 196
Aplanes braunii 196
Aplanes treleaseanus 196
Araphales 93
Archaeascomycetes 232, 233
Arcticomycetes 331
Arcticomycetes warmingii 331
Arcyria 381
Arcyria denudata 382
Arcyria incarnata 381, 382*
Armillaria mellea 305*, 305
Arthoniales 363
Ascochyta 344
Ascochyta cucumis 345
Ascochyta pisi 344*, 345
Ascolichenes 362
Ascomycetes 232, 239
Ascomycota 5, 205, 229, 239
Ascophyllum 149
Ascophyllum nodosum 149, 149*
Ascoseira mirabilis 147
Ascoseiraceae 147
Ascoseirales 147
Ascospaerales 241
Asellariales 228
Asparagopsis armata 152*
Aspergillus 242, 243*, 243, 254, 336*, 336
Aspergillus flavus 244
Aspergillus fumigatus 244
Aspergillus niger 244, 336

Aspergillus versicolor 244
Asterionella 22*, 93, 94*
Asterionella formosa 94*, 94
Asterionella gracillima 94*, 94
Audouinella sp. 152*
Aulonoraphales 102
Auricularia 316
Auricularia mesenterica 316, 316*
Auriculariales 316

B

Bacillaria 103
Bacillaria paradoxa 103, 103*
Bacillariophyta 4, 86
Bacteria 4, 6
Bangia 200
Bangiales 156
Bangiophyceae 156
Basidiobolus 222
Basidiobolus ranarum 222, 223*
Basidiolichenes 370
Basidiomycetes 283, 284, 324
Basidiomycota 5, 205, 238, 278, 283
Basidiophora 197*
Batrachospermum 161
Batrachospermum moniliforme
161*, 162
Batrachospermum sp. 160*, 162*
Batrachospermum turfosum 162
Battarea phalloides 308*
Bdellovibrio 7
Beggiatoa 7
Bertia 232*
Biddulphia mobiliensis 88*
Bipolaris maydis 338
Bipolaris oryzae 338
Bipolaris sorokiniana 338
Blastocladia 213*, 213
Blastocladales 206, 213

Blastodiniophyceae 108
 Boletaceae 303
 Boletales 286, 300, 302, 303
Boletellus floriformis 282*
Boletus 285
Boletus edulis 285, 286, 303*, 303
Botrydium 13*, 131, 131*
Botrydium granulatum 131*, 131
Botrydium pachydermum 131*, 131
Botrytis 334, 335*
Botrytis allii 334
Botrytis cinerea 334
Bovista 309, 312, 312*
Bovista nigrescens 312*, 312
Bovista plumbea 312*, 312
Bremia 197*
 Bryopsidaceae 63
 Bryopsidales 63
 Bryopsidophyceae 41, 62
Bryopsis 63, 64*, 188
Bryopsis australis 64*
Bryopsis plumosa 64*, 65
Bryopsis vestita 64*

C

Caeoma 334
 Caliciales 363
Callithamnion 164, 165*
Callithamnion corymbosum 164,
 165*
Callithamnion granulatum 164,
 165*
Callithamnion kirillianum 164
Callithamnion sp. 164*
Calothrix 13*
Calvatia 309
Canavalia 284
Candida 237, 238*, 238
Candida albicans 237

Candida glabrata 238*, 238
Candida kefyr 238*, 238
Candida krusei 238*, 238
Candida lipolytica 238*, 238
Candida lusitaniae 238*, 238
Candida parapsilosis 238*, 238
Candida pseudotropicalis 238
Candida quillermondii 238*, 238
Candida stellata 238
Candida tropicalis 238*, 238
Candida utilis 238
 Cantharellaceae 297
 Cantharellales 297
Cantharellus 297
Cantharellus cibarius 298*, 298
Cantharellus cinereus 297
Cantharellus subalbidus 297
Cantharelulla umbonata 282*
Capsella bursa-pastoris 222
Caulerpa 13*, 66, 67*
Caulerpa crassifolia 67*
Caulerpa lentillifera 66, 67*
Caulerpa prolifera 66, 67*
Caulerpa racemosa 66, 67*
Caulerpa taxifolia 67*, 68
 Caulerpaceae 62
 Centrophyceae 90
 Ceramiales 163
Ceramium 165, 200
Ceramium deslongchampsii 166
Ceramium diaphanum 166*
Ceramium elegans 166*
Ceramium rubrum 166
Ceramium sp. 152*
Ceramium tenuissimum 166
 Ceratiomyxomycetes 373, 400
Ceratium 105*, 106, 112, 113*
Ceratium arcticum 113*
Ceratium carolinianum 112

Ceratium cornutum 112, 113*
Ceratium divaricatum 113*
Ceratium furca 113*
Ceratium hirundinella 112, 113*
Ceratium tripos 113*
Cercospora 337
Cercospora beticola 337, 338*
Cetraria 367, 367*
Cetraria chrysantha 368
Cetraria commixta 368
Cetraria cucullata 367
Cetraria delisei 367
Cetraria glauca 367, 367*
Cetraria hepatizon 367, 367*
Cetraria islandica 352*, 367, 367*
Cetraria juniperin 368
Cetraria nigricans 367
Cetraria nivalis 367
Cetraria pinastri 367
Cetraria sepincola 367
Chaetoceros heterovalvatus 90*
Chaetomella 342*
Chaetophoraceae 57
Chaetophorales 52, 57
Chamaesiphonophyceae 34
Chantransia 169
Chara 13*, 84*, 84
Chara filiformis 85
Chara fragilis 82*, 85
Chara rudis 85
Chara vulgaris 85
Characeae 84
Charales 84
Charophyceae 84
Charophyta 4, 82
Chilomonas paramaecium 116*
Chiltonmyces atricornis 256*
Chlamydomonadaceae 42
Chlamydomonadales 42
Chlamydomonas 13*, 42, 43*, 89, 213, 372
Chlamydomonas akimovii 43
Chlamydomonas angulosa 43*
Chlamydomonas atactogama 23*
Chlamydomonas brevicauda 43*
Chlamydomonas conferta 43
Chlamydomonas debaryana 43*, 43
Chlamydomonas flosculariae 43*
Chlamydomonas immobilis 43*, 43
Chlamydomonas meyenianus 308*
Chlorella 48, 48*
Chlorella ellipsoidea 49
Chlorella terricola 49
Chlorella vulgaris 23*, 49
Chlorococcales 48
Chlorococcophyceae 47
Chlorococcum 13*, 49, 371
Chlorococcum echinozygotum 49*
Chlorococcum grumosum 49
Chlorococcum humicola 23*, 49
Chlorococcum infusionum 49
Chlorogloea sarcinoides 13*
Chlorophyta 4, 41, 88, 351
Choiromyces 270
Choiromyces meandriiformis 271
Choiromyces venosus 271*, 271
Chromista 3, 5, 185
Chroococcales 34
Chroococcophyceae 34
Chrysamoeba 13*
Chrysidiastrum 13*
Chrysocapsophyceae 126, 128
Chrysomonadophyceae 126, 132
Chrysomyxa 324
Chrysophyta 4, 125
Chrysopodophyceae 126
Chrysosphaerophyceae 126
Chrysotrichophyceae 126

Chytridiales 205, 206, 220
 Chytridiomycetes 205, 206
 Chytridiomycota 5, 223
Cladina 353, 354, 361, 362
Cladina arbuscula 368
Cladina stellaris 368
Cladonia 353*, 353, 354, 361, 362,
 366
Cladonia alpestris 366
Cladonia cariosa 367
Cladonia coniocraea 367
Cladonia deformis 367
Cladonia fimbriata 353*
Cladonia rangiferina 353*, 366
Cladonia rangiformis 353
Cladonia stellaris 353*
Cladonia sylvatica 366
Cladonia turgida 367
Cladophora 13*, 68, 186, 188
Cladophora aegagropiles 69
Cladophora glomerata 69*, 69
Cladophora rivularis 69
 Cladophoraceae 68
Cladosporium 335*, 337
Cladosporium cucumerinum 337
Cladosporium fulvum 337
Clathrus ruber 314*, 315
Clavariadelphus 291
Clavariadelphus ligula 291
Clavariadelphus pistillaris 291
Clavariadelphus truncatus 291*, 292
Claviceps 253
Claviceps purpurea 175, 253, 253*
 Clavicipitales 244, 252
Clavulinopsis 371
Clavulinopsis septentrionalis 371*,
 372
Clitocybe 300, 305
Clitocybe nebularis 305*
Clitopilus prunulus 282*
 Closteriaceae 78
Closterium 78, 78*
Closterium acerosum 78*
Closterium ehrenbergii 78*
Closterium lanceolatum 79
Closterium leibleinii 78*
Closterium lunula 78*, 79
Closterium moniliferum 78*, 79
Closterium parvulum 79
Closterium sp. 79*
 Cocolithaceae 11
Coccomyces hiemalis 342
Coccomyxa 372, 387
Cocconeis 97, 97*
Cocconeis disculus 97*, 98
Cocconeis placentula 98
Cocconeis placentula var. *interme-*
 dia 97*
Cocconeis scutellum 97*
Cocconeis skvortzowii 98
Cocconeis thumensis 98
 Codiaceae 62
Codium 65
Codium fragile 66*
Codium sp. 65*
Codium vermilara 66
Coelastrum 13*
 Coelomycetes 333, 340
 Coleosporiaceae 324
Coleosporium 324
Collema 354, 354*, 364, 365*
Collema flaccidum 364, 365*
Collema nigrescens 364
Collema tenax 364, 365*
Colletotrichum 341, 341*
Colletotrichum lagenarium 341
Colletotrichum lindemuthianum 341
Collybia 305

Conjugatophyceae 41, 70
 Coprinaceae 303
Coprinus 285, 304
Coprinus comatus 304, 304*
Coprinus sterquilinus 282*
Cora pavonia 371, 371*
Corallina 32
Cordyceps 232*, 255, 255*
Cordyceps militaris 255
Corethron 22*
Coriolus vaporarius 293*
 Cortinariaceae 305
Cortinarius 306
Cortinarius armillatus 306
Cortinarius orellanus 306
Cortinarius rubellus 306
Cortinarius traganus 305*
Cortinarius triumphans 306
 Coscinodiscales 90
 Cosmariaceae 85
Cosmarium 79, 79*
Cosmarium botrytis 79*, 80*
Cosmarium botrytis var. *botrytis*
 79*
Cosmarium furcatum 79*
Cosmarium granatum 80
Cosmarium meneghinii 80
Cosmarium moniliforme 80
Cosmarium obtusatum 79*
Cosmarium speciosum 79*
Cosmarium subtumidum 80
Craterellus 297
Cronartium 323
Cronartium ribicola 321, 324
Crucibulum 313
 Cryptomonadales 118
Cryptomonas 118, 119*, 120
Cryptomonas dangeardii 119*, 119,
 120
Cryptomonas erosa 119*
Cryptomonas marsonii 119
Cryptomonas ovata 116*, 119*. 119
Cryptomonas pusilla 119
Cryptomonas pyrenoidifera 119*
Cryptomonas reflexa 119*, 119
Cryptomonas rostrata 119*
 Cryptophyceae 118
 Cryptophyta 4, 115
Cudonia 259
Cudonia circinans 259, 260*
Cutleria 140
Cutleria adspersa 140*, 141
 Cutleriales 140
 Cyanobacteria 394
 Cyanobionta 4
 Cyanophyta 4, 32, 88, 351
Cyathus 313
Cyathus olla 313*, 313
Cyathus striatus 313
 Cyclocarpales 363, 364
 Cyclosporophyceae 136, 146
Cyclotella 91, 92*
Cyclotella bodanica 92*, 92
Cyclotella comta 92*, 92
Cyclotella kützingiana 92
Cyclotella meneghiniana 92*
Cyclotella ocellata 92
Cyclotella stelligera 92*
Cylindrocystis 72, 72*
Cylindrocystis acanthospora 72*
Cylindrocystis brebissonii 72*
Cylindrocystis crassa 72*, 72
Cylindrocystis obesa 72*, 72
Cylindrospermum licheniforme 23*
Cylindrosporium 342
Cylindrosporium hiemalis 342
Cymbella 101, 101*
Cymbella affinis 102

Cymbella cistula 101*, 102
Cymbella cymbiformis 101*, 102
Cymbella ehrenbergii 102
Cymbella hebridica 101*, 102
Cymbella naviculiformis 101*, 102
Cymbella prostrata 101*
Cymbella turgida 102
Cystoclonium purpureum 152*
Cystoseira 149
Cystoseira barbata 150*, 150
Cystoseira bosphorica 150
Cystoseira crassipes 150
Cystoseira crinita 150
Cytospora 345
Cytospora capitata 345
Cytospora leucostoma 345
Cytospora rubescens 345
Cytospora schulzeri 345, 346*

D

Dacryomycetales 316
Dactylococcus 381
Daedalea 296
Daedalea dickinsii 296
Daedalea quercina 296, 297*, 297
Dasycladales 65
Demathophthora necatrix 252
Dematiaceae 337
Desmidiaceae 78
Desmidiales 71, 77, 77*
Desmocapsales 108
Desmomastigales 108
Desmophyceae 108, 114, 115
Diatoma 95, 95*
Diatoma anceps 95
Diatoma hiemale 95, 95*
Diatoma vulgare 95, 95*
Diatomeae 11, 86
Dichomyces 256*

Dictyophora duplicata 315
Dictyophora indusiata 314*
Dictyosteliales 387
Dictyosteliidaceae 387
Dictyosteliomycetes 373, 387
Dictyosteliomycota 5, 373, 387
Dictyostelium 388
Dictyostelium discoideum 388, 388*
Dictyota 141, 142
Dictyota dichotoma 141*, 142
Dictyota linearis 142
Dictyotales 141
Dictyuchus 195, 195*
Dictyuchus monosporus 196*, 196
Dictyuchus polysporus 196
Didymosphaeria 232*
Dilophus 141, 142
Dilophus fasciola 142*, 143
Dilophus spiralis 143
Dinamoebidium varians 13*
Dinemasporium 342*
Dinobryon 126, 127*
Dinobryon acuminatum 127*
Dinobryon cylindricum 126, 127*
Dinobryon divergens 126, 127*
Dinobryon elegans 127*
Dinobryon sociale 126
Dinobryon spirale 126, 127*
Dinophyceae 108, 110
Dinophysidiales 108, 109
Dinophysis 109, 110*
Dinophysis caudata 110
Dinophysis homuncula 110, 110*
Dinophysis sphaerica 110, 110*
Dinophyta 4, 11, 104, 108
Diplodia 345
Diplodia zeae 345
Diraphales 98
Discella 342*

Discinaceae 262, 264
Discomycetes 239, 256
Docidium 77
Dothideales 272, 273
Dothideomycetes 232, 271
Draparnaldia 58, 58*
Draparnaldia glomerata 58*, 59
Draparnaldia plumosa 58*, 59
Draparnaldia pulchella 59
Drechslera 338, 339*
Drechslera graminea 339
Drechslera teres 339
Durvillea 147
Durvillea antarctica 147
Durvilleaceae 147
Durvilleales 147

E

Eccrinales 226, 227
Ectocarpales 136
Ectocarpus 136, 138*, 191
Ectocarpus caspicus 137*
Ectocarpus confervoides 137
Ectocarpus dasycarpus 137
Ectocarpus fasciculatus 137
Ectocarpus siliculosus 137
Ectocarpus sp. 137*
Elaphomycetales 241
Elsinoë 272
Elsinoë ampelina 273
Elsinoë canavaliae 273, 273*
Elsinoë fawcettii 273
Elsinoë veneta 272
Emericella 241
Emmonsella capsulata 242
Endogonaceae 242
Endogonales 216, 223
Endogone 223
Endogone lactiflua 223, 224*

Endonema 13*
Endoptychum agaricoides 308*
Enterobryus 227
Enterobryus elegans 225*
Enteromorpha 56, 56*, 57*
Enteromorpha intestinalis 56*, 57
Enteromorpha linza 56*
Entoloma babingtonii 282*
Entoloma clypeatum 282*
Entoloma stauropora 282*
Entomophthora 220
Entomophthora conglomerate 222
Entomophthora muscae 221*, 221,
222*
Entomophthora scatophagae 222
Entomophthorales 216, 220
Entyloma 328
Entyloma dactylidis 329
Epichloë 254
Epichloë typhina 254*, 254
Epithemiaceae 102
Eremothecium 238
Eremothecium ashbyi 238, 238*
Erysiphaceae 244, 247*
Erysiphales 240, 244, 245*, 277
Erysiphe 232*, 246
Erysiphe cichoracearum 246, 335
Erysiphe graminis 246
Erysiphe graminis f. sp. *agropyri*
246
Erysiphe graminis f. sp. *avenae* 246
Erysiphe graminis f. sp. *bromi* 246
Erysiphe graminis f. sp. *tritici* 246
Erysiphe mori 247*
Erysiphe polygoni 247*
Euascomycetes 232, 239
Eubacteria 4
Eubacteriophyta 4, 7, 88
Eudorina 13*, 45

Eudorina elegans 45*, 46
Eudorina illinoisensis 45*
Euglena 122, 122*, 213
Euglena acus 123
Euglena caudata 122*, 123
Euglena mutabilis 122*, 123
Euglena oblonga 122*
Euglena platydesma 122*
Euglena spirogyra 122*, 123
Euglena viridis 122*, 123
Euglenales 122
Euglenophyceae 121
Euglenophyta 4, 11, 121
Eukaryota 4, 394
Eupenicillium 242, 243
Eurotiales 241
Eurotium 241
Evernia 369
Evernia divaricata 369
Evernia furfuracea 369
Evernia mesomorpha 369
Evernia prunastri 359, 369*, 369
Exobasidiales 329
Exobasidium 329, 331
Exobasidium dubium 330
Exobasidium horvathianum 330
Exobasidium myrtilli 331
Exobasidium vaccinii 330, 330*
Exobasidium vexans 330

F

Fischerella 13*
Florideophyceae 156, 159
Fomes 294
Fomes annosus 295
Fomes fomentarius 285, 294, 295*
Fomes igniarius 295
Fomitopsidaceae 290, 296
Fragilaria 93, 93*

Fragilaria brevistriata 93
Fragilaria capucina 93, 93*
Fragilaria crotonensis 93, 93*
Fragilaria inflata 93
Fragilaria intermedia 93, 93*
Fragilariaceae 93
Fucales 136, 147
Fucus 32, 147*, 148
Fucus distichus 149
Fucus vesiculosus 148*, 149
Fuligo 377
Fuligo septica 377*, 378
Fungi 3, 4, 5, 204, 362, 394
Furcellaria 13*
Fusarium 340, 340*
Fusarium oxysporum 340
Fusicladium 288, 337
Fusicladium dendriticum 275, 337
Fusicladium pirinum 276
Fusidium 276

G

Galeropsis desertorum 308*
Gasteromycetes 307
Geastrum 309, 311, 311*
Geastrum badium 311, 311*
Geastrum coronatum 311, 311*
Geastrum fornicatum 311, 311*
Geastrum limbatum 311, 311*
Geastrum pectinatum 311, 311*
Geastrum sessile 311, 311*
Gloeocapsa 35, 36*
Gloeocapsa alpina 36*
Gloeocapsa limnetica 36
Gloeocapsa magma 36*, 36
Gloeocapsa minor 36
Gloeocapsa turgida 36
Gloeodinium montanum 13*
Gloeosporium 230*, 342

- Gloeosporium ampelophagum* 342*, 342
Gloeosporium venetum 272
Gloeotrichia 13*, 40, 88
Gloeotrichia echinulata 35*, 41
Gloeotrichia natans 41
Gloeotrichia pisum 40*, 41
Gnomonia 232*
Golenkinia 22*
Gomphocymbellaceae 98
Gomphonema 100, 101*
Gomphonema brevistriata 100
Gomphonema clavatum 100
Gomphonema clevei 100, 101*
Gomphonema constrictum 101*
Gomphonema olivaceum 100, 101*
Gomphonema parvula 100, 101*
Gomphonema rhombicum 100
Gonatozygaceae 78
Gonatozygales 78
Gonium 44, 44*, 89
Gonium pectorale 44, 44*
Gonium sacculiferum 44*
Gonium sociale 44, 44*
Grammatophora maxima 87*
Graphidaceae 363
Graphidales 363
Graphis 363
Graphis scripta 352, 352*, 363
Graphium 340
Graphium ulmi 249, 340
Grataeloupia 155*
Grifola frondosa 269, 285
Guignardia 274
Guignardia bidwellii 274, 274*
Guttulinopsiales 389
Guttulinopsis 389
Gymnocarpeae 363
Gymnodiniales 111, 113
Gymnodinium 105*, 106, 113, 114*
Gymnodinium acidotum 114*
Gymnodinium aeruginosum 114*
Gymnodinium fuscum 113
Gymnodinium inversum var. *elongatum* 114*
Gymnodinium paradoxum 113
Gymnodinium tompsonii 114*
Gymnosporangium 323
Gymnosporangium sabinae 321
Gyromitra 264
Gyromitra esculenta 263*, 264
Gyromitra gigas 264, 265*
Gyromitra infula 264, 265*, 265, 266

H

- Hamigera* 243
Hantzschia amphioxys 23*
Harpella melusinae 227, 228*
Harpellales 226, 227, 228
Helicobasidium purpureum 329
Helminthora 154*
Helminthosporium 337
Helminthosporium gramineum 338
Helminthosporium maydis 338
Helminthosporium oryzae 338
Helminthosporium sativum 338
Helminthosporium teres 338
Helotiales 256, 257
Helvella 265, 266
Helvella acetabulum 265, 266*
Helvella crispa 265, 266*
Helvella lacunosa 266*, 266
Helvellaceae 262, 265
Hemiascomycetes 232, 233, 235
Hemidinium nasutum 13*
Hemitrichia 380
Hemitrichia chrysozona 381*
Hemitrichia clavata 381

Hericiales 289, 298
Hericium 289
Hericium coralloides 289*, 290
Hericium schestunovii 289
 Heterobasidiomycetidae 284, 315
 Heterocontae 3, 129
 Heterogeneratophyceae 136, 144
Heterothrix exilis 23*
 Homobasidiomycetidae 284
Hormidium nitens 23*
 Hormogoniophyceae 34, 36
 Hydnaceae 298
Hydnotrya tulasnei 271
Hydnum 298
Hydnum repandum 298, 299*
Hydrodictyon 49
Hydrodictyon reticulatum 50*, 50
Hydrurus 13*, 128
Hydrurus foetidus 128*, 129
Hylurgopinus 249
 Hymenomycetidae 284
 Hypochytridiales 189
 Hypochytridiomycetes 190
 Hypochytridiomycota 5, 189, 190,
 204, 205
 Hyphomycetales 346
 Hyphomycetes 333, 346
 Hypocreales 244
Hypogymnia physodes 352, 356

I

Inocybe asterospora 282*
 Isocontae 42
 Isogeneratophyceae 136

K

Kalchbrennera corallocephala 314*
Katodinium 105*, 106
Kordyana 331

Kylinia floridulum 152*
Kylinia rhipidandra 152*

L

Laboulbenia vulgaris 256*
 Laboulbeniales 255
Labyrinthula 186, 187*
Labyrinthula macrocystis 186, 221
Labyrinthula zopfii 188
Labyrinthula zosterae 188
 Labyrinthulomycetes 186
 Labyrinthulomycota 5, 186, 189
Laccaria laccata 282*
Lactarius 307, 307*
Lactarius deliciosus 307, 307*
Lactarius deterrimus 307, 307*
Lactarius pyrogalus 219*
Lactarius resimus 307, 307*
Lactarius torminosus 307, 307*
 Lagenidiales 192, 204
Laminaria 11, 145, 146*
Laminaria digitata 144*, 145*, 146
Laminaria japonica 146
Laminaria saccharina 145*, 146
 Laminariales 144
Langermannia gigantea 315, 315*
Lecanora 357
Leccinum aurantiacum 286, 303*,
 303
Leccinum scabrum 282*, 303*, 303
Lecidea 358
Ledum 330
 Leguminosae 273
 Leotiales 256, 257
Lepiota 303
Lepiota alba 282*
Lepiota cristata 304*
Lepiota subgranulosa 282*
Lepista saeva 282*

Leptomitales 191, 192, 204
Leucopaxillus paradoxus 282*
Leveillula 245
 Lichenes 4, 5, 350, 362
 Lichenophyta 5, 350
Lichina 351*
 Liciales 375, 376
 Loculoascomycetes 232, 271
Lophodermium 268
Lophodermium pinastri 267*, 268
Lycogala 376, 376*
Lycogala epidendrum 377
 Lycoperdales 308, 315
Lycoperdon 309
Lycoperdon molle 310*, 311
Lycoperdon perlatum 309, 310*
Lycoperdon umbrinum 310
Lyngbya 37, 88
Lyngbya aestuarii 38
Lyngbya confervoides 38
Lyngbya spiralis 37*
Lyngbya spirulinoides 37*

M

Macrocyctis 11
Macrolepiota procera 282*, 303, 304*
Mallomonas 22*
Marasmius oreades 285
Marssonina 342
Marssonina fragariae 342
Marssonina populi 342
Marssonina rosae 342
Mastigocladus laminosus 13*
Mastigosporium 337
Mastigosporium album 337
Melampsora 323
Melampsora lini 323, 324*
 Melampsoraceae 321, 323

Melanconiaceae 341
 Melanconiales 340
Melasmia 267
Melasmia acerina 267, 267*
Melosira 91, 91*
Melosira granulata 91, 91*
Melosira islandica 91, 91*
Melosira italica 91, 91*
Melosira varians 88*, 91
 Meruliaceae 290, 293, 293*
 Mesotaeniales 71
 Microascales 244, 249
Microcystis 34, 88
Microcystis aeruginosa 35, 35*
Microcystis flosaquae 35
Microcystis pulvereae 35
Microsphaera 247
Microsphaera alni 247*
Microsphaera alphitoides 245*, 248
Microsphaera betulae 248
Monilia 268, 276
Monilia fructigena 268, 269*
 Moniliaceae 333
Monilinia 257, 334
Monilinia cinerea 334
Monilinia fructigena 257, 258*, 334
Monilinia mali 334
 Monoblepharidales 206, 213
Monodus acuminata 23*
 Monoraphales 96
Montagnea arenaria 308*
Morchella 262
Morchella conica 263*, 263
Morchella esculenta 263, 263*
 Morchellaceae 262
Mougeotia 76, 76*
Mougeotia gelatinosa 74
Mougeotia genuflexa 76*
Mougeotia parvula 76*

Mougeotia scalaris 76
Mougeotia sp. 75*
Mougeotia tenuissima 76*
Mougeotia viridis 76
Mougeotiaceae 73
Mucor 217, 218
Mucor circinelloides 219
Mucor griseo-ochraceus 218
Mucor hiemalis 218
Mucor mucedo 218, 218*
Mucor pusillus 220
Mucor racemosus 217, 219
Mucor sinensis 219
Mucorales 216
Multiclavula mucida 371
Mutinus caninus 315
Mycetalia 3, 5, 204
Mycophycophyta 350, 362
Mycosphaerella 274
Mycosphaerella fragariae 275*
Mycosphaerella linorum 275
Mycosphaerella sentina 274
Mycota 3, 5, 204, 394
Myriangiales 272
Myxogasteromycetes 374
Myxomycetes 373, 374
Myxomycota 5, 373, 374, 389

N

Navicula 99, 100*
Navicula compositestriata 100*
Navicula elegans 100*
Navicula gastrum 100*, 100
Navicula gracilis 100*, 100
Navicula hungarica 100
Navicula lacus 100*
Navicula lacustris 100*
Navicula lanceolata 100*, 100
Navicula mutica 23*
Navicula oblonga 100*, 100
Navicula pseudogracilis 100*
Navicula viridula 100
Naviculaceae 98
Nectria 232*
Nemaliales 161
Nemalion 154*, 163
Nemalion lubricum 163*, 163
Nemalion vermiculare 163
Neocallimastigales 213
Neolectales 233
Neurospora 252
Nicotiana 335
Nidularia 313
Nidulariales 308, 313*, 313
Nitella 84*, 85
Nitella flexilis 85
Nitella gracilis 85
Nitella mucronata 85*
Nitella opaca 85
Nitellaceae 84
Nitzschia 102, 102*, 103*
Nitzschia acicularis 102
Nitzschia closterium 103
Nitzschia filiformis 103*
Nitzschia obtusa 102
Nitzschia parvula 102, 103*
Nitzschiaceae 102
Noctiluca 105*, 107, 114, 114*
Noctiluca marina 114*, 115
Noctiluca miliaris 105, 114*, 115
Noctiluca scintillans 107, 114*, 115
Noctiluciales 111, 113
Noctiluciphyceae 108
Nostoc 38, 39*, 88, 351, 351*, 364,
390
Nostoc coeruleum 39*
Nostoc commune 40
Nostoc microscopicum 23*

Nostoc pruniforme 39*, 40
Nostocales 36, 38

O

Oedogoniaceae 60
Oedogoniales 60
Oedogonium 60, 61*
Oedogonium bosicii 61*
Oedogonium ciliatum 61*
Oedogonium diplandrum 61*
Oedogonium microgonium 62
Oedogonium sp. 61*
Oedogonium upsaliense 62
Oidium 245*, 249, 335
Oidium euonymi-japonici 249
Oidium tabaci 335
Oidium tuckeri 335, 335*
Olpidium 207
Olpidium brassicae 205, 208, 209*,
218
Olpidium viciae 207, 207*, 208
Omphalina ericetorum 371*
Omphalina leucdilacina 371*
Omphalotus 298
Onygenales 241
Oomycetes 192
Oomycota 5, 189, 190, 191, 200
Oospora 334
Oospora lactis 334
Oospora pustulans 334
Opegrapha 363
Ophiostoma 249
Ophiostoma ulmi 249, 249*, 250*,
340
Oscillatoria 13*, 36, 37*, 88
Oscillatoria annae 37*
Oscillatoria bonneimaisonii 37*
Oscillatoria formosa 37
Oscillatoria limnetica 37

Oscillatoria margaritifera 37*
Oscillatoria planctonica 37
Oscillatoria sancta 37
Oscillatoria subcapitata 37*
Oscillatoria tenuis 37
Oscillatoriales 36
Oudemansiella canarii 282*

P

Padina 141, 143, 143*
Padina pavonia 143, 143*
Padina vickersiae 143*
Pandorina 44
Pandorina charkoviensis 45*, 45
Pandorina morum 45*, 45
Paneolina foeniseccii 282*
Pannaria 351*
Parmelia sulcata 352
Paxillaceae 303
Paxillus 303
Paxillus panuoides 293*
Pediastrum 22*, 50, 51*
Pediastrum angulosum 51
Pediastrum araneosum 51
Pediastrum biradiatum 51
Pediastrum boryanum 51*
Pediastrum granulatum 51*
Pediastrum simplex 51
Pediastrum simplex var. *echinula-*
tum 51*
Peltigera 365, 366*
Peltigera aphthosa 365, 366*
Peltigera canina 352, 365, 366*
Peltigera malacea 365
Peltigera polydactyla 365
Peltigera rufescens 365
Peniaceae 78
Penicillium 241, 242*, 242, 243,
335, 336*

Penicillium camemberti 244
Penicillium chrysogenum 244, 336
Penicillium notatum 244
Penicillium roqueforti 244
Pennatophyceae 90, 92
Peridermium 334
Peridinales 111
Peridinium 105*, 106, 111, 112*
Peridinium cinctum 112*, 112
Peridinium palatinum 112
Peridinium palustre 112*, 112
Peridinium willei 112*, 112
Peronospora 197*, 203
Peronospora destructor 203
Peronospora pisi 203
Peronospora schachtii 203
Peronospora tabacina 203
Peronosporaceae 202
Peronosporales 192, 197, 198*, 204
Peziza (= *Aleuria*) 262
Peziza 261, 261*
Peziza badia 261, 261*
Peziza macropus 261*
Peziza repanda 261
Peziza verrucosa 261*
Peziza violaceae 261, 261*
Peziza violaceonigra 261
Pezizales 256, 260
Phacus 122, 124, 124*
Phacus caudatus 124, 124*
Phacus longicauda 124, 124*
Phacus monilatus 124*
Phacus orbicularis 124, 124*
Phacus pyrum 124
Phaeophyta 4, 134
Phallales 308, 314, 314*
Phallus impudicus 314, 314*
Phlyctidium 210
Phoma 342*, 343
Phoma betae 343, 343*
Phoma exigua 343
Phoma rostrupii 343
Phoma uvicola 274
Phormidium autumnale 23*
Phycobionta 4, 6
Phycomyces blakesleeanus 215*
Phyllactinia 245*, 248
Phyllactinia corylea 247*
Phyllactinia guttata 248
Phyllactinia suffulta 248
Phyllophora 166, 167*
Phyllophora brodiei 167*, 167
Phyllophora membranifolia 167*,
167
Phyllophora nervosa 166, 167*
Physarales 375, 377
Physarum 378
Physarum cinereum 378*, 379
Physarum nutans 379
Physarum polycephalum 379
Phytophthora 200
Phytophthora infestans 201, 201*,
202
Phytophthora nicotianae 200*
Phytophthoraceae 200
Pinnularia 98, 99*
Pinnularia borealis 23*
Pinnularia braunii 99*
Pinnularia gibba 99*, 99
Pinnularia interrupta 99*
Pinnularia major 99*, 99
Pinnularia mesolepta 99*, 99
Pinnularia sp. 88*
Pinnularia viridis 86*, 99*, 99
Pinus sp. 210
Pinus sylvestris 210
Piptoporus 296
Piptoporus betulinus 296*, 296

Planktoniella 22*
 Plantae 4, 394
Plasmodiophora 384
Plasmodiophora brassicae 384*,
 385, 386*
 Plasmodiophorales 384
 Plasmodiophoromycetes 373, 383,
 384
 Plasmodiophoromycota 5, 373, 383
Plasmopara 197*, 202
Plasmopara helianthi 203
Plasmopara viticola 202
 Plectomycetes 239, 241
Plenodomus 342*
Pleospora 232*
 Pleosporales 272, 275
Pleurochloris magna 23*
Pleurococcus 59
Pleurococcus naegelii 59
Pleurococcus superbus 59*
Pleurococcus vulgaris 59
Pleurotus 299
Pleurotus ostreatus 299*
 Pneumocystidales 233
Pochenia 389, 392
Podaxis pistillaris 308*
Podosphaera 248
Podosphaera oxyacanthae 247*
Podospora 251, 252*
Polyphagus 211
Polyphagus euglenae 211, 212*
Polyphagus laevis 213
Polyphagus parasiticus 213
 Polyporaceae 285, 294
 Polyporales 290
Polyporus betulinus 296
Polystigma rubrum 346
Polystigmia 345
Polystigmia rubra 346
Porphyra 157*, 158, 159*, 200
Porphyra laciniata 159*, 159
Porphyra tenera 159
Porphyra umbilicalis 159*
 Prasiola 13*
 Prokaryota 4, 394
 Prorocentrales 108, 109
Prorocentrum 105*, 106, 109, 114*
Prorocentrum belizeanum 109, 109*
Prorocentrum compressum 109,
 109*
Prorocentrum micans 109, 109*
 Protococcomycetes 41, 47
 Protoctista 389
 Protomycetales 233
 Protosteliomycetes 373, 400
 Prototrichales 48
 Protozoa 3, 5, 373
Psathyrella velutina 282*
Pseudocolus fusiformis 315
Puccinia 321, 322
Puccinia coronifera 322
Puccinia graminis 318, 318*, 319*,
 320, 322, 323*
Puccinia helianthi 323
Puccinia recondita 322
Puccinia triticina 322
 Pucciniaceae 321
 Pycnidiales 342
Pylaiella 138
Pylaiella littoralis 138*, 139
Pylaiella varia 139
 Pyrenocarpeae 363
 Pyrenomycetes 239, 244
Pyrenophora 232*
 Pyrobotrys 13*
Pyronema omphalodes 230, 231*
 Pythiaceae 198
Pythium 198, 199*

Pythium debaryanum 198*, 199
Pythium dissotocum 199
Pythium irregulare 199
Pythium marinum 200
Pythium maritimum 200
Pythium monospermum 199
Pythium reptans 200

R

Ramaria 290
Ramaria flava 291*, 291
Ramariaceae 290, 291*
Ramularia 336
Ramularia tulasnei 337
Rhizidiomyces 190
Rhizidiomyces apophysatus 190,
190*, 191
Rhizochrysis 13*
Rhizoclonium 69
Rhizoclonium hieroglyphicum 70
Rhizoclonium riparium 70*
Rhizoctonia 347*, 347
Rhizoctonia crocorum 347
Rhizoctonia solani 347
Rhizophydium 210, 211*
Rhizophydium laterale 210, 211*,
211
Rhizophydium pollinus-pini 210,
211*
Rhizopus 219
Rhizopus nigricans 219, 220
Rhizopus stolonifer 219*, 220
Rhodobionta 4
Rhododendron 330
Rhodomonas 119, 120*
Rhodomonas lacustris 120*, 120,
126
Rhodomonas lens 120*, 120
Rhodomonas ovalis 120*, 120

Rhodomonas rubra 120*, 120
Rhodophyta 4, 151
Rhytisma 267
Rhytisma acerinum 267, 267*
Rhytisma andromeda 267
Rhytisma salicinum 267
Rhytisma urticae 267
Rhytismatales 256, 266
Rivularia 13*, 351*
Roccella tinctoria 360
Roestelia 334
Rosellinia necatrix 252
Russula 300, 307, 307*
Russula vesca 307, 307*
Russula virescens 307*
Russulales 306

S

Saccharomyces 236, 237
Saccharomyces carsbergensis 237
Saccharomyces cerevisiae 236,
237*, 237
Saccharomyces vini 237
Saccharomycetaceae 236
Saccharomycetales 229, 236
Sanharomyces permascus 256*
Saprolegnia 193, 193*
Saprolegnia ferax 195
Saprolegnia mixta 195
Saprolegnia parasitica 194*, 195
Saprolegniaceae 193
Saprolegniales 192
Sarcodon 288, 288*
Sarcodon fuligineoalbus 288*, 289
Sarcodon imbricatus 288, 288*
Sarcodon laevigatus 289
Sargassum 11
Saxifraga spp. 331
Scenedesmus 51, 52*

Scenedesmus acuminatus 52*, 52
Scenedesmus acutus 52*
Scenedesmus denticulatus 52
Scenedesmus flavescens 52*
Scenedesmus multicauda 52*
Scenedesmus quadricauda 52*, 52
Schizosaccharomycetales 233
Schizosaccharomycetes 233
Schizostoma laceratum 308*
Scleroderma 312
Scleroderma aurantium 312, 313*
Sclerodermatales 308, 312, 313*
Sclerospora 197*
Sclerotinia (Whetzelinia) 258
Sclerotinia (Whetzelinia) sclerotiorum 258
Sclerotinia graminearum 259
Sclerotinia sclerotiorum 258, 259*
Sclerotinia trifoliorum 269
Sclerotium 346
Sclerotium betulae 346
Sclerotium rolfsii 346
Scolytus 249
Scytonema 13*
Septobasidiales 317
Septoria 230*, 345*, 345
Septoria linicola 275
Septoria lycopersici 345
Septoria nodorum 345
Serpula lacrymans 293, 293*
Simblum sphaerocephalum 308*, 314*
Siphonales 63
Siphonocladales 65, 68
Siphonophyceae 41, 62
Sordaria 250
Sordaria fimicola 251*, 251
Sordariales 244, 250
Sorosphaera 384
Sorosporium 327
Sorosporium reilianum 327
Sparassidaceae 290, 292
Sparassis 292
Sparassis crispa 292, 293*
Spartiella 225*
Spathularia 260
Spathularia flavida 260*, 260
Sphacelaria 139
Sphacelaria arctica 140
Sphacelaria nana 140
Sphacelaria plumosa 140
Sphacelaria radicans 140
Sphacelaria sp. 139*
Sphacelariales 139
Sphacelia 254
Sphaceloma 341
Sphaceloma ampelinum 341
Sphaceloma fawcettii 341
Sphacelotheca 327, 329*
Sphacelotheca cruenta 329*
Sphacelotheca destruens 329*
Sphacelotheca panici-miliacei 326, 327
Sphacelotheca reiliana 329*
Sphacelotheca sorghi 392*
Sphaerobolus 313*, 313
Sphaerocystis 13*
Sphaeropsidaceae 343
Sphaeropsidales 342
Sphaeropsis 343
Sphaeropsis malorum 344, 344*
Sphaerotheca 232*, 247
Sphaerotheca fulginea 247
Sphaerotheca macularis 247
Sphaerotheca mors-uvae 245*, 247
Sphaerotheca pannosa 247
Spermophthoraceae 238
Spirogyra 73, 74*

Spirogyra condensata 75
Spirogyra crassa 75
Spirogyra decimina f. *longata* 74*
Spirogyra fluviatilis 75
Spirogyra fluviatilis f. *ramosa* 74*
Spirogyra neglecta 75
Spirogyra sp. 73*
 Spirogyraceae 73
Spirotaenia 71, 72*
Spirotaenia condensata 71, 72*
Spirotaenia erythrocephala 72*
Spirotaenia obscura 71, 72*
Spongospora 384, 385
Spongospora solani 385, 387*
Staurastrum 80
Staurastrum cyclacanthum 80*
Staurastrum gracile 81
Staurastrum paradoxum 81
Staurastrum pelagicum 80*
Staurastrum tetracerum 81
 Stemonitales 375, 382
Stemonitis 382
Stemonitis herbatica 382, 383*
Stemonitis fusca 382
Stemonitis mussooriensis 382, 383*
Stereocaulon 353, 354
Stichococcus bacillaris 23*
Stigeoclonium 57
Stigeoclonium farctum 58
Stigeoclonium nanum 58*
Stigeoclonium setigerum 58
Stigeoclonium sp. 211
Stigeoclonium tenue 58
Stigmatomyces limnoforae 256*
 Stilbaceae 340
 Stramenopila 3
Stropharia coronilla 282*
Strobilomyces floccopus 282*
 Suillaceae 303

Suillus 303
Surirella 103, 104*
Surirella biseriata 103, 104*
Surirella didyma 103, 104*
Surirella elegans 103, 104*
Surirella ovalis 103, 104*
 Surirellacea 102
Synchytrium 208, 210, 364
Synchytrium anemones 209
Synchytrium endobioticum 205, 209,
 209*, 210
Synchytrium mercurialis 209
Synchytrium taraxaci 209
 Syndiniophyceae 108
Synedra 95, 96*
Synedra acus 96, 96*
Synedra capitata 96, 96*
Synedra ulna 96, 96*
Synura 127, 128*
Synura sphagnicola 127, 128*
Synura uvella 127, 128*

T

Tabellaria 94, 94*
Tabellaria binalis 94*
Tabellaria fenestrata 94*, 95
Tabellaria flocculosa 94*
 Tabellariaceae 93
Talaromyces 242
Taphrina 233
Taphrina amygdali 235
Taphrina cerasi 234*, 235
Taphrina deformans 234*, 235
Taphrina minor 235
Taphrina pruni 234*, 235*, 235
 Taphrinales 233
 Taphrinomycetes 232
 Teliomycetes 317
Tetramyxa 384

Thallophyta 10
Thanatephorus cucumeris 347
Thelephora 287, 288*, 371
Thelephora palmata 288*, 288
Thelephora terrestris 287, 288*
 Thelephorales 287
Thiophysa macrophysa 7
 Thraustochytridiomycetes 188
Thraustochytrium 188
Thraustochytrium aggregatum 189
Thraustochytrium antarcticum 189
Thraustochytrium arudimentale 189
Thraustochytrium pachydermum 189
Thraustochytrium proliferum 188,
 188*, 221
Tilletia 325*, 328
Tilletia controversa 326
Tilletia tritici 325*, 326
 Tilletiaceae 326, 328
Tolypella prolifera 13*
Trachelomonas 122, 123, 123*
Trachelomonas armata 124
Trachelomonas euchlora 123*
Trachelomonas fominii 123*
Trachelomonas hispida 124
Trachelomonas oblonga 124
Trachelomonas ovata 123*, 124
Trachelomonas sydneyensis 123*
Trachelomonas volvocina 123
Trachelomonas wislouchii 123*
Trebouxia 351, 351*, 364, 382
Tremella faginea 316
Tremella mesenterica 316*
 Tremellales 316
Trentepohlia 59, 351
Trentepohlia aurea 60
Trentepohlia odorata 60*
Trentepohlia piceana 60
Trentepohlia umbrina 60
 Trentepohliaceae 57
Tribonema 133, 133*
Tribonema aequale 134
Tribonema minus 134
Tribonema viride 134
Tribonema vulgare 133*, 134
Trichia 379
Trichia botrytis 380
Trichia decipiens 380
Trichia favoginea 380*, 380
Trichia varia 380*, 380
 Trichiales 375, 379
Trichoderma 335*, 336
Trichoderma viride 336
Tricholoma 305
Tricholoma album 282*
Tricholoma terreum 305*
 Tricholomataceae 304
 Trichomycetes 215, 224, 228
Trichothecium 335*, 336
Trichothecium roseum 336
Triticum aestivum 322
Tuber 269
Tuber aestivum 269, 270, 270*
Tuber brumale 269
Tuber melanosporum 269*, 269,
 270*
Tuber rufum 270*
 Tuberales 256, 268
Tubercularia 340
Tubercularia vulgaris 340
 Tuberculariaceae 339
 Tulasnellales 316

U

Ulothrichales 52
 Ulothrichophyceae 41, 52
Ulothrix 53
Ulothrix sp. 211

- Ulothrix tenuissima* 54
Ulothrix variabilis 54
Ulothrix zonata 53*, 54, 211
Ulva 55, 56*, 186
Ulva fenestrata 56*
Ulva lactuca 55*, 56*, 56
Ulva rigida 56
Ulvaceae 54
Ulvales 52, 54
Uncinula 245*, 248
Uncinula aceris 248
Uncinula necator 247*, 248, 335, 335*
Uncinula salicis 248
Uredinales 321
Urediniomycetes 283, 317
Urocystis 328
Urocystis occulta 326
Uromyces 322
Uromyces betae 322
Uromyces lupini 322
Uromyces pisi 322, 322*
Uromyces rumicis 322
Uromyces trifolii 322
Uromyces viciae-cracca 322
Usnea 353, 355*, 355, 368, 368*, 383, 384*
Usnea comosa 369
Usnea dasopoga 368*, 369
Usnea florida 368*, 369
Usnea hirta 369
Usnea longissima 353, 368*, 369
Ustilaginaceae 327, 346
Ustilaginales 325
Ustilaginomycetes 283, 324
Ustilago 325*, 327, 328*
Ustilago avenae 326, 328*
Ustilago hordei 326, 328*
Ustilago maydis 325*, 327
Ustilago nigra 326
Ustilago nuda 325*
Ustilago panici-miliacei 326
Ustilago tritici 326
Ustilago zaeae 327
Ustomycetes 324
- V**
- Vaccinium* 330
Vacuolales 48
Valsa 232*
Vaucheria 131, 137, 186
Vaucheria dichotoma 132
Vaucheria hamata 132
Vaucheria sesillis 132*, 132
Venturia 275
Venturia inaequalis 275, 276*, 337
Venturia pirina 276
Verpa 264
Verpa bohemica 263*, 264
Verticillium 335*, 335
Verticillium albo-atrum 335
Verticillium dahliae 335
Vicia unijuga 207
Volvocales 44, 54
Volvocophyceae 41, 42, 89
Volvox 46
Volvox aureus 46*, 47
Volvox globator 47*, 47
- W**
- Wojnowicia* 342*
Woronichinia naegeliana 35*
- X**
- Xanthocapsophyceae 130
Xanthococcophyceae 130
Xanthomonadophyceae 130
Xanthophyta 4, 129

Xanthopodophyceae 130
Xanthoria 354*, 370
Xanthoria candelaria 370*, 370
Xanthoria parietina 355, 352, 352*,
370
Xanthoria polycarpa 370
Xanthosiphonophyceae 130
Xanthotrichophyceae 130, 132
Xylariales 244

Z

Zoopagales 216
Zostera 186
Zostera marina 186

Zygnema 75, 75*, 82, 82*, 90
Zygnema cruciatum 76
Zygnema insigne 76
Zygnema leiospermum 75*, 76
Zygnema melanosporum 75*
Zygnema rhynchonema 75*
Zygnema sp. 75*
Zygnema stellinum 76
Zygnema subtile 76
Zygnemataceae 73
Zygnematales 71, 72, 73*
Zygnematophyceae 70
Zygomycetes 215, 228
Zygomycota 5, 204, 205, 214

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Бактерии (Bacteria) и водоросли (Phycobionta, Algae) ...	6
1.1 Общая характеристика бактерий	6
1.2 Отдел Бактерии (Eubacteriophyta)	7
1.3 Общая характеристика водорослей	10
1.4 Методы изучения водорослей	25
1.5 Отдел Сине-зелёные водоросли (Cyanophyta)	32
Класс Хроококковые (Chroococcophyceae)	34
Класс Гормогониевые (Hormogoniophyceae)	36
Контрольные вопросы	41
1.6 Отдел Зелёные водоросли (Chlorophyta)	41
Класс Вольвоксовые (Volvocophyceae), или Равножгути- ковые (Isocontae)	42
Класс Протококковые (Protococcophyceae), или Хлоро- кокковые (Chlorococcophyceae)	47
Класс Улотриковые (Ulothrichophyceae)	52
Класс Сифоновые (Siphonophyceae), или Бриопсидофи- циевые (Bryopsidophyceae)	62
Класс Конъюгаты, или Сцеплянки (Conjugatophyceae), или Зигнемофициевые (Zygnematophyceae)	70
Контрольные вопросы	81
1.7 Отдел Харовые водоросли (Charophyta)	82
Класс Харовые (Charophyceae)	84
Контрольные вопросы	86
1.8 Отдел Диатомовые водоросли (Bacillariophyta, Diatomeae)	86
Класс Центрические диатомеи (Centrophyceae)	90
Класс Перистые, или Пеннатные диатомеи (Pennatophy- seae)	92
Контрольные вопросы	104
1.9 Отдел Динофитовые водоросли (Dinophyta)	104
Класс Десмофициевые (Desmophyceae)	108
Класс Динофициевые (Dinophyceae)	110
Контрольные вопросы	115
1.10 Отдел Криптофитовые водоросли (Cryptophyta)	115
Класс Криптофициевые (Cryptophyceae)	118
Контрольные вопросы	120
1.11 Отдел Эвгленовые водоросли (Euglenophyta)	121

Класс Эвгленовые (Euglenophyceae)	121
Контрольные вопросы	125
1.12 Отдел Золотистые, или Хризифитовые (Chrysophyta), водоросли	125
Класс Хризомонадовые (Chryomonadophyceae)	126
Класс Хризикапсовые (Chrysocapsophyceae)	128
Контрольные вопросы	129
1.13 Отдел Жёлто-зелёные (Xanthophyta), или Разножгутиковые (Heterocontae) водоросли	129
Класс Ксантосифоновые (Xanthosiphonophyceae)	130
Класс Ксантотриховые (Xanthotrichophyceae)	132
Контрольные вопросы	134
1.14 Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta)	134
Класс Изогенератные (Isogeneratophyceae)	136
Класс Гетерогенератные (Heterogeneratophyceae)	144
Класс Циклоспоровые (Cyclosporophyceae)	146
Контрольные вопросы	150
1.15 Отдел Красные водоросли, или Багрянки (Rhodophyta)	151
Класс Бангиевые (Bangiophyceae)	156
Класс Флоридеевые (Florideophyceae)	159
Контрольные вопросы	167
Контрольные вопросы к главе «Бактерии и водоросли»	168
Глава 2. Грибы и грибоподобные организмы	169
2.1 Общая характеристика грибов и грибоподобных организмов	169
2.2 Методы изучения грибов и грибоподобных организмов	183
Царство Хромисты (Chromista)	185
Грибоподобные организмы	185
2.3 Отдел Лабиринтуломикота, или Сетчатые слизевики (Labyrinthulomycota)	186
Класс Лабиринтуломицеты (Labyrinthulomycetes)	186
Класс Траустохитридиомицеты (Thraustochytridiomycetes)	188
Контрольные вопросы	189
2.4 Отдел Гифохитридиомикота (Hyphochytridiomycota)	189
Класс Гифохитридиомицеты (Hyphochytridiomycetes)	190
Контрольные вопросы	191
2.5 Отдел Оомикота (Oomycota)	191
Класс Оомицеты (Oomycetes)	192

Контрольные вопросы	204
Царство Настоящие грибы (Fungi, Mycota, Mycetalia)	204
2.6 Отдел Хитридиомикота (Chytridiomycota)	205
Класс Хитридиомицеты (Chytridiomycetes)	206
Контрольные вопросы	214
2.7 Отдел Зигомикота (Zygomycota)	214
Класс Зигомицеты (Zygomycetes)	215
Класс Трихомицеты (Trichomycetes)	224
Контрольные вопросы	228
2.8 Отдел Аскомикота, или Сумчатые грибы (Ascomycota)	229
Класс Археаскомицеты (Archaeascomycetes)	233
Класс Гемияскомицеты, или Голосумчатые (Hemiascomycetes)	235
Класс Эуаскомицеты, Настоящие сумчатые, или Плодо- сумчатые (Ascomycetes = Euascomycetes)	239
Класс Локулоаскомицеты (Loculoascomycetes = Do- thideomycetes)	271
Контрольные вопросы	277
2.9 Отдел Базидиомикота (Basidiomycota)	278
Класс Базидиомицеты (Basidiomycetes)	284
Подкласс Гомобазидиомицеты (Homobasidiomy- cetidae)	284
Подкласс Гетеробазидиомицеты (Heterobasidio- mycetidae)	315
Класс Урединиомицеты (Urediniomycetes)	317
Класс Устилагиномицеты (Ustilaginomycetes)	324
Контрольные вопросы	331
2.10 Анаморфные, несовершенные, или митоспоровые гри- бы	332
Класс Гифомицеты (Hyphomycetes)	333
Класс Целомицеты (Coelomycetes)	340
Класс Агономицеты (Agonomycetes)	346
Контрольные вопросы	347
Контрольные вопросы к главе «Грибы и грибоподобные организ- мы»	347
Глава 3. Одел Лишайники, или Лихенизированные грибы (Mycophycophyta, Lichenophyta, Lichenes)	350
3.1 Общая характеристика	350
3.2 Методы сбора, хранения и изучения лишайников	361

3.3 Систематика лишайников	362
Класс Аскомицетные лишайники (Ascolichenes)	362
Класс Базидиомицетные лишайники (Basidiolichenes)	370
Контрольные вопросы к главе «Отдел Лишайники»	372
Глава 4. Царство Простейшие (Protozoa)	373
4.1 Общая характеристика миксомицетов	373
4.2 Отдел Миксомикота, или Слизевики (Мухомycota)	374
Класс Миксомицеты (Мухомycetes), или Миксогастро- вые (Мухogasteromycetes)	374
4.3 Отдел Плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycota)	383
Класс Плазмодиофоромицеты (Plasmodiophoromycetes)	384
4.4 Отдел Диктиостелиомикота (Dictyosteliomycota)	387
Класс Диктиостелиомицеты (Dictyosteliomycetes)	387
4.5 Отдел Акразиевые, или Клеточные слизевики (Acrasiom- ycota)	389
Класс Акразиомицеты (Acrasiomycetes)	389
Контрольные вопросы к главе «Царство Простейшие»	393
Заключение	394
Список литературы	395
Указатель латинских названий	400

Учебное издание

Иваненко Александр Михайлович

Криворотов Сергей Борисович

Сионова Наталья Анатольевна

БОТАНИКА (НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ)

Учебник

Редактор — Е. А. Хвостова

Компьютерная вёрстка — А. М. Иваненко

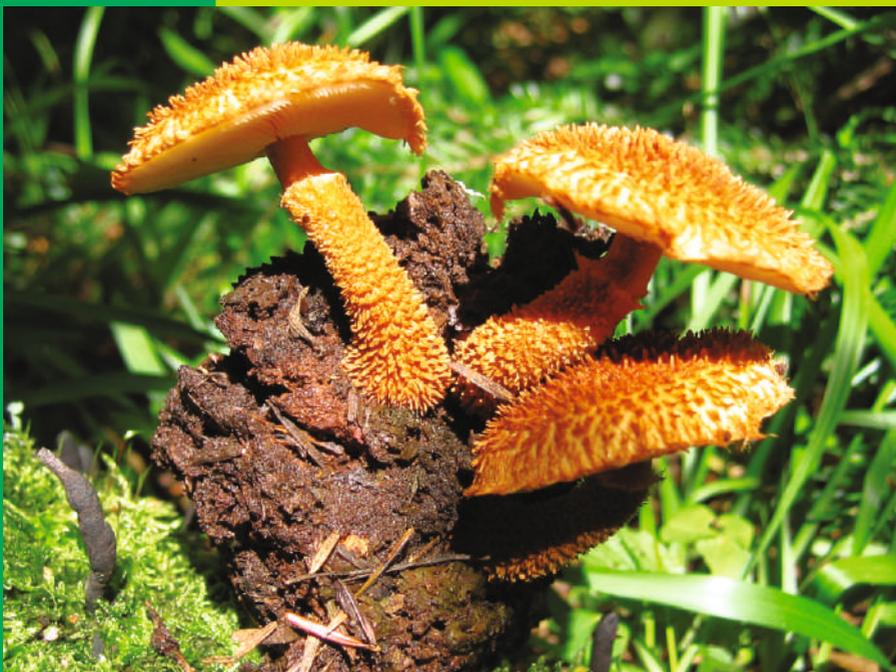
Макет обложки — Н. П. Лиханская

Подписано в печать 23.05.2019. Формат 60×84 ¹/₁₆.

Усл. печ. л. — 24,8. Уч.-изд. л. — 19,4.

Тираж 500 экз. Заказ № 303–80 экз.

Редакционный отдел и типография
Кубанского государственного аграрного университета.
350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13.



В учебнике рассматриваются вопросы классификации низших растений, приводится характеристика отделов, классов, порядков, родов и некоторых видов. Отмечается роль водорослей, миксомицетов, грибов и лишайников в природе и сельском хозяйстве. Предлагаются вопросы для самоконтроля.

Издание предназначено для обучающихся вузов агрономических и биологических направлений подготовки.