



**Федеральное агентство по образованию
Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«ГОРНО-АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»**

Кафедра ботаники и фитофизиологии

СИСТЕМАТИКА НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

КУРС ЛЕКЦИЙ

СИСТЕМАТИКА НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

КУРС ЛЕКЦИЙ

Горно-Алтайск
РИО Горно-Алтайского государственного университета
2009

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Горно-Алтайского государственного университета

ББК 28.591
С 40

Систематика низших растений: курс лекций. - Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2009. – 138 с.

Составитель: М.Н. Лёвкина, к.б.н, доцент кафедры ботаники и физиологии ГАГУ

Рецензенты:

Важова Т.И., к.с.-х.н., доцент кафедры биологии и химии Бийского педагогического государственного университета им. В.М. Шукшина;

Хмелева И.Р., к.б.н., доцент кафедры ботаники и физиологии Горно-Алтайского государственного университета

Лекционный курс по систематике низших растений включает материал систематической ботаники о водорослях, грибах, лишайниках. Материал подобран и написан в соответствии с современным представлением о классификации рассматриваемых организмов.

Для студентов учебных заведений, преподавателей, аспирантов. Может быть полезно специалистам в области альгологии, микологии и ботаники.

©Лёвкина М.Н., 2009

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	6
Лекция I. Введение	7
1. Предмет и методы низших растений	7
2. Прокариоты и эукариоты	8
3. Основные разделы курса (водоросли, грибы, лишайники), их краткая характеристика	9
4. Вид как основная таксономическая категория	12
5. Связь науки с другими дисциплинами. Значение низших растений в природе и для человека	13
Лекция II. Отдел Дробянки (Schizophyta). Отдел Цианобактерии (Cyanobacteria), или Синезеленые водоросли (Cyanophyta)	15
1. Отдел дробянки (Schizophyta). Общая характеристика	15
2. Систематика дробянок	16
3. Отдел Цианобактерии (Cyanobacteria), или Синезеленые водоросли (Cyanophyta)	20
4. Распространение синезеленых водорослей	24
Лекция III и IV. Отдел Зеленые водоросли (Chlorophyta)	25
1. Общая характеристика водорослей	25
2. Общая характеристика отдела зеленые водоросли (строение таллома, клетки, размножение)	30
3. Классификация. Деление на классы. Представители	31
4. Происхождение, родственные связи. Распространение. Значение	46
Лекция V. Отдел Диатомовые водоросли (Bacillariophyta, Diatomeae)	47
1. Общая характеристика отдела. Строение клетки. Пигменты. Продукты ассимиляции. Размножение	47
2. Систематика. Деление на классы	49
Лекция VI. Отдел Бурые (Phaeophyta) и красные (Rhodophyta) водоросли	53

1. Общая характеристика бурых водорослей (строение таллома, строение клетки, пигменты, продукты ассимиляции, размножение)	53
2. Классификация бурых водорослей	54
3. Общая характеристика красных водорослей (строение таллома, строение клетки, пигменты, продукты ассимиляции, размножение)	58
4. Классификация красных водорослей	60
5. Значение бурых и красных водорослей	62
Лекция VII. Царство Грибы (Mycetalia). Отдел Слизевики, или миксомицеты (Mucomycota)	63
1. Общая характеристика грибов	63
2. Строение вегетативного тела	65
3. Строение грибной клетки	68
4. Размножение: вегетативное, бесполое, половое, гетерокариоз, парасексуальный процесс	71
5. Классификация грибов. Отдел Миксомицеты, или Слизевики (общая характеристика, цикл развития, классификация, представители)	72
Лекция VIII. Отделы Хитридиомицеты (Chytridiomycota), Оомицеты (Oomycota), Зигомицеты (Zygomycota)	76
1. Класс Хитридиевые (строение, размножение, жизненный цикл основных представителей)	76
2. Класс Оомицеты (строение таллома, образ жизни и циклы развития сапролегниевых и пероноспорных грибов)	79
3. Класс Зигомицеты (особенности морфологии, способы размножения)	83
Лекция IX и X. Отдел Сумчатые грибы, или Аскомицеты (Ascomycota)	87
1. Общая характеристика аскомицетов. Бесполое размножение. Половой процесс и развитие сумок. Плодовые тела	87
2. Принципы классификации сумчатых грибов. Жизненные циклы представителей. Особенности строения и размножения. Представители	90

Лекция XI и XII. Отдел Базидиальные грибы (Basidiomycota)	103
1. Общая характеристика класса Базидиомицеты (особенности строения мицелия, половой процесс и формирование базидий, типы базидий)	103
2. Классификация базидиальных грибов. Важнейшие порядки. Строение плодовых тел. Представители и их роль в природе. Жизненные циклы головневых и ржавчинных грибов	105
Лекция XIII. Отдел Дейтеромицеты (Deuteromycota)	121
1. Класс Дейтеромицеты, или несовершенные грибы. Положение класса в системе грибов. Отличительные признаки. Размножение	121
2. Классификация дейтеромицетов. Важнейшие порядки, представители, их значение	123
Лекция XIV. Отдел Лишайники (Lichenophyta)	126
1. Общая характеристика лишайников. Компоненты тела лишайника	126
2. Анатомия и морфология	127
3. Способы размножения	128
4. Распространение в природе, экологические группы лишайников	130
5. Принципы классификации. Важнейшие представители основных морфологических групп лишайников	131
6. Практическое значение лишайников	136
Литература	137

ПРЕДИСЛОВИЕ

Курс лекций по «Низшим растениям» составлен по материалам лекций, читаемых автором в течении ряда лет для студентов II курса дневного отделения кафедры ботаники и фитофизиологии биолого-химического факультета Горно-Алтайского государственного университета.

В курсе лекций по «Низшим растениям» изложены материалы по водорослям, грибам и лишайникам. Поскольку курс низших растений общеобразовательный и читается на младших курсах, то в курс лекций включен раздел о дробянках. В отдел дробянки вошли сведения о бактериях, актиномицетах, миксобактериях, микоплазмах спирохетах.

Особое внимание уделено биологии, систематике, эволюции и т.д. водорослей, грибов, лишайников, отмечена их роль в природе и жизни человека. Материал подобран и написан в соответствии современным представлениям о номенклатуре и систематике рассматриваемых групп организмов.

Лекция I. ВВЕДЕНИЕ

1. Предмет и методы низших растений

Считается, что в мире существует 2-2,5 млн. видов живых организмов и не менее 500 млн. видов вымерло в предшествующие геологические эпохи. Поэтому познание многообразия живого было и остается одной из существенных задач биологии. Этим и занимается систематика.

Систематика (от греч. систематикос – упорядочный) – биологическая наука, изучающая разнообразие всех существующих и вымерших организмов.

В задачи современной систематики входят выявление, описание, идентификация, классификация и группирование организмов в систему. Конечной целью систематических исследований является создание такой системы всех организмов или отдельных их групп, в которой было бы однозначно определено положение таксона. *Таксонами* принято называть реально существующие или существовавшие группы организмов, отнесенные в процессе классификации к определенным таксономическим категориям (род, вид и т.п.).

Современная систематика – синтетическая наука, опирающаяся на данные всех разделов биологии. Одновременно систематика служит базой многих общетеоретических и прикладных биологических исследований и дает возможность ориентироваться во множественности ныне живущих организмов.

Со времен Аристотеля (4 век до н.э.) мир живых существ делили на растения и животных. Растения делили на высшие (300-350 тыс. видов) и низшие (около 150 тыс. видов). Тело высших растений расчленено на вегетативные органы: листостебельные побеги, осуществляющие функции фотосинтеза и проведения веществ, и корни, при помощи которых

растения прикрепляются к почве и извлекают из нее воду и минеральные соли.

К низшим относятся растения, у которых тело не расчленено на вегетативные органы, а имеется слоевище (таллом). У них нет проводящей системы, женский половой орган почти всегда одноклеточен.

Методы исследований.

При исследовании низших растений используют сравнительно-морфологический метод с привлечением электронного и сканирующего микроскопа, изучается также онтогенез и филогенез организмов. Широко применяются чистые культуры – выращивание организмов на твердых и жидких природных и синтетических питательных средах, сравнительно-биохимический и физиологические исследования и т.п.

Успехи биологии, биохимии и появление электронной микроскопии в XX веке показали существенные отличия метаболизма и структуры клеток бактерий от всех остальных групп организмов. Эти исследования позволили разделить все живые организмы на *прокариоты* и *эукариоты*.

2. Прокариоты и эукариоты

Прокариоты – одноклеточные или колониальные организмы. Лишь наиболее сложные формы образуют нитчатые многоклеточные слоевища или мицелии, с «плодовыми телами». У прокариот в цитоплазме нет обособленного ядра, а имеется один или несколько участков с высокой концентрацией ДНК. Эти участки называются нуклеоидами или нуклеоплазмой. *Нуклеоид* – более простая форма организации ядерного аппарата. Нет ядрышка, высокоорганизованных хромосом, не обнаружены белки гистоны, нет митохондрий, пластид, ряда других клеточных включений, известных у эукариот. У прокариот в клетках имеются *мезосомы* – слож-

ные мембранные образования, образующиеся из цитологических мембран. У некоторых прокариот известны газовые вакуоли, позволяющие им свободно плавать в воде, не погружаясь на дно. В отличие от грибов и водорослей в составе клеточных стенок у прокариот нет хитина и целлюлозы. Основу клеточных стенок у прокариот составляет гликопептид (мукопептид) *муреин*. У подвижных прокариот просто устроены жгутики. У прокариот не известны митоз и мейоз. Половой процесс или отсутствует, или проходит по типу *конъюгации* – сливание содержимого двух вегетативных недифференцированных клеток, физиологически выполняющих функции гамет. Смена ядерных фаз не наблюдается, их клетки всегда гаплоидны.

Группа прокариот насчитывает около 3000 видов. В их состав включены два отдела: дробянки (микоплазмы, бактерии, актиномицеты) и синезеленые водоросли (цианобактерии). Отдельно стоят неклеточные организмы – вирусы и вириоды.

Эукариоты – одноклеточные, колониальные или многоклеточные организмы. В клетках у эукариот содержатся оформленное ядро, окруженное двойной мембранной, митохондрии, пластиды и ряд других органелл, клеточная стенка включает хитин или целлюлозу. Имеется половой процесс, наблюдается смена ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной). Эукариоты делят на два царства – животные и растения (эукариотические водоросли, грибы, листостебельные растения).

3. Основные разделы курса (водоросли, грибы, лишайники), их краткая характеристика

Под названием низшие растения условно объединены следующие группы организмов: вирусы, вириоды; прокариоты – отдел дробянки, включающий микоплазмы, бактерии, спирохеты и отдел синезеленые водоросли (цианобактерии); эука-

риоты – ряд отделов, относящиеся к водорослям, отдел миксомицеты и отдел грибы, представители которых не содержат хлорофилл, специальный отдел составляют лишайники – симбиотические организмы, в состав которых входят водоросль и гриб. Основные разделы курса – водоросли, миксомицеты, грибы, лишайники.

Водоросли. Тело водорослей обычно лишено типичных тканей и не расчленено на органы, т.е. являются слоевищем (талломом). Слоевище может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным. Известно 9 морфологических типов строения тела водорослей: амебоидная, монадная, коккоидная, пальмеллоидная, нитчатая, гетеротрихальная, пластинчатая, сифональная, сифонокладальная.

Водоросли – древние представители органического мира, возникшие в протерозое. Считается, что все отделы водорослей ведут свое происхождение от различных групп одноклеточных организмов, т.е. непосредственно не родственные друг другу. Большинство водорослей живет в пресноводных водоемах и морях. Однако существуют экологические группы наземных, почвенных водорослей, водорослей снега, льда и т.п. Водоросли, обитающие в воде, делятся на две большие экологические группы: планктонные и бентосные. *Планктоном* называют совокупность свободно плавающих в толще воды мелких, микроскопических организмов. Фототрофная часть планктона, образуемая водорослями, составляет так называемый фитопланктон. Они производят основную массу органических веществ, за счет которых (через цепи питания) существует остальной живой мир воды. Основную роль в образовании фитопланктона играют диатомовые водоросли. К *бентосным* водорослям большей частью относятся макроскопические организмы, прикрепленные к донному субстрату, являются кормом для рыб и млекопитающих.

Грибы. *Положение грибов в системе органического мира.*

В настоящее время положение грибов в системе организмов наиболее спорно. Традиционно грибы рассматривались (начиная с К. Линнея, 1735) как особый отдел растительного мира. Одни исследователи включали сюда также миксомицеты, другие считали истинными грибами лишь сумчатые и базидиальные грибы. Некоторые исследователи грибы рассматривали как сборную группу. В настоящее время считается, что грибы – это самостоятельное царство наряду с животными и растениями. Впервые на необходимость выделения грибов в особое царство обратил внимание Е. Фриз в 1821 г.

Такое различие во взглядах на положение грибов в системе органического мира объясняется тем, что грибы совмещают в себе черты и растений, и животных, а также имеют своеобразные, присущие только им особенности, возникшие у них в процессе эволюции. Сочетание таких признаков, как нитчатое строение вегетативного тела, отсутствие хлорофилла, что определяет их гетеротрофный тип питания (либо в качестве сапрофитов, либо в качестве паразитов) и размножение (бесполое и половое) с помощью спор, не встречается ни в одной другой группе организмов.

Гетеротрофный тип питания, потребность в витаминах, наличие гликогена в клетках, синтез хитина, образование и накопление мочевины сближают их с животными. Однако характер поглощения питательных веществ (осмотротрофно), неограниченный рост, прикрепленность к субстрату, характер эмбриогенеза существенно отличают их от животных.

Существование у большинства грибов клеточной стенки, способность к неограниченному росту вегетативного тела, неподвижность в вегетативном состоянии, а также размножение и распространение спорами свидетельствуют об их растительной природе, хотя гетеротрофность и химизм клетки отличают их от растений.

Лишайники. Представляют собой не самостоятельный организм, а удивительный симбиоз представителей двух

царств – гриба и водоросли. Лишайники длительное время рассматривались в качестве отдельной группы низших растений, однако участие в их образовании гетеротрофного организма – гриба позволяет выделить их в самостоятельную группу. Кроме того, в составе лишайника могут находиться не настоящие водоросли (т.е. эукариоты), а сине-зеленые (прокариоты), которые к царству растений отношение не имеют. Двойственная природа лишайников была открыта в 1867 г. немецким ботаником Симоном Швенденером.

4. Вид как основная таксономическая категория

Грибы и водоросли, также как и другие организмы, подразделяют на следующие систематические градации: вид – род – семейство – порядок – класс – отдел.

По В.Л. Комарову, вид «есть совокупность особей, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленный отбором от остального мира живых существ, вместе с тем вид – определенный этап в процессе эволюции». К определенному виду относятся особи, имеющие сходные важнейшие признаки (размер, цвет, форма спор и т.п.) и одинаковые требования к условиям существования, общий ареал, скрещивающиеся между собой и дающие плодовитое потомство.

Вид у грибов представляет подвижную популяцию или группу популяций, состоящую из форм, рас, биотипов, имеющих общую морфологию, но различающихся друг от друга по физиологическим признакам, отношению к внешним факторам и т.п. Например, возбудитель стеблевой ржавчины злаков относится к роду *Puccinia* и называется *Puccinia graminis* – пукциния злаковая. Внутри этого вида выделяются формы, почти не отличимые по морфологии, но заражающие только определенный род злаков, обозначаются словами специализированная форма – forma specialis (f.sp.). Напри-

мер, на пшенице паразитирует *Puccinia graminis* f.sp. tritici – пшеничная форма возбудителя стеблевой ржавчины. Специализированные формы разделяются на более мелкие единицы, заражающие какой-либо один или группу близких сортов пшеницы и носящие название физиологических рас. Расы разделяются на более специализированные биотипы.

Внутривидовые различия известны у водорослей, применяется термин подвид, связанный с видом по морфологии и экологическим особенностям и занимающий в природе определенное место.

Близкородственные виды включают в роды, роды – в семейства, семейства – в порядки, объединяемые в классы, а классы – в отделы.

5. Связь науки с другими дисциплинами. Значение низших растений в природе и для человека

Наука о низших растениях дала начало нескольким научным дисциплинам. Микробиология занимается изучением бактерий и близких к ним организмов, их биологии, роли в природе, практического значения. Микология исследует те же вопросы у грибов, вирусология – у вирусов, альгология – у водорослей, лишенология – у лишайников.

Низшие растения подразделяются по способу обеспечения органическими веществами на две обширные экологические группы. Для одной, так называемой водорослей, типично наличие хлорофилла, следовательно, организмы автотрофные. Вторую группу низших растений составляют бесхлорофилльные (грибы, миксомицеты, бактерии) – гетеротрофы, для поддержания своей жизни нуждаются в готовом органическом веществе. Большинство прокариот гетеротрофы, а часть из них – паразиты человека, животных, растений и

микроорганизмов (микоплазмы, многие бактерии, актиномицеты, вирусы, вириды). К фототрофным и хемотрофным прокариотам принадлежат пурпурные и зеленые бактерии и синезеленые водоросли.

Эукариотические водоросли – фототрофы, живут в воде, лишь некоторые виды выходят на сушу и могут вести паразитный образ жизни. На суше живут плеврококк, трентеполия. На листьях высших растений паразитирует водоросль цефалеорус.

Миксомицеты и грибы – гетеротрофы, ведут паразитный или сапротрофный образ жизни. Сапротрофы встречаются в воде, в почве и др. субстратах. С гетеротрофными сближают лишайники – комплексные растения, образованные грибом и водорослью, с преобладанием обычно первого. Лишайники живут на почве, коре деревьев, на камнях, скалах.

Исторически низшие растения появились раньше высших и к настоящему времени широко распространены в природе. Часто они численно превосходят высшие растения. Значимость низших растений для нормального течения процессов в природе огромна. Обладая значительной биомассой и высокой репродуктивной способностью, в качестве продуцента они являются основной в трофической цепи большинства водных сообществ. Название «низшие» указывает лишь на простату их морфологической организации и на большую историческую древность.

Водоросли используются в качестве биоиндикаторов, изучают токсичность почв. Красные и бурые водоросли используются для нужд человека. Морские макрофиты с древних времен используют в пищу и как корм для скота. Водоросль, морская капуста назначается при склерозе, расстройстве деятельности щитовидной железы и как слабительное средство. Морские водоросли являются сырьем для многих отраслей промышленности. Наиболее важные продукты, получаемые при переработки красных и бурых водорослей – агар-агар,

альгин. Агар незаменим в микробиологической практике, пищевой, бумажной, фармацевтической и др. отраслях. Альгин, обладает превосходными клеящими свойствами, добавляют в таблетки при изготовлении лекарственных препаратов, при производстве бумаги и тканей.

Грибы используют в пищу (сморчки, трюфели, сыроежки, грузди и др.). Дрожжи, вызывают брожение, применяют в производстве спиртовых напитков (пива, вина и др.), хлебопечении. Используют в микробиологической промышленности для производства лимонной и глюконовой кислот, ферментов, витаминов. Антибиотики грибов – пенициллины, используют в медицинской практике. Многочисленные грибы – паразиты растений и животных. Фитопатогенные грибы, поражают культурные растения. Известны грибы – возбудители заболеваний человека – глубоких микозов, кандидозов и др. Обладая адаптационными способностями, грибы поселяются на продуктах, материалах, бумаги и изделий из нее, пластмассе и вызывают их порчу. Многие из них способны вызвать коррозию металлов.

Лекция II. ОТДЕЛ ДРОБЯНКИ (SCHIZOPHYTA). ОТДЕЛ ЦИАНОБАКТЕРИЙ (Cyanobacteria), ИЛИ СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (Cyanophyta)

1. Отдел дробянки (Schizophyta). Общая характеристика

Свое название дробянки получили за способ размножения – простое деление, сопровождающееся делением ядерного аппарата. Представители этого отдела составляют самую многочисленную группу прокариот – 3000 видов. Подавляющее большинство дробянок гетеротрофы, небольшое количество автотрофы (фото- и хемоавтотрофы). Питаются дробянки путем всасывания веществ через стенку.

К дробянкам относятся бактерии, актиномицеты, миксобактерии, микоплазмы и спирохеты. Эти микроскопические малые организмы распространены во всех средах обитания.

Цитология дробянок типичная для прокариот. Ядерный аппарат называют *нуклеоидом*, в переводе с латинского, означает «подобный ядру». Нуклеоид не отделен от цитоплазмы клетки ядерной мембраной. У дробянок отсутствует ядрышко, нет высокоорганизованных хромосом. У бактерий генетический материал представлен одной гигантской молекулой ДНК. Эта молекула носит название бактериальной хромосомы. У дробянок неизвестны митоз и мейоз. В клетках дробянок нет митохондрий, пластид, аппарата Гольджи, центриолей. В составе клеточной стенки дробянок отсутствуют хитин и целлюлоза, опорный каркас стенок образован гликопротеидом муреином. Клетки снабжены жгутиками, состоящими из белка флагеллина.

2. Систематика дробянок

Систематика дробянок несовершенна. Условно их относят к царству растений. Существует две системы дробянок: в «Руководстве Берджи по определению бактерий» (1974), царство прокариот включает два отдела: цианобактерии, или синезеленые водоросли, и бактерии, которые поделены на 19 групп. Согласно системе Н.А. Красильникова (1949, 1970) дробянки можно разделить на следующие классы: истинные бактерии или эубактерии, актиномицеты, миксобактерии, спирохеты, микоплазмы.

Класс Эубактерии – Eubacteria

К типичным бактериям относятся мельчайшие организмы, одноклеточные, не имеющие хлорофилла, размножающиеся поперечным делением. Размеры бактериальных клеток у разных представителей колеблются от долей микрометра (0,1–0,5) до нескольких десятков микрометров. Среди одноклеточных бактерий можно выделить следующие формы: шаро-

видные – *кокки* (диаметр 0,5-1 мкм), палочковидные прямые – *бациллы* (дл. 2-5 мкм, в диаметре 4,4-0,8 мкм), имеющие форму запятой – *вибрион*, спирально закрученные – *спириллы*. Кокки располагающиеся попарно, называются *диплококками* располагающиеся цепочкой – *стрептококками*, собранные в гроздь – *стафилококками*.

Клетки имеют плотную оболочку (аминосахариды, аминокислоты). В протоплазме имеются небольшие вакуоли. Запасные продукты – жир, гликоген, валютин, крахмала нет. В протопласте находится 40% нуклеопротеидов, которые образуют скопления шаровидной, эллипсоидной, почковидной или нитевидной формы, которые нередко принимают за ядра, их называют нуклеоидами. Нуклеоиды отличаются от ядер отсутствием ядерной оболочки и ядрышек. В нуклеоидах сосредоточена ДНК. В цитоплазме находятся тельца, которые по составу и размерам подобны рибосомам.

С помощью жгутиков бактерии передвигаются. Они тонкие по одному или пучком на конце клетки.

Размножаются бактерии простым делением клетки, которое происходит поперечно. При благоприятных условиях деление происходит через полчаса. У многих палочковидных образуются эндогенные споры. Они формируются в центре или на конце клетки путем сжатия и уплотнения цитоплазматического содержимого клетки, вокруг образующейся споры выделяется новая плотная оболочка. Споры обеспечивают возможность переносить неблагоприятные условия. Передача информации происходит путем:

1. непосредственного контакта между конъюгирующими клетками;
2. без прямого контакта - частицами бактериофага;
3. иногда изменение наследственных качеств клетки совершается за счет поступления в нее ДНК, находящемся в свободном состоянии.

По характеру питания бывают:

1. **автотрофами** – могут сами синтезировать органическое вещество из неорганического путем фотосинтеза (зеленые и пурпурные бактерии) и хемосинтеза. *Хемосинтез* - процесс, который осуществляется без участия света, за счет энергии, которая получается при окислении различных неорганических соединений. Например: железобактерии окисляют закисные соединения железа и окисные.

2. **гетеротрофами** – питаются как сапрофитами или как паразитами человека, животных и растений. Вызывают брожение.

Разложение бактериями азотистых веществ, в основном белковых соединений, называют *гниением*. Азотификсирующие бактерии – способны усваивать свободный азот клубеньковые бактерии – *Rhizobium*.

Класс Актиномицеты – Actinomycetes

В 1878 г. Ц. Гарц описал патогенный для животных микроорганизм нитевидной формы с лучистым расположением и назвал этот организм «лучистым грибом» - *Actinomycetes*. С тех пор название лучистые грибы – актиномицеты прочно утвердилось за этой группой микроорганизмов. Название лучистые грибки указывает на способность актиномицетов образовывать вегетативные структуры, аналогичные гифам грибов. Толщина гиф меняется у разных видов и составляет от 0,1 до 1,5 мкм, в среднем – около 1 мкм. Мицелиальная структура сближает актиномицеты с грибами. Однако детальные цитологические биохимические исследования выявляют их принадлежность к прокариотам. Ядерный материал (нуклеоиды) располагаются в клетках в центре гифы и не имеют ядерной мембраны. Цитоплазма клеток содержит скопления разных размеров. В ней имеются жировые вещества, растворимые и нерастворимые полифосфаты и т.п. Толщина клеточной стенки 0,01 – 0,03 мкм. Известно два типа спор – эндоспоры и экзоспоры. Актиномицеты способны развиваться в сухих почвах при повышенных температурах. Многие

представители разлагают целлюлозу, хитин и некоторые другие вещества. Многие из них образуют вещества, токсичные для бактерий, но малотоксичные для человека и животных. Такие вещества называются антибиотиками и широко применяются в медицине: стрептомицин, тетрацилин, хлормицетин.

Класс Микоплазмы – Mollicutes

Эта группа прокариот неясного происхождения. Мелкие клетки, лишенные стенок. Функцию клеточной стенки выполняют цитоплазматическая мембрана. Клетки имеют неправильную форму, 0,1 до 0,9 мкм. Образуют разветвленные или неразветвленные отростки, похожи на гифы грибов. Эти выросты могут распадаться на кокковидные образования. С выростами связано и само название микоплазм (от греч. «микос» – гриб). В природе микоплазмы можно обнаружить у позвоночных и беспозвоночных животных, в растениях, почвах. У растений микоплазмы поселяются во флоэме и могут нарушать рост растения и развитие генеративных органов.

Класс Спирохеты – Spirochaetae

Клетки бактерий представляют гибкий спирально закрученный протоплазматический цилиндр, окруженный снаружи плазматической мембраной и клеточной стенкой. Вокруг спирального цилиндра, между мембраной и клеточной стенкой, закручена особая органелла – периплазматический жгутик, или аксостиль. Благодаря аксостиллю спирохеты способны передвигаться в жидкой среде, вращаясь вокруг своей оси, змеевидно изгибаясь или двигаясь штопоробразно. Один из видов, относящихся к этому классу – известный возбудитель сифилиса.

Класс Миксобактерии – Myxobacteria

Отличие от других прокариот: 1) отсутствие ригидных клеточных стенок, благодаря чему клетки обладают гибкостью. 2) образование плодовых тел, размеры достигают 1 мм. В природе плодовые тела находятся на почве, растительных

остатках, экскрементах травоядных животных и некоторых других субстратах. Происхождение миксобактерий и их положение среди прокариот пока не выяснено.

3. Отдел Цианобактерии (Cyanobacteria), или Синезеленые водоросли (Cyanophyta)

Синезеленые водоросли занимают промежуточное положение между фотосинтезирующими бактериями и эукариотными водорослями. С бактериями сходны строением клетки, с эукариотами, пигментацией и кислородным фотосинтезом. Сюда относятся одноклеточные, колониальные и нитчатые водоросли, различны окрашены в зависимости от соотношения пигментов, представленных помимо хлорофилла *a* и каротиноидов еще синими пигментами – фикоцианном и красным – фикоэритрином.

а) Строение клетки.

Клетки синезеленых водорослей мелкие, цилиндрические, округлые. В клетках окруженная оболочкой цитоплазма лишена вакуолей с клеточным соком, окрашена в периферических частях (*хромотоплазма*) и бесцветная в центре (*центроплазма*). В хромотоплазме содержатся пигменты. Различное соотношение пигментов обуславливает окраску синезеленых водорослей.

В центроплазме располагается ДНК, в отличие от эукариот она не ограничена ядерной оболочкой. Запасные вещества представлены цианофициновым крахмалом, цианофициновыми гранулами, полиэдральными тельцами, гликогеном, валютинном. Клетки содержат *псевдовакуоли* – газовые вакуоли, мембрана которых состоит только из белка, они наполнены газом.

Кнаружи от цитоплазматической мембраны находится клеточная стенка, которая состоит из четырех четко разгра-

ниченных слоев. Один из слоев состоит из *муреина* – вещества, определяющего прочность стенки.

У многих синезеленых водорослей поверх клеточных стенок находятся слизистые слои, образуют капсулы или чехлы, предохраняют клетки от высыхания.

б) Размножение.

Клетки синезеленых водорослей редко существуют одиночно, чаще образуют колонии или нити. У одних нитчатых синезеленых водорослей все клетки нити одинаковы – это *гомоцитные* талломы, у других в разных местах на протяжении нити образуются особые клетки – *гетероцисты* – более светлые с водянистым содержимым, утолщенными оболочками и закупоренными порами и споры (акинеты). Гетероцисты и (акинеты) споры – специализированные клетки, которые образуются путем дифференцировки вегетативных клеток.

У гетероцитных форм распад нитей на отдельные участки (гормогонии), из которых развиваются новые талломы, обычно происходит по гетероцистам. Споры, *акинеты* более крупные, чем вегетативные клетки, толстостенные, спорный покров окружает спору полностью в отличие от гетероцист, которые через поровый канал сохраняют контакт с соседними вегетативными клетками. Зрелые споры переполнены запасными гранулярными включениями, могут выдерживать высыхание и затем прорастают каждая в новую особь.

Половой процесс у синезеленых водорослей не наблюдается.

Размножение одноклеточных и колониальных форм осуществляется путем деления клеток пополам, у некоторых – посредством мелких клеток – гонидий, образующихся внутри материнской клетки – эндоспор, или отшнуровывающихся от верхушки материнской клетки – экзоспор. Подавляющее большинство нитчатых синезеленых водорослей размножаются с помощью гормогониев, которые получают при рас-

паде нити на отдельные участки. После некоторого периода движения, гормогонии прорастают в новые нити. Многие нитчатые (гетероцитные) синезеленые водоросли образуют споры (акинеты).

Синезеленые водоросли подразделяются на три класса: Хроококковые (*Chroococcophyceae*), Хамесифоновые (*Chamaesiphonophyceae*) и Гормогониевые (*Hormogoniophyceae*).

в) Систематика.

Класс Хроококковые – *Chroococcophyceae*

Хроококковые объединяет колониальные, реже одноклеточные формы, причем клетки не дифференцированы на основание и вершину. Размножение – деление клеток пополам. Если клетки после деления не расходятся, то возникают слизистые колонии, форма которых определяется как формой самих клеток, так и способом их деления.

Род **микроцистис** (*Microcystis*), широко распространенный в пресноводном планктоне, где развивается в массе, вызывает «цветение воды», характеризуется объемными сферическими или неправильной формы слизистыми колониями, образованными шаровидными клетками. Виды микроцистис – важнейшие продуценты органического вещества в озерах, прудах.

Род **глеокапса** (*Gloeocapsa*) – округлые клетки с толстой слоистой оболочкой. При делении клеток ослизняющиеся стенки материнских клеток сохраняются вокруг дочерних клеток, вырабатывающих свои собственные, также ослизняющиеся стенки. В результате ряда делений возникает сложная система вставленных друг в друга слизистых оболочек или слизистых пузырей, заключающих клетки. Распространены в воде, на суше, на влажных камнях, скалах, образуя налеты и корочки.

Род **мерисмопедия** (*Merismopedia*) обитает в пресных водах в планктоне и среди других водорослей. Представлен

плоскими в виде табличек колониями образованными шаровидными клетками.

Класс Хамесифоновые – *Chamaesiphonophyceae*

Сюда относятся эпифитные одноклеточные водоросли, дифференцированные на вершину и основание, которым они прикрепляются к субстрату, а также нитчатые формы, сложенные из изолированных толстостенных клеток. Размножаются эндоспорами и экзоспорами. Большинство видов живет в морях на скалах, раковинах или как эпифиты.

Класс Гормогониевые – *Hormogoniophyceae*

Нитчатые синезеленые водоросли, у которых протопласты клеток сообщаются посредством плазмодесм. Размножаются гормогониями, у многих известны споры.

Порядок осцилляториевые – *Oscillatoriales*

Род **осциллятория** (*Oscillatoria*) – однорядные, неветвящиеся трихомы из плоских клеток, без спор и гетероцист. Образует синезеленые пленки, плавающие в виде лепешек на поверхности стоячих водоемов, или покрывающие влажную землю. Осциллятория представляет собой нити чаще всего синезеленого цвета, прямые или слегка согнутые. Конец нити поворачивается то в одну, то в другую сторону, нить как бы качается (осцилляторное движение). Это качание сопровождается вращением нити вокруг собственной оси и ее поступательным движением по субстрату. Нить состоит из одинаковых цилиндрических клеток, коротких, удлиненных, лишь верхушка может отличаться от других. Рост нити происходит путем поперечного деления клеток. У некоторых видов можно различить центроплазму, а также цианофициновые гранулы. Водоросль размножается путем распада нитей на отдельные подвижные участки – гормогонии, из которых вырастают новые нити.

Род **спирулина** (*Spirulina*) – нити имеют правильную форму, у крупных форм хорошо заметны поперечные пере-

городки, нити способны к вращательному движению, спироулина распространена в стоячих и медленно текущих водах.

Род **лингбия** (*Lyngbya*) – близка к осциллятории, но имеет плотное трубчатое влагалище или чехол, в который заключена нить. Не имеет гормогонии. Широко распространена в водоемах различного типа.

Порядок ностоковые – Nostocales

Род **анабена** (*Anabaena*) – нити состоят из округлых клеток, прямые или спирально извитые, со спорами (акинеты) и гетероцистами. В гетероцистах происходит фиксация азота. Акинета одета толстой оболочкой, в них исчезают газовые вакуоли, но накапливаются цианофициновые зерна.

Род **носток** (*Nostoc*) – представлен слизистыми колониями шаровидной или неправильной формы, размеры которых от микроскопических до нескольких сантиметров. Нити похожи на нити анабены: наряду с вегетативными клетками содержат интеркалярные гетероцисты. Размножение – посредством гормогониев, которые возникают в результате распада нитей по гетероцистам.

Порядок стигонемовые – Stigonematales

Для представителей характерны гетероцитные нити с настоящим ветвлением.

Род **стигонема** (*Stigonema*) – нити обладают вершущечным ростом. На некотором расстоянии от верхушки ветвей клетки претерпевают продольные деления, и нить становится многорядной.

Род **мастигокладус** (*Mastigocladus*) – имеет сложный ветвящийся гетероцитный таллом. Представляет типичную термальную водоросль, распространенную по всему свету.

4. Распространение синезеленых водорослей

Разные синезеленые водоросли широко распространены в планктоне и бентосе пресных водоемов и морей. Синезеле-

ные водоросли могут жить в горячих источниках, гейзерах при температуре 65-93⁰С. Некоторые виды *Nostoc* встречаются в полупустынях. Планктонные синезеленые водоросли вызывают «цветение» воды. *Nostoc* и другие синезеленые водоросли встречаются в качестве симбионтов во многих лишайниках, их находят в некоторых простейших животных, в корнях саговников. Это одни из древнейших обитателей Земли.

По строению клетки синезеленые водоросли сходны с бактериями, но прямые филогенетические связи их маловероятны. У многих бактерий есть жгутики, споры у них образуются по-другому. Синезеленые водоросли с другими группами растений связей не имеют и сохранились в примитивной форме, не дав начало каким-либо вышестоящим группам растений.

Лекция III и IV. ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA)

1. Общая характеристика водорослей

Водоросли – низшие фототрофные растения, живущие преимущественно в воде. Имеют кислородный фотосинтез, недедифференцированность тела на многочисленные органы. В систематическом отношении они делятся на многочисленные отделы, различающиеся по строению клетки и набору пигментов.

а) Морфологические типы дифференциации таллома.

Большое разнообразие внешней формы водорослей сводят к нескольким типам морфологической дифференциации талломов, встречающихся в разных систематических группах.

Монадный тип дифференциации таллома характеризуется активной подвижностью одноклеточных и колониальных представителей с помощью жгутиков в вегетативном состоя-

нии. Разновидность монадной организации – подвижные (с помощью жгутиков) колонии и ценобии. *Ценобиями* называются колонии, в которых число клеток определяется на ранних стадиях развития и не меняется до следующей репродуктивной стадии. У высших водорослей монадной структурой обладают лишь клетки, служащие для размножения – бесполого (зооспоры) и полового (гаметы). Своеобразные органеллы, свойственные монадным клеткам – сократительные вакуоли и глазок.

Амебоидный (ризоподиальный) тип отличается отсутствием жесткой клеточной стенки и способностью к амебоидному движению. Представители одиночные и колониальные.

Пальмеллоидный тип организации представлен неподвижными клетками, погруженными в общую слизь.

Коккоидный тип характеризуется отсутствием жгутиков, представители неподвижны в вегетативном состоянии (одиночные, колониальные).

Нитчатый (трихальный) тип отличается расположением клеток в нить, образующейся в результате вегетативного деления преимущественно в одной плоскости. Нити могут быть прямыми и ветвящимися.

Разнонитчатый (гетеротрихальный) тип характеризуется двумя системами нитей: стелющимися по субстрату и выполняющими функцию прикрепления, и отходящими вертикально, выполняющие ассимиляционную функцию.

Пластинчатый (тканевый) тип обусловлен тем, что клетки способны делиться в трех взаимно-перпендикулярных направлениях, в результате чего образуется объемные слоевища с тканями, выполняющие разные функции.

Сифональный тип характерен отсутствием внутри слоевища клеточных перегородок при большом количестве органелл. Слоевище достигает макроскопических размеров, имеет значительную внешнюю расчлененность, формально

представляют собой одну клетку обычно с большим количеством ядер.

Сифонокладальный тип представлен многоядерными клетками, соединенные в нитчатые или иной формы многоклеточные талломы.

б) Строение клетки.

Клетки примитивных, имеющих монадную организацию водорослей, а также зооспоры, гаметы ограничены снаружи только цитоплазматической мембранной. Кнаружи от плазмалеммы находится клеточная стенка, образована гемицеллюлозами и пектиновыми веществами матрикса. В толще клеточной оболочки присутствует кремний (педиаструм), спорополлеин (хлорелла, сценедесмус), карбонат кальция (харовые водоросли, падина, красные водоросли), альгиновая кислота, у некоторых имеется хитин.

Цитоплазма расположена тонким слоем, окружает вакуоль с клеточным соком. Вакуоль отсутствует в клетках сине-зеленых водорослей и в монадных клетках. В цитоплазме есть различные элементы:

Митохондрии с наружной гладкой мембраной, окружающей сильно складчатую внутреннюю мембрану. В митохондриях бурых и красных водорослей наблюдались участки содержащие фибриллы ДНК.

Аппарат Гольджи образован рядом блюдцевидных двойных мембран, на концах которых нередко имеются вздутия, которые отшнуровывались в виде мелких пузырьков. В цистернах аппарата формируются чешуйки, которые выносятся на поверхность.

В клетках заметны **хроматофоры (хлоропласты)** – носители окраски, разнообразной формы, занимают постенное положение и имеют разную форму. Хлоропласты содержат особые включения – *пиреноиды*, которые могут находиться внутри хлоропласта или выдаваться за его пределы. Пиреноид имеет гранулярную белковую строю. Монадные клетки

имеют кирпично-красный глазок, или стигму, снабжены жгутиками.

в) Размножение.

У водорослей различают вегетативное, бесполое и половое размножение. К *вегетативному* можно отнести те процессы размножения, при которых части таллома отделяются без каких-либо заметных изменений в протопласте. Например, фрагментация – разрыв на отдельные участки талломов нитчатых водорослей. Более специализированная форма – образование толстостенных, переполненных запасными продуктами клеток, которые предназначены для перенесения неблагоприятных условий. Такие клетки, называемые *акинетами*, развиваются у нитчатых зеленых и синезеленых водорослей.

Бесполое размножение осуществляется посредством особых спор. Самый обычный способ во многих отделах – посредством *зооспор* – голых монадных клеток. Из содержимого каждой клетки может сформироваться только одна зооспора, или чаще содержимое клетки делится на две, четыре, восемь или более частей и продуцируется соответствующее количество зооспор. У значительного числа водорослей вместо зооспор образуются и *апланоспоры* – неподвижные, лишённые жгутиков. Если апланоспоры, еще будучи заключенные в оболочку материнской клетки, принимают все отличительные черты последней – характерные очертания, особенности оболочки, их называют *автоспорами* (например, хлорококковые). У колониальных монадных и коккоидных зеленых водорослей при бесполом размножении образуются дочерние колонии. Клетки, в которых образуются споры бесполого размножения, называются спорангиями, а особь, на которой формируются спорангии – спорофитом.

При **половом размножении** у водорослей в результате попарного слияния гаплоидных клеток появляется диплоидная зигота. Половой процесс у водорослей может происхо-

дить с участием или без участия гамет. Типы полового процесса с участием гамет у водорослей следующие:

изогамия – слияние одинаковых по размеру и форме подвижных гамет;

гетерогамия – слияние подвижных гамет одинаковой формы, но разного размера;

оогамия – слияние крупной неподвижной женской гаметы яйцеклетки с мелким подвижным сперматозоидом.

Клетки в которых формируется изо- и гетерогаметы, называются *гаметангиями*, а особь, на которой они образуются – *гаметофитом*. Клетку, в которой формируются сперматозоиды, называют *антеридиями*, а клетку, содержащую яйцеклетку – *оогонием*.

Типы полового процесса без образования гамет следующие: *хологамия* – слияние двух подвижных одноклеточных особей; *конъюгация* – слияние протопластов двух гаплоидных вегетативных клеток, физиологически исполняющих функцию гамет с образованием диплоидной зиготы. Растения, производящие гаметы, могут быть обоеполыми – *гомоталличными* и раздельнополыми – *гетероталличными*.

Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле водорослей неодинаково.

1) В одних случаях прорастание зиготы сопровождается редукционным делением коопуляционного ядра (зиготическая редукция), при этом развивающиеся растения оказываются гаплоидными. У многих зеленых водорослей зигота – единственная диплоидная стадия в цикле развития, вся вегетативная фаза проходит у них в гаплоидном состоянии – они являются *гаплонтами*.

2) Если вегетативная фаза диплоидна, гаплоидная фаза представлена лишь гаметами, перед образованием которых происходит редукционное деление ядра (гаметическая редукция). Зигота без редукционного деления ядра прорастает в диплоидный таллом. Эти водоросли являются *диплонтами*

(зеленые водоросли с сифоновым строением, диатомовые, бурые – порядок фукусовые).

3) Редукционное деление ядра предшествует образованию зооспор или апланоспор, развивающиеся на диплоидных талломах (спорическая редукция). Они вырастают в гаплоидные растения, несущие только органы бесполого размножения.

Таким образом, у этих водорослей наблюдается чередование поколений (генераций): диплоидного бесполого спорофита и гаплоидного полового гаметофита. Оба поколения могут быть одинаковы морфологически (*изоморфная* смена поколений) или же резко различны по внешнему виду (*гетероморфная* смена поколений). Изоморфная смена генераций характерна для морских видов ульвы, энтермофоры, кладофоры, хетомофоры из зеленых водорослей, бурых и красных водорослей. Гетероморфная смена генераций распространена у бурых водорослей, но встречается у зеленых и красных.

2. Общая характеристика отдела зеленые водоросли (строение таллома, клетки, размножение)

Отдел включает водоросли, стоящие на самых разных ступенях морфологической дифференциации таллома: монадной, пальмеллоидной, коккоидной, нитчатой, разноритчатой, сифоновой и др. Клетка имеет жесткую стенку. У большинства она целлюлозная. Представители отдела характеризуются травянисто-зеленой окраской хлоропластов и встречаются они в разном числе и имеют разнообразную форму. Это окраска обусловлена хлорофиллами *a* и *b*, которые преобладают над каротиноидами: α и β – каротином, лютеином, неоксантином, виолаксантином, зеаксантином. Пиреноид погружен в строму хлоропласта и пронизан тилакоидами. Запасной полисахарид крахмал откладывается внутри хлоропласта, вокруг пиреноида и в строме. Хроматофоры различной формы. У большинства видов значительная часть клетки

занята крупной вакуолью, с клеточным соком. Глазок располагается внутри хлоропласта и не связан со жгутиковым аппаратом. Жгутики в числе 2,4, гладкие или покрытые чешуйками.

Вегетативное размножение происходит путем деления клеток у одноклеточных, распадом колоний или нитей и образованием новых колоний внутри старых колоний. **Бесполое (споровое) размножение** происходит посредством подвижных зооспор, у некоторых представителей неподвижными апланоспорами. **Половое размножение** в форме *изогамии, гетерогамии, оогамный*. В классе конъюганты, отсутствует жгутиковая стадия, бесполое размножение, а половой процесс – *конъюгация*. Большинство представителей отдела гаплонты, но есть также диплонты и виды с изо- и гетероморфной сменой генераций.

Представители отдела большей частью распространены в пресных водах, хотя имеются и морские виды, почвенные виды, обитатели коры, деревьев, камней и других субстратов вне воды, а также различные симбионты, особенно водорослевые компоненты (фотобионты) лишайников.

3. Классификация. Деление на классы. Представители

Класс Вольвоксовые – *Volvocophyceae*

Этот класс занимает центральное положение среди всех зеленых водорослей. В соответствии со ступенями морфологической дифференцировки таллома класс делится на порядки.

Порядок вольвоксовые – *Volvocales*

Здесь относятся монадные, т.е. снабженные жгутиками, одноклеточные, колониальные, ценобиальные зеленые водоросли, подвижные в течение вегетативной жизни. При насту-

плении неблагоприятных условий могут переходить в пальмеллоидное состояние.

Род **хламидомонада** (*Chlamydomonas*). Хламидомонады из рода хламидомонада (*Chlamydomonas*) обитают в лужах на глинистых почвах, в канавах, на снегу. При их массовом развитии вызывают «цветение» воды, т.е. вода принимает зеленую окраску.

Клетка имеют овальную или грушевидную форму с небольшим носиком на переднем конце, от которого отходят два равных по длине жгутика. Оболочка состоит из пектиновых веществ и гемицеллюлозы. В задней части протопласта находится зеленый чашевидный хроматофор, в который погружены пиреноид. В цитоплазме, заполняющая углубление чашевидного хроматофора, находится ядро. В передней, бесцветной части протопласта две пульсирующие вакуоли и красный глазок. Хламидомонады быстро движутся в воде, вращаясь вокруг своей оси.

Бесполое размножение. Ночью хламидомонада останавливается, теряет жгутики и содержимое ее после делений ядра на 2-4, реже на 8 зооспор, вырабатывающих жгутики и оболочку еще внутри материнской оболочки и выходящих после ослизнения ее в виде новых хламидомонад. При подсыхании водоема, при недостатке кислорода хламидомонады переходят в пальмеллеидное состояние: при этом клетка теряет жгутики, стенка их ослизняется, и в таком неподвижном состоянии клетки размножаются. Стенки дочерних клеток тоже ослизняются, и таким образом получается система вложенных друг в друга слизистых обверток, в которых группами расположены неподвижные клетки. При этом клетки сохраняют глазки и пульсирующие вакуоли. При перенесении в воду клетки снова вырабатывают жгутики и возвращаются к монадному состоянию.

При *половом размножении* у большинства видов хламидомонад в клетках образуются одинаковые по величине га-

меты (изогаметы), похожие на зооспоры, но меньших размеров и в большем числе 8-16, 32-64. Характерна гетерогамия (обе гаметы подвижны и содержимое меньшей переливается в другую, большую, при оогамии, маленькая мужская гамета сливается с крупной неподвижной женской, в которую превращается вся вегетативная клетка). Зигота одевается толстой и многослойной целлюлозной оболочкой, наполняется запасными веществами. После периода покоя при наступлении благоприятных условий зигота прорастает, образуя в результате редукционного деления ядра обычно 4 зооспоры.

Род **вольвокс** (*Volvox*). Ценобий – крупный слизистый шар с тонким инволюкрумом, под которым в один слой располагаются клетки. Число их разное от 500 до 60 000. Внутренняя поверхность шара занята жидкой слизью. Протопласты отдельных клеток соединены протоплазматическими тяжами. Клетки у вольвокса четко дифференцированы на вегетативные (соматические, не способные к размножению) и репродуктивные (генеративные), которые располагаются в задней части ценобия.

Ценобиями называют колонии, в которых число клеток определяется на ранних стадиях развития и не меняется до следующей репродуктивной фазы.

Для бесполого размножения предназначено 8-10 клеток, называемых *гонидиями*. Они увеличиваются в объеме, вдаются во внутреннюю часть ценобия, и содержимое их начинает делиться. Образовавшие дочерние колонии проваливаются в центральную полость материнского ценобия. Таким образом, внутри материнского шара образуется 8-10 дочерних шаров.

Половой процесс оогамный. Клетки превращаются в антеридии (5-100 клеток) (около 30) – в оогонии.

Класс Тетраспоровые – Tetrasporaceae
Порядок тетраспоровые – Tetrasporales

Порядок характеризуется пальмеллоидным типом строения таллома. Представителями могут служить роды апиоцистис (*Apiocystis*) и тетраспора (*Tetraspora*). Таллом апиоцистиса представлен грушевидными слизистыми колониями, прикрепленными к другим водорослям. У тетраспоры мешковидные, бесформенные, крупные слизистые колонии. В слизи как у апиоцистиса, так и у тетраспоры находятся клетки несущие по два неподвижных жгутикоподобных отростка – *псевдоцилии*, производные жгутика. Каждая клетка колонии может превратиться в зооспору, вместо псевдоцилий вырабатываются два настоящих жгутика. Зооспоры выходят наружу из слизи и прорастают в новые колонии. Половой процесс в виде изогамии.

Класс Протококковые – Protococcophyceae

Порядок хлорококковые – Chlorococcales

Объединяет коккоидные формы, т.е. одноклеточные, колониальные и ценобиальные формы, не имеющие жгутиков в вегетативном состоянии. Клетки имеют цитоплазму, чашевидный хроматофор с пиреноидом, одно ядро, отсутствием жгутиков, стигма и сократительные вакуоли. Бесполое размножение происходит 2-х жгутиковыми зооспорами и автоспорами, т.е. неподвижными спорами. Половой процесс изогамный, гетерогамный, оогамный.

Зооспоровые хлорококковые – Chlorococcales zoosporinae

Род **хлорококк** (*Chlorococcum*) – встречается в пресноводных водоемах, а также на почве, коре деревьев, входит в состав многих лишайников. Это шаровидные, микроскопически мелкие клетки, одетые оболочкой. Клетки одноядерные или многоядерные, содержат чашевидный хроматофор с одним или несколькими пиреноидами. Зооспоры вытянутые, двужгутиковые от 8 до 32. После периода движения зооспоры теряют жгутики, одеваются оболочкой и превращаются в клетки шаровидной формы, напоминающие материнские.

Род **гидродикцион, или водяная сеточка** (*Hydrodictyon*). Ценобии макроскопические, сложенные из большого числа клеток (до 20 тыс.). Клетки слагающей ценобий, имеют удлиненную форму. Стенка клеток целлюлозная. Цитоплазма занимает постенное положение, так как центральная часть занята вакуолью с клеточным соком. Хлоропласт во взрослом состоянии неправильно-сетчатый. Клетки срастаются своими концами, чаще по 3, таким путем формируется сеть, состоящая из отдельных ячеек.

Размножение может, осуществляется бесполом путем – содержимое клеток ценобия распадается на двужгутиковые зооспоры. Не выходя наружу, они через некоторое время теряют подвижность, удлиняются и складываются в новую сеточку, которая покидает материнскую клетку после разрыва ее стенки и увеличивается до размеров взрослого ценобия.

Половое размножение изогамное. В результате оплодотворения образуется зигота, которая после периода покоя прорастет. Ядро ее претерпевает мейоз, в результате чего образуется четыре гаплоидных двужгутиковых зооспоры. Поплавав некоторое время, останавливаются, и каждая развивается в многоугольную клетку – полиэдр. Полиэдр разрастается, становится многоядерным, и содержимое его распадается на двужгутиковые зооспоры, которые слагаются в молодую сеточку, освобождающуюся через разрыв стенки полиэдра.

Виды родов педиаструм, сценедесмус широко распространены в пресноводном планктоне. Часто встречаются в прибрежной зоне среди мхов.

Автоспоровые хлорококковые – Chlorococcales autosporiane

Род **хлорелла** (*Chlorella*) широко распространен в пресных водах, на сырой земле, коре деревьев. Шаровидные клетки одеты гладкой оболочкой, содержат чашевидный хроматофор, одно ядро. При бесполом размножении содер-

жимое клетки распадается на 4 или более – автоспор, которые еще внутри оболочки материнской клетки одеваются собственными оболочками. Освобождаются автоспоры после разрыва стенки материнской клетки.

Хлорококковые – почти пресноводные организмы. Способность многих хлорококковых к питанию органическими веществами послужила основой для сожительства с другими организмами (хлорохитриум). Некоторые хлорококковые вступают в сожительство с грибами, входя в состав лишайников в качестве гонидий. Другие виды встречаются внутри организмов животных. Они служат сходным продуктом для синтеза некоторых лечебных препаратов, в замкнутых системах применяют для регенерации воздуха, используя в процессе фотосинтеза углекислоту, выдыхаемую человеком, и выделяя необходимый для его дыхания кислород.

Класс Улотриковые –Ulotrichaceae

Порядок улотриковые – Ulotrichales

Объединяет зеленые водоросли, имеющие таллом в виде неразветвленной нити, сложенной из одноядерных клеток. Представители порядка – коккоидные, нитчатые или пластинчатые формы.

Род **улотрикс** (*Ulotrix*). Нить улотрикса состоит из одного ряда клеток, одетых толстой оболочкой, под которой находится постенная цитоплазма, содержащий пластинчатый хроматофор, опоясывающий клетку изнутри в виде незамкнутого кольца. В хроматофоре несколько пиреноидов, в цитоплазме одно ядро, центр занят вакуолью. Нити прикрепляются к субстрату с помощью вытянутой базальной клетки – ризоидальной.

Бесполое размножение – четырехжгутиковыми зооспорами. Зооспоры выходят из материнской клетки в слизистом пузыре, который вскоре вскрывается.

Половой процесс изогамный, некоторым видам свойствен гетеротелизм. Двужгутиковые гаметы образуются в клетках,

выходят наружу и сливаются. Зигота имеет 4 жгутика и 2 глазка, останавливается, оседает на дно, одевается толстой оболочкой, после периода покоя, ядро ее делится мейозом и митозом, в результате образуется 4-8 (реже 16) зооспор, прорастающие в новые нити улотрикса. Виды рода *Ulotrix* распространены в текучих пресных водоемах, ручьях, прибрежной зоне больших озер. Известны и морские виды.

Порядок ульвовые – Ulvales

Представители порядка отличает таллом – паренхиматозный, в виде пластины или трубчатый. Смена поколений изоморфная. Морские и пресноводные формы.

Род **ульва** (*Ulva*), или морской салат. Таллом – пластинка из двух слоев клеток салатно-зеленого цвета, имеет гофрированные края и прикрепляется к субстрату суженным в короткий черешок основанием. Клетки одноядерные, с постенным хроматофором. Встречаются в морях, многие виды переносят опресненные воды, встречаются в прудах, ручьях. Вегетативное размножение осуществляется отделившимися участками таллома. Бесполое размножение – зооспорами, 4-х жгутиковыми. Половое размножение – 2-х жгутиковыми гаметами. Зооспоры и гаметы формируются на разных растениях. Растения, образующие зооспоры – спорофиты – имеют в ядрах диплоидный набор хромосом, являются диплобионтами. При формировании зооспор ядро редукционно делится и зооспоры, содержащие гаплоидные ядра, прорастая, дают гаплоидную генерацию – гаметофиты, которые продуцируют гаметы. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидную генерацию – спорофит.

Род **энтероморфа**, или **кишечница** (*Enteromorpha*), отличается трубчатым строением таллома. Таллом неветвящийся или ветвящийся, вначале всегда прикрепленный, позднее часто свободноплавающий. На ранних стадиях таллом имеет вид двухслойной пластинки в дальнейшем слои расходятся, сохраняя связь по краям. Благодаря пузырькам газа, напол-

няющим ее полые трубки, энтомофора нередко образует большие скопления на поверхности воды. Это морские и солоноватоводные формы.

Порядок хетофоровые – Chaetophorales

Зеленые водоросли с гетеротрихальным строением, т.е. имеющие нитчатые талломы, дифференцированные на распростертую по субстрату систему нитей, от которых отходят вертикально, стоящие разветвленные нити. Конечные клетки заканчиваются щетинками или волосками. Половой процесс изо- или гетерогамный. Пресноводные формы.

Род **хетофора** (*Chaetophora*). Таллом погружен в плотную слизь. Полушаровидные ярко-зеленые подушечки хетофоры часто встречаются в озерах на камнях, на водных высших растениях.

Род **драпарнальдия** (*Draparnaldia*) – распростертая система отсутствует, и таллом прикрепляется с помощью ризоидов, отходящих от нижних клеток восходящей системы. Восходящая система дифференцирована на длинные, неограниченно нарастающие нити, клетки со слабо развитым хроматофором и короткие ветви (ассимиляторы) с хорошо развитым хроматофором. Хлоропласт в виде узкого постенного пояса с отверстиями и изрезанными краями, со многими пиреноидами. Он расположен в средней части клетки. Репродуктивные клетки (зооспоры, гаметы) образуются только в ассимиляторах, длинные оси несут главным образом опорную функцию. Размножение в основном бесполое, посредством 4-х жгутиковых зооспор. Половое размножение изогамное, происходит посредством 2-х жгутиковых гамет. Водоросль образует апланоспоры кирпично-красного цвета. Драпарнальдия встречается в виде слизистых светло-зеленых кустиков в быстро текущих ручьях и других местах с хорошей аэрацией.

Порядок эдогониевые – Oedogoniales

Эдогониевые представляют нитчатый тип организации таллома. Нити неветвящиеся, реже ветвящиеся. Они прикрепляются к субстрату ризоидами, но могут вести неприкрепленный образ жизни. Клетки более или менее вытянутые с крупным ядром. Хлоропласт сетчатый. Представители обитают в пресных водах, предпочитают хорошо прогреваемые водоемы со слабым течением. Отличительная особенность эдогониевых – «колпачки» и стефаноконтные зоиды. «Колпачки» - результат своеобразного деления клеток. Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор. Половой процесс оогамный.

Род **эдогоний** (*Oedogonium*). Отличительная особенность – отсутствие ветвления у нитей. Нити прикрепляются к субстрату с помощью разветвленных ризоидов – «подошвы», у некоторых видов ризоид представляет полушаровидную клетку. Хлоропласт постенный, в виде сложнорассеченной пластинки или сетчатый.

Класс Сифоновые – Siphonaceae

Порядок бриопсидовые, или сифоновые – Bryopsidales-Siphonales

Порядок объединяет зеленые водоросли с сифоновым типом строения таллома и без радиальной симметрии. Таллом крупный похожий на нити. Цитоплазма находится в виде слоя между клеточной стенкой и непрерывной вакуолью с клеточным соком. В цитоплазме располагаются дисковидные хлоропласты, под хлоропластами многочисленные ядра. Бесполое размножение у немногих, половое размножение – гетерогамное, реже изогамное. Наблюдается гетероморфная смена поколений.

подавляющее большинство этих водорослей обитатели теплых морей.

Род **бриопсис** (*Bryopsis*). Растение состоит из ползучего «корневища», прикрепленного к субстрату «ризоидами», от которого вверх растут относительно толстые вертикальные

нити, в верхней части несущие перисто расположенные боковые «ветви». Эти ветви в свою очередь могут перисто ветвиться один или два раза, обычно в одной плоскости. У основания каждого «перышка» имеется заметная перетяжка. Стенка в этом месте утолщена, но до начала образования гаметангиев настоящих поперечных перегородок не образуется, и все растение представляет одну громадную клетку с непрерывной вакуолью.

Вегетативное размножение путем отделение «перышек», которые закупориваются в точке отделения и затем вырастают в новое растение. Спор бесполого размножения растение не образует.

При половом размножение «перышки», по направлению снизу вверх, превращаются в гаметангии. Половой процесс гетерогамный: женские гаметы раза в три крупнее мужских гаметы развиваются на разных растениях. Женские гаметангии – темно-зеленые, мужские – золотисто-желтые. Вышедшие из гаметангиев гаметы попарно сливаются, зигота прорастает в протонему, через некоторое время она развивается двумя способами: или из нее развивается новое растение – гаметофит (однофазный цикл развития), или содержимое протонемы распадается на многочисленные стефаноконтные зооспоры, которые после выхода через разрыв протонемы образуют таллом бриопсиса. Это двухфазный цикл развития с гетероморфной сменой генераций между перисторазветленным талломом бриопсиса (гаметофит) и протонемой (сильно редуцированный спорофит).

Род **кодиум** (*Codium*). Талломы шаровидные в виде цилиндрических разветвленных шнуров толщиной до 8 мм и длиной до 50 см. Таллом имеет сложное строение: середина его («сердцевина») образована пучком тонких нитей, тянущихся в продольном направлении. От них отходят нити, образующие оп периферии крупные булабовидные ответвле-

ния, плотно смыкающиеся между собой и формирующие таким путем коровый слой.

Размножение у кодиума вегетативное и половое. Гаметы развиваются в специальных гаметангиях, возникающих как боковые выросты пузырей и отделяющиеся от них перегородкой. У кодиума гетерогамия. Мужские гаметангии – золотисто-желтые, женские – темно-зеленые. Зигота непосредственно прорастает в новое растение.

Род **каулерпа** (*Caulerpa*). Слоевище напоминает высшее растения: от стелющегося «корневища» отходят в глубь субстрата «корни» (ризодиальные выросты), а вверх – вертикальные ассимилирующие «побеги» в виде пластин на «черешке». Вегетативное размножение: при отмирании более старых частей старых частей «корневища» отдельные участки его с вертикальными «побегами» становятся независимыми растениями. Половой процесс – слабо выраженная гетерогамия или изогамия. Виды этого рода обитают в тропических морях.

Порядок дазикладовые – Dasycladales

Род **ацетабулярия** (*Acetabularia*). Вертикальная ось длиной 3-5 см прикрепляется к субстрату с помощью разветвленных выростов и на вершине образует мутовку стерильных ветвей, а в конце цикла развития – мутовку из гаметангиев. Первоначально ацетабулярия содержит одно большое диплоидное ядро. Затем это ядро претерпевает мейоз с последующими митозами, к моменту начало формирования гаметангиев водоросль содержит много гаплоидных ядер. Часть ядер переходит в гаметангии, которые отделяются перегородкой от основной оси. Содержимое распадается на большое число толстостенных цист. Стенки гаметангиев разрушаются, цисты освобождаются и прорастают изогаметами. Зигота развивается в новое растение.

Порядок сифонокладовые – Siphonocladales

Порядок характеризуется сифонокладальным типом организации таллома, т.е. таллом разделяется на клетки, каждая из которых содержит много ядер. Деление клеток и ядер происходит независимо друг от друга. Представители – обитатели, как морей, так и пресных вод.

Род **валония** (*Valonia*). Растение имеет сифоновое строение. Представляет крупный пузырь, прикрепленный к субстрату ризоидом. Позднее от поверхности пузыря в любом месте перегородкой отчленяется маленькие линзовидные клетки. Это маргинальные (краевые) клетки у основания пузыря вырастают во вторичные ризоиды, часто имеющие лопастные окончания. Бесполое размножение зооспорами, половой процесс – гетерогамия, мейоз происходит перед образованием гамет. Валония встречается в тропических морях.

Род **клатофора** (*Cladophora*). Талломы на ранних стадиях развития прикреплены к субстрату: камням, бетону, деревянным сваям и т.п., позднее многие отрываются от субстрата и тогда свободно плавают в виде скоплений темно-зеленой тины.

Сильно ветвящиеся нити сложены из крупных цилиндрических клеток, обычно с толстой целлюлозной стенкой. Хлоропласты неправильной формы, удлинённые с многочисленными пиреноидами.

При бесполом размножении образуются 4-х жгутиковые зооспоры. Половое размножение изогамное посредством 4-х жгутиковых гамет. Смена ядерных фаз разная: у пресноводных видов – смены поколений нет, а существует гаметическая редукция (т.е. талломы диплоидны, а только гаметы гаплоидны). Морские виды имеют изоморфную смену поколений.

Класс Конъюганты, или сцеплянки – Conjugatophyceae

Относящиеся сюда одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли отличаются полным отсутствием в жизненном цикле жгутиковых стадий, так как бесполого размножения с

помощью зооспор у них нет, а половой процесс – конъюгация – заключается в слияние амебоидных протопластов обычных вегетативных клеток. Распространено вегетативное размножение. Для большинства конъюгант характерен осевой хроматофор. Большинство пресноводные формы, некоторые живут на почве и в солоноватых водах.

Порядок мезотениевые – Mesotaeniales

Одноклеточные формы. Клетки цилиндрические, с закругленными концами. Клетка одета сплошной гладкой оболочкой, поверх которой имеется слизистая обертка. Одноядерные клетки содержат хроматофоры, различающиеся у разных родов по форме.

У рода **мезотениум** (*Mesotaenium*) хроматофор в виде осевой пластинки с одним или несколькими пиреноидами, у родов цилиндроцистис (*Cylindrocystis*) и нетриум (*Netrium*) в клетке имеется по два центральных в поперечном сечении звездчатых хроматофора, содержащий пиреноид, и расходящихся по радиусам пластинок, у нетриума сильно изрезанных по краям.

Размножение мезотениевых вегетативное, путем деления клеток в поперечной плоскости. Половой процесс – конъюгация. Конъюгирующие клетки, погруженные в общую слизь, располагаются своими длинными осями или параллельно друг другу и в месте контакта образуют навстречу друг другу отростки. При растворении стенок в месте стыка отростков возникает конъюгационный канал, внутри которого встречаются и сливаются протопласты конъюгирующих клеток. Зигота одевается оболочкой и переходит в состоянии покоя. При прорастании зиготы диплоидное ядро делится дважды, четыре гаплоидных ядра жизнеспособны. При прорастании зиготы формируется четыре новых индивида.

Мезотениевые распространены в торфяных болотах на сырой земле, образуя слизистые скопления.

Порядок зигнемовые – Zygnematales

Представители порядка одноклеточные или нитчатые неветвящиеся, обычно свободноплавающие формы. Стенка цельная, сплошная, без пор. Хлоропласт разной формы. При прорастании зиготы развивается 4 проростка (у одноклеточных форм) или 1 проросток (у нитчатых форм).

Род **спирогира** (*Spirogyra*). Хлоропласт представляет узкую ленту с неровными краями, располагающуюся в виде спирали в периферической клетке. По средней линии хлоропласта на равном расстоянии друг от друга расположены пиреноиды, окруженные крахмальной сферой. Полость клетки заполнена вакуолью, цитоплазма располагается тонким слоем под стенкой. В центре клетки располагается ядро. Снаружи нити одеты слизистым чехлом.

Половой процесс - конъюгация (лестничная или боковая).

Спирогиры распространены в стоячих и медленно текущих водоемах: в заводях, старицах, прудах и т.п.

Род **зигнема** (*Zygnema*). Хлоропласты имеют звездообразную форму и один крупный пиреноид в центре каждого. Хлоропласты соединены между собой цитоплазматическим мостиком, в котором заключено ядро с ядрышком. Нити зигнемы тонкие, длина обычно не более чем в 2 раза превышает диаметр. Они одеты слизистым чехлом. Зигота может образовываться в конъюгационном канале (изогамная конъюгация).

Род **мужоция** (*Mougeotia*). Хлоропласт в виде пластинки, проходящей вдоль клетки с двумя или многими пиреноидами. Клетки длинные. Ядро помещается в центре. Зигота может образовываться в конъюгационном канале. Мужоции развиваются в прудах, канавах, торфяных болотах.

Порядок десмидиевые – Desmidiaceae

Десмидиевые представляют коккоидный тип организации таллома, если клетки делятся и не расходятся, образуют прочные нитевидные колонии. Клетки состоят из двух симметричных половинок – полуклеток, у большинства с пере-

тяжкой в плоскости симметрии. Стенка слоистая, со сложно устроенным поровым аппаратом. Она гладкая или с шипиками, гранулами и т.п. Хлоропластов два или несколько, но никогда один и тот же хлоропласт не принадлежит сразу двум полуклеткам. Чаще хлоропласты занимают центральное положение. В каждом из них находится один или несколько пиреноидов.

При вегетативном размножении клетка делится пополам по границе двух полуклеток, а потом каждая из этих полуклеток достраивает недостающую половинку.

Половой процесс – конъюгация между двумя клетками. Зигота прорастает двумя проростками. Представители порядка – железолубивые формы. Обитают в торфяных болотах, заболачивающихся озерах.

Род **кlostериум** (*Closterium*). Клетки округлые в сечении, лишены перетяжек посередине. Клетки крупные (до 0,7 мм в длину), имеющие форму полумесяца. Стенка у одних видов гладкая, у других шероховатая, бесцветная или коричневая и состоит из двух половинок, спаянных в плоскости симметрии. В стенке имеются поры, через них выделяется слизь, в каждой полуклетке находится по одному осевому хлоропласту, пиреноиды расположены в один ряд, или беспорядочно разбросаны. Середина клетки, не занятая хлоропластами, бесцветна и представляет цитоплазматический мостик, в котором помещается ядро. На концах клетки находятся вакуоли с кристаллами гипса.

Род **космариум** (*Cosmarium*). Клетки плоские, с глубокой перетяжкой, делящиеся на две симметричные половинки. Контур каждой полуклетки представляет собой полуокружность. Стенка гладкая, или с гранулами, бугорками и т.д. В ней есть поры. Выделяемая слизь слоистая. Хлоропласты центральные, по одному в каждой клетке. Ядро находится в месте перетяжки, в клеточном соке содержится кристаллики гипса.

У рода старуаструм клетки разнообразной формы, со сложной структурой, сверху многоугольные. У рода зуаструм клетки удлиненной формы с глубокой перетяжкой, полуклетка с широкими лопастями, имеет на конце выемку. У рода микрастерис клетки плоские, с глубокой перетяжкой. Каждая полуклетка разделена на две боковые и одну полярную лопасти. У рода десмидиум клетки состоят из двух симметричных полуклеток, в плоскости симметрии имеется неглубокая перетяжка. Нити обычно скручены по спирали и одеты мощным слизистым чехлом.

4. Происхождение, родственные связи.

Распространение. Значение

Начальным звеном эволюции зеленых водорослей следует считать монадные формы, объединяемые в порядок вольвоксовые. От одноклеточных монадных форм таких как хламидомонада, произошли, с одной стороны, тетраспоровые, с другой стороны – хлорококковые. На происхождение улотриковых – простейших нитчатых зеленых водорослей – существуют разные взгляды. Одни считают, что они произошли от одноклеточных монадных форм, другие – от пальмеллоидных. Из улотриковых легко выводятся пластинчатые ульвовые, часто включаемые как подпорядок или семейство в порядок улотриковые, и хетофоровые, у которых нитчатый таллом перетерпел усложнение. Эдогониевые стоят отдельно благодаря стефаноконтным монадным клеткам, своеобразному делению клетки с образованием колпачков. Однако нитчатый таллом сближает их с улотриковыми. Бриопсидовые (сифоновые) водоросли одни авторы выводят из хлорококковых, другие – от каких-то морских одноклеточных форм, в настоящее время не сохранившихся.

Водоросли встречаются повсеместно: в реках и морях, на поверхности почвы и в ее толще, на деревьях, скалах и т.п. Благодаря способности адаптироваться они расселились по

всему земному шару. Основной средой является вода. Планктонные водоросли населяют открытую часть водоема, они мелкие, пассивно взвешенные в толще воды. Бентосные, или донные связаны с грунтом. Аэрофильные и почвенные водоросли приспособились к существованию в наземных условиях. На состав и распространение водорослей влияют абиотические и биотические факторы.

Водоросли составляют основную часть растительности водной среды, это фотосинтетики и являются одними из главных поставщиков органического вещества в водоемах. Представляют первоначальное звено в цепи питания рыб. При массовом развитии могут вызывать «цветение» водоемов. Вместе с гетеротрофными организмами как активные санитары осуществляют процессы естественного самоочищения сточных и загрязненных вод. Водоросли, живущие в почвах, повышают их плодородие. Их используют в пищу и как корм для скота. Морские водоросли являются сырьем для многих отраслей промышленности.

Лекция V. ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (BACILLARIOPHYTA, DIATOMEAE)

1. Общая характеристика отдела. Строение клетки. Пигменты. Продукты ассимиляции. Размножение

Диатомовые водоросли – обширный отдел растений, богатый видами (более 10000 видов). Это одноклеточные и колониальные организмы микроскопически малых размеров, широко распространенные в бентосе и особенно в планктоне как морей и океанов, так и пресных вод с разным химическим составом и температурой. Некоторые виды обитают в верхних слоях почвы, на влажных скалах, горячих источниках, на снегу и во льдах.

Их характерная особенность – своеобразное строение оболочки, которая представлена кремнеземным (кремниевый гидрогель, подобный опалу) панцирем, состоящим из двух половинок, надевающих друг на друга, как крышка на коробку. Каждая половинка панциря состоит из створки и поясковидного ободка. Одной стороной поясковидный соединяется с загибом створки, другой, свободной, охватывает поясковидный ободок второй половинки панциря. У ряда диатомей между загибом створки и поясковидным ободком возникают вставочные ободки, на которых формируются неполные перегородки, или септы. Большая створка называется *эпитекой*, меньшая *гипотекой*. У подвижных особей на створке имеется шов – щель или канал и узелки, в которых проходят вертикальные каналы.

Оболочка клетки не гомогенна. Снаружи панциря, как и внутри него, располагается тонкий слой органического вещества. На створках имеются характерные структуры, они постоянные и правильные, что имеют место в систематике диатомей. Под микроскопом они видны как система точек, штрихов, ребер, ячеек и т.п. На самом деле это сквозные поры, открывающиеся внутрь или наружу.

Под панцирем находится клетка, окруженная плазмалеммой. В клетке цитоплазма расположена в постенном слое и содержит разнообразной формы желто-бурые хлоропласты, окраска которых зависит от присутствия в них, кроме хлорофиллов *a* и *c*, бурого пигмента фукоксантина и еще ряда каротиноидов. Запасные продукты – хризоламинарин, валютин и масло. Ядро обычно расположено в центре клетки в цитоплазматическом мостике. Имеются вакуоли с клеточным соком.

Некоторые диатомей из класса перистые способны к движению. Их содержимое сообщается с внешней средой продольной щелью или швом, проходящим по створковой стороне, или по особым выростам панциря – килям. С движени-

ем связаны узелки, или внутренние утолщения стенок створки как три небольшие круглые выпуклости одна в центре и по одной на концах створковой стороне панциря. Цитоплазма движется по шву и узелкам. Трение движущейся цитоплазмы о воду или о субстрат создает движущую отталкивающую силу, в результате чего клетка движется в направлении, противоположном движению цитоплазмы.

Диатомовые водоросли размножаются вегетативным и половым путем. При вегетативном размножении каждая дочерняя особь получает половинку панциря материнской, которая для дочерней особи всегда становится эпитекой, гипотеку же дочерняя клетка достраивает заново. Половой процесс изогамия (у гамет отсутствуют жгутики) и оогамия. Перед образованием гамет ядро редуционно делится, в результате чего развиваются гаплоидные гаметы. Зигота одета тонкой оболочкой и способная к росту. Такая растущая клетка диатомей называется *ауксоспорой*, затем она вырабатывает панцирь и превращается в вегетативную клетку. Жизненный цикл диатомей – диплоидный с гаметической редукицией.

2. Систематика. Деление на классы

Класс диатомей делят на две группы – пеннатные, через створку можно провести две или меньше оси симметрии, и центрические, через створку которых можно провести три и больше осей симметрии.

Класс Центрические – *Centrophyceae*

Виды представлены в планктоне морей и океанов как из главных продуцентов органического вещества. Это одноклеточные или колониальные формы, характеризующиеся радиальной симметрией клеток, отсутствием активной подвижности и имеют оогамный половой процесс.

В планктоне на дне пресных и морских водоемах обычны виды рода *циклотелла* (*Cyclotella*), иногда образующих ко-

лонии в виде непрочных цепочек. Клетки похожи на круглую невысокую коробочку. Краевая зона створки несет радиальные штрихи или ребрышки, а центральная часть более выпукла и у большинства видов бесструктурна. Многочисленные хроматофоры в виде мелких пластинок располагаются по створковым сторонам.

Сходный внешний вид имеют представители рода **косциноидускус** (*Coscinodiscus*), но на их створках имеются точки, или ареолы, а по краю створки шипики, у видов рода **мелозира** (*Melosira*) клетки в виде высоких бочонкообразных коробочек соединены створками в плотные нити (колонии) при помощи слизи. Хроматофоры имеют вид дисков.

У представителей рода **хетоцерос** (*Chaetoceros*) клетки имеют вставочные ободки, типично для них длинные полые щетинки или шипы, которыми они соединяются в длинные цепочки. Это морские, планктонные водоросли.

Класс перистые, или пеннатные – Pennatophyceae

Одноклеточные или колониальные водоросли. Клетки линейные или ланцетовидные, реже эллиптические или округлые, биполярные с перистой структурой панциря. Половой процесс типа конъюгации.

Типичные представители порядка шовные (*Raphinales*) – виды рода **пиннулярия** (*Pinnularia*), встречающиеся на дне или в обрастаниях у берегов в различных, преимущественно пресных водоемах. Предпочитают воды, бедны известью. Со створки пиннулярия имеет вид вытянутого эллипса. На концах створки и в ее середине видны небольшие светлые кружки. Это узелки. Между ними вдоль клетки по ее середине проходит тонкая, часто слегка изогнутая линия – щелевидный шов. Края створки имеют четкий рисунок из параллельных ребрышек, не достигающих до линии шва, которые представляют собой перегородки узких поперечных камер на внутренней стороне створки. Пластинчатые хроматофоры располагаются по краям створки в виде узких полосок жел-

то-коричневого цвета. В центре клетки находится цитоплазматический мостик, в котором лежит ядро. По обе стороны от мостика имеются вакуоли, капли масла и зерна валютина.

С пояска клетка имеет вид продолговатого прямоугольника и вся окрашена в желто-бурый цвет. В этом положении в ней видны все указанные органеллы и включения, но пояски панциря не несут никаких скульптурных утолщений и на загибе створки видны только конечные участки перегородок между камерами. Размножаются вегетативным делением.

Виды рода **навикула** (*Navicula*) встречаются в тех же местообитаниях, что и пиннулярия, но чаще в солоноватых и морских водах. Многие виды сходны с видами пиннулярии, но отличаются отсутствием камер на створках. У многих видов концы клеток сужены таким образом, что форма клетки напоминает лодочку.

Из подвижных бентосных форм широко распространены в различных местообитаниях виды рода **ницшия** (*Nitzshia*). Клетки имеют палочковидные очертания, концы их заострены, на каждой створке имеется киль с каналовидным швом, идущий вдоль одного из краев створки.

Виды рода **цимбелла** (*Cymbella*) распространены в пресных водоемах. Створки их обычно полулунной формы, с прямым или вогнутым брюшным и выпуклым спинным краями. Шов более или менее приближенный к брюшному краю. Хроматофор один, расположен с поясковой стороны. Клетки одиночные, чаще свободноживущие, иногда прикрепляются к субстрату с помощью слизистой ножки или заключены в студенистые трубки.

На дне и в обрастаниях пресных водоемах встречаются виды рода **гомфонема** (*Gomphonema*). Клетки одиночные, прикреплены к субстрату с помощью слизистой ножки, могут формировать колонии. Панцирь несимметричный по поперечной оси, с пояска имеет вид клинышка, со створки – булавовидный, ланцетовидный, часто перешнуровывается.

Шов проходит по середине створки. Хлоропластов два, они имеют форму пластинок и прилегают к поясковым сторонам.

В обрастаниях водорослей и высших растений в пресных и морских водах присутствуют виды рода **кокконеис** (*Cocconeis*). Клетки имеют очертания эллипса и прикрепляются к субстрату всей плоскостью нижней створки, снабженной швом, а на верхней створке шов отсутствует. Хроматофор в виде подковообразно согнутой пластинки и располагается на верхней створке.

Из неподвижных перистых диатомей чаще других встречаются виды рода синдера (*Syndera*), фрагилярия (*Fragilaria*), табеллярия (*Tabellaria*) и астерионелла (*Asterionella*). Виды синдеры обитают в литорали или обрастаниях пресных, солоноватых и морских вод. Они живут одиночно либо в виде пучковидно-вееровидных или звездчатых колонии, прикрепленных к субстрату или свободноплавающих. Клетки их палочковидны, на концах заострены или закруглены и со стороны створок несут поперечную штриховку. С пояска панцирь имеет прямоугольные очертания. Шва у них нет. Хроматофоры располагаются в плоскости створок.

У видов фрагилярии клетки напоминают клетки видов синдеры, но соединяются створками в длинные лентообразные колонии, обитающие преимущественно в литорали, реже в планктоне и солоноватых вод.

Клетки видов табеллярия имеют форму табличек (с пояска) снабжены вставочными ободками и септами и соединяются в колонии в виде зигзагообразной цепочки. При этом клетки обращены друг к другу створковой стороной и соединяются своими уголками (слизью). Характерны для литорали и планктона пресных вод.

Колонии видов рода астерионелла, обитающие в планктоне пресных водоемов и морей. Клетки соединены в звездчатые колонии. Каждая клетка имеет вид тонкой палочки со

слегка расширенными концами. Хлоропласты пластинчатые, мелкие.

Лекция VI. ОТДЕЛ БУРЫЕ (РНАЕОРНУТА) И КРАСНЫЕ (RHODOPHYTA) ВОДОРОСЛИ

1. Общая характеристика бурых водорослей (строение таллома, строение клетки, пигменты, продукты ассимиляции, размножение)

Бурые водоросли живут в морях как донные, эпифитные и, реже, планктонные организмы. Они имеют разные оттенки бурого цвета (хл. *a* и хл. *c*) маскируется дополнительными каротиноидами. Многоклеточные с разнонитчатым талломом. Размеры их варьируют от нескольких миллиметров до нескольких метров (например, из порядка Ламинариевые 60 м длиной). По внешнему виду это ветвистые кустики, корочки, пластинки, шнуры, ленты, сложнорасчлененные на стеблевидные и листовидные органы. Анатомическое строение у многих сложнее, чем у зеленых водорослей. Низшие представители отдела – ветвистые однорядные или многорядные нити; выше организованные имеют тканевое строение вследствие деления клеток в разных плоскостях; у высших форм есть расчленение на специализированные ткани – ассимиляционные, запасающие, механические, проводящие. Таллом нарастает или за счет апикальной клетки, или вставочного (интеркалярного) роста.

Строение клетки. Оболочка клеток снаружи ослизненная, состоит из пектиновых веществ и внутреннего целлюлозного слоя. Слизь защищает от ударов, удерживает воду и защищает от высыхания. В оболочках много камедеподобных веществ и альгиновой кислоты ($C_6H_8O_6$)_n. Цитоплазма содержит крупную вакуоль, в плазме имеются мелкие вакуо-

ли – *физоиды*, размер – 4 мкм, содержащие дубильные вещества.

Ядро в клетке одно. Зерна хроматофора в постенном слое цитоплазмы, большей частью многочисленные, их называют *феопластами*. На них обнаружены пиреноиды. Окраска феопластов зависит от ряда пигментов: хлорофиллов *a* и *c*, каротинов, ксантофиллов и еще ряда бурых каротиноидов (ксантинов), в частности фукоксантина, долгое время считавшегося специфичным лишь для бурых водорослей.

Запасные продукты – ламинарин, откладывающий вне хлоропласта, шестиатомный спирт манит и липиды.

Способы размножения. Вегетативное размножение происходит оторванными участками таллома. Бесполое размножение имеется во всех группах, кроме *фукусовых* и других порядков группы *циклоспоровых*. Осуществляется зооспорами, развивающимися помногу в одноклеточных (иногда в многоклеточных) зооспорангиях. Зооспоры грушевидной формы, имеющие в задней, более широкой, части один или несколько хроматофоров, а в передней – красно-бурый глазок и два отходящих сбоку неравных жгутика: передний длинный, с перистыми ответвлениями, задний короткий. В порядке *диктиотовых* споры бесполого размножения, неподвижные (апланоспоры), называемые *тетраспорами*, потому что они образуются по четыре в каждом тетраспорангии. Половое размножение изогамное, гетерогамное и оогамное. Изо- и гетерогаметы образуются в многоклеточных гаметангиях, антеридии и оогонии одноклеточные.

2. Классификация бурых водорослей

К бурым водорослям относится около 1500 видов, входящих в состав 40 семейств, объединяемых в 11 порядков. В зависимости от характера чередования поколений и смены

ядерных фаз бурые водоросли делятся:

Класс Феозооспоровые – Phaeozoosporophyceae

У большинства водорослей этой группы спорофит и гаметофит одинаковы по форме и величине. Господствует гаметофит.

Порядок эктокарповые – Ectocarpales

Род *эктокарпус* (*Ectocarpus*). Виды широко распространены в морях, ведут прикрепленный образ жизни. Таллом имеет вид маленьких кустиков, состоящих из ветвящихся однорядных нитей. Одни нити стелются по субстрату, другие поднимаются вертикально. Рост нитей интеркалярный.

Клетки нитей содержат несколько удлинённых хлоропластов, каждый с несколькими пиреноидами. На ветвях эктокарпуса в виде боковых выростов образуются органы размножения – зооспорангии и гаметангии.

На диплоидных спорофитах в одногнездных спорангиях развиваются зооспоры. Зооспорангии имеют вид округлых или овальных крупных клеток, сидящих на короткой ножке или без нее. Образованию зооспор предшествует редукционное деление, голые гаплоидные зооспоры выходят наружу прорастают в гаплоидные гаметофиты, которые по внешнему виду похожи на спорофиты. На гаметофитах в многогнездных гаметангиях образуются гаметы. После созревания гаметы выходят наружу, морфологически одинаковы, но физиологически различимы. Женская гамета останавливается выделяет феромон, привлекающий мужские гаметы. После оплодотворения зигота без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит.

Порядок сфацеляриевые – Sphacelariales

Род *сфацелярия* (*Sphacelaria*), широко распространен во всех морях и имеет небольшие гетеротрихальные талломы. Рост верхушечный. Диплоидные бесполое растения могут образовывать на одном индивидуе как одногнездные, так и многогнездные спорангии. Гаметы различаются: мужские

дольше остаются подвижными, после того, как женская гамета остановилась, происходит копуляция. Для вегетативного размножения служат особые специализированные веточки – выводковые почки, которые отламываются и прорастают в новые.

Порядок кутлериевые – Cutleriales

Род **кутлерия** (*Cutleria*). Распространенная у европейских берегов Атлантического океана и в Средиземном море. Дихотомически разветвленная многослойная лента от 20 см длины, оканчивающихся волосками. У основания волосков на одних экземплярах развиваются крупноклеточные макрогаметангии, дающие двужгутиковые макрогаметы; на других экземплярах – мелкоклеточные микрогаметангии, содержащие микрогаметы. После оплодотворения зигота без периода покоя развивается в новое диплоидное растение (спорофит), имеющее форму многослойной пластинки или корочки, плотно прижатой к субстрату. На верхней стороне ее развиваются одноклеточные зооспорангии, в которых после редукционного деления формируются гаплоидные зооспоры, из последних снова развивается гаплоидная нитевидная кутлерия (гаметофит).

Порядок диктиотовые – Dictyotales

Род **диктиота** (*Dictyota*) встречается в Черном и Японском море. Слоевище вертикально стоящее, дихотомически разветвленное с плоскими ветвями длиной 10-20 см.

Диктиота – двудомная водоросль. На спорофите из поверхностных клеток развиваются крупные шаровидные тетраспорангии, в которых после редукционного деления образуются 4 гаплоидные неподвижные (безжгутиковые) голые тетраспоры. Из них развиваются такие же по форме и величине, но уже гаплоидные мужские и женские растения (гаметофиты). На мужских гаметофитах формируются антеридии в виде многогнездных спорангиев, собранных в сорусы и продуцирующих одностручковые сперматозоиды. На жен-

ских гаметофитах образуются сорусы одноклеточных оогониев, содержащие в каждом оогонии по одной яйцеклетке, при созревании выпадающей из него. После оплодотворения зигота развивается в новый спорофит.

Порядок ламинариевые – Laminariales

В цикле развития водорослей этого класса чередуются макроскопический спорофит и микроскопический мелкий нитевидный гаметофит. Половой процесс изогамный или оогамный.

Род **ламинария** (*Laminaria*). Слоевище в виде пластинки до 20 м. Таллом разделен на базальную часть (пластинку или когтевидные выросты, служащие для прикрепления), цилиндрическую, стеблевидную часть (или «черешок») и одну или несколько крупных листовидных пластинок. Ламинарии распространены в Северном полушарии. Рост спорофита осуществляется за счет вставочной меристемы. Ламинариевые имеют сложное анатомическое строение, в стеблевидной (черешковидной) и листовидной частях можно видеть три зоны: периферическую ассимиляционную из клеток, богатых хроматофорами, под ней крупноклеточную кору и в центре так называемую сердцевину, образованную рыхлым сплетением нитей, идущих продольно. Для многих ламинариевых характерны ситовидные трубки; они имеют густое содержимое, а поперечные перегородки их продырявлены многочисленными сквозными отверстиями. На границе между стеблевидной и листовидной частями таллома находится меристема, за счет деления клеток которой происходит нарастание обеих частей. У многолетних видов листовидная часть ежегодно сбрасывается (в северных широтах - в январе - феврале) и за счет меристемы нарастает новая пластинка.

Размножаются ламинариевые бесполом и половым путем. Зооспорангии формируются по обеим сторонам пластинки в больших группах – сорусах.

Зооспоры выходят в воду и прорастают в мужские (более

ветвистые) и женские гаметофиты (заростки). На мужских гаметофитах образуются антеридии, в которых формируется по одному сперматозоиду. На женском гаметофите оогоний с одной яйцеклеткой. После оплодотворения из зиготы развивается диплоидный спорофит.

Класс Циклоспоровые – Cyclosporeae

Порядок фукусовые – Fucales

К порядку относятся водоросли с апикальным ростом, тканевым талломом, их жизненный цикл диплоидный.

Род **фукус** (*Fucus*). Кожистые, оливково- или желтовато-бурые, дихотомически разветвленные ремневидные талломы фукусов достигают 0,5-1,0 м длины, 1-5 см ширины; у некоторых имеются вздутия, наполненные воздухом. Рост апикальный. Ко времени полового размножения на концах ветвей образуются бобовидные желтоватые вздутия, в стенках которых находятся округлые полости, скафидии, сообщающиеся с наружной средой только узким отверстием. В скафидиях среди многоклеточных волосков развиваются оогоний и антеридии - или в одном скафидии, или в разных, или на разных экземплярах (двудомность). После редукционного деления в оогониях образуется 8 яйцеклеток, в антеридиях - 64 двужгутиковых сперматозоида. Развивающаяся слизь выталкивает оогоний и антеридии из скафидии наружу; здесь из них освобождаются половые клетки. Сперматозоиды окружают яйцеклетку и оплодотворяют ее. Оплодотворенная яйцеклетка одевается оболочкой и без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит.

3. Общая характеристика красных водорослей (строение таллома, строение клетки, пигменты, продукты ассимиляции, размножение)

Почти все красные водоросли многоклеточны. Это простые или ветвящиеся нити, разветвленные кустики, пластин-

ки, иногда они бывают расчленены на стебель и листовидные органы. Красные водоросли не бывают столь крупными, как бурые, лишь единичные виды достигают 2 м.

Строение клетки. Клетки красных водорослей покрыты оболочкой, в которой различимы внутренний, целлюлозный и наружный, пектиновый ослизняющийся слой. Получаемый из последнего студень (агар-агар) содержит, кроме пектина, сахара и белки. Оболочка может быть инкрустирована известью. Цитоплазма отличается повышенной вязкостью и трудно отделима от оболочки; она располагается постенным слоем, окружая центральную вакуоль. Ядро, как правило, одно, но в старых клетках бывает и несколько ядер. Хроматофор у низших форм пластинчатый с пиреноидом, у большинства зернистый без пиреноидов. В хлоропластах помимо хлорофилла *a* и *d* (известен только в этом отделе растительного мира) и каротиноидов присутствуют фикобилины: фикокэритрин красного цвета, фикоциан и аллофикоцианин синего цвета.

От количественного соотношения этих пигментов зависит окраска красных водорослей – от светло-розовой до красной и темно-фиолетово-красной, иногда – желтоватую, оливково- или синева-зеленую (стальную).

Запасные питательные вещества – масло и особый полисахарид, более близкий к гликогену, чем к крахмалу, называемый багрянковым крахмалом. Он откладывается вне связи с хроматофором, в цитоплазме; окрашивается йодом в винно-красный цвет.

Способы размножения. Жгутиковые стадии отсутствуют. Вегетативное размножение для красных водорослей нетипично. Оторванные участки тела большей частью погибают. При бесполом размножении образуются неподвижные споры. Споры возникают внутри спорангия - по одной (моноспоры), по четыре (тетраспоры) или по несколько (полиспоры). Половой процесс – оогамный. Мужские половые орга-

ны - антеридии - развиваются из конечных клеток нитей или из поверхностных коровых клеток. Антеридий одноклеточен, где образуется по одной мужской гамете – спермации. Оогоний, называемый *карпогоном*, представляет собой крупную клетку, имеет нижнюю расширенную (брюшную) часть, где находится ядро и верхнюю нитевидновытянутую – *трихогину*. Спермаций, пассивно переносимый водой, встречаясь с трихогиной, прилипает к ней, и его содержимое переливается внутрь карпогона через отверстие, возникающее в оболочке трихогины. Спермаций достигает брюшной части карпогона, где и осуществляется оплодотворение.

4. Классификация красных водорослей

Красные водоросли делят на два класса: бангиевые (*Bangiophyceae*) и флоридеи (*Florideophyceae*).

Класс Бангиевые – *Bangiophyceae*

Клетки со звездчатым хроматофором и периноидом. Карпогон без трихогины, после оплодотворения содержимое карпогона непосредственно делится с образованием карпоспор. Бесполое размножение – моноспорами.

Порядок бангиевые – *Bangiales*

К порядку относятся примитивные красные водоросли. Талломы нитчатые. Рост интеркалярный.

Род **порфира** (*Porphyra*). Виды этого рода обитают в морях. Взрослое растение представляет плоскую однослойную, прикрепленную к субстрату листовидную пластину, достигающую в длину 50 см (редко более) и имеющую овальное очертание.

При бесполом размножении в вегетативных клетках образуются моноспоры – по одной в каждой клетке. Они голые, выходят наружу и прорастают в новые растения. Карпогоны и антеридии образуются на одном и том же растении из вегетативных клеток. После оплодотворения зигота делится на

некоторое число карпоспор. Карпоспоры прорастают в небольшие нитчатые талломы, образующие на раковине моллюсков красные пятна. Они освобождаются в виде голых, не покрытых оболочками клеток, способных к слабому амёбидному движению. В этом состоянии водоросль образует моноспоры двоякого рода: диплоидные (митоспоры), прорастающие в новые нити, и гаплоидные (мейоспоры), прорастающие в листовидные талломы порфиры.

Класс Флоридеи – *Florideophyceae*

Клетки с большей частью с перитальным хроматофором без пиреноидов. Карпогон с трихогиной. Бесполое размножение – тетраспорами.

Порядок немалиновые – *Nemalionales*

Для представителей характерно отсутствие ауксиллярных клеток, гонимобласты развиваются из оплодотворенного карпогона или из его дочерней клетки. Виды порядка живут в морях, но встречаются и в пресных водоемах.

Род **батрахоспермум** (*Batrachospermum*). Талломы имеют вид нежных кустика 10-20 см длины, оливково-зеленого или синевато-зеленого цвета. Кустики состоят из ветвящихся нитей как бы бусы, нанизанные на нитку. На ассимиляторах образуются карпогоны и антеридии. После оплодотворения ядро зиготы делится митотически. Получившиеся диплоидные ядра входят в выросты брюшка карпогона, которые, несколько вырастая в длину, становятся ветвящимися однорядными клеточными нитями. Совокупность этих нитей представляет маленькое растение – новое, уже диплоидное поколение цикла развития, живущее на гаметофите, т. е. карпоспорофит. Его периферические клетки становятся спорангиями, производящими каждый по одной диплоидной споре – карпоспоре. Последняя и дает начало третьему поколению батрахоспермума – особи, имеющей вид неправильно ветвящихся нитей, частично стелющихся по субстрату, диплоидная *Chantransia* – *шантрансия-стадия*, служит протонемой

для развивающегося прямо от нее вертикального гаплоидного таллома (из гаплоидных клеток, возникающих в итоге мейоза, формируется новый гаметофит).

Порядок криптонемиевые – Cryptonemiales

В семействе кораллиновых (*Corallinaceae*) в оболочках клеток обильно отлагаются углекислый кальций и углекислый магний. Кораллина (*Corallina*) имеет вид ветвистых кустиков: в сочленениях веточек нет отложения солей, благодаря чему водоросль обладает некоторой гибкостью и поэтому может расти в местах сильного прибоя. Некоторые виды родов литотамниона (*Lithothamnion*) и литофиллюма (*Lithophyllum*) имеют форму кораллоидных кустиков или как бы окаменелых клубней; они вместе с кораллами участвуют в образовании коралловых рифов в тропических морях.

Порядок керамиевые – Ceramiales

Род **каллитамнион** (*Callithamnion*). Обычный в Черном море, образует изящные кустики ярко-розового цвета до 10 см высоты, стоящие из однорядных, сильно разветвленных нитей.

5. Значение бурых и красных водорослей

Многие крупные виды водорослей широко используются на корм скоту и на удобрение полей (богаты калием). Некоторые виды ламинарий (так называемая *морская катуста*), алария (*Alaria esculenta*) и другие используются в пищу. Кроме пищевого, они имеют и диетическое значение, так как богатый йодом. Количество этого элемента в морской воде составляет десятые доли процента, в теле же ламинарий концентрация йода достигает 0,3%, т.е. повышается примерно в 1000 раз. Это делает возможным добывание йода из морских водорослей в промышленных масштабах. В значительных количествах ламинариевые используются для получения альгина, который обладает высокой клеящей способностью и

применяется в промышленности. Все морские красные водоросли входят в состав бентоса. Большинство видов встречается в теплых морях. Красные водоросли могут расти на довольно значительной глубине, так как красный пигмент их участвует в фотосинтезе, используя, зеленые, голубые и синие лучи солнечного спектра, проникающие в воду гораздо глубже красных.

Многие красные водоросли находят практическое применение. В странах Восточной Азии, на Гавайских и других островах, ряд видов употребляют в пищу. Порфиру (*Porphyra*) даже разводят в Японии. Из видов гелидиума (*Celidium*), грацилярии (*Gracilaria*), а из анфельции (*Anfelta*) получают агар-агар, широко применяемый для изготовления твердых питательных сред в микробиологической практике, а также в пищевой, в особенности в кондитерской промышленности. Из филлофоры (*Phyllophora*), которая в Черном море занимает на глубине 30-60 м около 10 000 км², добывают йод.

Лекция VII. ЦАРСТВО ГРИБЫ (MYCETALIA). ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ, ИЛИ МИКСОМИЦЕТЫ (МУХОМУСОТА)

1. Общая характеристика грибов

В девонский период палеозойской эры появились новые гетеротрофные организмы – грибы. Они относятся к бесхлорофильным низшим организмам, объединяющим до 100 000 видов, от мелких микроскопических до великанов (трутовики, дождевики и другие). В системе органического мира они занимают особое положение между растениями и животными, что позволило их выделить в самостоятельное царство fungi (грибы). Они лишены хлорофилла и поэтому требуют

для питания готовое органическое вещество (т.е. являются гетеротрофами).

Сочетают в себе признаки растений и животных:

а) признаки животных – наличие в обмене мочевины в оболочке клеток – хитина, запасного продукта гликогена, а не крахмала;

б) признаки растений – клеточная стенка, способ питания (всасывания, а не заглатывания пищи), неограниченный рост.

Грибы имеют полифилетическое происхождение: их группы произошли независимо от разных бесцветных жгутиковых или теряющих жгутики амeboидных флагеллят. Для некоторых грибов предполагается происхождение от водорослей.

Грибы распространены широко, во всех географических зонах. Хорошо развиваются в лесах, на полях, в почве, в воде, на стенах домов и в организме других растений и животных. Поселяются на мертвых остатках растений и животных – это сапрофиты питающиеся готовыми органическими веществами живых организмов, – за это их называют паразитами. Гетеротрофность – характерная особенность грибов, определившая основные черты их строения. Готовые органические вещества поступают в клетки путем осмоса, поэтому у них развивается большая поглощающая поверхность.

Продолжительность жизни грибов от нескольких дней до нескольких лет. Нахождение грибов из года в год на одном месте объясняется долговечностью мицелия. Велико так же разнообразие в строении и размерах грибов (дрожжевой грибок состоит из одной клетки микроскопических размеров, а трутовик – его мицелий пронизывает ствол дерева от основания до вершины). Все грибы нуждаются во влаге и тепле. Оптимальная температура для большинства 20-25 градусов. Свет им не нужен.

По способу питания различают 3 основные группы.

1. Паразитные – на первых порах стимулируют рост хозяина (мучнистая роса, ржавичные грибы, синхитрия). Паразитируют на растениях (10000 видов), реже на животных (300 видов).
2. Сапрофиты – составляют 3/4 всех грибов, живут в основном на растениях.
3. Грибы-симбионты – связаны с высшими растениями: лишайники, микориза (сожительство гриба с корнями высших растений) открыта в 1871 г. Ф.М. Каменским.

2. Строение вегетативного тела

Вегетативное тело грибов представляет собой *мицелий*, состоящий из ветвящихся нитей – *гиф* с апикальным (верхушечным) ростом и боковым ветвлением. Толщина их не превышает 5-6 мкм. Мицелий пронизывает субстрат и всей поверхностью поглощает из него питательные вещества (субстратный мицелий), а также располагается на его поверхности и может подниматься над субстратом (поверхностный и воздушный мицелий). На воздушном мицелии обычно образуются органы размножения. Окраска мицелия связана с отложением пигмента в клеточных оболочках. Она может быть белой, если гифы бесцветные, а может приобретать разные оттенки – розоватый, зеленоватый, бурый, черный.

У низших грибов различают *неклеточный, или ценоцитический мицелий*, лишенный перегородок и представляющий как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер. Такой мицелий характерен для представителей отделов хитридиомицеты, оомицеты, гифохитридиомицеты, зигомицеты. У высших грибов *клеточный или септированный мицелий*, раз-

деленный перегородками – *септами* на отдельные клетки, содержащие от одного до многих ядер. Он характерен для отделов аскомицеты, базидиомицеты, дейтеромицеты.

У некоторых грибов, например дрожжей, вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками. Если такие почкующиеся клетки не расходятся, образуется *псевдомицелий*.

У грибов иногда можно наблюдать дифференцировку гиф мицелия. Отдельные гифы в результате приспособления к выполнению определенных функций несколько изменяют свой внешний вид.

Столоны, ризоиды, анастомозы, пряжки, гаустории, тяжи, ризоморфы, склероции.

У некоторых мукоровых грибов можно обнаружить дугообразные гифы, которые называются *столонами*, с помощью которых гриб быстро распространяется по субстрату. Столоны прикрепляются к субстрату ризоидами. *Ризоиды* – это пучок коротких разветвленных гиф, напоминающих по внешнему виду корни. Однако служат они только для прикрепления к субстрату и развиваются как реакция на соприкосновение с твердым телом. Как только столон перебросился и соприкоснулся с субстратом, то сразу возникают ризоиды. Такую картину можно наблюдать у *Rhizopus nigricans*. При обильном ветвлении гиф мицелия могут расти по направлению друг к другу, и в местах соприкосновения нередко сливаются с образованием мостиков, которые носят название – *анастомозы*. При обильном развитии анастомозов мицелий принимает вид сеточки. Чаще всего анастомозы развиваются при недостатке питания. Их назначение следующие: через них происходит обмен веществ, переливаются ядра из клетки одной гифы в клетку другой, что приводит к половому процессу у некоторых групп грибов, мостики служат для скрепления гиф мицелия. В ряде случаев гиф мицелия снабжены *пряжками*. Это маленькие клетки, лежащие сбоку гифы про-

тив поперечных перегородок. Возникают пряжки следующим образом. На многоклеточной гифе образуется боковой вырост, который тотчас же погибает к основанию клетки и вновь с ней сливается. Пряжка затем отделяется перегородками и становится слепым протоком. Такие пряжки встречаются у базидиальных грибов и служат систематическим признаком, устанавливающим принадлежность к этой группе грибов.

Гаустории представляют собой своеобразные органы питания и встречаются исключительно у грибов – паразитов (мучнисторосянных, ржавчинных, переноспоровых и др.). Например, у мучнисторосяных грибов, имеющих поверхностный мицелий, гаустории развиваются следующим образом: аппресорий, прикрепляясь к клетке растения-хозяина, выделяет особые ферменты, которые разрыхляют кутикулу, и через эти участки от основания аппресориев выходит росток, который внедряется в полость клетки растения-хозяина. В гаусторию проникает ядро. Питание паразитного гриба осуществляется только через гаустории, которые извлекают из клетки питательные вещества осмотическим путем.

У грибов в качестве более сложного и специализированного сплетения грибницы следует указать *шнуры*, или *тяжи*. Они состоят из параллельно расположенных гиф мицелия. Наблюдается либо срастание гиф вегетативного мицелия, либо скрепление этих гиф с помощью коротких анастомозов. Толстостенные гифы с узким просветом и сильно утолщенными оболочками придают шнуру прочность. Гифы с широким просветом служат для продвижения воды, у таких гиф нет поперечных перегородок, они растворены, иногда вместо них сохраняются небольшие бугорки.

Шнуры, сходные с корнями высших растений, носят название *ризоморфы*. Развиваются в почве и простираются на большие расстояния. Ризоморфы состоят из вегетативных гиф, располагающихся параллельно, выполняющие прово-

дящие функции. Они известны у опенка осеннего. Гифы их наружных слоев имеют утолщенные, часто темноокрашенные стенки и выполняют защитную функцию, а внутренние гифы – проводящую.

Другой тип видоизменений мицелия представляют широко распространенные у грибов *склероции* – плотные переплетения мицелия, служащие для перенесения неблагоприятных условий. Клетки склероциев богаты запасными веществами. Часто склероции дифференцированы на кору – наружные слои клеток, обычно темноокрашенных и толстостенных, и внутреннюю часть, состоящую из тонкостенных светлоокрашенных клеток. При формировании плодовых тел и некоторых вегетативных структур гифы грибов плотно переплетаются, образуя ложную ткань – *плектенхиму*.

3. Строение грибной клетки

Грибная клетка состоит из оболочки, цитоплазмы с цитоплазматической мембраной, ЭПС, митохондрий, рибосом, включений, вакуолей и ядра. Грибная клетка покрыта жесткой *оболочкой*, она отсутствует у зооспор у клеток некоторых низших грибов. В состав оболочки входит 80-90% полисахаридов, связанных с белками и липидами. Скелетные структуры состоят из хитина и целлюлозы. *Хитин* – азотсодержащее, не растворимое в крепких растворах щелочей вещество. Он составляет у некоторых грибов до 60% сухой массы оболочки. Это вещество является также основным компонентом оболочки наружных покровов насекомых и некоторых ракообразных и оболочки клеток некоторых синезеленых и зеленых (хлорелла) водорослей. Наружный слой состоит из глюканов. Состав клеточной оболочки у одного вида гриба зависит от роста, он неодинаков в оболочках мицелия, спорангиеносцев, спор. На поверхности клеточной оболочки и цитоплазматической мембраны локализованы фер-

менты. Клеточная оболочка осуществляет у грибов многочисленные функции, среди них всасывающая (активное всасывание питательных веществ из субстрата), структурная (придает форму клеткам гиф и органам гриба). В структурной связи с плазмалеммой и клеточной оболочкой находятся ломасомы. *Ломасомы* – слой электронно-прозрачных структур, располагаются между клеточной оболочкой и цитоплазматической мембраной, обнаружены практически у всех грибов. Функция их до конца не выяснена. *Цитоплазма* представляет собой коллоидную среду, содержащую структурные белки, ферменты, аминокислоты, углеводы, липиды и др. вещества, а также органоиды. *Ядро* округлой или удлинённой формы, окружено двойной мембраной, имеет ядрышко. Клетка может содержать одно или множество ядер. Некоторые примитивные черты организации ядерного аппарата у грибов позволили высказать предположение о том, что грибная клетка – наиболее примитивная и древняя из клеток всех ныне живущих эукариот. Более того, по ряду признаков, она является промежуточной между прокариотической и эукариотической, т.е. мезокариотической. Специфическими особенностями ядер грибов являются очень небольшой размер генома (малое количество ДНК на ядро) и слабое его варьирование у разных представителей грибов. Ядро грибов почти всегда лишено конденсированного хроматина. Примитивным признаком ядер грибов является их поведение при делении: сохранение ядерной оболочки (закрытые митоз и мейоз), деление ядра перетяжкой, сохранение ядрышка при митозе, частое отсутствие метафазной пластинки хромосом или вообще отсутствие конденсации хромосом при делении ядра, небольшое число микротрубочек веретена. При миграции ядер из одной клетки в другую создаются неодинаковые условия для их взаимосвязей с цитоплазмой для процессов метаболизма. Это, в свою очередь, является одной из причин проявления значительной изменчивости грибов. Одной из

особенностей ядерного аппарата грибов является наличие стадии дикариона – спаренных ядер в клетке после слияния их цитоплазмы. **Вакуоли** – структуры округлой, реже – неправильной формы, которые выполняют функции депо для отложения запасных веществ или же токсических продуктов метаболизма. **ЭПС** представлена системой разветвленных в цитоплазме и связанных между собой канальцев, цистерн, полостей, выполняющих функцию внутриклеточной и межклеточной транспортной сети для метаболитов. **Аппарат Гольджи** представлен диктиосомами различных размеров, от которых отшнуровываются лизосомы. **Лизосомы** имеют вид пузырьков, окруженных однослойной мембраной и заполненные протеазами, которые способны аккумулировать вредные для клетки промежуточные продукты метаболизма. **Митохондрии** – эллипсоидные структуры, постоянно меняющие свое положение в клетке, покрытые одно- или двухслойной мембраной, с внутренними выростами – кристами. Содержат множество ферментов и собственную ДНК. Являются генераторами энергии в клетке. **Рибосомы** – имеют вид маленьких округлых телец и принимают участие в синтезе белка. **Включения.** Основное запасное вещество грибной клетки – гликоген, который равномерно распределен в цитоплазме в виде мелких гранул. Растущие верхушки гиф лишены гликогена. Липиды и жирные вещества (вазелин, жирные кислоты) содержатся в клетке в виде капелек, называемых **липосомами**. В клетках гиф и мицелия могут накапливаться и другие метаболиты (рибофлавин, полифосфаты, пигменты и др.). Подвижные клетки грибов (зооспоры и гаметы) снабжены **жгутиками**. Строение их типично для эукариот, по схеме «9+2». Жгутики грибов бывают двух видов: бичевидные гладкие и перистые.

4. Размножение: вегетативное, бесполое, половое, гетерокариоз, парасексуальный процесс

Грибы размножаются вегетативным, бесполом и половым путем:

а) вегетативное размножение может происходить частями мицелия, почкованием и др.;

б) бесполое размножение осуществляется с помощью спор или зооспор (у водных особей);

в) половое размножение состоит в слиянии мужских и женских половых гамет, в результате чего возникает зигота.

Формы полового процесса у грибов разнообразны.

Гаметогамия – слияние гамет, образующихся в гаметагиях, - часто наблюдается у низших грибов. Гаметогамия может быть изогамной (слияние морфологически не различающихся гамет) или гетерогамной (слияние гамет, различающихся по размерам). При оогамном половом процессе крупные неподвижные яйцеклетки, формирующиеся в оогониях, оплодотворяются мелкими подвижными сперматозоидами, развивающимися в антеридиях.

Соматогамный половой процесс, или **соматогамия** характерна для базидиомицетов. Гаметы и половые клетки отсутствуют, а сливаются обычные соматические клетки мицелия. **Гаметангиогамия**, характерная для зигомицетов и аскомицетов. Она состоит в слиянии двух специализированных половых структур, не дифференцированных на гаметы.

Для многих грибов из разных классов известно явление – **гетерокариоза** – содержание в мицелии генетически различных ядер. В процессе развития такого гетерокариотического мицелия число ядер разного типа может варьировать, обеспечивая адаптацию гриба к изменяющимся условиям среды. В гетерокариотическом мицелии иногда ядра могут сливаться, а при митотическом делении таких диплоидных ядер может наблюдаться рекомбинация. Процесс рекомбинации та-

кого типа был назван *парасексуальным процессом*. Он состоит из несколько этапов: слияние ядер гетерокариона и образование диплоидного гетерозиготного ядра; размножение таких гетерозиготных ядер в мицелии; митотическая рекомбинация во время размножения диплоидных ядер; вегетативная гаплоидизация диплоидных ядер в результате утраты ими хромосом. Парасексуальный процесс известен у многих грибов.

Характер смены ядерных фаз в цикле развития грибов может быть различен. У одних – *гаплогбионта* – редукционное деление диплоидного ядра происходит при прорастании зиготы. У других – *диплогбионотов* – вся жизнь происходит в диплоидной фазе, а диплоидное ядро редукционно делится только перед образованием гамет.

Грибы размножаются интенсивно (одна особь дает десятки тысяч, миллионы и даже сотни миллионов спор). В течение вегетации некоторые могут дать несколько поколений. В 1 г огородной почвы можно найти до 100000 спор и других зачатков грибов.

5. Классификация грибов. Отдел Миксомицеты, или Слизевики (общая характеристика, цикл развития, классификация, представители)

Подразделение грибов на классы основано на использовании комплекса признаков. Согласно современными представлениями о филогении грибов выделены следующие классы грибов: хитридиомицеты – *Chytridiomycetes*, гифохитридиомицеты – *Hyphochytridiomycetes*, оомицеты – *Oomycetes*, зигомицеты – *Zygomycetes*, аскомицеты – *Ascomycetes*, базидиомицеты – *Basidiomycetes*, дейтеромицеты, или несовершенные грибы – *Deuteromycetes*.

Отдел Слизевики, или миксомицеты (Mухомycota)

Слизевики, или миксомицеты (греч. муха – слизь, *mykes myketos* – гриб), представляет собой группу своеобразных

организмов, сочетающих в себе признаки животных и грибов. Часть своей жизни проводят в виде отдельных амeboидных или жгутиковых клеток, часть в виде многоядерного плазмодия (вегетативного тела), кроме того, слизевики образуют плодовые тела разнообразной формы. Морфологически вегетативное тело представляет крупную цитоплазматическую массу, содержащую большое количество ядер, внешняя жесткая оболочка отсутствует. Форма и размеры варьируют. Например, у фулиго, или слизевика многоголового, поперечные размеры превышают 25 см (у некоторых могут в диаметре достигать 1 м, у других менее 1 мм). Большинство слизевиков являются сапрофитами, необходимые вещества их плазмодии поглощают из окружающей среды через всю поверхность. Вегетативная стадия слизевиков тяготеет к сырým и темным местам, заселяя упавшие деревья, гнилые пни или развивается под опавшей листвой. Среди слизевиков имеются паразиты высших растений, некоторые из них вызывают заболевания культурных растений, например килу капусты. Происхождение слизевиков неясно, полагают, что сапрофитные формы самостоятельно возникли от животных жгутиконосцев в процессе приспособления к наземному существованию. Всего насчитывается 500 видов.

Отдел включает следующие классы, различающиеся по степени организации и особенностям циклов развития своих представителей: протостелиевые (*Protosteliomycetes*), миксогастровые, или собственно слизевики (*Myxogasteromycetes*), плазмодифоровые (*Plasmodiophoromycetes*), акразиевые, или клеточные слизевики (*Acrasiomycetes*).

Класс Протостелиевые – Protosteliomycetes

Представители класса выделены из отмершей древесины, коры деревьев, из почвы, особенно богатой гумусом, из навоза, из покровов отмерших, но не отделившихся плодов (коробочек, стручков, ягод и т.п.). Большинство представителей относительно просты по морфологии и характеризуются

ся микроскопически малыми размерами вегетативных тел – амебоидов. Лишь у немногих вегетативное тело представляет собой многоядерный сетчатый плазмодий.

Из амёб образуются плодовые тела – спорокарпы непосредственно на субстрате, а у других – на рожкообразных выростах. Они представляют собой сидящую на тонкой ножке головку с одной, двумя или большим числом спор. Зрелая головка отделяется от ножки, и в подходящих условиях споры освобождаются и прорастают четырьмя – восьмью одноядерными подвижными клетками – зооспорами, превращающимися в амёбоиды, или непосредственно амёбоидами, с которых начинается новый цикл. Наиболее широко известный представитель – церациомикса кустарничковая (*Ceratiomyxa fruticulosa*).

Класс Миксогастровые, или Собственно слизевики – Mucogasteromycetes

Крупный центральный класс насчитывает более 400 видов, обитающих в лесах в глубине гнилых пней, под корой разлагающихся колод, под опавшими перегнивающими листьями. Вегетативное тело – многоядерный плазмодий. Он передвигается от света. Питается плазмодий растворенными органическими веществами. После периода вегетативного роста плазмодий выползает на поверхность субстрата. При этом он может быть бесцветным, желтым, красноватым, синеватым и другими цветами. Затем наступает формирование плодовых тел – спорокарпов, где перед образованием спор происходит редукционное деление. Спорокарпы покрыты толстой стенкой, содержащей целлюлозу. В них кроме спор бывают капиллиций в виде тонких нитей – разрыхляют споровую массу и рассеивают ее после созревания.

Клеточная стенка споры при поглощении воды набухает и разрывается. При этом наружу выходят клетки, несущие жгутики (зооспоры) или амёбообразные клетки. Зооспора закруглена сзади и вогнута спереди, где выходят два нерав-

новеликих гладких жгутика. Эти подвижные клетки поглощают пищу наподобие амёбы. Пищей служат в основном бактериальные клетки. После нескольких делений зооспоры теряют жгутики и становятся округлыми, превращаясь в миксамёб, которые увеличиваются в размере и еще несколько раз делятся. Споры могут непосредственно прорасти миксамёбами. Зооспоры и миксамёбы сливаются попарно со слиянием ядер, образуется зигота. Зигота продолжает свое существование как голая амёбоидная клетка, которая поглощает и увеличивается в размере, при этом рост сопровождается митотическим делением ядра. Так возникает плазмодий. Зигота или маленькие плазмодии могут сливаться с другими зиготами или плазмодиями, но уже без слияния ядер. Представители этого класса – обитатели почвы, навоза, гниющей древесины, гниющих плодовых тел шляпочных грибов.

Класс Плазмодифоровые – Plasmodiophoromycetes

Плазмодифоровые – внутриклеточные паразиты цветковых растений, обычно вызывающие у них местные разрастания или опухоли пораженных мест. Некоторые виды заражают пресноводные водоросли (например, виды рода *Vaucheria*), водные оомицеты (например, виды рода *Saprolegnia*, *Pythium*), а также водные беспозвоночные. Плазмодифоровые образуют многоядерные, лишённые жесткой клеточной стенки плазмодии. Однако, вегетативное тело способно к амёбообразному движению и активному захвату пищи – оно существует только целиком в клетках или гифах своих хозяев. Споры развиваются из плазмодия прямо внутри клетки хозяина.

Класс Акразиевые, или Клеточные слизевики – Acrasiomycetes

Представители класса, небольшого по числу видов (несколько более двух десятков), обитают на гниющих растительных остатках, на навозе, в почве. Вегетативная стадия представлена свободноживущими одноядерными амёбами,

питающимися фаготрофно и размножающимися делением. По исчерпанию запасов пищи амёбы сползаются, но полностью не сливаются, образуя псевдоплазмодий. У многих представителей псевдоплазмодий перемещается, постепенно формируя спороношение в виде головки спор, сидящей на ножке. Из спор снова выходят амёбы. Наиболее известный представитель – диктиостелиум (*Dictyostelium discoideum*).

Лекция VIII. ОТДЕЛЫ ХИТРИДИОМИЦЕТЫ (CHYTRIDIOMYCOTA), ООМИЦЕТЫ (OOMYCOTA), ЗИГОМИЦЕТЫ (ZYGOMYCOTA)

1. Класс Хитридиевые (строение, размножение, жизненный цикл основных представителей)

Класс Хитридиомицеты – Chytridiomycetes

Представители класса связаны с водной средой. Паразитируют на водорослях, других водных грибах, водных высших растениях, беспозвоночных животных, высших наземных растениях, во влажной почве. Меньшая часть ведет сапротрофный образ жизни, поселяясь на ветвях, листьях, плодах.

Вегетативное тело многих внутриклеточных форм в виде голой плазменной массы. Он всей поверхностью впитывает питательные вещества из клетки хозяина. Высокоорганизованные формы характеризуются дифференциацией вегетативного тела (имеется зачаточный ризомицелий, отходящие от основной клетки.) Ризомицелий не имеет ядер, служит для прикрепления к субстрату и поглощения из него пищи. У более организованных паразитных грибов вегетативное тело представлено ветвящимся ризомицелием, или системой гиф, которые захватывают несколько клеток хозяина.

Основа клеточной стенки хитридиевых грибов – хитин (до 60% всего состава).

Бесполое размножение осуществляется зооспорами с 1 жгутиком, прикрепленного сзади. Зооспоры образуются в зооспорангиях. Половое воспроизведение разнообразно: зооспоры функционируют как гаметы (у одних грибов), сливаются сами особи (хологамия), сливаются одинаковые гаметы (изогамия), разные гаметы (гетерогамия), сливается яйцеклетка и сперматозоид (оогамия). Гаметы образуются в гаметангиях. Зигота превращается в клетку – цисту, одета толстой оболочкой. Большинство хитридиевых гаплоидны, в вегетативном состоянии, диплоидна – зигота. Многие хитридиевые вызывают массовые заболевания грибов. В классе три порядка:

Порядок хитридиевые – Chytridiales

Объединяет 80 родов, 400 видов. Большинство представителей – паразиты водных, реже наземных растений, развиваются на водных беспозвоночных животных или сапротрофно на растительных и животных остатках в воде или во влажной почве.

Вегетативное тело в виде голой плазменной массы или овальной, округлой, цилиндрической клетки, одетой оболочкой, от которой отходит более или менее развитый ризомицелий. В оболочке имеется хитин, целлюлоза.

Бесполое размножение при помощи зооспор. Кроме зооспорангиев известны прочные толстостенные образования. Они хорошо переносят неблагоприятные условия внешней среды, например высыхание, и прорастают после периода покоя такими же зооспорами, как и зооспорами бесполого размножения и называются покоящимися спорангиями, или цистами.

Цикл развития ольпидиума, паразитирующего на горошке.

Зооспора с 1 одним гладким жгутиком на заднем конце, попав на растение, одевается оболочкой и переливает свое содержимое в эпидермальную клетку хозяина, где превраща-

ется в паразитирующий таллом. Он увеличивается в размерах, становится многоядерным, одевается оболочкой и целиком превращается в зооспорангий. Зооспоры выходят через короткую шейку, прободающую клеточную стенку клетки хозяина. Весь цикл развития занимает 5-10 дней и в течение лета может повторяться неоднократно. При задержке прорастания спорангия зооспоры, выходящие из него, ведут себя как гаметы, после копуляции, зигота в хозяине превращается в цисту, образующую зооспоры следующей весной.

Гриб *Olpidium brassicae* вызывает заболевание рассады капусты, известное под названием «черной ножки». Vegetативное тело в виде голого комочка цитоплазмы располагается внутри клетки хозяина. Это внутриклеточный паразит, питающийся содержимым клетки хозяина. Протопласт сильно разрастается, ядро делится, становится многоядерным. Вокруг комочка образуется оболочка, содержимое внутри грибной клетки распадается на отдельные участки, снабженные одним жгутиком, при помощи которого осуществляется их передвижение. Зооспоры плавают некоторое время, а затем прикрепляются к клетке корня хозяина, переливают в нее содержимое, и весь процесс возобновляется. Здесь вся особь превращается в зооспорангий.

Виды рода **синхитриум** (*Synchytrium endobioticum*) – возбудитель рака картофеля, вызывающий образование на клубнях опухолевидных вздутий. Это внутриклеточный паразит, вегетативное тело которого представлено голым участком цитоплазмы. Опухоли разрастаются, чернеют и затем разрушаются. Под действием паразита клетка эпидермиса разрастается, а соседские клетки усиленно делятся и оболочки их одревесневают. Из таких клеток образуется розетка, в центре которой находится крупная клетка с телом паразита. Она одевается оболочкой и превращается в летнюю цисту, развивающуюся в сорус из 5-9 зооспорангиев, содержащих до 300 зооспор в каждом. Освобождаясь из разрушающейся опухо-

ли, зооспоры снова заражают растения. Это может повторяться много раз в течение лета.

Порядок бластокладиевые – Blastocladales

Бластокладиевые живут в основном в пресных водоемах как сапротрофы на трупах насекомых или на растительных остатках. Некоторые паразитируют на беспозвоночных (на личинках mosкитов, комаров, нематодах) и на водных грибах, водорослях. Таллом варьирует от плазмодияльного до хорошо развитого мицелия. Основу оболочки составляет хитин. Бесполое размножение осуществляется зооспорами с 1 жгутиком. Половой процесс – изогамия, гетерогамия. Прimitивные бластокладиевые целомомицес – облигатный паразит внутренних полостей личинок mosкитов, комаров и т.п., виды рода алломицес – обитают в воде и в почве на остатках растений и трупах животных и широко распространены, хорошо развиваются на жидких и твердых питательных средах.

Порядок моноблефаридовые – Monoblepharidales

Грибы этого порядка развиваются как сапротрофы в чистой пресной воде, на сучьях, ветках, плодах, на трупах насекомых и т.п. В природе появляются весной, осенью, образуют на субстрате нежный пушок сероватого или коричневатого цвета длиной 1-2 мм. Мицелий состоит из тонких ризоидов, внедряющихся в субстрат, и свободных длинных не обильно ветвящихся и не имеющих перегородок гиф, несущих органы размножения. Половой процесс оогамный.

2. Класс Оомицеты (строение таллома, образ жизни и циклы развития сапротеллиевых и пероноспорных грибов)

Класс Оомицеты – Oomycetes

Класс включает большую группу наиболее широкоизвестных водных грибов, обитающих на растительных остатках, трупах животных или паразитов водорослей, других водных

грибов, беспозвоночных животных, амфибий, рыб. Некоторые живут в почве. Наиболее высокоорганизованные – облигатные паразиты высших наземных растений.

Представители бесцветны, имеют хорошо развитый неклеточный мицелий. Жгутиков может быть два или один. Более длинный жгутик перистый, направлен вперед. Гладкий жгутик более короткий, направлен назад.

Вегетативное тело – хорошо развитый мицелий, сложенный из многоядерных, лишенных перегородок гиф с неограниченным верхушечным ростом. Бесполое размножение зооспорами, у немногих – конидиями. Половой процесс оогамный, при котором антеридии не дифференцированы на гаметы.

В состав класса входит несколько порядков, из которых важнейшие – сапролегниевые (*Saprolegniales*), лептомитовые (*Leptomitales*), пероноспорные (*Peronosporales*).

Порядок сапролегниевые – Saprolegniales

Большинство представителей – водные сапротрофы на остатках животных или растений. Некоторые паразитируют на рыбах, беспозвоночных животных, на морских и пресноводных водорослях, на водных грибах, на корнях высших наземных растений.

Вегетативное тело хорошо развито и состоит из ветвящихся толстых свободных гиф и более тонких ризоидов, отходящих от основания и внедряющихся в субстрат. В стенке гиф всегда имеется целлюлоза. На свободных концах гиф развиваются зооспорангии, оогонии и антеридии. Зооспоры хемотаксически привлекаются продуктами разложения белковых субстратов и развиваются там, в мицелий, который через 3-4 дня становится заметным в виде пушка.

Центральное место занимает семейство сапролегниевые. К нему относятся водные грибы с хорошо развитым неклеточным мицелием. Виды поселяются на трупах мелких животных, например насекомых, попавших в воду. Белый мицелий,

покрывающий этих животных, представлен разветвленными неклеточными гифами, на концах которых и формируется зооспорангий. Зооспоры вышедшие из зооспорангия, имеют грушевидную форму и несут два жгутика на переднем конце. Поплавав некоторое время, они останавливаются, одеваются оболочкой и переходят в состояние покоя, а затем прорастают, выпуская почковидную зооспору со жгутиками, прикрепленными сбоку. Эти вторичные зооспоры плавают, дольше, найдя субстрат, они садятся на него, втягивая жгутики, одеваются оболочкой и прорастают в мицелий.

При половом процессе на мицелии развиваются оогонии и антеридии. Первые представляют собой шаровидное вздутие на короткой боковой ветви, отделенное от нее перегородкой. В зрелом состоянии оогонии наполнены темными шаровидными оосферами (яйцеклетками). Отдельный антеридий представляет собой расширенный конец боковой гифы, отделенный перегородкой. Антеридий расположен рядом с оогониями. Обычно несколько антеридиев окружают один оогоний. Через тонкие оплодотворяющие отростки, проходящие через поры в стенке оогония, часть содержимого антеридия с одним ядром переливается в оогоний и оплодотворяет одну оосферу. После оплодотворения развивается ооспора, одевающаяся толстой оболочкой, после периода покоя прорастает, вновь образуется зооспорангии с зооспорами.

Порядок лептомитовые – Leptomitales

Сапротрофы, живущие в пресных водах на растительных остатках (ветвях, плодах). Отличаются от сапролегниевых, строением вегетативного тела, которое имеет вид тонких ветвящихся гиф с перетяжками и ложными перегородками, репродуктивными органами, располагающимися на ножках. Наиболее известный представитель лептомитовых – *Leptomitites lacteus* – очень характерен для сильнозагрязненных Kloачных вод.

Порядок переноспоровые – Perenosporales

Переноспоровые имеют неклеточный мицелий. При бесполом размножении у примитивных – обычно обитателей водной среды – образуются зооспорангии, из которых выходят зооспоры с двумя жгутиками, у более высокоорганизованных – паразитов наземных растений – появляется способность к отрыву зооспорангия целиком, которые могут прорастать не только зооспорами, но и в гифу.

Некоторые виды рода **пителиум** (*Pythium*), паразитируют на корнях сеянцев древесных пород, свеклы, салата, капусты, редиса, огурцов, табака, кукурузы и многих других культурных и дикорастущих растений. Заболевание, вызываемое этим грибом, называется «короедом».

Очень важное практическое значение имеют виды рода **фитофтора** (*Phytophthora*). Для нее характерен хорошо развитый и более толстый мицелий, симподиально ветвящиеся спорангиеносцы, отличающиеся от гиф вегетативного мицелия. Зооспорангии имеют лимоновидную, яйцевидную, шаровидную форму. Они опадают со спорангиеносцев и так распространяются. Зооспоры формируются в зооспорангиях и выходят из него поодиночке или иногда одетые общим пузырьком. В некоторых случаях зооспорангии прорастают гифой. При благоприятных условиях они временно переходят к паразитизму на растениях, которые заражаются грибом обычно через поврежденные места и быстро гибнут под действием его токсинов, а гриб снова может вернуться к сапротрофной жизни в почве. Эти так называемые факультативные паразиты не специализированы как в целом по отношению к растениям-хозяевам, так и по отношению к их органам и тканям. Для других видов характерна более длительная по времени жизнь в качестве паразитов. Они заражают живые ткани через устьица, при этом мицелий распространяется по межклетникам, внедряя в клетки особые ответвления – гаустории, посредством которых гриб питается. Его воздействие

на хозяина становится мягким, постепенным, так возрастает его зависимость от растения-хозяина, а возврат к сапротрофной жизни в почве становится все более невозможным.

Наибольшее значение имеет паразит ботвы и клубней картофеля, листьев и плодов томатов, – картофельный гриб. Мицелий гриба идет по межклетникам, а в клетки внедряет гаустории. Пораженные участки быстро отмирают, и на листьях появляются бурые пятна отмершей ткани. По краю такого пятна заметен беловатый пушок, это скопление спорангиеносцев, или конидиеносцев, высовывающихся из устьиц целыми пучками. Они симподиально ветвятся и несут лимоновидные зооспорангии, которые отваливаются целиком и переносятся на новый лист или с каплями дождя попадают на клубни картофеля. В капле воды прорастают зооспорами, округляются и развивают гифы, проникающие во внутрь листа, или клубень. В сухую погоду прорастают прямо в гифы и по способу прорастания превращаются в конидии. Образование спорангиеносцев, прорастание зооспорангиев и заражение растений происходят ночью или под утро. В дождливую погоду ботва гибнет в течение 7-10 дней. При массовом заражении клубней появляется свинцово-серый цвет, при высокой влажности клубень начинает гнить. Присутствие паразита стимулирует амилазу клубня, и крахмал переходит в сахар. На зараженных клубнях развиваются бактерии и гниль сухая превращается в мокрую.

3. Класс Зигомицеты (особенности морфологии, способы размножения)

Класс Зигомицеты – Zygomycetes

Класс содержит более 500 видов. Почти все представители ведут наземный образ жизни. Среди них есть как сапрофиты в почве, на растительных остатках, на помете животных, так и паразиты грибов, высших растений, насекомых, и других

животных и человека. Мукоровые грибы часто образуют пушистый белый налет на хлебе, варенье, плодах, овощах и семенах во время их хранения.

Зигомицеты обладают хорошо развитым многоядерным, преимущественно неклеточным бесцветным мицелием. В клеточных стенках мицелия содержится хитин и хитозан.

Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорами, одетыми оболочкой или развивающимися внутри особых вместилищ – спорангиев, либо экзогенно на конидиеносцах.

Половой процесс у зигомицетов называется зигогамией, при котором сливается содержимое двух клеток, не дифференцированных на гаметы. У некоторых видов эти клетки принадлежат одному и тому же мицелию (гомоталлические виды), у большинства – к разным мицелиям (гетероталлические виды). У гомоталлических видов сливаются гаметангии, образующиеся на одном мицелии, а у гетероталлических – гаметангии, формирующиеся на разных мицелиях.

В состав класса входит несколько порядков, из которых важнейшие:

Порядок мукоровые – Mucorales

Мукоровые живут сапротрофно в почве, на растительных остатках, на навозе травоядных животных, некоторые паразитируют на растениях, грибах, на животных и человеке. Часто они образуют пушистые плесневые налеты белого и серого цвета на пищевых продуктах растительного происхождения (хлебе, варенье, плодах, овощах), развиваются на семенах при их хранении и т.п.

Мицелий состоит из бесцветных гиф, сильно ветвится и обычно не имеет перегородок, которые появляются у некоторых только при старении. Мицелий развивается в субстрате, пронизывая его, а сверху от гиф вырастают спорангиеносцы, оканчивающиеся спорангиями. В спорангиях в большом количестве формируются споры бесполого размноже-

ния – спорангиоспоры. Половой процесс представляет гаметангиогамия. Началом полового процесса служит столкновение кончиков обычно коротких гиф мицелия, несколько вздувающихся на концах и отделяющихся перегородкой от несущей гифы. Перегородка между образовавшимися конечными клетками исчезает, и они сливаются. Заканчивается половой процесс попарным слиянием ядер. На образовавшейся зиготе остаются участки гиф, отделивших гаметангии. Их называют *подвесками*, *суспензорами*, *зигофорами*. Иногда зигота как бы приподнимается на них. У некоторых мукоровых грибов от подвесков развиваются выросты – придатки, охватывающие зиготу. Зигота после состояния покоя прорастает, образуя, короткую гифу со спорангием на конце. Прорастанию зиготы предшествует редукционное деление диплоидных ядер.

Для семейства мукоровые, характерны многоспоровые спорангии. Когда на верхушке спорангиеносца появляется вздутие – будущий спорангий, оно отделяется от спорангиеносца куполообразной перегородкой, вследствие чего спорангиеносец вдаётся в полость спорангия. Та часть спорангиеносца, которая находится внутри спорангия, называется колонкой и у разных родов и видов семейства имеет неодинаковую форму (шаровидную, грушевидную). Зрелые спорангии не отделяются от спорангиеносца. Споры освобождаются в результате разрушения оболочки спорангия.

Порядок эндогоновые – Endogonales

Представители порядка обитают как сапротрофы в почве, в моховой подстилке или на растительных остатках. Их неклеточный мицелий может образовывать эндотрофную микоризу с корнями многих высших растений, например земляники, яблони, томатов, салата, пшеницы.

Характерно образование особых подземных плодовых тел или спорокарпов. Они развиваются в результате сплетения гиф мицелия и представляют округлые тельца желтоватого

цвета. Внутри них находятся несколько многоспоровых спорангиев без колонки, или зиготы. Наиболее распространенный вид – *Endogone lactiflua*. Половой процесс – гаметогамия. Распространению спор способствуют животные, обитающие в почве.

Порядок энтомофторовые – Entomophthorales

Основную массу составляют паразиты насекомых, некоторые паразитируют на водорослях, на заростках папоротников. Мицелий в зрелом состоянии имеет перегородки или распадается на отдельные клетки – многоядерные или одноядерные.

Для бесполого размножения служат конидии, часто активно отбрасываемые. Половой процесс – зигогамия. Известны виды рода **энтомофтора** (*Entomophthora*), возбудитель заболевания комнатных мух, в природе часто вызывают массовую гибель многих насекомых (тлей, комаров, саранчи, совок).

Филогенетически энтомофторовые грибы примыкают к мукоровым, но представляют отклонившуюся ветвь в эволюции в связи с образом жизни в качестве специализированных паразитов.

Порядок зоопаговые – Zoopagales

Это облигатные хищники на амёбах, нематодах, личинках насекомых, грибах, поэтому источниками зоопаговых могут быть почва, навоз, листовая перегной.

Мицелий очень тонкий, многоядерный, сначала без перегородок, затем многоклеточный. Поверхность гиф клейкая, способствует улавливанию животных – хозяев, вслед, за чем гриб проникает в тело жертвы мицелием, или гаусториями. Бесполое размножение – конидиями. Половое размножение – зигогамия. Наиболее распространенные и известные виды рода **стилопаге** (*Stylopage*) – *S. grandis* и *S. harda* - питаются нематодами.

Лекция IX и X. ОТДЕЛ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ, ИЛИ АСКОМИЦЕТЫ (ASCOMYCOTA)

1. Общая характеристика аскомицетов. Бесполое размножение. Половой процесс и развитие сумок. Плодовые тела

Класс Аскомицеты – Ascomycetes

Аскомицеты, или сумчатые грибы представляют собой класс высших грибов, включающий около 30 000 видов, разнообразных как по строению, так и по образу жизни. Основным признаком аскомицетов – формирование в результате полового процесса сумок, или асков, - замкнутых одноклеточных структур, содержащих определенное число аскоспор, обычно восемь.

Вегетативное тело аскомицетов – разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из одноядерных или многоядерных клеток.

У некоторых низших аскомицетов (дрожжи) настоящего мицелия нет, а вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками, иногда образующими псевдомицелий.

Основным полисахаридным комплексом клеточной стенки сумчатых грибов является хитин.

В цикле развития многих аскомицетов большую роль играет бесполое размножение. Споры бесполого размножения – конидии – образуются на гаплоидном мицелии экзогенно (реже эндогенно) на конидиеносцах разного строения. Конидиеносцы образуются на мицелии одиночно, соединяются в пучки (коремии) или подушечки (спородохии), развиваются плотным слоем на поверхности сплетения гиф (ложка) или внутри шаровидных или грушевидных структур с отверстием на вершине (пикниды).

Конициальные спороношения развиваются в период вегетации грибов у служат для их массового расселения. У аскомицетов-паразитов они образуются на живых растениях, а сумчатые спороношения – после отмирания растения или его частей в конце вегетации или после перезимовки. У некоторых аскомицетов оно преобладает в цикле развития.

Типичный для аскомицетов половой процесс – слияние двух специализированных клеток мицелия, не дифференцированных на гаметы. Такие клетки называют *гаметангиями*, а тип полового процесса *гаметангиогамией*.

У высших аскомицетов наблюдается усложнение гаметангиев. Женский гаметангий состоит из двух частей – *аскогона* и нитевидно вытянутой *трихогины*, мужской гаметангий – *антеридий* – одноклеточный. При слиянии содержимое антеридия по трихогине переходит в аскогон. После *плазмोगамии* гаплоидные ядра разного пола сразу не сливаются, а объединяются попарно, образуя дикарион. Из аскогона вырастают аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Эти гифы ветвятся и разделяются септами на двухядерные клетки. На аскогенных гифах развиваются сумки. Конечная клетка такой гифы загибается крючком, ядра дикариона располагаются в месте перегиба крючка, одно ядро переходит в его кончик, еще одно – в основание. Затем образуются две перегородки, отделяющие одноядерные конечную и базальную клетки крючка. В результате слияние этих клеток восстанавливается дикарион и крючок может формироваться повторно. Средняя двухядерная клетка крючка развивается в сумку. Сумка увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются, диплоидное ядро делится редукционно и митотически и вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры. К моменту созревания аскоспор в цитоплазме происходит превращение гликогена в сахар, тургорное давление в сумке резко возрастает и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние до 10 см и более.

В цикле развития высших аскомицетов чередуются три фазы: длительная – гаплоидная, в течение которой происходит бесполое размножение, непродолжительная – дикариотическая (аскогенные гифы) и очень короткая – диплоидная.

Половой процесс у некоторых аскомицетов может происходить и несколькими иными путями: копуляция гаметангиев, сперматизация, соматогамия.

Типы сумок. По строению и оболочке и функциям сумки аскомицетов делят на две большие группы: *прототуникатные* и *этуникатные*. Прототуникатные сумки имеют тонкую недифференцированную оболочку, которая разрушается или растворяется, пассивно освобождая аскоспоры. Такая сумка служит местом формирования спор, но активно не участвует в их распространении. Этуникатные сумки характеризуются более плотными оболочками, часто со специальными приспособлениями для вскрывания сумок. Они активно участвуют в распространении аскоспор. Строение оболочки этуникатных сумок может быть двух типов. Оболочка унитуникатных сумок тонкая и выглядит однослойной, на вершине сумок обычно имеется апикальный аппарат различного строения, служащий для их вскрывания. Битуникатные сумки имеют двухслойную оболочку, состоящую из жесткого наружного и эластичного внутреннего слоев. При созревании аскоспор наружный слой оболочки разрушается, начиная с вершины, внутренний слой под действием повышенного тургорного давления растягивается, и аскоспоры активно выбрасываются наружу.

У низших аскомицетов сумки образуются непосредственно на мицелии, а у высших – в специальных вместилищах – плодовых телах и аскостромах.

Типы плодовых тел. Различают следующие типы плодовых тел: *клеистотеций* – полностью замкнутое плодовое тело, *перитеций* – полузамкнутое, обычно кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине и *апотеций* – откры-

тое, обычно чашевидное плодовое тело, на верхней стороне которого расположен слой сумок и парафиз.

Настоящие плодовые тела могут развиваться как непосредственно на мицелии, так и на стромах – плотных сплетениях гиф различной формы, размера, консистенции. В отличие от аскостром они имеют собственный перидий, заметный на ранних стадиях развития плодового тела.

Аскострома развивается иначе. Сначала закладывается строма из переплетающихся гиф. В ней образуются аскогоны и происходит половой процесс. Аскогенные гифы и появляющиеся на них сумки раздвигают или разрушают плектенхиму стромы, освобождая в ней полость (локулу). Каждая локула содержит одну или несколько сумок. Строма над локулой разрушается и образуется отверстие, через которое освобождаются аскоспоры. По внешнему виду аскостромы часто похожи на настоящие перитеции, но отличаются от них отсутствием собственного перидия – их оболочкой служит плектенхима стромы. Такие аскостромы называют псевдотециями.

3. Принципы классификации сумчатых грибов.

Жизненные циклы представителей. Особенности строения и размножения. Представители

Систематика аскомицетов основана на отсутствие или наличие плодовых тел и их типа. Класс Аскомицеты (*Ascomycetes*) делят на следующие подклассы:

Подкласс Гемиаскомицеты, или Голосумчатые – *Hemiascomycetidae*

Грибы этой группы не образуют плодовых тел. Их вегетативное тело представлено овальными клетками, размножаю-

щимися почкованием, делением или почкованием, совмещенным с почкованием. Такие грибы называют дрожжами.

Порядок эндомицетовые – *Endomycetales*

Все представители питаются субстратами, богатыми сахарами. В природе эндомицетовые встречаются в истечениях из поврежденных стволов деревьев, в нектаре цветов, на поверхности сочных и сладких плодов и т.д. Большинство эндомицетовых – сапротрофы. Эндомицетовые характеризуются следующими чертами: плодовых тел не имеется, аски образуются прямо на мицелии и развиваются непосредственно из копуляционной клетки, аскогенных гиф нет. Кроме аскоспор, у большинства широко распространено размножение почкованием и оидиями. Для семейства эндомицетовые – *Endomycetaceae* характерно строго фиксированное число аскоспор в сумке (восемь или меньше). К нему относятся сапротрофы, обитающие на субстратах, богатых сахарами. Мицелий состоит из хорошо выраженных гиф, частично распадается на артроспоры или почкуется. Наиболее важными представителями являются *Eremascus fertilis*, *E. magnusii*, *Endomycopsis vernalis* встречающиеся в соке деревьев.

Наиболее распространенная и практически важная группа из порядка эндомицетовые – дрожжи (семейство *Saccharomycetaceae*). Типичного мицелия нет, а есть лишь одиночные клетки, размножающиеся почкованием или делением. Если такие клетки не расходятся, формируется псевдомицелий. Половой процесс – копуляция двух вегетативных клеток. Аскоспоры образуются в сумках, представляющих собой одиночные клетки. Сахаромицеты развиваются сапротрофно на богатых сахарами жидких субстратах (например, на соке, вытекающем из ран на стволах деревьев), на поверхности сочных плодов, в нектаре цветков и др. Некоторые из них обитают в почве и немногие паразитируют на животных и человеке. Представители дрожжевых грибов являются обыч-

но дрожжи – *Saccharomyces ludvigii*, *Saccharomyces cerevisiae*.

Порядок тафриновые – Taphrinales

К этому порядку относятся паразиты на высших растениях, у которых они вызывают различные деформации пораженных органов, курчавость листьев, «ведьмины метла», кармашки плодов, галлообразные вздутия и т.д.

Тафриновые грибы имеют членистый, нитчатый, эндифитный мицелий, состоящий из двухядерных клеток, однолетний или многолетний. Сумки возникают непосредственно на мицелии внутри тканей растения (без плодового тела). Зрелые сумки имеют цилиндрическую форму и выходят на поверхность пораженного органа плотным слоем, образующим светло-серый слой.

Род **тафрина** (*Taphrina*). Мицелий многолетний, зимующий в стеблях, почках, трещинах коры. Тафрина деформирующая (*Taphrina deformans*) вызывает курчавость листьев персика, Тафрина сливовая (*T. pruni*) поражает сливу, вишню, алычу, терн и черемуху, у которых она вызывает образование так называемых «дутых плодов», или кармашков». Весной споры гриба во время цветения заражают завязь плодов, где развивается мицелий. Формирующиеся плоды деформируются, вздуваются.

Подкласс Эуаскомицеты – Euasomycetidae

У эуаскомицетов сумки образуются в настоящих плодовых телах, развивающихся по аскогимениальному типу. Мицелий членистый. Плодовые тела разнообразны по форме и размерам. Многим видам свойственно конидиальное спороношение, а у патогенных видов оно преобладает над сумчатым. Подкласс содержит три группы порядков: плектомицеты, у которых плодовые тела клейстотеции; пиреномицеты – плодовые тела перитеции; дискомицеты – плодовые тела апотеции.

Группа порядков плектомицеты

Порядок эвроциевые – Eurotiales

Эвроциевые грибы образуют замкнутые плодовые тела – клейстотеции со стенкой из более или менее рыхлого переплетения мицелия, в которых беспорядочно расположены, округлые сумки. Аскоспоры освобождаются пассивно.

В жизненном цикле этой группы грибов занимает гаплоидная конидиальная (бесполая) стадия развития, в которой они могут развиваться продолжительное время. Такие виды относят к несовершенным грибам.

Наиболее практическое значение имеют эвроциевые грибы, принадлежащие к родам аспергилл и пеницилл, способным образовывать антибиотики. Большинство видов этих родов обитают, как сапротрофы, преимущественно в верхних слоях почвы. Некоторые образуют налеты плесеней зеленого, сизого, голубоватого цветов на продуктах растительного происхождения: хлебе, варенье, на плодах и овощах, а также на изделиях из кожи, ткани и бумаги. Некоторые видов аспергиллов способны вызывать заболевания дыхательных путей животных и человека. Пенициллы и аспергиллы широко используются в микробиологической промышленности – в производстве органических кислот и антибиотиков.

Септированный, интенсивно разветвленный мицелий аспергилла и пеницилла густо пронизывает субстрат и может образовывать легкий пушок на его поверхности. Поверхностный налет образуется многочисленными конидиеносцами, на которых формируются цепочки спор бесполого размножения – конидий. Конидиеносец аспергилла цилиндрической формы, одноклеточный и на вершине булавовидно или головчато вздутый. На поверхности вздутия располагаются фиалиды, образующие цепочки одноклеточных конидий.

Конидиеносец пеницилла многоклеточный, в верхней части разветвленный в виде кисточки и поэтому его называют кистевиком. Наиболее простые кисточки состоят из одной

мутовки фиалид на вершине конидиеносца. Более сложная кисточка состоит из метул – удлиненных клеток, расположенных на вершине конидиеносца., на каждой из которых в свою очередь располагается мутовка фиалид.

Порядок микроасковые – Microascales

Небольшой порядок объединяет грибы с темноокрашенными перитециями, содержащими беспорядочно расположенные прототуникатные сумки. Сумки развиваются на аскогенных гифах по способу крючка или из аскогенных клеток. Микроасковые развиваются как сапротрофы на разнообразных растительных субстратах или как паразиты высших растений. Наиболее важный род из этого порядка род **цератоцистис** (*Ceratocystis*). К нему относятся такие вредоносные паразиты растений, как цератоцистис вязовый (*Ceratocystis ulmi*) – возбудитель голландской болезни вязов и бахромчатый (*C. fimbriata*), вызывающий черную гниль батат.

Ceratocystis ulmi – вызывает голландскую болезнь вяза, распространенную в Европе и Северной Америке. У пораженных деревьев желтеют листья и усыхают концы ветвей. Весной под корой больных деревьев развиваются черные коремии конидиального спороношения этого гриба – графiumsа вязового. Конидии гриба переносятся жуками в их ходы и вызывают заражение деревьев. Перитеции гриба образуются в трещинах коры и ходах жуков-короедов, но они менее обильны, чем конидиальное спороношение. Конидии, так и аскоспоры гриба погружены в слизь, что облегчает перенос насекомыми.

Группа порядков пиреномицеты

Порядок мучнисторосяные, или эризифовые – Erysiphales

Порядок объединяет эуаскомицеты, образующие клейстотеции, в которых сумки в зрелости располагаются правильными пучками или слоем. Представители – облигатные паразиты высших растений, вызывающие у них заболевания под

названием «мучнистая роса». Белый, позднее темнеющий мицелий грибов находится на поверхности пораженных органов растений. На нем образуются структуры – апрессории, от которых отходят гаустории, проникающие в клетки эпидермиса растения-хозяина. На мицелии через несколько дней после заражения развивается конидиальная стадия – неразветвленные конидиеносцы с цепочками конидий. В это время пораженные органы растений покрыты мучнистым налетом конидий. Конидии распространяются воздушными течениями и заражают новые растения. Сумчатая стадия развивается в конце периода вегетации. На мицелии гриба образуются аскогоны (без трихогины) и антеридии. Содержимое антеридия переходит в аскогон, который делится после этого на ряд клеток, одна из которых содержит дикарион. Эта клетка трансформируется в сумку, или из нее развиваются аскогенные гифы, а на них – сумки. Одновременно формируется перидий клейстотеция. Наружный слой перидия является защитным, внутренний – питательным. Из наружных слоев развиваются придатки различного строения. Сумки созревают только осенью, у некоторых – к весне. Зимующей стадией являются клейстотеции. Аскоспоры из сумок освобождаются активно. Сумки с созревшими аскоспорами набухают и разрывают перидий клейстотеция, аскоспоры разбрасываются во всех направлениях.

Известно около сотни мучнисторосяных грибов, одни паразитируют на растениях: эризифе, левейюла, сферотека, другие на деревьях, кустарниках: подосфера, микросфера, унцинула, филлактиния.

Порядок сферейные – Sphaeriales

Для порядка характерны типичные кувшиновидные перитеции с хорошо развитым перидием, пленчатым, кожистым или твердым. В перитециях содержатся цилиндрические сумки. Перитеции образуются на мицелии поодиночке или

на стромках различного строения. При половом процессе у сферейных наблюдается гаметангиогамия.

Наиболее примитивны виды рода **хетониум** – *Chaetotium*, распространены на растительных остатках, в почве, бумаге, книгах. Перитеции покрыты волосками, оболочка сумок лизируется и зрелый перитеций содержит массу аскоспор, погруженных в слизь, слизь набухает, и аскоспоры выходят из перитеция в слизистом шнуре.

Порядок диапортовые – Diaporthales

Перитеции имеют плотный кожистый перидий и окрашены в бурый или черный цвет. Центр перитеция псевдопаренхиматический, но по мере развития сумок эта псевдопаренхима разрушается. У диапортовых конидиальная стадия образуется на живом растении, а перитеции развиваются после гибели растения или его частей на отмерших листьях, коре и ветвях деревьев и других растительных субстратах. Представители, гломерелла опоясанная – *Glomerella cingulata* – возбудитель горькой гнили плодов яблони и груши, эндотия паразитическая – *Endothia parasitica*, вызывающая рак каштана, возбудители антракноза (сухой гнили) многих растений.

Порядок гипокрейнные – Hypocreales

У грибов этого порядка ткань перитециев и стром мясистая, яркоокрашенная, обычно прозенхиматического строения. Основные рода данного порядка: галонектрия – *Halonectria*, нектрия – *Nectria*, гибберелла – *Gibberella*, гипокрея – *Hypocrea*. Представители этих родов имеют различную строму: подушковидную, поверхностную или реже погруженную, без ножки. Большинство видов – сапрофиты или полусапрофиты и лишь немногие виды имеют патогенные для растений конидиальные стадии.

Представители рода **нектрия** – *Nectria*, имеют хорошо выраженную подушковидную выпуклую мясистую яркоокрашенную строму. Перитеции располагаются в верхней части стромы. Представители рода – сапрофиты или полупара-

зиты на ветвях деревьев, кустарников, иногда на обнаженной древесине. Заслуживает внимание нектрия галлообразующая – *Nectria galligena* – возбудитель обыкновенного рака листовых пород, в цикле которого имеется конидиальная стадия. К этому же роду относится нектария киноварно-красная – *Nectria cinnabarina*, образующая свои конидиальные спороношения – туберкулярия обыкновенная (*Tubercularia vulgaris*), а также и сумчатые, в виде розовато-красных подушечек (стром), на отмирающих ветвях многих плодовых и лесных деревьев.

Порядок спорыньевые, или клавицепсовые – Clavicipitales

Спорыньевые образуют перитеции в хорошо развитых стромках, состоящих только из гиф гриба. Стромки мясистые, светло- или ярко окрашенные, форма разнообразна: от распростертых по субстрату до булавовидных или головчатых, дифференцированных на стерильную ножку и расширенную часть, несущие перитеции. Стромки развиваются на субстрате, или из склероциев, или из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина. Перитеции спорыньевых с тонким или мясистым перидием. Они погружены в стромы, на поверхность выступают только носики перитециев. Сумки длинные, цилиндрические, аскоспоры нитевидные. В цикле развития многих спорыньевых большую роль играет конидиальная стадия.

Большинство представителей порядка спорыньевых – паразиты на цветковых растениях, грибах, членистоногих. Лишь немногие обитают как сапротрофы на почве и древесине.

Виды рода **спорынья** – *Claviceps* – образуют темные склероции различной формы и размеров в завязи растения-хозяина. Из склероциев после перезимовки развиваются головчатые стромы желтого или красноватого цвета с погруженными в них перитециями. Наиболее распространенный и

важный в хозяйственном отношении вид рода – *S. purpurea*. Она паразитирует на многочисленных видах злаков, как культурных, так и дикорастущих (рожь, тимофеевка, пырей, костре и т.д.).

На пораженных спорыньей соцветиях хорошо заметны склероции, имеющие вид рожков черно-фиолетового цвета. Они представляют зимующую стадию гриба. Склероции зимуют в почве, куда они попадают при уборке урожая. Весной склероции прорастают головчатыми стромами. По периферии головок стром образуются перитеции. Из каждого склероция развивается несколько стром, обычно красноватого цвета.

Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. После выбрасывания из перитециев аскоспоры разносятся ветром и попадают на растения. Аскоспоры попадают на рыльце пестика или нектар, прорастают и их ростовые трубки достигают завязи. Через несколько дней после заражения на растениях развивается конидиальная стадия гриба – сфацелия – *Sphacelia*. В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, продуцирующих огромное количество мелких конидий, погруженных в капли «медвяной росы». Медвяная роса имеет неприятный запах и содержит большое количество сахаров. Привлеченные ею насекомые переносят конидии на здоровые растения. Склероции развиваются медленно. Сначала они желтовато-коричневые, затем приобретают серо-фиолетовую или черно-фиолетовую окраску. В пораженных цветках ткани завязи полностью разрушаются и замещаются мицелием гриба.

Развиваясь на культурных злаках, спорынья снижает урожай и ухудшает качества семян. Спорынья – токсический гриб. Алкалоиды спорыньи способны вызывать сокращение гладкой мускулатуры и сосудов и действовать на нервную систему. Алкалоиды спорыньи применяют в современной

медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний.

Порядок лабульбениевые – Laboulbeniales

К этому порядку относятся облигатные паразиты наружных покровов насекомых и клещей. Вегетативное тело представляет рецептакул, тканевого строения. Рецептакул имеет ножку, которой прикрепляется к покрову насекомого, а также придатки, на которых развиваются антеридии. В антеридиях образуются сперматии. Женский половой орган состоит из трех клеток – вытянутой трихогины, центральной трихофорной клетки и карпогенной клетки, аскогона. Половой процесс – сперматизация. После оплодотворения аскогон делится на три клетки. Центральная из них двухъядерна и образует четыре аскогенные клетки. Из их выростов развиваются сумки. Перитеции мелкие, аскоспоры имеют игольчатую форму.

Группа порядков Дискомицеты

Дискомицеты характеризуются тем, что их сумчатые плодовые тела – апотеции открытые, со свободно расположенным гимением. Дискомицеты связаны довольно постепенными переходами с пиреномицетами, и они объединяют следующие порядки: гелоциевые, фацидиевые, пецициевые, трюфелевые.

Порядок гелоциевые – Helotiales

Из гелоциевых – *Helotiales* известны многочисленные паразиты растений, вызывающие такие заболевания, как плодовая гниль яблок и груш (монилиния фруктовая – *Monilinia fructigena*), белая гниль растений (склеротиния склероциорум – *Sclerotinia sclerotiorum*), серая гниль растений (ботриния Фукеля – *Botryotinia fuckeliana*), рак лиственницы (лахнеллуала Уилкомма – *Lachnellula willkommii*).

Порядок фацидиевые – Phacidiales

Из дискомицетов большое практическое значение имеет порядок фацидиевых – *Phacidiales*. Грибы этого порядка об-

разуют черные апотеции, погруженные в ткани или в стromу, раскрывающиеся узкой щелью или лопастями. Важное практическое значение имеют роды: *Lophodermium* (представитель – *L. pinastri* – возбудитель болезни хвои сосны – шютте), *Ritidisma* (представитель – *R. acerinum* вызывает черную пятнистость листьев клена).

Порядок пецициевые – Pezizales

Для порядка пецициевые – *Pezizales* характерны оперкуютые сумки, открывающиеся на вершине крышечкой. Плодовые тела – апотеции от 1 мм до 10 см. Апотеции имеют мясистую, реже студенистую или кожистую консистенцию, окраска разнообразна: от яркой, оранжевой или красной до коричневой или черной. Пецициевые, сапротрофы, лишь немногие паразиты растений. Для рода **пецица** – *Peziza* характерны блюдцевидные или чашевидные апотеции, размером от 1-5 см, бурого или коричневого цвета, снаружи гладкие или мучнистые. Представители встречаются в лесах на влажной почве, на старых кострищах.

У видов рода пецициевых – алеврия (*Aleuria*) имеет апотеции типичной блюдцевидной формы, ярко-оранжевой окраски. Они развиваются группами на сырой земле в смешанных и лиственных лесах, на влажных лугах, в садах.

Представители семейства аскоболовых – *Ascobolaceae* – капрофилы. Их плодовые тела образуются на экскрементах животных, а выброшенные из них споры попадают на траву, которая поедается животными.

К пецициевым относятся дискомицеты с нетипичным моршеллоидными и гелвеллоидными апотециями, состоящими из стерильной ножки и лопастной шляпки. К ней принадлежат, например сморчки и строчки.

У видов рода **сморчок** *Morchella*, апотеции крупные, не менее 6-10 см высотой, мясистые, четко разграничены на ножку и шляпку. Шляпка правильных очертаний: яйцевидная, коническая, с сетью складок, как продольных, так и по-

перечных. Складки образуют ячейки, выстланные гимением. Разделяющие их ребра складок остаются стерильными. Край шляпки срастается с ножкой, внутри она полая. Наиболее распространены два вида сморчков – сморчок съедобный – *M. esculenta* и сморчок конический – *M. conica*. Все сморчки съедобны, они появляются весной.

Для рода **строчок** (*Gyromitra*) характерны крупные апотеции неправильных очертаний. Шляпка неправильно-яйцевидная или бесформенная, с неупорядоченной складчатостью, бурая или темно-бурая, реже более светлая. Ножка толстая, неправильной формы, часто бороздчатая, белая или светлая. Виды рода – сапротрофы на почве, обильно развивающиеся весной. Наиболее распространенный вид этого рода – строчок обыкновенный, в массе развивающийся весной на почве в лесах, преимущественно сосновых. Гриб считается условно съедобным. В апотециях строчков обнаружен токсин гиромитрин, по характеру воздействия на организм гиромитрин напоминает токсин бледной поганки, содержание токсина зависит от условий развития штамма гриба. У сморчков гиромитрин не обнаружен.

Порядок трюфелевые – Tuberales

К порядку относится около 100 видов, образующиеся подземные плодовые тела, в зрелом состоянии замкнутые. Плодовые тела трюфельных имеют клубневидную форму, их размеры колеблются от 1 до 10 см. Перидий плодового тела плотный, кожистый, его поверхность гладкая или покрыта бородавками разных размеров. Внутренняя ткань плодового тела на разрезе имеет мраморный рисунок из чередующихся светлых и темных полос. Сумки трюфельных располагаются в плодовых телах гимениальным слоем или гнездообразно. Освобождение аскоспор пассивное.

Трюфельные – микоризообразователи. Наиболее ценный представитель этого порядка – черный французский трюфель – *Tuber melanosporum* формирует микоризу с дубом, буком,

грабом. Этот вид распространен в Южной Франции. В некоторых районах нашей страны встречается летний трюфель – *T. aestivum*, образующий микоризу с теми деревьями, что и первый. В центральных районах европейской части России встречается белый трюфель. Вид образует микоризу с березой, осиной, орешником и другими деревьями.

Подкласс локулоаскомицеты – Loculoascomycetidae

Главные признаки подкласса – отсутствие настоящих парафиз и собственной стенки вокруг полостей (локул), закладывающихся обычно в стромах в виде камер-пиреноидов. Подкласс локулоаскомицеты делится на 5 порядков. Основные из них следующие.

Порядок мириангиевые – Myriangiales

Сумки возникают в одиночных локулах, беспорядочно расположенных в строме. Небольшая группа, объединяющая тропические и субтропические виды, преимущественно паразитирующие на растениях, насекомых и грибах.

Порядок дотидейные – Dothideales

Сумки образуются в локулах, расположенных в выступающих из ткани субстрата или полностью поверхностных стромах, окрашенных в темный цвет. Многие представители порядка обитают сапротрофно на растительных остатках: отмерших стеблях и листьях, ветвях и т.д. Среди них есть и паразиты растений, например виды рода микросферелла – *Mycosphaerella*.

Порядок плеоспоровые – Pleosporales

Аскостромы развиваются по типу «плеоспора» и содержат одну или несколько локул. К порядку принадлежат многие широко распространенные сапрофиты на растительных остатках, например виды рода плеоспора – *Pleospora*, развивающиеся на отмерших частях травянистых растений, и виды рода **кукурбитария** – *Cucurbitaria*, образующие аскостромы на отмерших ветвях различных деревьев и кустарников.

Лекция XI и XII. ОТДЕЛ БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ (BASIDIOMYCOTA)

1. Общая характеристика класса Базидиомицеты (особенности строения мицелия, половой процесс и формирование базидий, типы базидий)

Класс Базидиомицеты – Basidiomycetes

Базидиомицетные грибы широко распространены в природе, они встречаются во всех природных зонах и регионах. По способу питания они могут быть сапротрофами, обитающие в почве, лесной подстилке, на различных растительных субстратах. Большая группа базидиомицет является микоризообразователями. Паразитические виды характеризуются высокой специализацией и приспособленностью к паразитическому образу жизни.

Базидиомицеты – высшие грибы с многоклеточным мицелием, содержат около 30 тыс. видов. Половое спороношение – базидиоспоры – экзогенные споры, сидящих на особых выростах мицелия – базидиях. Существенной особенностью этого класса является образование двух типов мицелия. При прорастании споры базидиального гриба развивается одна или несколько ростовых трубочек, которые делятся поперечными перегородками и дают *первичный (гаплоидный)* мицелий, на котором формируются конидии. Такой мицелий кратковременный и содержит одно ядро. Мицелий, развивающийся после слияния пары концевых клеток гаплоидного мицелия, в каждой клетке содержит два сближенных, но не слившихся ядра и носит название *вторичного или диплоидного* мицелия. Половых органов у базидиальных грибов не образуется. Базидиомицеты могут быть гетероталичными и гомоталичными. У гомоталичных видов могут сливаться клетки одного и того же мицелия. Большинство видов являются

гетероталличными и сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков: «+», «-». Диплоидный мицелий у многих базидиальных грибов имеет особые клетки, называемые *пряжками*. Эти пряжки соединяют две соседние клетки каналом, через который ядро переходит из одной клетки в другую. В конце развития диплоидного мицелия на нем образуются базидии. На первой стадии образования базидии происходит кариогамия, т.е. слияние ядер в одно диплоидное ядро (2n). Затем это ядро делится, причем первое деление редукционное. За ним второе, а иногда и третье митотическое деление, и в базидии образуется 4 или 8 гаплоидных ядер. Одновременно на верхнем свободном конце базидии возникают четыре выроста – стеригмы, соединенные с базидией каналами. В каждую стеригму из материнской клетки-базидии переходит по одному ядру. Затем каналы закрываются и формируются обособленные базидиоспоры. Обычно они одноклеточны, с одним гаплоидным ядром. После созревания базидиоспоры активно отбрасываются.

В зависимости от строения различают несколько типов базидий. *Холобазидия* имеет булавовидную форму и одноклеточное строение. *Гетеробазидия* состоит из расширенной нижней части – *гипобазидии* и верхней – *эпибазидии*. *Фрагмобазидия*, или *телиобазидия*, образуется из толстостенной покоящейся клетки путем образования поперечных перегородок, которые делят четыре клетки.

У примитивных форм базидии образуются на концах дикарионных гиф без формирования плодового тела. Однако у большинства видов базидиальных грибов базидии образуются на плодовых телах в спороносном (гимениальном) слое, или гимении. Кроме базидий, там имеются стерильные нити парафизы (греч. *para* – возле, *phusa* – вздутие), а у некоторых форм еще крупные клетки – цистиды, которые возвышаются над спороносным слоем и защищают его. Вся поверхность

плодового тела, несущая гимениальный слой, называется *гименофором*. У низших форм он гладкий, у более высокоорганизованных образует пластинки, трубочки, шипы.

Плодовые тела у базидиомицетов могут иметь мясистую или деревянистую консистенцию и очень разнообразны по форме. Они бывают однолетними и многолетними. У некоторых трутовых грибов, паразитирующих на деревьях, плодовые тела живут до 80 лет. В таких плодовых телах гимений отмирает и следующей весной образуется вновь. У многих базидиомицетов отсутствует бесполое размножение. И если оно имеется, то представлено конидиальными спороношениями. Такое спороношение развито у головневых и ржавчинных грибов. Систематика базидиомицетов основана на строении базидий (одноклеточные и многоклеточные) и строении плодового тела. Согласно существующей классификации, класс базидиальные грибы делится на следующие подклассы.

2. Классификация базидиальных грибов. Важнейшие порядки. Строение плодовых тел. Представители и их роль в природе. Жизненные циклы головневых и ржавчинных грибов

Подкласс Холобазидиомицеты – *Holobasidiomycetidae*

Характерным признаком подкласса Холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetidae*) является наличие одноклеточных цилиндрических или булавовидных базидий, на вершине которых образуются базидии. Реже плодовые тела отсутствуют, большинство грибов - сапрофиты. Подкласс включает:

Порядок экзобазидиальные грибы – *Exsobasidiales*

Все представители порядка – паразиты растений. Плодовые тела отсутствуют. Базидии располагаются рыхлым слоем между клетками эпидермиса пораженных органов растения-хозяина и выходят пучком через устьица на по-

верхность в виде белого налета. Мицелий гриба развивается в вегетативных органах растений вызывая гипертрофию органа. Чаще всего экзобазидиальные грибы поражают растения семейства вересковых.

Гриб описан в 1861 г. русским микологом М. С. Ворониным, впервые открывшим эту своеобразную группу базидиомицетов.

Подкласс Гименомицеты – Hymenomycetidae

Группа порядков гименомицеты

Гименомицеты – большая по числу видов (более 12 тыс. видов) группа. Характерной чертой гименомицетов является наличие хорошо развитого, открытого в зрелом состоянии *гимения*, образованного плотным слоем базидий, чередующихся с бесплодными клетками парафиз и цистид между ними. Характерной особенностью гименомицетов является также наличие гименофора с гимением на плодовых телах. Если гимений располагается на поверхности плодового тела, тогда он образует гладкий гименофор (семейства телефоровых и рогатиковых), или на специальных образованиях, образуя складчатый (семейство конифоровые, или домовые грибы), трубчатый (семейство трутовиковые, или пориевые), зубчатый (семейство ежевиковые), пластинчатый (семейство агариковые) гименофоры. Выросты на поверхности гименофора увеличивают его поверхность и тем самым количество на них базидий и базидиоспор. Плодовые тела могут быть мясистой, кожистой или деревянистой консистенции. У низших гименомицетов плодовые тела в виде плоского сплетения гиф. Верхняя поверхность такого плодового тела несет гимениальный слой. Плодовые тела такого рода называются ресупинатными. Они характерны для домовых грибов. Плодовые тела мясистой консистенции обычно однолетние и часто существуют несколько дней, кожистые, или деревянистые плодовые тела, чаще всего многолетние.

Размеры плодовых тел различны: от 0,2-0,5 см в диаметре до десятков см. Большинство гименомицетов – почвенные сапрофиты (на отмершей древесине или паразиты на живых деревьях). Многие шляпочные грибы вступают в симбиоз с корнями высших растений, образуя микоризу. Группа порядков гименомицетов объединяет два порядка:

Порядок афиллофоровые – Aphyllophorales

Плодовые тела афиллофоровых разнообразны, как по общей форме (в виде корочки конSOLEВИДНЫЕ, редко в виде шляпки на ножке), так и по консистенции (кожистые, пробковатые, деревянистые, но немягкомясистые). Гименофор гладкий, в виде складок, валиков, зубцов и т.д., но непластинчатый.

Одной из примитивных групп этого порядка считают с е м е й с т в о телефоровых (*Telephoraceae*) с их распростертыми по субстрату (ресупинатными) или приподнятыми над субстратом плодовыми телами и гладким гименофором. Сюда относится кониофора (*Coniophora cerebella*) – разрушитель шпал и крепежного леса в шахтах, лисички (*Cantharellus*) с воронковидными плодовыми телами и небольшими складками на нижней поверхности. Большинство телефоровых – сапрофиты на растительных остатках.

Оригинальны ветвистые с гладким гименофором плодовые тела рогатиковых (с е м е й с т в о *Clavariaceae*) – почвенные лесные сапрофиты. У ежевиковых (семейство *Hydnaceae*) гименофор зубчатый или шиповатый – на верхней стороне ресупинатных и на нижней у шляпочных плодовых тел.

Важное практическое значение имеют мерулиевые (семейство *Meruliaceae*) и трутовиковые (семейство *Polyporaceae*). У мерулиевых плодовые тела чаще ресупинатные. Гименофор в виде беспорядочно анастомозирующих, большей частью невысоких складок. Наиболее известен домовый гриб (*Serpula*, или *Merulius eacrymans*) – сапрофит,

опасный разрушитель деревянных частей построек. Мицелий гриба проникает в древесину, извлекая из оболочек клеток в первую очередь целлюлозу, вызывая разрушение древесины. Мицелий развивается также и на поверхности древесины в виде белых ватообразных скоплений, вскоре спадающих в пепельно-серые пленки. Плодовые тела образуются нечасто и имеют форму плоских лепешек желто-бурого, на периферии белого цвета; сверху они несут гименофор в виде невысоких переплетающихся складок. Распространяется гриб, как спорами, так и участками мицелия, легко переносимыми людьми на ногах, инструментах и т. п. Так как гриб развивается лишь в сырой древесине, то профилактические меры борьбы с ним состоят в использовании для построек сухой древесины и в соблюдении надлежащих санитарно-строительных правил, обеспечивающих хорошую вентиляцию. При появлении гриба необходимо удаление и сжигание пораженных и ближайших к ним на вид здоровых частей, обработка здоровых частей антисептическими пастами с фтористым натрием, сланцевыми смолами и другими химикатами.

В семействе трутовиковых плодовые тела плотные, твердые, к старости не загнивающие, ресупинатные, копытообразные или другой формы, отстоящие от субстрата, с гименофором на нижней стороне. Сюда относятся два вида белого домового гриба (*Coriolus vaporarius* и *Fibuloporia vailantii*). На многолетних плодовых телах видов, паразитирующих на стволах деревьев, ежегодно нарастает новый слой трубочек гименофора; таковы, например, настоящий трутовик (*Pomes fomentarius*) с копытообразными серыми плодовыми телами, раньше употреблявшимися для изготовления трута; ложный трутовик (*Fomitopsis igniarius*) с темно-серыми растрескивающимися деревянистыми плодовыми телами; корневая губка (*Fomitopsis annosa*), вызывающая гниль корней хвойных деревьев. Под именем «чага» из-

вестны черные растрескивающиеся, не образующие спор наросты на березах, образуемые грибом *Inonotus obliquus*. Они применялись в народной, а в последнее время и в научной медицине как средство, улучшающее в некоторых случаях самочувствие больных с опухолями различной локализации.

Многие виды трутовиковых имеют мясистые плодовые тела, например березовый трутовик (*Piptoporus betulinus*).

Порядок агариковые – Agaricales

Плодовые тела мягкие, однолетние, состоят из шляпки и ножки. Агариковые представлены, в основном, сапрофитами на почве, опаде и древесине, есть микоризообразователи.

К этому порядку относятся семейства: *пластинниковые*, или *агариковые* (*Agaricaceae*) с пластинчатым гименофором и *болетусовые* (*Boletaceae*) с трубчатым гименофором.

Семейство *пластинниковые* (*Agaricaceae*). Гименофор в виде пластинок на нижней стороне шляпки плодового тела. Пластинки расположены отвесно и у большинства имеют в разрезе клиновидную форму, суживающуюся книзу, так что споры с верхней части пластинки падают, не задевая нижних. Серединная, большая часть пластинок состоит из бесплодных гиф, образующих бесплодную ткань – *траму*. Гимений покрывает пластинку со всех сторон и низ шляпки в промежутках между пластинками. Между трамой и гимением находится мелкоклеточный псевдопаренхимный субгимениальный слой, в котором закладываются базидии.

К пластинниковым относится не менее 10000 видов, живущих в большинстве сапрофитно в лесах на почве; многие образуют микоризу с корнями древесных пород; паразитов немного.

Виды лактариуса (*Lactarius*) содержат млечный сок, белый, реже оранжевый или красноватый; из них съедобны рыжик (*L. deliciosus*), груздь (*L. resimus*), волнушка (*L.*

torminosus), чернушка (*L. necator*) и др. К лактариусу близок род сыроежек (*Russula*), содержащий много съедобных, но малоценных грибов. Настоящий, или осенний опенок (*Armillariella mellea*) – съедобный гриб, нередко паразитирующий на деревьях, чаще же сапрофит на отмершей древесине. Съедобен также летний опенок (*Pholiota mutabilis*) и так называемый луговой опенок (*Marasmius oreades*), растущий на лугах (не около пней), где он часто образует «ведьмины кольца» (плодовые тела расположены в виде круга вследствие равномерного роста по всем радиусам многолетнего мицелия). К роду **шампиньонов** (*Agaricus* или *Psalliota*) относится ряд съедобных видов; один из них, двуспоровый шампиньон (*A. bisporus*), культивируют в специальных теплицах, где он образует плодовые тела в течение зимы и ранней весной, когда нет других свежих грибов. Гриб предпочитают выращивать из специально разводимых чистых культур, дающих плодовые тела лучшего качества.

К роду аманита (*Amanita*) относится ряд ядовитых видов: красный мухомор (*A. muscaria*); смертельно ядовитые бледные поганки (*A. phalloides*, *A. mappa* и др.), которые можно узнать по белым пластинкам, наличию кольца на ножке и влагалища, свободного или приросшего к основанию ножки. Шляпка у них бледно-зеленоватая, желтовато-зеленоватая или белая, иногда (но не всегда!) с хлопьями на верхней стороне.

Плодовые тела у грибов семейства болетусовые (*Boletaceae*) мясистые. Гименофор трубчатый, легко отделяющийся от мякоти и шляпки. Раньше эти грибы включали в семейство трутовиковых. Почти все болетусовые являются почвенными сапрофитами в лесах; многие образуют эктоэндоотрофную микоризу с корнями древесных растений. Наиболее крупный род – болетус (*Boletus*), содержат много съедобных видов: белый гриб –

Boletus edulis, подберезовик – *B. scaber*, подосиновик – *B. versipellis*, дубовик – *B. luridus*, масленки – *B. luteus*, *B. granulatus* и др., моховик – *B. subtomentosus* и др.

Подкласс Гастеромицеты – Gasteromycetidae

Группа порядков гастеромицеты

Гастеромицеты характеризуются тем, что их плодовые тела совершенно замкнуты до полного созревания базидиоспор. Освобождение базидиоспор из плодового тела происходит после их отделения от базидий в результате общего разрушения оболочки плодового тела. Гастеромицеты имеют сильно развитый мицелий. Мицеальные тяжи охватывают большую площадь, на которой развиваются плодовые тела разной формы (клубневидная, звездчатая, в виде корзиночки). Плодовые тела имеют хорошо выраженную оболочку – *перидий*, разрывающуюся при созревании спор. Внутри плодового тела находится плодущая часть, называемая *глебой*. Она состоит из полостей и камер различной формы и прослоек бесплодной ткани между ними. В камеры вдаются базидии, на которых развиваются базидиоспоры.

Смена ядерных фаз, изученная у немногих гастеромицетов, сходна со сменой их у гименомицетов. У некоторых гаплоидная фаза чрезвычайно кратковременна, так как дикарион образуется уже в базидиоспоре путем деления ее ядра на два. Диплоидная фаза, как и у гименомицетов, очень кратковременна и представлена молодой лишь базидией с диплоидным ядром.

К гастеромицетам относится около 1000 видов. Почти все гастеромицеты – почвенные сапрофиты с надземными или подземными плодовыми телами; многие, вероятно, микоризообразователи; некоторые живут на отмершей древесине; практического значения не имеют. Гастеромицеты делятся на следующие порядки: дождевиковые – *Lycoperdales*, ложнодождевиковые – *Sclerodermatales*, туло-

стомовые – *Tulostomatales*, гнездовковые – *Nidulariales*, веселковые – *Phallales*, подаксовые – *Podaxales*.

Порядок дождевиковые – Lycoperdales

На лугах, выгонах, полянах, лесных опушках встречаются, относящиеся к родам бовиста (*Bovista*), ликопердон (*Lycoperdon*), кальвация (*Calvatia*). Их шаровидные или булавовидно-грушевидные плодовые тела, в молодости белые и упругие, могут употребляться в пищу (до изменения окраски мякоти). При созревании они становятся снаружи серовато-буроватыми, перидий разрывается на вершине или распадается (у кальвации) и шоколадно-бурая масса спор постепенно рассеивается. У гигантского дождевика (*Calvatia gigantea*) плодовые тела достигают в диаметре 30 см и более и развивают триллионы спор.

Порядок гнездовковые (нидуляриевые) – Nidulariales

В семействе гнездовковых (*Nidulariaceae*) плодовые тела, растущие на древесине, имеют вид миниатюрных, в зрелости открытых вазочек, в которых лежат лепешечки – участки трамы (перидиолы), содержащие внутри полости с базидиями. Основные роды: гнездовка – *Nidularia*, бокальчик – *Cyathus*, круцибулюм – *Crucibulum*, сфероболус – *Sphaerobolus*.

Порядок веселковые (фаллюсовые) – Phallales

У растущего в лесах фаллюса или веселки (*Phallus impudicus*), плодовое тело в молодости белое овальное, или яйцевидное. При созревании его перидий разрывается и наружу выходит быстро удлиняющаяся (до 10–20) белая губчатая ножка, несущая на вершине ячеистую тупоконическую «шляпку»; последняя покрыта зеленоватой слизью, содержащей базидиоспоры. Гриб издает неприятный запах падали, привлекающий мух, откладывающих яйца в гниющее мясо. Ползая по зеленоватой слизи, мухи попутно захватывают базидиоспоры и разносят их. Этот род и близкие к нему другие, преимущественно тропические, роды с ярко окра-

шенными плодовыми телами и энтомохорным распространением спор стоят на наиболее высоких ступенях эволюции гастеромицетов и грибов вообще.

Подкласс Гетеробазидиальные грибы – Heterobasidiomycetidae

Грибы этого подкласса имеют сложную многоклеточную или с очень крупными стеригмами базидию. Большинство гетеробазидиальных грибов – сапрофиты на гниющей древесине, но встречаются и паразиты растений, плодовых тел других грибов. В подкласс входят два порядка: аурикуляриевые – *Auriculariales*, дрожалковые – *Tremellales*.

Порядок аурикуляриевые – Auriculariales

Плодовые тела аурикуляриевых слизистые или студенистые, но базидии разделены поперечными перегородками на 4 клетки. Большинство видов сапрофиты на древесине. Включают 250 видов. Плодовые тела так называемого иудиного уха (*Auricularia auricula judae*) в разбухшем состоянии напоминают ушную раковину человека. У некоторых родов (*Septobasidium*, *Uredinella*) фрагмобазидии развиваются не прямо из гиф плодового тела, а из особых толстостенных клеток.

Порядок дрожалковые – Tremellales

Плодовые тела дрожалковых слизистой или студенистой консистенции, что особенно заметно во влажную погоду. Преимущественно сапрофиты на древесных сучьях, пнях. Включают 3 семейства, свыше 100 видов.

Подкласс Телиобазидиомицеты, или Склеробазидиомицеты – Teliobasidiomycetidae, Sclerobasidiomycetidae

У базидиальных грибов данного подкласса, базидия вырастает из толстостенной покоящейся клетки – телиоспоры. В цикле развития телиоспора выполняет функцию зимующей стадии. Подкласс имеет два порядка: головневые и ржавчинные. Эти грибы – паразиты высших растений.

Порядок устилягинальные, или головневые – Ustilaginales

Головневые грибы поражают большинство органов своих растений-хозяев. Пораженные органы выглядят обугленными или покрыты сажей. Поэтому заболевания, вызываемые головневыми грибами, носят название головни. Образующаяся в пораженных головневыми грибами органах растений черная пыль, сажа представляет скопления головневых спор, которые называются хламидоспорами, или телиоспорами.

Паразитный дикариотический мицелий головни пронизывает все ткани больного растения. В соцветиях сильно разрастается, а затем распадается на массу толстостенных головневых спор. Они округлые, темно-коричневые, зараженные цветочные органы имеют обгорелый вид.

У пыльной головни овса головневые споры, опадая и разлетаясь во время уборки, зимуют в почве. При прорастании головневой споры происходит слияние двух ядер, затем ядро делится редуционно, образуется четырехклеточная фрагмобазидия с 4 базидиоспорами, которые, опадая, могут почковаться. Для борьбы с этой головней рекомендуется протравливать формалином, протарсом и др.

Заражение проростков возбудителями твердой головни пшеницы происходит в почве. У овса прорастание телиоспоры в базидию и образование диплоидного мицелия наблюдается после попадания телиоспор под пленки зерен. Мицелий там зимует и после попадания семян в почву заражает проростки.

У возбудителей пыльной головни пшеницы – *Ustilago tritici* и ячменя – *Ustilago nuda*, телиоспоры для дальнейшего развития должны попасть на рыльце цветков питающих растений, где они прорастают четырехклеточной базидией. Там происходит редуционное деление и образование гаплоидных ядер. Базидиоспоры не развиваются, а дикарион возни-

кает путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую. Из образовавшейся двухядерной клетки базидии вырастает дикариотический мицелий, по пыльцевой трубке проникающий в завязь. Развиваются семена, внешне кажутся нормальными, однако в зародыше находится мицелий паразита. Зараженные семена, попав в почву, нормально прорастают и из них сначала развиваются внешне здоровые растения. По мере дальнейшего развития растения, трогается в рост и мицелий гриба, проникающий в росток, распространяющийся в тканях по межклетникам. Затем мицелий проникает в колос, обильно разрастается, разрушает зерна и колоски, распадаясь на отдельные телиоспоры. В вышедшем из листового влагалища колосе сохраняются лишь стержень и сильно разрушенные боковые колоски. Остальные части колоса превращаются в темную пылящую массу. Телиоспоры, способны прорасти без периода покоя, переносятся ветром на цветущие в это время колосья, заражая завязи.

Головневые – паразиты на высших растениях, вызывающие заболевания их, известные под названием головни. Заметны они на хлебных злаках, где темные (коричневые) споры гриба развиваются в разрушенных соцветиях, приобретающих как бы обожженный вид. Заражение у многих видов происходит в почве во время прорастания растения-хозяина. У культурных злаков головневые споры, распыляющиеся и прилипающие к зерну во время обмолота, попадают вместе с ним в почву при посеве. Здесь в головневой споре сливаются бывшие в ней два ядра (дикарион). Образовавшееся диплоидное ядро делится редуционно в споре или в развивающейся из нее базидии. На базидии образуются базидиоспоры, причем в каждую входит по одному гаплоидному ядру. Базидиоспоры, еще находясь на базидии или отпав с нее, могут почковаться и давать одноядерные гаплоидные клетки, тоже, в свою очередь, почкующиеся (почкующиеся конидии). Из них может развиваться сла-

бый гаплоидный мицелий, но он не способен заразить растение. Базидиоспоры или их потомство, получающееся почкованием, могут копулировать, образуя выросты, направленные друг к другу. Содержимое одной клетки переходит в другую, но ядра не сливаются, и получается дикарион. При копуляции обнаруживается гетероталличность гриба. Из клеток с дикарионами развивается дикарионтический мицелий, и только он способен вызвать заражение очень молодого проростка высшего растения, имеющего тонкие оболочки клеток. Мицелий гриба быстро проникает в конус нарастания растения-хозяина и растет вместе с ним, оставаясь, все время в дикариотическом состоянии благодаря синхронным делениям двух ядер дикариона. Больные растения по внешнему виду почти неотличимы от здоровых. Незадолго до выколашивания (или выметывания метелки) мицелий гриба начинает особенно сильно разрастаться в области соцветия, чему способствуют обильно поступающие сюда питательные вещества. Ткани несформировавшегося соцветия разрушаются; в клетках мицелия под старой оболочкой образуется новая, более толстая коричневая, старые же оболочки ослизняются, и мицелий распадается на множество округлых двухъядерных клеток типа хламидоспор, называемых головневыми спорами. В таком состоянии разрушенное соцветие и выходит из влагалища верхнего листа. По такому типу происходит развитие головни проса (*Sphacelotheca panici miliacei*), овса (*Ustilago avenae* и *U. levis*), ячменя (*Ustilago hordei*), твердой, или вонючей, головни пшеницы (*Tilletia caries*), причем в этом последнем случае околоплодник зерновки пшеницы не разрушается, но внутри находится не эндосперм и зародыш, а темная масса спор; у стеблевой головни ржи (*Urocystis occulta*) головневые споры образуются не в соцветии, а в нижних частях верхнего междоузлия, но зерна в колосе обычно не вызревают. Меры борьбы с головней этого типа заключаются в

обеззараживании посевного материала, так как источник инфекции (головневые споры) находится на поверхности высеваемых зерновок. Обеззараживание производится путем обработки посевного материала слабыми растворами или опыливанием его мышьяковистыми, ртутными или сероорганическими препаратами.

У немногих видов головневых грибов имеет место другой способ заражения, характерный, например, для пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*) и пыльной головни ячменя (*U. nuda*). Здесь заражение происходит во время цветения злака. Головневые споры, разносимые воздушными течениями, попадают на рыльца и прорастают, давая фрагмобазидии. Базидиоспоры на них не образуются, а гаплоидные клетки фрагмобазидии копулируют попарно; клетки, в которых получают дикарионы, прорастают в мицелий, проникающий в завязь и развивающийся внутри формирующейся зерновки – в эндосперме и зародыше, но не разрушающий их. Пораженные зерна почти не отличаются от здоровых. Когда они прорастают, находящийся в них мицелий тоже трогается в рост, проникает в конус нарастания и перед выколашиванием распадается на распыляющиеся головневые споры. Борьба путем поверхностного протравливания посевного материала фунгицидами (протравителями) здесь невозможна. При небольших посевных площадях можно использовать обработку посевного зерна, при которой семена выдерживают в течение четырех часов в воде при температуре 28 – 32°C; мицелий за это время трогается в рост, а зародыш не успевает начать расти. Затем зерно погружают в воду с температурой 52 – 53°C на 8-7 мин. Эта температура убивает тронувшийся в рост мицелий, но не вредит зародышу. В последнее время ведутся поиски протравителей для борьбы с этой головней.

Третий способ заражения описан для головни кукурузы (*Ustilago zae*). В этом случае возможно местное заражение

в любом месте растения, где находится молодая ткань с тонкими оболочками клеток (цветки, основания междоузлий, листовые пластинки). Заражение вызывается прокопупулировавшими базидиоспорами или конидиями, переносимыми с почвы ветром. В результате получают местные опухоли, наполненные головневыми спорами. Меры борьбы возможны главным образом профилактические: удаление больных растений до распыления спор, плодосмены и т. п.; рекомендуется и протравливание посевного материала препаратом гранозан.

Из описанного видно, что паразитизм головневых грибов достиг высокого совершенства, так как зараженное растение не погибает, а долгое время вегетирует; лишь в конце жизненного цикла растения обнаруживается его поражение головней и развивается спороношение гриба. Кроме того, углубленное изучение практически важных головневых грибов показало, что ботанический вид гриба состоит из некоторого количества морфологически неотличимых рас (или биотипов), каждая из которых может поражать только определенный сорт культурного растения. Такие биотипы, интересные и в практическом, и в теоретическом отношении, имеются и у других паразитных грибов (ржавчинников и др.).

В отношении смены ядерных фаз в цикле развития головневых грибов чередуются: 1) кратковременная гаплоидная фаза – базидиоспоры и почкующиеся от них конидии; 2) дикариотическая фаза, занимающая почти весь цикл развития – от копуляции базидиоспор или конидий до слияния ядер дикариона в головневой споре; 3) очень кратковременная диплоидная фаза – головневая спора от слияния ядер дикариона до редукционного деления его.

К головневым грибам относится около 700 видов, распределенных между двумя семействами: устилягиновые (*Ustilaginaceae*), имеющие типичную фрагмобазидию с

поперечными перегородками и базидиоспорами, образующимися по бокам ее, и тиллециевые (*Tilletiaceae*), имеющие базидию, не разделенную перегородками и образующую базидиоспоры на своей вершине.

Порядок урединальные, или ржавчинные – Uredinales

Грибы порядка – паразиты высших растений. Внешние признаки болезни проявляются в образовании пятен или полос обычно ржаво-бурого цвета на пораженных органах растения. Поэтому грибы этого порядка получили название ржавчинных. Как пример разнохозяйственного ржавчинника с полным циклом развития обычно описывают один вид пукцинии (*Puccinia graminis*), вызывающий линейную ржавчину злаков.

Цикл развития линейной ржавчины злаков (*Puccinia graminis*)

Этот гриб паразитирует на многих культурных и дикорастущих злаках. Свое развитие он начинает на листьях барбариса, где с верхней стороны весной появляются оранжевые пятна. Они представляют собой спороношения гриба, возникшие на мицелии паразита. Вначале спороношения имеют вид клубка гиф, которые затем преобразуются в бутылковидные структуры, погруженные в ткани листа. В полости этих образования формируются специальные удлиненные клетки, отделяющие мелкие споры-спермации, или пикниды, а сами образования называются пикнидами. Пикниды с пикноспорами возникают на одноядерном мицелии. При созревании спор из отверстий пикнид выделяется сладковатая жидкость, привлекающая насекомых, переносящих пикноспоры на другие листья барбариса. Пикниды закладываются на верхней стороне листа барбариса.

Так как пикноспоры и образующий их мицелий относятся к различным половым группам, то дальнейшее развитие гриба возможно только при соединении содержимых двух различных пикноспор. В результате слияния образуется двух-

ядерный мицелий. Однако слияние ядер не происходит, начинается двухядерная стадия гриба. Двухядерный мицелий располагается внутри листа и позднее формирует на нижней поверхности эцидии, внутри которых образуются двухядерные эцидиоспоры. После созревания эцидий, эцидиоспоры высыпаются наружу.

Дальнейшее развитие паразита происходит на злаках. После заражения эцидиоспорами на злаках образуется местный двухядерный мицелий, на котором формируются летние споры гриба – уредоспоры. Уредоспоры одноклеточные, яйцевидной формы, оранжевые, расположенные на бесцветных ножках. Спороношения такого типа могут дать за лето несколько поколений. Уредоспоры разносятся ветром. К концу лета на том же двухядерном мицелии образуются двухклеточные с темной толстой оболочкой телейтоспоры. Они имеют ножки, служат для перезимовки гриба. Весной в спорах происходит кариогамия, затем диплоидное ядро делится дважды, в результате образуется четыре гаплоидных ядра. На каждой клетке телейтоспоры развивается базидия, разделенная перегородками на четыре части. От каждой части отходит стеригма, на которой образуется базидиоспора. Для продолжения развития гриба необходимо, чтобы базидиоспора попала на лист барбариса.

Порядок ржавчинные грибы делится на два семейства: пукциНИЕВЫЕ (*Pucciniaceae*) с телейтоспорами на ножках и МЕЛАПСОРОВЫЕ (*Melampsoraceae*) с телейтоспорами без ножек. Представители семейства пукциНИЕВЫЕ возбудители соснового вертуна, ржавчины листьев березы.

Многие роды являются однохозяйными, т. е. проходят весь цикл развития на одном растении-хозяине. Предполагают, что это позднейший признак и что все примитивные ржавчинники были разнохозяйными.

Убытки от ржавчинников вряд ли меньше, чем от головни, вследствие их массового распространения. В ре-

зультате разрушения паразитом хлорофиллоносной паренхимы и более интенсивного дыхания больных растений снижается вес стеблей и главным образом зерна, уменьшается содержание белков в зерне.

Бороться с ржавчиной хлебных злаков труднее, чем с головней. Рекомендуется опыливание полей с самолетов молотой серой. Большое значение имеют выведение и распространение в культуре иммунных или слабопоражаемых видов.

В семействе мелямпсоровых (телейтоспоры без ножек) тоже немало паразитов. Например, однохозяйный паразит льна *M. lini* вызывает болезнь, называемую присухой или мухеседом. Важное значение имеет род *Cronartium*, одноклеточные телейтоспоры у его представителей соединены в длинные цилиндрические колонки. *Cronartium ribicola* образует уредо- и телейтоспоры на смородине (*Ribes*), а эцидии – на соснах.

Лекция XIII. ОТДЕЛ ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ (DEUTEROMYCOTA)

1. Класс Дейтеромицеты, или несовершенные грибы. Положение класса в системе грибов. Отличительные признаки. Размножение

Дейтеромицеты, или несовершенные грибы (*Deuteromycetes*) – один из наиболее многочисленных классов грибов. Этот класс объединяет грибы с септированным мицелием, весь жизненный цикл которых происходит в гаплоидной стадии, без смены ядерных фаз. Они размножаются только бесполом путем – конидиями, половые (совершенные) стадии отсутствуют.

Несовершенные грибы отличаются от других классов грибов, представители которых имеют обычно общих предков. Это гетерогенная группа, виды которой связаны по происхождению с разными группами из двух классов – аскомицетов и базидиомицетов. Вегетативное тело дейтеромицетов представлено хорошо развитым ветвящимся, гаплоидным мицелием, состоящим обычно из многоядерных клеток.

Большинство дейтеромицетов размножаются при помощи конидий. Лишь у немногих конидиальное спороношение отсутствует. Такие грибы часто образуют склероции, а иногда встречаются только в виде стерильных мицелиев. Конидии дейтеромицетов образуются на гаплоидном мицелии многоклеточных, реже одноклеточных конидиеносцев. Конидии разнообразны по строению. Они бывают одноклеточными и многоклеточными, шаровидными, овальными, нитевидными, звездчатыми, темными и т.д. Освобождение конидий у дейтеромицетов происходит пассивно.

Несовершенные грибы представляют наиболее вариабельную и подвижную в экологическом отношении группу грибов. Это объясняется тем, что мицелий часто гетерокариотичен, т.е. содержит генетически различные ядра. Гетерокариотичный мицелий образуется несколькими путями. У одних на гетерокариотичном мицелии образуются конидии, уже содержащие генетически различные ядра, а из них снова развивается гетерокариотичный мицелий. Если же конидии на гетерокариотичном мицелии образуются из одноядерных конидиогенных клеток, они гомокариотичны, т.е. содержат ядра только одного генетического типа. Из таких конидий вырастают гомокариотичные мицелии. Гетерокариотичность у них может восстановиться в результате образования анастомозов между гифами мицелиев с генетически различными ядрами, а также в результате мутаций в отдельных ядрах мицелия.

В некоторых случаях гетерокариоз может быть основой не только изменчивости и адаптации гриба в результате изменения в его мицелии числа генетически различных ядер, но и рекомбинации признаков, которая наблюдается в других группах грибов. Однако рекомбинация у несовершенных грибов происходит не в результате мейоза, а при митозе в изредка образующихся в гетерокариотичном мицелии диплоидных ядрах. Такие ядра могут гаплоидизироваться и в результате утраты ими хромосом. Процесс рекомбинации такого типа был назван *парасексуальным процессом*.

Парасексуальный процесс известен сейчас у многих несовершенных грибов, однако его наблюдали только в условиях лаборатории.

Несовершенные грибы широко распространены в природе. Многие из них обитают как сапрофиты в почве, составляя большую часть почвенных грибов. Они в изобилии встречаются на различных растительных субстратах. Некоторые сапрофитные дейтеромицеты вызывают плесневенные пищевых продуктов и различных промышленных изделий. Многие несовершенные грибы являются паразитами на высших растениях, некоторые вызывают заболевания у животных и человека. Среди дейтеромицетов есть продуценты биологически активных веществ, используемых при производстве антибиотиков, различных ферментов и органических кислот.

2. Классификация дейтеромицетов. Важнейшие порядки, представители, их значение

Традиционная классификация и применяемая на практике идентификация дейтеромицетов основана в основном на морфологических признаках конидиального спороношения, которые чрезвычайно разнообразны. До сих пор наиболее широко используется система дейтеромицетов, созданная

итальянским микологом П. Саккардо еще в 1884 г. Он разделил их на три порядка – Гифомицеты (*Hyphomycetales*), Меланкониевые (*Melanconiales*) и Сферопсидные (*Sphaeropsidales*). Два последних порядка выделены в один класс – Целомицеты (*Coelomycetes*).

Система дейтеромицетов (или несовершенных грибов), предложенная Саккардо, удобна в практическом отношении. Однако она искусственная и не отражает филогенетических взаимосвязей между таксонами. Система построена исключительно на морфологических признаках и в ряде случаев только одной (бесполой) стадии, а потому она чисто формальная.

Порядок гифомицеты – Hyphomycetales

Порядок объединяет несовершенные грибы, образующие одиночные конидиеносцы, соединенные в коремии, спородохии (слой конидиеносцев в виде подушечки). Наиболее распространенная группа гифомицетов – представители рода **пеницилл** – *Penicillium*. Конидиеносцы у видов этого рода образуются на мицелии одиночно, а у некоторых видов объединяются в коремии. Они разветвлены на вершине в виде кисточки. Пенициллы широко распространены в почвах, они часто развиваются также в виде плесней на различных субстратах преимущественно растительного происхождения. Некоторые виды поражают плоды цитрусовых и вызывают их гниение, - пеницилл пальчатый - *P. digitatum* и пеницилл итальянский - *P. italicum*.

Представители видов рода **аспергилл** – *Aspergillus* образуют конидиеносцы, верхняя часть которых имеет вздутие в виде пузыря. На нем развиваются фиалиды, а на них – базипетальные цепочки фиалоконидий. Аспергиллы обитают в почвах и на различных субстратах преимущественно растительного происхождения. *A. niger* используется в микробиологической промышленности для получения органических кислот и ферментов. Представители рода **ботритис** - *Botrytis*

вызывают серую гниль многих растений, грибы из рода **вертициллиум** – *Verticillium* и **фузариум** – *Fusarium* вилт (увядание) хлопчатника и других растений. Церкоспорий свекольный - *Cercospora beticola* вызывает некрозы тканей, фузариум остроспоровый – *Fusarium oxysporum* – возбудитель вилта у хлопчатника, льна, овощных и декоративных культур.

Порядок меланкониевые - Melanconiales

Сюда относятся грибы, образующие ложа (арцевули) – тесный слой конидиеносцев на плоском сплетении гиф. Среди представителей этого порядка известны как сапрофиты на растительных остатках, так и паразиты растений. Паразиты вызывают антракноз – пятнистость, сопровождающуюся изъязвлением тканей. Виды рода **глеоспориум** – *Gloeosporium* - возбудители антракноза винограда, смородины и других растений, виды рода **коллетотрихум** – *Colletotrichum* – антракноза цитрусовых и фасоли.

Порядок сферопсидные – Sphaeropsidales

Характерным для них являются конидиальные споронии в виде плодовых тел-пикнид, на внутренней поверхности которых образуются спороносцы с пикноспорами.

Сферопсидные обитают как сапротрофы на растительных остатках, иногда встречаются в почве, могут вызывать повреждения различных материалов и промышленных изделий. Представители рода **септория** – *Septoria* вызывают пятнистость у растений – септориозы. Известны возбудители септориозов злаков, томатов и многих других растений. Виды рода **аскохита** – *Ascochyta* образуют прямые или слегка изогнутые конидии с одной перегородкой, вызывают пятнистости различных органов. *A. pisi* – возбудитель аскохитоза гороха, *A. cucumeris* – возбудитель аскохитоза огурцов. Заболевание цитрусовых – усыхание вызывает дейтерофому трахеифила – *Deuterphoma tracheiphila*. Виды рода **фома** - *Phoma*

– форма травяной - *Ph. perbarum* встречается на сухих стеблях растений и участвует в их разложении.

Лекция XIV. ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ (LICHENOPHYTA)

1. Общая характеристика лишайников.

Компоненты тела лишайника

Лишайники – своеобразная группа организмов, насчитывающая более 25 тысяч видов. Тело (или таллом) лишайника образует гетеротрофный компонент - гриб (аскомицет или базидиомицет), называемый *микобионтом*, и водоросль из отдела *Cyanophyta*, или *Chlorophyta*, называемая *фикобионтом*. Все водоросли могут встречаться и в свободноживущем состоянии (это, например, *Chlorella*, *Cystococcus*, *Cladophora*, *Nostoc*, *Gloeocapsa*, *Croococcus* и др.), но одна водоросль – *Trebouxia* встречается только в лишайниках. Иногда в талломе лишайника могут содержаться зеленая и синезеленая водоросли, при этом синезеленые образуют скопления – цефалодии на поверхности слоевища в виде бородавочек. Благодаря синезеленым водорослям лишайники способны к азотфиксации.

В основе биологии лишайника лежит явление симбиоза между водорослью и грибом, но взгляды ученых на характер симбиоза остаются противоречивыми.

Сначала считалось, что это взаимовыгодное сожительство, т.е. водоросль, фотосинтезируя, снабжает гриб органическими веществами, а гриб «защищает» водоросль от нагревания, чрезмерного освещения, обеспечивает ее водой и минеральными солями. Но в 1873 г. французский исследователь Г. Борне обнаружил в клетках водорослей грибные отростки – гаустории, или всасывающие органы гриба. Это позволило думать, что гриб ведет себя как паразит. А.А. Еленкин назвал взаимоотношения компонентов лишайника эндопаразитом.

сапрофитизмом. Он считал, что сначала гриб проявляет себя как паразит, поражая живые клетки водорослей, а затем, поглощая ее отмершие остатки, становится сапрофитом.

2. Анатомия и морфология таллома

В анатомическом отношении различают 2 типа таллома – *гомеомерное*, когда клетки водоросли распределяются равномерно по толщине слоевища, и *гетеромерное*, когда таллом имеет дифференцированные слои различного строения: а) верхний коровый слой, состоящий из плотно переплетенных грибных гиф (или плектенхимы); б) альгальный слой, содержащий многочисленные водоросли; в) сердцевина – слой рыхло расположенных грибных гиф; г) нижний коровый слой, от которого могут отходить вниз многочисленные гифы – ризоиды или резины – берущие начало в сердцевидном слое пучки гиф, служащие для прикрепления лишайника к субстрату. В зависимости от морфологии таллома некоторые элементы анатомии могут отсутствовать.

По внешнему строению условно различают 3 основные **жизненные формы** лишайников: накипные (корковые), листоватые и кустистые.

Накипные имеют вид плотно срастающейся с субстратом корочки или тонкой накипи; иногда их слоевище может полностью погружаться в субстрат, оставляя на поверхности лишь плодовые тела. Накипные лишайники прикрепляются к субстрату сердцевидными гифами (подслоевищем), поэтому нижняя кора, резины или ризоиды у них отсутствуют.

Листоватое слоевище имеет вид более или менее сильно ветвящихся лопастей или листовидных пластинок, распростертых по субстрату. К субстрату такие лишайники прикрепляются всей нижней поверхностью таллома или специальными прикрепительными структурами, к которым относятся ризоиды, резины и гомф. Ризоидами называются гифы микро-

бионта, отходящие от нижней коры, резинами – пучки гиф, отходящие от сердцевины и обеспечивающие прикрепление таллома в нескольких точках, а гомфом – пучок гиф, также отходящих от сердцевины, но обеспечивающих прикрепление таллома в одной точке. Такие лишайники, хотя и не всегда, можно легко и без повреждения отделить от субстрата.

Кустистым называется слоевище, имеющее форму кустика (прямо стоячего или повисающего), а также цилиндрическое, палочковидное или специфовидное (кубковидное). Такое слоевище обычно имеет радиальное анатомическое строение, при котором в центре находится сердцевина, затем альгальный слой и сверху кора. Прикрепляются кустистые лишайники с помощью псевдогомфа или ризоида, иногда вообще не прикрепляется (псевдогомф, в отличие от гомфа, образован только гифами сердцевины и не покрыт корой. Между этими жизненными формами существуют множество переходных форм.

В современной систематике лишайники рассматриваются как биологическая группа царства Грибы (так называемые лихенезированные грибы), поскольку при классификации лишайников ведущими являются признаки полового спороношения микобионта.

3. Способы размножения

Размножение лишайников может осуществляться половым, бесполом и вегетативным путем. При половом спороношении споры, как у обычных грибов, образуются в сумках (у сумчатых) или на базидиях (у базидиальных лишайников). Большинство лишайников относятся к сумчатым (класс *Ascomycota*). Сумки (или аски) созревают у них в плодовых телах. Открытые плодовые тела (апотеции) имеют блюдцевидную или дисковидную форму. Диаметр их редко превышает 1 см, у огромного большинства видов он значительно мень-

ше. Лишайники, образующие апотеции относятся к дискомицетам. Диск апотеция может быть окрашен иначе, чем слоевище. У *леканоровых* апотециев диск окружен слоевищным краем, содержащим водоросли. У *лецидиевых* апотециев вокруг диска развивается ободок или собственный край, не содержащий водорослей. Из апотециев лецидиевого типа, которые всегда характеризуются твердостью и темной окраской, выделяют биаторовый тип. Он отличается апотециями более мягкой консистенции и светлоокрашенным диском.

Кувшиновидные плодовые тела (перитеции) у лишайников погружены в слоевище, имеют вид кувшинчика и открываются наружу порой, имеющий вид небольшой темной точки на талломе. Перитеции образуют пиреномицетные лишайники, внутри перитеция также созревают сумки со спорами. Сумки бывают цилиндрическими, булавовидными, грушевидными и т.д. Размер сумок и спор, а также число спор, их окраска и форма у многих видов довольно постоянны и являются систематическим признаком. Спор в сумке развивается по 8, 16, 32, реже 1-4; они очень разнообразны по форме, окраске. По строению споры бывают одноклеточные, двухклеточные, многоклеточные. Размеры спор от 1 до 300 и более мкм. Плодовые тела лишайников многолетние, их образование происходит очень медленно, поэтому в них почти всегда можно видеть сумки на разных стадиях развития.

Для некоторых лишайников, у которых плодовые тела не образуются или образуются очень редко, обычно **бесполое размножение** с помощью пикноконидий. Они созревают в пикнидиях – округлых образованиях, погруженных в слоевище и открывающихся наружу порой. Поры выглядят как маленькие черные точки на поверхности слоевища. Пикнидии образуются довольно часто у листоватых и кустистых лишайников. Пикноконидии всегда бесцветны, одноклеточны и различной формы. В результате полового и бесполого раз-

множения, в котором участвует лишь микобионт, образуются споры.

Вегетативное размножение осуществляется с помощью фрагментов слоевища, а также особых образований – *соредий* и *изидий*. Они отличаются друг от друга способом образования. **Изидии** представляют собой маленькие выросты верхней поверхности слоевища, покрытые коровым слоем. Форма их разнообразна и постоянна для данного вида. Они могут быть шаровидными, бородавчатыми, палочковидными, дисковидными, коралловидными, булавовидными и т.д. Обычно они одного цвета со слоевищем или темнее. Отрываясь от слоевища, изидии в благоприятных условиях развиваются в новые слоевища. **Соредии** – это маленькие шаровидные тельца на слоевище лишайников, не покрытые коровым слоем. Они состоят из одной или нескольких клеток водорослей, оплетенных гифами гриба. Соредии начинают образовываться внутри слоевища, скапливаясь там, а затем выходят наружу путем разрыва корового слоя лишайника и образуют на его поверхности определенные скопления, или *сорали*. Сорали имеют различную форму, постоянную для видов, и могут быть краевыми, если расположены по краям лопастей листоватых лишайников, или слоевищным. Внешне соредии выглядят как порошистый налет на слоевище, они легко переносятся ветром и развиваются в новый таллом лишайника. Виды, имеющие соредии, очень редко образуют плодовые тела.

4. Распространение в природе, экологические группы лишайников

Лишайники широко распространены по земному шару. Они растут на полярных скалах и в тундре, на раскаленных песках пустынь, являясь космополитами. Но при этом опре-

деленный вид лишайника чаще приурочен к какой-либо природной зоне – степной, таежной и пр.

Лишайники могут поселяться на самых разнообразных субстратах – искусственных (заборы, крыши домов, железобетон, стекло и др.) и естественных. По приуроченности лишайников к естественному (природному субстрату) различают несколько экологических групп:

1. *Эпигейные*, или *напочвенные* лишайники, обитающие на почвах в тундре, степях, в полупустынях, а также на бедных органических веществах песчаных почвах сосновых боров. Напочвенные лишайники могут быть прикрепленными и неприкрепленными. «Кочующими» лишайниками являются, например, степные виды *Xanthoparmelia camchadalis*, *Parmelia vagans*, *Aspicillia esculenta*, *A. fruticulosa*.
2. Группа *эпифитов* объединяет лишайники, поселяющиеся на растительном субстрате. Эпифлеодные поселяются на коре деревьев или кустарничков, эпифилльные – на листьях, эпиксильные – на древесине, эпибриофиты – на мхах.
3. *Эпилитные* лишайники обитают на каменистых субстратах, часто придавая скалам различные оттенки желто-зеленого, оранжевого, буроватого и других цветов. Эпилитные лишайники могут обитать в воде, предпочитая чистые быстротекущие реки и ручьи.

5. Принципы классификации. Важнейшие представители основных морфологических групп лишайников

Известно несколько систем лишайников. Наиболее широко распространена система А. Цальбрукнера (1922-1940), в основе которой лежит принцип размножения лишайников. В

соответствии с систематическим положением микобионта лишайники делят на четыре класса.

Класс Фиколихнес – *Phycolichenes*. Микобионты – грибы с неклеточным мицелием, фикобионты – синезеленые водоросли из рода *Nostoc*.

Класс Сумчатые – *Ascolichenes*. Микобионты – сумчатые грибы. Плодоношение – перитеции или апотеции с разным типом онтогенеза.

Подкласс Пиренокарповые – *Pyrenocarpeae*

Подкласс объединяет один порядок – перенокарповые – *Pyrenocarpales*. Плодовые тела – перитеции. У большинства слоевище накипные, у немногих – листоватые, у совсем незначительного количества – кустистые. Слоевище гомемерные или гетеромерные. У большей части фикобионты – зеленые водоросли – *Trentepolia*. Накипные кальциефальные слоевища имеются у видов рода веррукария – *Verrucaria*. На коре деревьев развиваются накипные слоевища видов пиренула – *Pyrenula* и лепторафис – *Leptorhphis*. Род *Dermatocarpon* объединяет лишайники с чешучатыми или листоватыми слоевищами.

Подкласс Гимнокарповые – *Gymnocarpeae*

Плодовые тела – апотеции, реже гастеротенного типа. Фикобионты – синезеленые водоросли (носток) или зеленые водоросли (требуksия).

Серия порошковатоплодные – *Coniocarpiidae*

Порядок калициевые – *Caliciales*

Апотеции на слоевищах располагаются на ножках разной высоты или разветвленных прямостоящих кустиках. Слоевище накипные, листоватые, кустистые. Фикобионт – *Chlorocella*, *Stichococcus*, *Trentepolia*. Виды рода калициум – *Calicium* и кониоцибе – *Coniocybe* развиваются на мертвой древесине хвойных и лиственных пород, на почве и растительных остатках в затененных местах в виде порошковатых тонких корочек.

Порядок артониевые – *Arthoniales*

Порядок объединяет формы с апотециями и гастеротециями, особенность которых – отсутствие слоевищного и собственного края. Фикобионты – нитчатые и одноклеточные зеленые водоросли, чаще трентеполия. Артония лучистая – *Arthonia radiata* развивается на коре лиственных пород.

Порядок графидовые – *Graphidales*

Плодовые тела в виде гастеротециев, имеющих форму простых или разветвленных линий. Слоевище накипное. Фикобионт – трентеполия. Графис написанный – *Graphis scripta* встречается на коре лиственных пород в виде серых пятен с хорошо заметными гастеротециями в виде черных, извилистых линий, напоминающих восточные письмена. В сумках по восемь многоклеточных спор.

Серия круглоплодные – *Cyclocarpiidae*

Серия включает свыше 10 порядков и около 30 семейств. По форме апотеции округлые, блюдцеобразные, выпуклые, у некоторых погружены в слоевище, похожие на перитеции и имеют узкое отверстие. Споры одноклеточные или многоклеточные, различного строения и цвета. Фикобионты у большинства – зеленые (требуksия), у меньшинства – синезеленые водоросли. Слоевища разнообразной величины, формы и анатомического строения: накипные, листоватые, кустистые, гомемерные, гетеромерные. Роды коллема (*Collema*) и лептогиум (*Leptogium*) характеризуются леканоровыми апотециями и гомемерными слоевищами. У рода *Collema* коры нет, а у *Leptogium* кора имеется. У видов родов *Peltigera*, *Nephroma* слоевище крупнолистоватое. Виды *Peltigera* эпигейные, с хорошо различимыми верхней и нижней корой. Апотеции развиваются на верхней стороне лопастей, не имеют ни талломного, ни слоевищного края. У видов рода *Nephroma* апотеции развиваются с нижней стороны слоевища на концах пальчатовытянутых лопастей. На ниж-

ней поверхности слоевища не образуется жилок, она гладкая, с редкими ризоидами. Нефрома арктическая (*Nephroma arcticum*) обитает на мшастых скалах или на земле во многих районах севера в виде слоевищ зеленовато-желтого, снизу черного цвета. Род **лобария** (*Lobaria*) включает виды с выемчатой поверхностью слоевища, на выступающих ребрах, обычно расположены сорали и изидии. Лобария легочная – *L. pulmonaria* произрастает на коре деревьев или на скалах, прикрепляясь к субстрату при помощи гомфа. Апотеции леканорового типа. Род **лецидея** (*Lecidea*) объединяет лишайники с накипным и чешуйчатым слоевищем, эпилитные, эндолитные, а также растущие на других субстратах. Апотеции черные, лецидиеевого типа, с черным или коричневым собственным краем, не содержащим водорослей. Лецидия камнерезная (*Lecidea lapicida*) имеет накипной трещиноватый таллом до 10 см в диаметре, белый или светло-серый, голубоватый, матовый. Апотеции многочисленные, до 1,5 мм в диаметре. Род **кладония** (*Cladonia*), **кладина** (*Cladina*), **стереокаулон** (*Stereokaulon*) имеют слоевище, состоящее из двух частей: первичного слоевища – горизонтального, в виде чешуек, мелких лопастей, и вторичного слоевища – вертикального, в виде подеция или псевдоподеция. Фикобионт – требоксия.

Род **гипогимния** (*Hypogymnia*) и **пармелия** (*Parmelia*) характеризуются листоватым слоевищем и леканоровыми апотециями. Различаются: у пармелии есть резины и сердцевина, образована рыхло расположенными гифами гриба, у гипогимнии резины отсутствуют, а сердцевина имеет полость. На стволах различных древесных пород встречаются пармелия оливковая – *P. olivaceae*, пармелия бороздчатая – *P. sulcata* и т.д. Род **уснея** (*Usnea*). В старых хвойных лесах развиваются свисающие, кустистые или прямостоячие слоевища радиального строения, прикрепленные к субстрату при помощи гомфа или ризоидов, с леканоровым апотециями. Виды

рода уснея отличаются от других «бородатых лишайников» плотным прочным бесцветным центральным тяжем, имеющим вид беловатого стержня, заметного при растрескивании слоевища. Род **эверния** (*Evernia*) объединяет виды с кустистыми лопостями дорзовентрального строения и дихатомически ветвящимися. Апотеции леканоровые. У *E. prunastri*, иначе «дубового мха», слоевище повисающее, сверху беловато-зеленое, снизу беловатое с соралиями по краю слоевища. Род **ксантория** (*Xanthoria*) включает лишайники с листоватыми, горизонтально распростертыми слоевищами желтого или красноватого цвета. Ксантория настенная – *X. parietina* – нитрофильный лишайник.

Класс Базидиальные лишайники – Basidiolichenes

Класс включает около 20 видов лишайников, у которых микобионты – грибы из порядков *Aphyllphorales* и *Agaricales*, а фикобионт – синезеленые водоросли или зеленые водоросли. Базидиальные лишайники морфологически соответствуют свободноживущим базидиомицетам. Плодовые тела их кратковременны, часто однолетние. Род **одонтия** – *Odontia* образован грибами из семейства кортициевых – *Corticaceae* и зеленой водорослью *Coccomyxa*.

Класс Дейтеролихенес – Deuterolichenes (Lichenes imperfecti)

Класс включает лишайники со стерильным слоевищем, размножающиеся соредиями. Род **лепрария** – *Lepraria* характеризуется мучнисто-соредиозным слоевищем в виде различно окрашенных корочек. Лепрария эругиноза – *L. eruginosa* имеет порошисто-соредиозные голубовато-зеленые слоевища, развивающиеся на коре деревьев и на каменистых субстратах.

6. Практическое значение лишайников

Лишайники способны синтезировать особые лишайниковые кислоты. Предполагают, что благодаря этим кислотам лишайники являются в природе пионерами растительности, оказывая на каменистый субстрат не только физическое разрушающее воздействие, но и химическое. Усниновая кислота, впервые выделена из усней, но содержащая во многих видах лишайников, является антибиотиком. Некоторые лишайники используют как кровоостанавливающее и противовоспалительное средство, как источник красителей для тканей, в парфюмерии для фиксации запаха, в химической промышленности как сырье для лакмуса.

Лишайники обладают пищевой ценностью. «Олений мох», или ягель (различные виды), являются основным кормом северных олений. В лесах лишайники поедаются маралами, косяками, лосями, белками и др. Особенностью лишайников является их медленный рост. Годовой прирост накипных лишайников составляет около 1 мм, листоватых и кустистых немного больше – 4-10 мм. Благодаря этому лишайники (главным образом накипные) используются в лихенометрии для определения возраста горных пород.

Как низшие организмы лишайники являются очень чувствительны к атмосферному загрязнению, так как вместе с парами воды всей поверхностью слоевища впитываются и содержащиеся в воздухе вредные вещества. При этом страдает в первую очередь водоросль, поскольку блокируется процесс фотосинтеза, после этого слоевище лишайника погибает. Различная чувствительность лишайников к веществам-загрязнителям лежит в основе лихеноиндикации – метода определения степени загрязненности воздушной среды в городах и вокруг промышленных центров.

Основная литература

1. Билич Г.Л. Биология. Полный курс. В 3-х т. Том 2. Ботаника / Г.Л. Билич, В.А. Крыжановский. – М.: ООО «Издательство Оникс», 2005.
2. Малый практикум по ботанике. Водоросли и грибы: Учеб. пособие для высш. учеб. заведений / Т.Н. Барсукова, Г.А. Белякова, В.П. Прохоров, К.Л. Тарасов – М.: Академия, 2005.
3. Практикум по систематике растений и грибов: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / А.Г. Еленевский, М.П. Соловьева, Н.М. Ключникова и др.; Под. Ред. А.Г. Еленевского. – М.: Академия, 2001.
4. Яковлев Г.П. Челобитько., Челомбитько В.А. Ботаника: Учебник для вузов / под. ред. Р.В. Камелина. – Спб.: Спец. Лит, СПХФА, 2003.

Дополнительная литература

1. Жизнь растений. В 6 т. / Под ред. М.В. Горленко. – М.: Просвещение, 1976. Т.2. Грибы.
2. Жизнь растений: В 6т. / Под ред. М.М. Голлербаха. – М.: Просвещение, 1977. –Т.3. Водоросли.
3. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника: Систематика растений. – М.: Просвещение, 1975.
4. Курс низших растений: Учебник для студентов ун-тов / под ред. М.В. Горленко. – М.: Высш. школа, 1981.
5. Кутафьева Н.П. Морфология грибов: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сиб. Унив. изд-во, 2003.
6. Силантьева М.М., Чубарова Ю.А., Скачко Е.Ю. Лабораторный практикум по курсу «Низшие растения». Ч.2: Микология. – Барнаул: Изд-во Алтайского университета, 2004.
7. Лессо Т. Грибы: Определитель / Т. Лессо. – М.: ООО «Издательство АСТ»: ООО «Издательство Астрель». 2003.

8. Мир растений. Т.2. Грибы / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1991.

9. Пеле Янсен. Все о грибах. – СПб: ООО «СЗКЭО «Кристалл», 2004.

10. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. – М.: Мир, 1990.

11. Черепанова Н.П. Морфология и размножение грибов: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Н.П. Черепанова, А.В. Тобиас. – М.: Академия, 2006.

12. Юдин А.В. Большой определитель грибов / А.В. Юдин. – М: ООО «Издательство АСТ»: Издательство Астрель», 2003.

Учебное издание

СИСТЕМАТИКА НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

КУРС ЛЕКЦИЙ

**Составитель –
Лёвкина М. Н.**

**Подписано в печать 17.11.2009. Формат 60x84/16. Бумага офсетная.
Печ. л. – 8,6. Заказ № 639. Тираж 30 экз.**

**РИО Горно-Алтайского госуниверситета,
649000, г. Горно-Алтайск, ул. Ленкина, д. 1**

**Отпечатано полиграфическим отделом
Горно-Алтайского госуниверситета,
649000 г. Горно-Алтайск, ул. Ленкина, 1**

