

рег. № 48-2015-Б

Учреждение образования «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Биологический факультет
Кафедра ботаники и физиологии растений

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

Дайнеко Н.М. Дайнеко
22.05 2015 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

Аверин В.С. Аверин
26.05 2015 г.

**УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО УЧЕБНОЙ
ДИСЦИПЛИНЕ**

«АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ»

для специальности

1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность)

Рассмотрено и утверждено на заседании
кафедры ботаники и физиологии растений
20.05.2015 г. протокол № 10

Составители:

канд. биол. наук, доцент А.Г. Цуриков

канд. биол. наук Ю.М. Бачура

канд. биол. наук, доцент О.М. Храмченкова

канд. биол. наук, доцент В.А. Собченко

Рассмотрено и утверждено

на заседании научно-методического совета

УО «Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины»

24 05 2015 г.,

протокол № 4

02 Содержание учебно-методического комплекса по дисциплине

«Альгология и микология»

для специальности

1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность)

01 Титульный лист

02 Содержание

03 Пояснительная записка

1 Теоретический материал

1.1 Перечень теоретического материала

1.1.1 Введение

1.1.2 Отдел синезеленые водоросли

1.1.3 Отделы эвгленовые, золотистые и желто-зеленые водоросли

1.1.4 Отделы бурые и диатомовые водоросли

1.1.5 Отделы динофитовые, криптофитовые и красные водоросли

1.1.6 Отдел зеленые водоросли

1.1.7 Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики

1.1.8 Общая характеристика грибов. Отделы хитридиомикотовые и зигомикотовые

1.1.9 Отдел аскомикота

1.1.10 Лишайники (лишайник-образующие грибы)

1.1.11 Отдел базидиомикота

1.1.12 Формальные отдел дейтеромицотовые грибы

2 Практический раздел

2.1 Перечень лабораторных работ

2.1.1 Отдел синезеленые водоросли

2.1.2 Отдел желтозеленые водоросли

2.1.3 Отдел бурые водоросли

2.1.4 Отдел диатомовые водоросли

2.1.5 Зеленые водоросли порядков вольвокальные, хлорококкальные, сценедесмотальные и хлореллальные

2.1.6 Ульвофициевые и сифонофициевые зеленые водоросли

2.1.7 Харофициевые зеленые водоросли

2.1.8 Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики

2.1.9 Хитридиомикотовые и зигомикотовые грибы

2.1.10 Аскомикотовые грибы классов схизосахаромицеты, сахаромицеты и эвроциомицеты

2.1.11 Класс леотиомицеты

2.1.12 Классы сордариомицеты и пециомицеты

2.1.13 Лишайник-образующие аскомикотовые грибы

2.1.14 Базидиомикотовые грибы классов базидиомицеты и телиомицеты

2.1.15 Базидиомикотовые грибы класса устомицеты

3 Контроль знаний

3.1 Перечень вопросов к экзамену

3.2 Критерии оценок по дисциплине

4 Вспомогательный раздел

4.1 Учебная программа дисциплины

4.2 Перечень рекомендуемой литературы

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Учебно-методический комплекс (УМК) по учебной дисциплине «Альгология и микология» создан в соответствии с требованиями Положения об учебно-методическом комплексе на уровне высшего образования и предназначен для студентов 1 курса (1 семестр) дневной и заочной форм обучения специальности 1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность). Объем дисциплины – 170 часов, из них аудиторных – 64 часа, в том числе лекции – 34 часа, лабораторные занятия – 30 часов. Содержание разделов УМК соответствует образовательным стандартам высшего образования данных специальностей. Главная цель УМК – оказание методической помощи студентам в систематизации учебного материала в процессе подготовки к итоговой аттестации по курсу «Альгология и микология».

Структура УМК включает:

1. Теоретический раздел (материалы для для теоретического изучения дисциплины в объеме, установленном типовым учебным планом по специальности).

2. Практический раздел (материалы для проведения лабораторных занятий по дисциплине в соответствии с учебным планом).

3. Контроль самостоятельной работы студентов (материалы текущей и итоговой аттестации, позволяющие определить соответствие учебной деятельности обучающихся требованиям образовательных стандартов высшего образования и учебно-программной документации, в т.ч. вопросы для подготовки к экзамену, задания, вопросы для самоконтроля, тематика рефератов и др.).

4. Вспомогательный раздел.

4.1. Учебно-программные материалы для студентов дневной и заочной форм получения образования).

4.2. Информационно-аналитические материалы (список рекомендуемой литературы, перечень электронных образовательных ресурсов и их адреса и др.).

Работа с УМК должна включать ознакомление с тематическим планом дисциплины, представленным в типовой учебной программе. С помощью рабочего варианта учебной программы по дисциплине можно получить информацию о тематике лекций и лабораторных занятий, перечнях рассматриваемых вопросов и рекомендуемой для их изучения литературы. Для подготовки к лабораторным занятиям и промежуточным зачетам необходимо использовать материалы, представленные в теоретическом разделе, а также материалы для текущего контроля самостоятельной работы. Для написания рефератов могут быть использованы информационно-аналитические материалы, указанные в соответствующем разделе УМК.

ПРИНЦИПЫ СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМАТИКИ ВОДОРΟΣЛЕЙ, ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Современная учебная и научная литература по биологии водорослей, грибов и грибоподобных организмов, содержит различные системы их классификации. Обилие различных систематик, где один и тот же организм может быть отнесен к самым разным таксонам, существенно затрудняет усвоение учебного материала студентами, вызывает ряд вопросов у специалистов, изучающих узкие группы, является предметом дискуссии ботаников, генетиков, микробиологов.

Водоросли, грибы и грибоподобные организмы объединяют совокупность живых организмов ранее называвшихся «низшие растения». Современный уровень научных знаний показывает неоднородность этих групп, что приводит к разночтениям в толковании объемов различных таксонов (отдел, класс и так далее), а также при объединении их в таксоны высшего ранга (царства, надцарства). В настоящее время нет единой, общепринятой системы водорослей, грибов и грибоподобных организмов. Нет, соответственно, и единых взглядов на их происхождение и эволюцию, поскольку любая современная систематика подразумевает филогенетичность: она строится на единстве происхождения, а не только на сходстве внешнего строения. В результате вполне добротные учебные пособия, справочники и монографии, где на высоком научном и методическом уровне дана характеристика конкретных видов и мелких таксонов, стали крайне трудны для использования в преподавании альгологии и микологии.

Водоросли рассматриваются в составе двух надцарств: Procaruota (отдел Cyanophyta) и Eucaryota (все остальные). Дальнейшее деление на таксоны имеет ряд вариантов в зависимости от критериев, которые лежат в основе системы. Наиболее разработанная система эукариотических водорослей изложена в пособиях С.П. Вассера с соавт. (1989) и И.Ю. Костикова с соавт. (2006) (рисунки 30 и 31).

Общепринятым считается разделение водорослей на отделы в трактовке С.П. Вассера, где отделы Euglenophyta (эвгленовые водоросли), Dinophyta (динофитовые), Cryptophyta (криптофитовые), Raphidophyta (рафидофитовые), Rhodophyta (красные), Chlorophyta (зеленые), Charophyta (Харовые), Chrysophyta (золотистые), Bacillariophyta (диатомовые), Xanthophyta (желтозеленые), Phaeophyta (бурые водоросли) объединяются в составе царства Растения (Plantae). Однако, рассмотрение водорослей и грибов как единых монофилетических групп (например, в ранге царств) считается устаревшим. Все чаще на первый план выходят новые альтернативные систематики, примером которой и является систематика И.Ю.Костикова.

Данная систематика основана на результатах применения методов электронной микроскопии, микрохимических и молекулярно-генетических методов, которые подтверждают автогенетическое (внутреннее) происхождение ядра и большинства одномембранных органелл и эндосимбиотическое (внешнее) происхождение митохондрий и пластид.

Объединение отделов в царства происходит на основании строения крист митохондрий, при этом среди эукариот выделяются царства:

- Дискостаты (Discicristates), где кристы имеют различное строение, но среди них обязательно присутствуют дисковидные формы;
- Тубулокростаты (Tubulocristates) с трубчатыми, перетянутыми у основания кристами (с базальной перетяжкой);
- Платикростаты (Platicristates) с пластинчатыми, иногда трубчатыми, но не перешнурованными у основания кристами митохондрий.

Отделы водорослей выделяются на основании строения и происхождения пластид. Пластиды рассматриваются как эндосимбиотические автотрофные организмы, преобразовавшиеся во внутриклеточные органеллы. Существует четкий критерий различия между эндосимбионтом и пластидой. Так, у пластиды размер генома в среднем в десять раз меньше по сравнению с геномом свободноживущих Cyanophyta, кроме того, участки ДНК длиной 70-120 тыс. пар нуклеотидов, кодирующие рибосомальную РНК, инвертированы. Такие же инвертированные участки впоследствии были обнаружены и в ДНК хлоропластов высших растений. Таким образом, отсутствие инвертированных участков ДНК свидетельствует о том, что мы имеем дело с симбиотическим фототрофным организмом, даже при невозможности его существования за пределами организма-хозяина и частичной редукции его генома, а наличие инвертированных участков ДНК является признаком, того, что эндосимбионт уже стал внутриклеточной органеллой (пластидой).

В процессе эволюции имел место не только первичный, когда пластидой становились прокариотические организмы (наподобие современных синезеленых водорослей), но и вторичный, и, даже, третичный эндосимбиоз, когда эндосимбионтами в свою очередь становились эукариотические организмы.

Так, первично эндосимбиотическими являются пластиды пластинчатокристных водорослей из отделов Rhodophyta, Chlorophyta и Glaucocystophyta. При этом только у Glaucocystophyta между двумя мембранами пластид сохраняется слой муреина, тогда как у Rhodophyta в наследие от прокариотического эндосимбионта остаются фикобилисомы на поверхности тилакоидов. У Chlorophyta - ни муреин, ни фикобилисомы не сохраняются.

Пластиды водорослей трех приведенных отделов покрыты двумя мембранами: внутренняя – производная наружной мембраны эндосимбионта (синезеленой водоросли), наружная – видоизмененная мембрана пищевой вакуоли хозяина (красной, зеленой или глаукоцистофитовой водоросли).

Вторичный эндосимбиоз привел к образованию пластид пластинчатокристных водорослей из отделов Haptophyta и Cryptophyta, трубчатокристных водорослей отделов Raphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta, Dictyochophyta, Chlorarachniophyta и дискотристных водорослей отдела Euglenophyta.

У Haptophyta, Cryptophyta, Raphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta и Dictyochophyta пластиды четырехмембранные и имеют родофитное происхождение (сформированы из эндосимбиотических красных водорослей). Пластиды Euglenophyta и Chlorarachniophyta – хлорофитного происхождения (их происхождение связано с эндосимбиозом зеленых водорослей).

В случае вторичного эндосимбиоза самая внутренняя мембрана пластиды также принадлежит первичному эндосимбионту (синезеленой водоросли) и вторая – хозяину первичного эндосимбионта (зеленой или красной водоросли). Третья мембрана – это собственная плазмалемма (наружная мембрана) вторичного эндосимбионта (зеленой или красной водоросли), четвертая – внешняя мембрана (плазмалемма) или видоизмененная мембрана пищевой вакуоли вторичного хозяина, которая образовалась путем инвагинации при поглощении вторичного эндосимбионта. Третью и четвертую мембраны часто называют хлоропластной эндоплазматической сетью, а четвертая мембрана, как правило, связана или переходит во внешнюю мембрану ядра. Пространство между второй и третьей мембранами называется перипластидным. Вследствие редукции внешней мембраны хлоропласты Euglenophyta имеют только три мембраны.

Дополнительным доказательством вторично эндосимбиотического происхождения пластид перечисленных отделов является наличие в перипластидном пространстве у ряда представителей рибосом эукариотического типа (80S), а у Cryptophyta и Chlorarachniophyta – особой органеллы (нуклеоморфа). Нуклеоморф представляет собой редуцированное ядро эукариотического эндосимбионта. У остальных отделов ядро эндосимбионта, по-видимому, редуцируется полностью.

Наиболее разнообразное строение имеют пластиды динофитовых водорослей. У разных представителей отдела Dinophyta пластиды образовывались как в результате вторичного симбиоза с зелеными водорослями, так и вследствие третичного эндосимбиоза со вторично эндосимбиотическими водорослями (например, с Cryptophyta). В первом

случае сформировались хлоропласты без нуклеоморфа и, как у Euglenophyta, трехмембранные. Во втором – пластиды имеют нуклеоморф и покрыты четырьмя мембранами (по-видимому, имела место дополнительная редукция мембран, вопрос в стадии изучения).

По сравнению с систематикой С.П. Вассера (см. рисунок 30) в приведенной системе (см. рисунок 31) дополнительно выделены следующие отделы водорослей:

- Dictyochophyta (ранее являлся порядком Dictyochales в отделе Chrysophyta)
- Haptophyta (объединяет ряд представителей отдела Chrysophyta: класс Isochrysophyceae и порядков Chrysocapsales и Coccolitales класса Heterochrysophyceae)
- Eustigmatophyta (ранее являлся классом Eustigmatophyceae отдела Xanthophyta)
- Glaucocystophyta (ранее входил в состав отдела Cryptophyta и включает ряд новых недавно открытых видов).

В значительной степени пересмотрена и систематика водорослей внутри отделов. Например, у зеленых водорослей (Chlorophyta) изменилось количество классов и их состав. Отдел харовые водоросли (Charophyta) и класс Conjugatophyceae отдела Chlorophyta объединены в класс Харофициевые (Charophyceae) в составе отдела Chlorophyta, куда дополнительно из улотриксковых водорослей в ранге порядка перенесены клебсормициальные и колеохетальные водоросли. Предки колеохетальных на основании результатов молекулярно-генетических исследований принимаются за предшественников высших наземных растений.

В ряде отделов вследствие обитания представителей в одинаковых условиях конвергентно сложились схожие типы строения талломов, что наиболее ярко видно на примере отделов Chlorophyta, Phaeophyta и Rhodophyta.

Первоначально единое царство грибы (*Fungi*) постепенно из одной систематики к другой также разделялось на ряд самостоятельных таксонов. В конечном итоге в учебном пособии Л.В. Гарибовой и С.Н. Лекомцевой (2005) грибы рассматриваются в составе трех царств: царства Protozoa (все слизевики, включая Plasmodiophoromycota), царства Chromista (отделы Oomycota, Hyphochytriomycota, Labyrinthulomycota) и царства Fungi (Ascomycota, Basidiomycota, Zygomycota, Chytridiomycota). Авторы пособия акцентируют внимание на существенных различиях в строении крист митохондрий, жгутикового аппарата, составе запасных веществ и других признаков слизевиков, что свидетельствует о полифилетическом происхождении данной группы организмов и искусственности царства Protozoa .

Данное противоречие также снимает систематика И.Ю.Костикова с соавт. (2006).

Слизевики в зависимости от строения крист митохондрий и особенностей биохимии внутриклеточных процессов разнесены по царствам Discicristates (акразиевые слизевики – Acrasiomycota), Tubulocristates (миксомикотовые слизевики – Мухомycota, которые включают и диктиостелиевые слизевики в ранге класса) и Platicristates (плазмодиофоромикотовые слизевики – Plasmodiophoromycota).

Под общим название «псевдогрибы» отделы царства Chromista (Oomycota, Nephochytriomycota, Labyrinthulomycota) вошли в состав подцарства Страменопилы (царство Tubulocristates), которое наряду с ними объединило в себе большую группу отделов хромофитовых водорослей (Raphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta, Dictyochophyta) со вторично симбиотическими четырехмембранными пластидами родофитного происхождения и разножгутиковыми монадными стадиями.

Царство Fungi с отделами Ascomycota, Basidiomycota, Zygomycota и Chytridiomycota в своем составе в ранге подцарства вместе с подцарствами Растения (Plantae) и Животные (Animalia) составляют царство Пластинчатокристные или Платикристы (Platicristates).

Систематика ряда отделов грибов и грибоподобных организмов существенных изменений не претерпела.

Относительно отдела Базидиальные грибы (Basidiomycota) необходимо отметить, что, несмотря на сохранение общего плана его деления на классы, пересмотрены взгляды на степень родства между таксонами более низкого порядка. Так, например, внутри класса Базидиомицеты в отличие от его деления на морфологические группы порядков (гименомицеты, гастеромицеты) постулируется более близкое филогенетическое родство между порядками разных групп, например:

- между Agaricales (агарикоидные гименомицеты) и Nidulariales (гастеромицеты);
- между Boletales (агарикоидные гименомицеты) и Sclerodermatales (гастеромицеты);
- между Cantharellales (афилофоровые гименомицеты) и Phallales (гастеромицеты).

По-видимому, как и у водорослей, имеет место конвергентная выработка сходных признаков внутри различных филогенетических групп, что приводит к их искусственному перераспределению в морфологических системах.

Значительные изменения претерпела структура отдела Ascomycota (сумчатые грибы): выделены подотделы, ряд порядков приобрел статус классов, как искусственные таксоны были упразднены группы порядков

(плектомицеты, пиреномицеты и дискомицеты), выделены новые классы, пересмотрен состав старых.

В настоящее время над системой аскомицетов работает множество микологов и лишенологов. Результатом их работы является классификация родов и таксонов высшего уровня, публикуемая в журналах «Systema Ascomycetum» и «Myconet». Первый номер «Myconet» вышел в декабре 1997 года. В связи с периодическими изменениями положения многих таксонов журнал выпускается ежегодно. В настоящей работе систематика аскомикотных грибов и лишайников приводится согласно 13-му номеру «Myconet» от 31.12.2007 под редакцией Торстена Люмбша (H. Thorsten Lumbsch) и Сабины Хундорф (Sabine M. Huhndorf) с последней версией примечаний, датированной 03.05.2008.

Ввиду пересмотра отношения к лишайникам как к автотрофным организмам они включены в состав различных таксонов Ascomycota и рассматриваются в качестве лишенизированных грибов (или, что является наиболее правильным, лишайниковообразующих грибов). Соответственно лишайники с базидиальным грибом в качестве микобионта внесены в соответствующие таксоны Basidiomycota.

По-прежнему остается неясным положение класса Трихомицеты (Trichomycetes). Предварительно он внесен в состав отдела Zygomycota.

Ведется поиск филогенетических связей несовершенных (анаморфных, митоспоровых) грибов, ранее относимых к Дейтеромицетам. В настоящее время они объединяются в формальный отдел Deutoromycota, однако, имеется тенденция к включению их в состав класса Eurotiomycetes отдела Ascomycota и соответствующие таксоны отдела Basidiomycota.

В соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры, названия таксонов даются по наиболее характерному представителю. Ранг таксона обозначается соответствующим суффиксом. Отделы водорослей и грибов обозначаются –phyta и –mycota (Cryptophyta, Oomycota), классы –phyceae и –mycetes (Charophyceae, Trichomycetes). Латинские названия порядков и семейств и грибов, и водорослей заканчиваются на –ales и –aceae (Sordariales, Russulaceae).

На русском языке названия таксонов в настоящее время принято приводить с соответствующими латинскими суффиксами, например, класс Basidiomycetes – базидиомицеты, порядок Boletales – болетальные (ранее принималось болетовые), Agaricales – агарикальные (ранее - агариковые). Класс Bangiophyceae и порядок Bangiales в старом варианте по-русски назывались и в том, и другом случае – бангиевые, тогда как в настоящее время приняты названия класс бангиофициевые и порядок бангиальные, что снимает путаницу среди одноименных таксонов разного уровня.

Систематики водорослей С.П. Вассера с соавт. (1989) и систематика грибов Л.В. Гарибовой и С.Н. Лекомцевой (2005) достаточно полно изложены во множестве современных учебных пособий. Для целостности восприятия современных представлений о положении водорослей, грибоподобных организмов и грибов приведем краткую характеристику таксонов высшего ранга, рассматриваемых в курсе «Альгология и микология» по систематике И.Ю. Костикова с соавт. (2006). Систематика аскомикотных грибов и лишайников приводится согласно «Mycenet-2007».

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Отдел синезеленые водоросли (*Cyanophyta*)

Отдел синезеленые водоросли (*Cyanophyta*) – древнейшая уникальная в морфологическом и физиологическом отношении группа растительных организмов, насчитывающая около 2 тыс. видов. *Cyanophyta* включает одноклеточные или многоклеточные, «простые» или «колониальные» индивиды. Колониальные индивиды обычно макроскопические и могут измеряться сантиметрами. Для одноклеточных видов характерна коккоидная форма строения тела, для многоклеточных – нитчатая, реже разнонитчатая.

Клетка синезеленых водорослей состоит из клеточных покровов и протопласта, включающего наружную мембрану (плазмолемму) и цитоплазму с различными цитоплазматическими структурами.

К клеточным покровам принадлежат все структуры, окружающие протопласт: клеточные оболочки, слизистые обертки и особые трубчатые образования – так называемые влагалища. Клеточные оболочки синезеленых водорослей жесткие, выполняют опорную и защитную функции; в них обнаружены пектины, углеводы, аминокислоты, жирные кислоты, липополисахариды и др. Характерной чертой является наличие в составе клеточной оболочки гетерополимера – муреина (пептидогликана), образующего особый пептидогликановый слой, что сближает *Cyanophyta* с граммотрицательными бактериями и принципиально отличает от эукариотических организмов.

Слизистые обертки разнообразны по своим свойствам и происхождению. В одних случаях слизь образуется в небольшом количестве, в других вокруг клетки возникают более или менее стойкие и четкие слизистые обертки. Слизистые продукты, образованные разными клетками, могут объединяться, что нередко ведет к возникновению колониальной слизи. Вокруг трихомов часто образуются также трубчатые влагалища (чехлы), которые бывают тонкими или толстыми, неслоистыми или слоистыми.

Цитоплазма синезеленых водорослей вязкая, гелеобразная. В клетке отсутствует обособленное ядро, хроматофоры, аппарат Гольджи, митохондрии, эндоплазматическая сеть. Но у них все же существует хорошо развитая *мембранная система*, к которой, кроме плазмалеммы, относят еще мембраны тилакоидов, мезосомы, полимембранные структуры, которые являются впячиваниями наружной мембраны.

Цитоплазма делится на центральную часть – нуклеоплазму (центроплазму, ядерную область) и окрашенную периферическую – хроматоплазму. Строение центроплазмы – аналога ядра у синезеленых водорослей – близко к идентичным структурам бактериальных клеток; ДНК располагается обычно в центральной части клеток *Cyanophyta* в виде мелких гранул или тонких фибрилл (около 2-3 нм в диаметре), не связана с гистоновыми белками и не спирализуется в хромосомы. Нередко в клетке содержится более одной нуклеоплазматической области.

В хроматоплазме расположены фотосинтезирующие ламеллярные структуры (тилакоиды; типичных хлоропластов синезеленые не имеют), с которыми связаны ассимиляционные пигменты: хлорофилл а, каротиноиды

(каротин, ксантофилл) и фикобилипротеиды (аллофикоцианин, фикоциан, фикоэритрин). Последние встречаются в виде специальных структур - фикобилисом, расположенных на поверхности мембран тилакоидов.

Для *Cyanophyta* характерно наличие рибосом, которые имеют вид электронно-плотных гранул, размером 10-15 нм, и относятся к 70S частицам.

Клетки многих синезеленых водорослей содержат по одной - много «газовых вакуолей». Они представляют собой красновато - или темно-коричневые (до черных) тельца, округлой или неправильной формы, которые при электронно-микроскопическом наблюдении оказались состоящими из многих палочковидных, плотно расположенных *газовых пузырьков*. Стенка пузырьков белковая, проницаемая для газов. Давление газов внутри пузырьков сходно с давлением в окружающей среде. При повышении давления газов в среде газовые пузырьки сплющиваются (коллапсируют), что сказывается на степени плавучести водоросли.

Помимо описанных выше структур в клетках *Cyanophyta* содержатся также многие другие. Одни из них встречаются постоянно, присутствие других не обязательно. Ряд структур относится к числу запасных включений, возникающих в результате метаболизма клетки. Наиболее известны *полиэдральные тела (карбоксисомы), цианофициновые (структурированные) гранулы, волютиновые гранулы (гранулы полифосфатов), гранулы гликогена и липидные включения*.

Цианофициновые гранулы считают образованиями, специфичными для синезеленых водорослей и являющимися местом запасания азота. Карбоксисомы встречаются также у других прокариот. Их сравнивают с пиреноидами эукариотических водорослей.

У гормогониевых водорослей обязательной составной частью является трихом – неразветвленное или разветвленное нитевидное образование, состоящее из одного (двух – многих) рядов физиологически взаимосвязанных клеток (понятие «нить» шире понятия «трихом»). Различают трихомы: 1) гомоцитные – их клетки не дифференцированы по форме и функциям; 2) гетероцитные с неразветвленными или разветвленными трихомами – состоят из клеток неодинаковых по форме и функциям: вегетативных и особых (гетероцисты, акинеты).

Гетероцисты и акинеты возникают из вегетативных клеток. При образовании гетероцист содержимое вегетативной клетки становится гомогенным, более бледным (до бесцветного) или желтоватым. Оболочка исходной для них клетки утолщается, становится двухконтурной; на полюсах появляются поры и другие полярные структуры (пробки, полярные зернышки). Гетероцисты принимают участие в вегетативном размножении и в процессе фиксации атмосферного азота. Акинеты (споры, точнее покоящиеся споры, покоящиеся клетки) - это особые одноклеточные образования, выполняющие функцию сохранения жизни в неблагоприятных условиях, а в тех случаях, когда они образуются на особях в количестве большем, чем одна - то и функцию размножения.

Для сине-зеленых водорослей характерно бесполое размножение:

1) вегетативное (деление клеток, колоний, фрагментация нитей на отдельные участки таллома – гормогонии (рис.1); реже встречается размножение гонидиями, кокками, планококками. Гонидии – мелкие клетки со слизистой оболочкой, отделяющиеся от таллома или располагающиеся внутри эндоспор. Кокки – одноклеточные фрагменты таллома, не имеющие четко выраженной оболочки. Планококки – мелкие клетки, способные к самостоятельному движению).

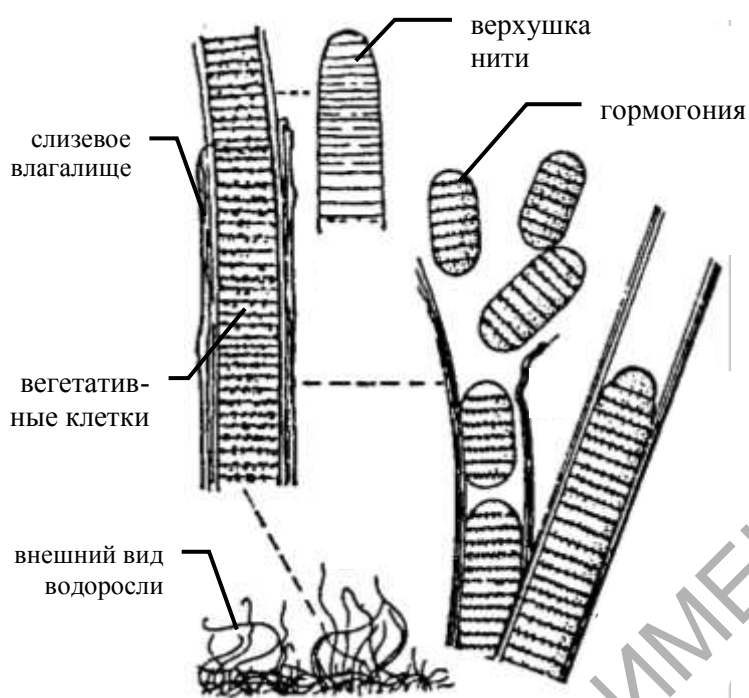


Рис 1. – Гормогониевая синезеленая водоросль *Lyngbya aestuarii*

2) собственно бесполое (экзо- и эндоспорами).

Типичного полового процесса нет, но обнаружены парасексуальные процессы, т.е. явления, при которых происходит только частичное объединение геномов, разных клеток, например, трансформация.

Синезеленые водоросли распространены в пресных и соленых водоемах, на поверхности почвы, скалах, в горячих источниках, входят в состав лишайников. Они обогащают почву органическим веществом и азотом, служат кормом для зоопланктона и рыб, могут

быть использованы для получения ряда ценных веществ (аминокислоты, витамин B₁₂, пигменты и др.). Биомасса, образованная планктонными *Cyano-phyta* может быть причиной массового «цветения воды»; некоторые представители токсичны для водных животных. Интенсивное развитие синезеленых водорослей имело громадное значение для развития жизни на Земле, и не только из-за накопления ими органического вещества, но и в связи с обогащением первичной атмосферы кислородом, создании известковых пород.

Отдел синезеленые водоросли включает 3 класса: хроококковые – *Chroococcophyceae*, хамесифоновые - *Chamaesiphonophyceae*, гормогониевые – *Hormogoniophyceae*.

Класс хроококковые (*Chroococcophyceae*). Представители класса – одноклеточные или колониальные организмы. Строение и форма колоний зависит от способа деления клеток и особенностей слизиобразования. Клетки хроококковых водорослей в основном шаровидные или эллипсоидные, реже удлиненные. Для представителей класса характерно бесполое вегетативное размножение (деление клеток надвое; деление колоний: фрагментация, собственно деление, почкование). В пределах класса различают 3 порядка. Наиболее распространены представители порядка хроококковые.

Порядок хроококковые (*Chroococcales*). Одноклеточные, чаще колониальные индивиды. Колонии свободные, разнообразной формы (шаровидные, эллипсоидные, удлинённые, кубообразные и др.). Клетки шаровидные, эллипсоидные, цилиндрические, прямые или разнообразно изогнутые. Представители: *Microcystis aeruginosa* – микроцистис синеваато-зеленый (рис.2), *M. toxuca* – м. токсичный, *M. flos-aquae* – м. «цветения» воды, *M. pulverea* – м. порошковидный, *Gloeocapsa magna* – глеокапса большая (рис.3), *Eucapsis alpina* – эвкапсис альпийский (рис.4).



Рис. 2 - Колония микроцистиса синеваато-зеленого (*Microcystis aeruginosa*)

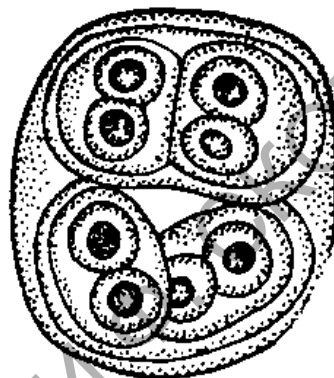


Рис. 3 - Глеокапса большая (*Gloeocapsa magna*)

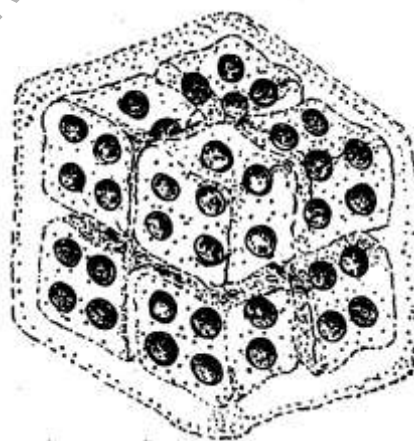


Рис. 4 - Эвкапсис альпийский (*Eucapsis alpina*)

Класс гормогониевые (Hormogoniophyceae). Самый крупный класс отдела синезеленые водоросли, представители которого характеризуются нитчатой (трихомальной) формой строения тела и способностью к образованию гормогониев, т. е. специальных фрагментов трихомов, способных к активному движению и прорастанию в новые особи. Трихомы голые или заключенные в слизистые влагилица. Многим свойственны гетероцисты.

Индивиды многоклеточные, «простые» или колониальные. «Простые» индивиды содержат один трихом и наиболее соответствуют термину «индивид» в смысле «особь», «организм». Колониальные индивиды обычно возни-

кают из одного «простого» и имеют признаки, характеризующие их как целое (наличие общего «скелета» в виде общих слизевых влагалищ (т. н. перидерма), особых способов размножения (почкования)), и соответствуют настоящим колониям. К колониям в широком смысле слова наряду с колониальными индивидами (колониальными организмами) относятся также колонии индивидов, например сплетения нитей осцилляториевых водорослей. В отличие от колониальных индивидов колонии индивидов - образования менее целостные. Они нередко возникают из многих, ранее обособленных особей и часто соответствуют поселениям индивидов. Образуются, например, на агаризованной среде в месте посадки водоросли на агар. Размножение как правило бесполое вегетативное: случайной фрагментацией, гормогониями, акинетами. Собственно бесполое размножение не характерно. Эндоспоры обнаружены только у отдельных представителей. Экзоспоры не найдены. Класс включает 3 порядка: осцилляториевые – *Oscillatoriales*, ностоковые – *Nostocales*, стигонемовые – *Stigonematales*.

Порядок осцилляториевые (*Oscillatoriales*). Включает виды, имеющие однорядные, неразветвленные, трихомы, которые состоят из одинаковых клеток, за исключением верхушечной. Гетероцисты и акинеты отсутствуют.

Представители: *Oscillatoria limnetica* (О. озерная), *O. planctonica* (О. планктонная), *O. tenuis* (О. тонкая), *O. formosa* (О. стройная), *Lyngbya aestuarii*. (рис.1), род Спирулина (*Spirulina*) (рис.5).

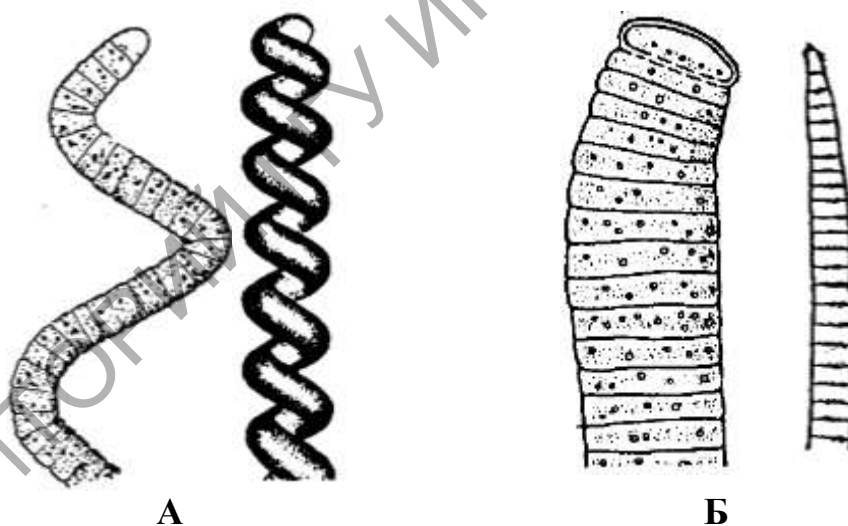


Рис.5 – Представители родов спирулина – *Spirulina* (А) и осциллятория – *Oscillatoria* (Б)

Порядок ностоковые (*Nostocales*). Объединяет гормогониевые водоросли с гетероцитными неразветвленными нитями или нитями с ложным ветвлением (за счет прорыва трихома в сторону), часто с акинетами. Трихомы бывают как с влагалищами, так и без них. Представители: *Nostoc commune*, *Gloeotrichia natans*, *Anabaena flos-aquae*, *A. variabilis*, *Calothrix elenkinii*, *Rivularia haematites*

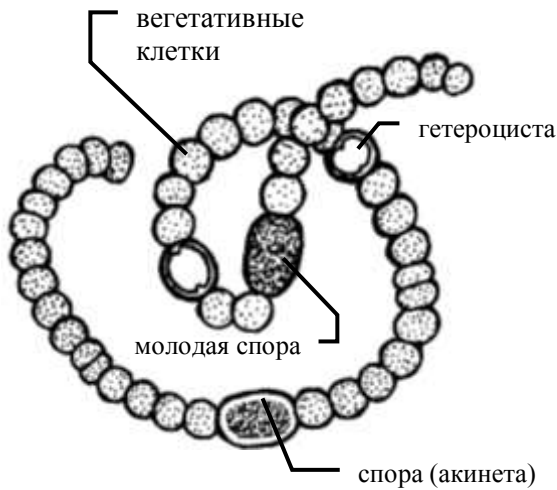


Рис.6 – Отдельная нить *Anabaena flos-aquae* (анабена «цветения» воды)

Род анабена (*Anabaena*) представлен одиночными или собранные в неправильные скопления нити. Нити симметричные, одинаковой ширины на всем протяжении, прямые или изогнутые (рис.6). Размножаются гормогониями, которые растут только за счет поперечных делений клеток. Большинство видов имеет споры (акинеты), резко отличающиеся по размерам и форме от вегетативных клеток, и интеркалярные гетероцисты.

Род носток (*Nostoc*) характеризуется слизистыми или студенистыми колониями разных размеров и формы (рис.7). Нити наряду с вегетативными клетками содержат интеркалярные гетероцисты.

Размножение – посредством гормогониев, которые возникают в результате распада нитей по гетероцистам (при этом сами гетероцисты отмирают и выпадают). Гормогонии активно движутся и покидают пределы колониальной слизи, которая ко времени их формирования расплывается, а если колония покрыта наружным плотным слоем (перидерм), то и этот слой рывается.

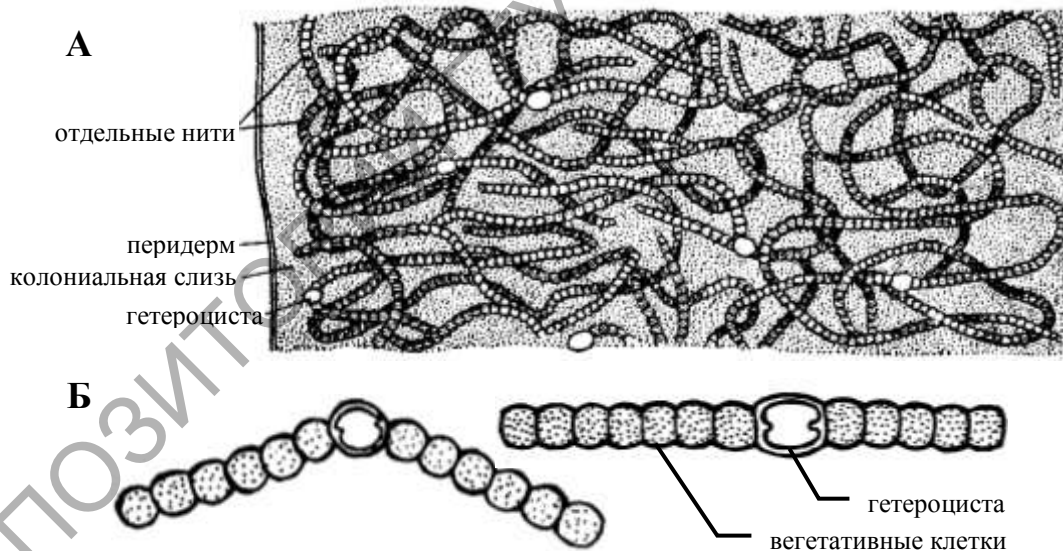


Рис.7 - Участок колонии (А) и отдельные нити (Б) *Nostoc commune*

У многих ностоковых развиваются акинеты, которые обычно мало отличаются по форме и размерам от вегетативных клеток. Сферические колонии нередко размножаются почкованием колоний.

Наиболее крупными колониями обладает носток сливовидный (*Nostoc pruniforme*), занесенный в Красную книгу Республики Беларусь.

Род глеотрихия (*Gloeotrichia*) представлен особями со студенистыми

талломами (рис.8). Нити в колониях расположены радиально. К центру об-

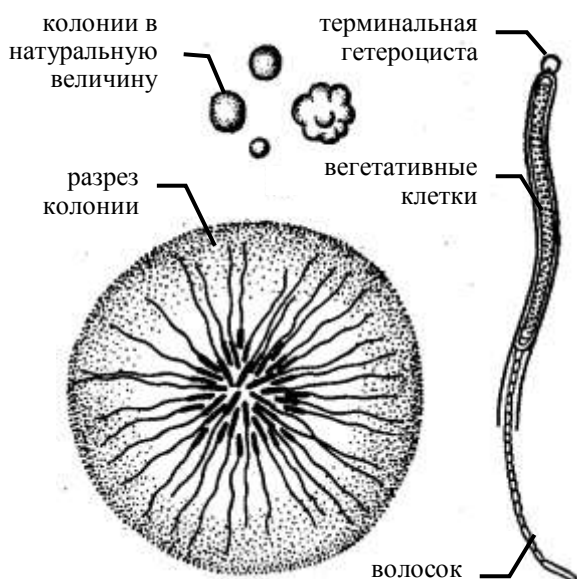


Рис.8– Глеотрихия (*Gloeotrichia natans*)

ращены расширенные концы нитей с базальной гетероцистой (иногда и с акинетой), к периферии – волоски. Размножение осуществляется посредством гормогониев. В их образовании участвуют все вегетативные клетки, кроме нескольких базальных, волосок при этом сбрасывается. Гормогонии, как правило, собраны в пучки, и молодая колония формируется за счет прорастания многих гормогониев, образующих асимметричные нити, окруженные слизью.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Д.С.СЕРБИНА

Отдел *Euglenophyta* (Эвгленофитовые водоросли)

Автофототрофные, вторично и первично гетеротрофные организмы. Большинство представителей имеют монадный таллом. Покров клетки – пелликула. Хлоропласты хлорофитного происхождения с тремя мембранами. Пигментный состав: хлорофиллы а и b, каротины, основные ксантофиллы: неоксантин и диадиноксантин. Тилакоиды группируются чаще по три. Пиреноиды могут выступать за пределы хлоропластов.

Запасные вещества: парамилон (в цитоплазме, на выступающей за пределы хлоропластов поверхности пиреноида), масла.

Отдел *Chrysophyta* (Хризофитовые или золотистые водоросли)

Чаще монадные и амeboидные фотоавтотрофные и вторично гетеротрофные организмы. Встречаются гемимонадные, коккоидные и нитчатые талломы. Нередко образуются колонии (в том числе и ценобиального типа). Клеточные покровы пектиновые, имеются представители, покрытые только плазмалеммой, либо с кремнеземными чешуйками. Могут образовываться домики из органических веществ. В жизненном цикле имеются кремнеземные эндогенные цисты. Жгутики гетероконтные: большой – с ретронемами, малый жгутик голый или с простыми мастигонемами.

Пластиды родофитного происхождения, четырехмембранные, редко с голым пиреноидом и стигмой. Наружняя мембрана пластиды непосредственно переходит в мембрану ядра. Митоз открытый. Основные пигменты: хлорофиллы а и с каротин, ксантофилы диатоксантинового ряда (фукоксантин, диато-, диадино-, диноксантин) и лютеинового ряда (лютеин, нео-, зеа-, антера-, виолаксантин). По периферии пластиды имеет опоясывающая трехтилакоидная ламелла, тилакоиды в стромах собраны по три.

Запасные продукты – масла (в цитоплазме, редко – в стромах хлоропластов).

Общая характеристика отдела Желтозеленые водоросли

Желтозеленые водоросли (*Xanthophyta*) по современным представлениям – это эукариотические фотоавтотрофные страменопильные тубулокрестаты. Их принадлежность к царству тубулокрестаты обусловлена, в первую очередь, строением крист митохондрий: они трубчатые с базальной перетяжкой. Тубулокрестаты объединяют три подцарства, различающиеся рядом морфологических и цитогенетических признаков: Амebo-флагелляты (*Amoeboflagellates*) (из водорослей представлен отдел *Chlorarachniophyta*), подцарство Альвеоляты (*Alveolates*) (из водорослей – *Dinophyta*) и подцарство Страменопилы (*Stramenopiles*). Страменопилы объединяет некоторых простейших и группы отделов Псевдогрибы и Хромофитовые водоросли. Общим для них является сходство ядерных, митохондриальных, а

для водорослей, и пластидных генов. Наиболее яркий морфологический признак Страменоциальных – наличие на поверхности жгутика трехчленных мастигонем (*ретронем*), образование структурных компонентов которых начинается между мембранами ядерной оболочки и в пластидной эндоплазматической сети, характерной для Хромистых водорослей. Их пластиды вторично эндосимбиотические, родофитного происхождения, без нуклеоморфа (четырёхмембранные, две наружные мембраны структурированы в пластидную эндоплазматическую сеть). Наряду с Желтозелеными водорослями (*Xanthophyta*) данная группа отделов объединяет Бурые (*Phaeophyta*), Диатомовые (*Bacillariophyta*), Золотистые (*Chrysophyta*), Рафидофитовые (*Raphidophyta*), Эустигматофитовые (*Eustigmatophyta*) и Диктиохофитовые (*Dictyochophyta*) водоросли. Различия между отделами заключается, в первую очередь, в строении клеточных покровов, составе пигментов и продуктов ассимиляции, строении фоторецепторного аппарата, цитоскелета, морфологии тела.

Отдел *Xanthophyta* включает около 600 видов одноклеточных, колониальных, многоклеточных организмов, для которых, в основном, характерны коккоидный, нитчатый, разноразветвленный и сифональный типы таллома (однако, в рамках отдела встречаются почти все типы таллома от монадного до сифонального, за исключением сифонокладального). Среди желтозеленых водорослей есть подвижные и неподвижные, прикрепленные и свободноживущие организмы, для подвижных форм и стадий (в том числе и для зооспор) характерно наличие двух жгутиков неравной длины (боковой – короткий бичевидный и передний длинный с *ретронемами*). У примитивных форм клетка одета *перипластом*, а у более высокоорганизованных представителей имеется пектиновая или пектиново-целлюлозная, цельная или двухстворчатая *оболочка*, часто инкрустированная солями металлов (железа, кальция), кремнеземом.

В *цитоплазме* клетки находятся мелкие *ядра* (одно или много, в зависимости от типа таллома). *Митоз* закрытый, в вегетативных клетках веретено деления образуется центриолями, у зооспор при первом делении после периода активного движения – базальными телами жгутиков.

Пластиды вторично симбиотические, родофитного типа. Их отличительной особенностью является непосредственный переход внешней мембраны *пластидной эндоплазматической сети* во внешнюю мембрану ядерной оболочки. *Тилакоиды* группируются по три, обычно есть *опоясывающая ламелла*. Пластиды разнообразной формы: дисковидные, корытообразные, пластинчатые, реже лентовидные, звездчатые или чашевидные, иногда с пиреноидом.

Комплекс пигментов: хлорофиллы *a* и *c*, β -каротин, ксантофиллы (преимущественно диатоксантин и диадиноксантин, у некоторых имеются специфические ксантофиллы – гетероксантин и вошерикоксантин и ксантофиллы лютеинового ряда, например, неоксантин), фукоксантин отсутствует. Комбинации этих пигментов придают клетке чаще желто-зеленую, светло- или темно-желтую окраску, реже зеленую, у некоторых – голубую; встречаются и бесцветные формы. Запасные продукты – *хризоламминарин*, при старении – *масла*. У подвижных форм отмечена стигма.

У некоторых монадных форм в переднем конце клетки есть одна или две пульсирующие вакуоли.

Размножение желтозеленых водорослей осуществляется преимущественно бесполом путем. Бесполое вегетативное размножение осуществляется продольным делением клеток, фрагментацией таллома или отчленением отдельных клеток таллома, выводковыми почками, акинетами. Часто представлено бесполое размножение с помощью разнообразных специализированных клеток: амебоидов, апланоспор, зооспор и синзооспор, гемизооспор и гемиавтоспор, автоспор и синавтоспор. Типичная зооспора на переднем конце или сбоку имеет два жгутика: более длинный – перистый, покрыт ретронами, выполняет двигательную функцию, более короткий – гладкий, рулевой, может быть редуцирован. При неблагоприятных условиях у некоторых видов образуются покоящиеся цисты с толстой насыщенной кремнеземом оболочкой и с богатым запасом питательных веществ. Иногда желто-зеленые водоросли переживают неблагоприятные условия в пальмеллевидном состоянии.

Половой процесс (оогамного типа) хорошо изучен лишь у видов рода *Vaucheria*, жизненный цикл которых диплофазный, с гаметической редукцией и без смены поколений. У некоторых желтозеленых известны изо- и гетерогамный половые процессы.

Желтозеленые водоросли распространены в пресноводных, реже соленых водоемах, почве, в наземных местообитаниях (включая толщу воздуха). Представители отдела *Xanthophyta* являются продуцентами кислорода и органических веществ, участвуют в самоочищении загрязненных вод и почв, почвообразовательных процессах, входят в состав цепей питания. Могут вступать в симбиотические отношения, вплоть до внутриклеточных (*Murchisonia* со сфагновыми мхами, хлоропласты *Vaucheria litorea* с моллюском *Elisia chlorotica*, лишайники рода *Verrucaria* в качестве фотобионта могут содержать водоросли из рода *Heterococcus*). Хозяйственное значение желтозеленых определяется их использованием в качестве показательных организмов в системе экологического мониторинга, в составе комплекса микроорганизмов, осуществляющих очистку сточных вод.

Отдел желтозеленые водоросли включает один класс Ксантофициевые (*Xanthophyceae*), который подразделяется на четыре порядка: Вошерияльные (*Vaucheriales*), Ботридиальные (*Botrydiales*), Мисхококкальные (*Mischococcales*) и Трибонематальные (*Tribonematales*). Класс Эустигматофициевые водоросли, ранее включаемый в отдел *Xanthophyta*, на основании особенностей строения (многокомпонентный фоторецепторный аппарат) и пигментного состава (отсутствие хлорофилла *c* и ксантофиллов диатоксантинового ряда) в настоящее время выделен в самостоятельный отдел Эустигматофитовые (*Eustigmatophyta*).

Характеристика порядка Вошерияльные (*Vaucheriales*), основные представители порядка

Порядок Вошерияльные (*Vaucheriales*) объединяет виды с сифональным

типом структуры таллома нитевидной формы, неограниченным ростом и цельными целлюлозно-пектиновыми оболочками. Бесполое размножение осуществляется с помощью синзооспор, половой процесс – оогамия. Порядок включает один *pod* – вошерия (*Vaucheria*). Таллом вошерии – неправильно и редко ветвящиеся нити с бесцветными ризоидами (рисунок 9). Центральную

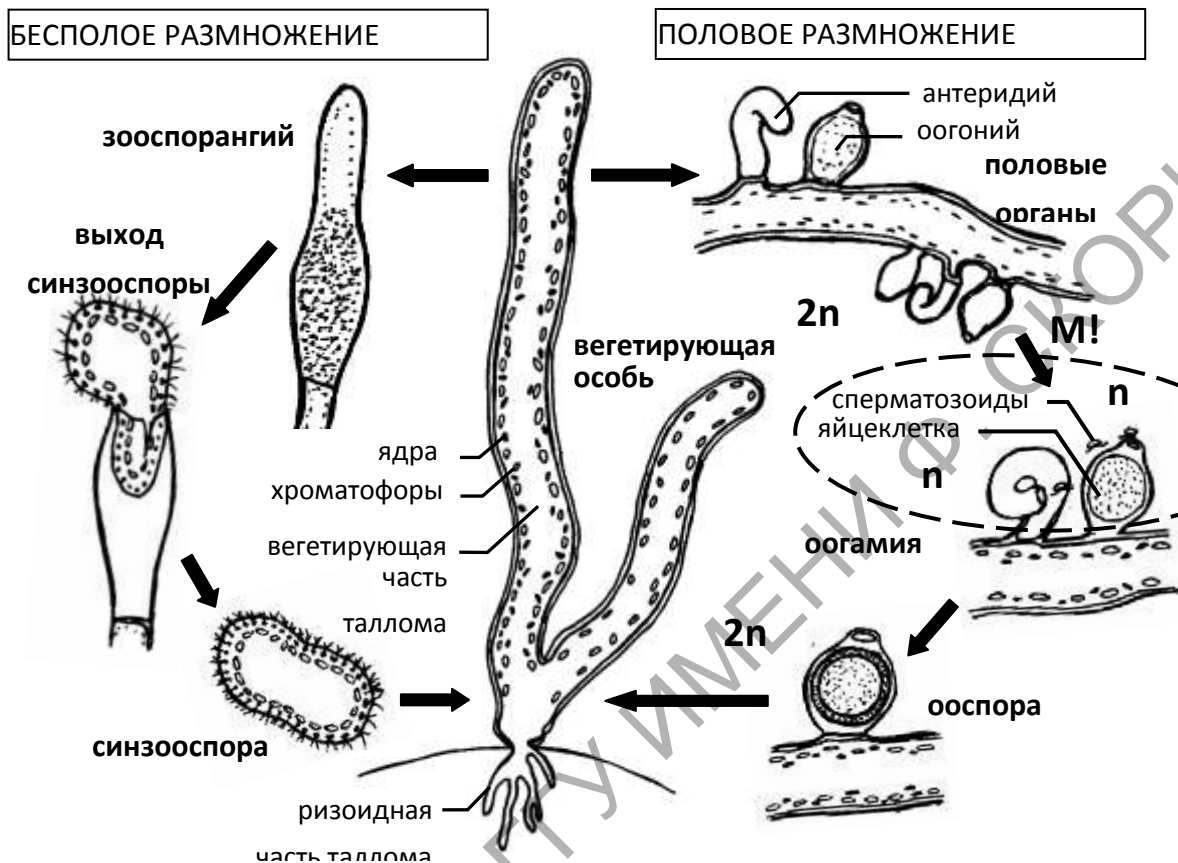


Рисунок 9 – Схема жизненного цикла представителей рода вошерия (*Vaucheria*)

часть занимает вакуоль с клеточным соком. В постенном слое цитоплазмы расположены дисковидные хроматофоры без пиреноидов и ядра.

Жизненный цикл. Бесполое размножение осуществляется многожгутиковыми многоядерными зооспорами (синзооспорами). Напротив каждого ядра располагается пара почти одинаковых по длине жгутиков (более длинный, тем не менее, покрыт ретронемами). Образование синзооспор происходит в спорангиях, которые отчлениваются перегородкой на концах нитей. Содержимое этих участков становится густым и темным и превращается в одну крупную подвижную спору.

Половое размножение у вошерии оогамное. На диплоидном талломе отчленивается антеридий и около него – один или несколько оогониев. Внутри гаметангиев происходит редукционное деление, и образуются гаплоидные яйцеклетки и сперматозоиды. При созревании яйцеклетки на носике оогония выделяется капелька содержимого, привлекающего сперматозоиды. Сперматозоиды по строению напоминают разножгутиковые зооспоры, но

поверхность обоих жгутиков лишена ретронем. Один из сперматозоидов через трещину в оболочке оогония проникает к яйцеклетке и оплодотворяет ее. Зигота покрывается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя. После завершения периода покоя зигота прорастает в новый таллом.

Характеристика порядка ботридиальные (Botrydiales), основные представители порядка

Порядок Ботридиальные (*Botrydiales*) включает водоросли сифональной структуры, с ограниченным ростом и цельной пектиновой оболочкой. Центральную часть таллома занимает одна крупная или несколько мелких вакуолей с клеточным соком (рисунок 10). Представители – ботридиум (*Botrydium*) и ботридиопсис (*Botrydiopsis*).

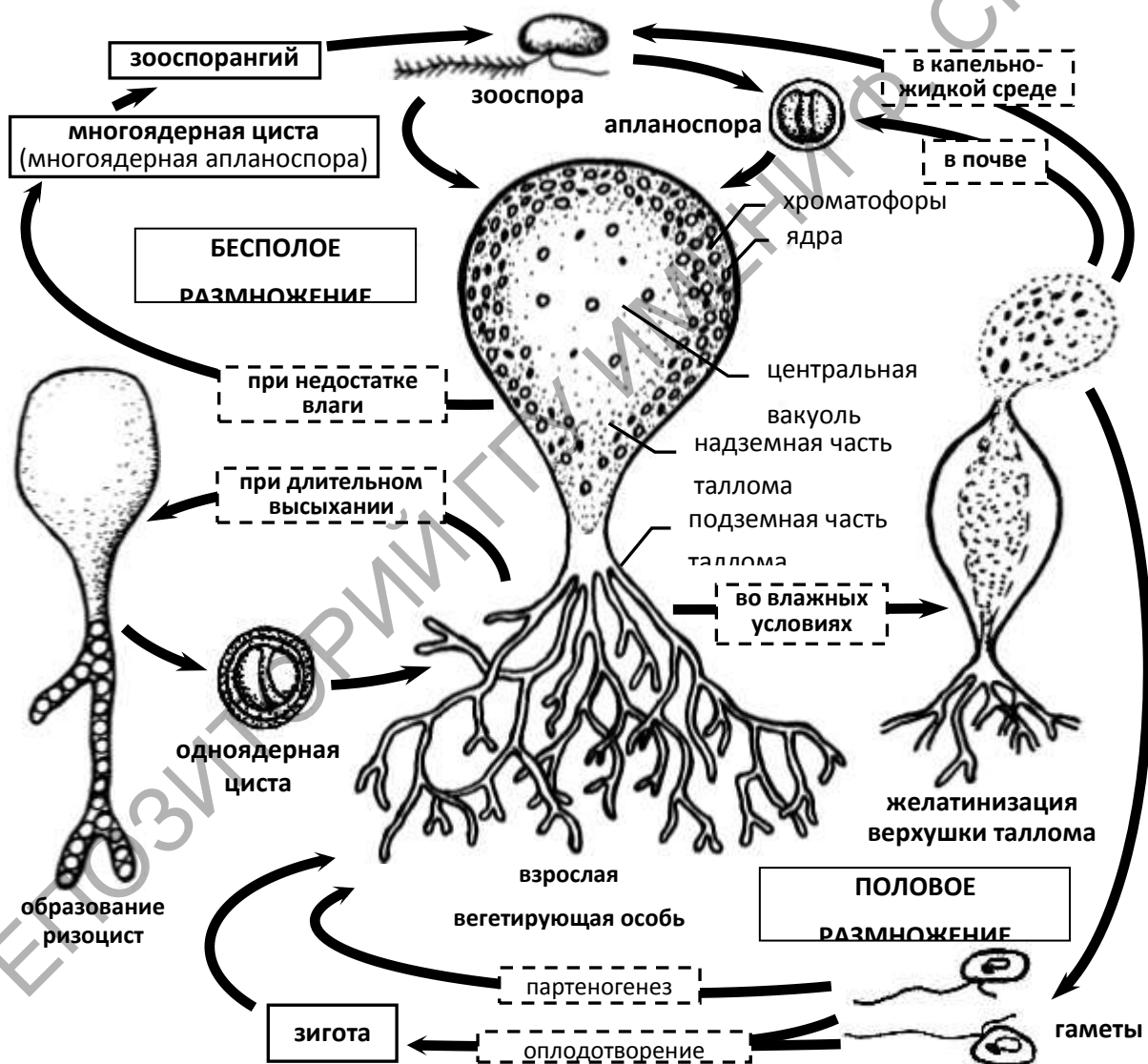


Рисунок 10 – Схема жизненного цикла представителей рода ботридиум (*Botrydium*)

Род ботридиум объединяет наземные прикрепленные сифональные водоросли шаровидной или булавовидной формы. Клетка покрыта

пектиновой оболочкой, которая пропитывается известью и с возрастом грубеет. Надземная часть с крупной центральной вакуолью, многочисленными ядрами и хроматофорами. Подземная часть состоит из дихотомически разветвленных бесцветных ризоидов.

Жизненный цикл. Размножается ботридиум, в основном, бесполом путем: апланоспорами и зооспорами, типичного для разножгутиковых строения, которые образуются в надземной части таллома. Зооспоры образуют новый таллом непосредственно или через стадию апланоспоры. При недостаточном увлажнении почвы содержимое надземной части таллома идет на образование одной многоядерной крупной цисты (многоядерной апланоспоры), которая при восстановлении влажности преобразуется в зооспорангий с зооспорами. При длительном высыхании все содержимое таллома перемещается в ризоиды и распадается на покрытые плотной оболочкой одноядерные цисты (ризоцисты), прорастающие в новые особи с наступлением благоприятных условий. Половой процесс изо- или гетерогамный, но специальные половые органы не образуются. Возможно партеногенетическое прорастание гамет. Вопрос о чередовании ядерных фаз и месте мейоза в жизненном цикле окончательно не изучен.

Представители *рода* ботридиопсис (*Botrydiopsis*) имеет более мелкие клетки (до 0,1 мм) сферической формы с многочисленными пристенными хроматофорами и несколькими десятками ядер. В центре клетки находится вакуоль с клеточным соком. Размножаются зооспорами или одноядерными апланоспорами. Встречаются в лесных и тундровых почвах, в грунтах высокогорных и полярных пустынь.

Особенности представителей порядков мисхококкальные (*Mischococcales*) и трибонематальные (*Tribonematales*)

Порядок Мисхококкальные (*Mischococcales*) объединяет одноклеточные водоросли с цельными пектиновыми оболочками. Примитивные представители имеют коккоидный тип структуры таллома, более высокоорганизованные – гетеротрихальную. Наиболее известны представители родов харациопсис (*Characiopsis*) и гетерококк (*Heterococcus*).

Род харациопсис (рисунок 11А) включает водоросли, которые прикрепляются к подводным субстратам с помощью коротких или длинных ножек, образованных клеточной оболочкой. Размножаются зооспорами.

Представители *рода* гетерококк (рисунок 11Б) характеризуются гетеротрихальным типом таллома, обитают преимущественно в наземных условиях.

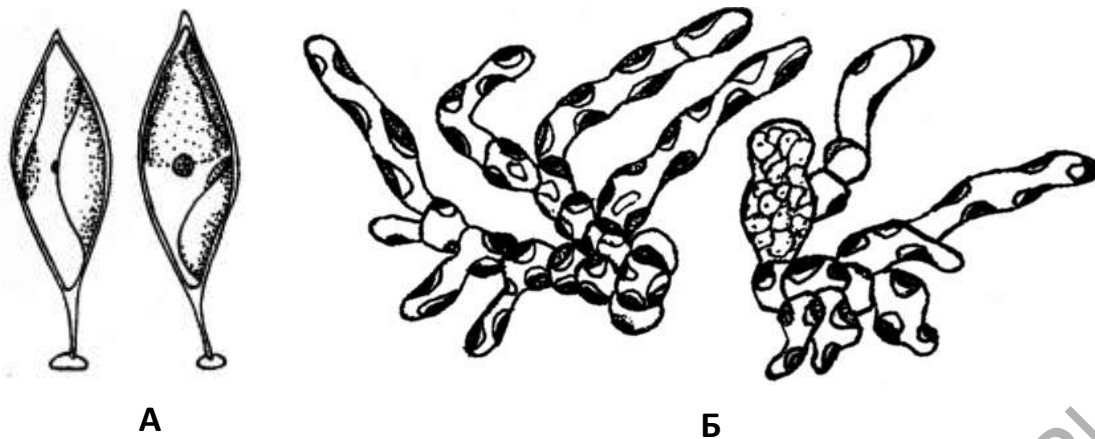


Рисунок 11– Представители родов харациопсис (*Characiopsis*) (А) и гетерококк (*Heterococcus*) (Б)

Порядок Трибонематальные (*Tribonematales*) включает разнообразные водоросли с двухстворчатыми клеточными оболочками. Наиболее характерны представители **рода** трибонема (*Tribonema*) с нитчатой структурой таллома (рисунок 12).

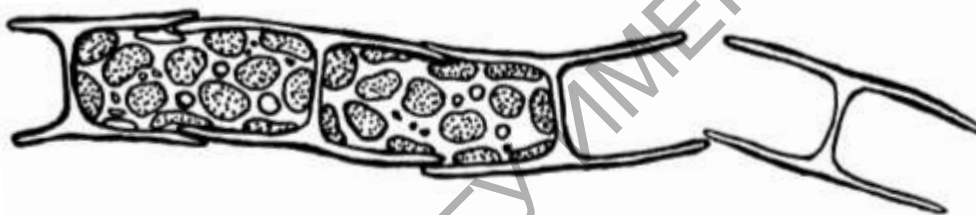


Рисунок 12 – Трибонема (*Tribonema*)

Оболочка клеток состоит из двух одинаковых половинок, которые краями накладываются одна на другую, половинки соседних клеток срастаются створками, поэтому при фрагментации нитей (вегетативное размножение) на верхушках дочерних клеток и в воде вокруг нитей видны характерные Н-образные образования. Бесполое размножение происходит апланоспорами, зооспорами, могут формироваться акинеты (покоящиеся споры). Известны представители с изогамным половым процессом.

Общая характеристика отдела Бурые водоросли

Подавляющее большинство из около 2000 видов представителей *отдела* Бурые водоросли (*Phaeophyta*) – морские, макроскопические организмы (рисунок 13).

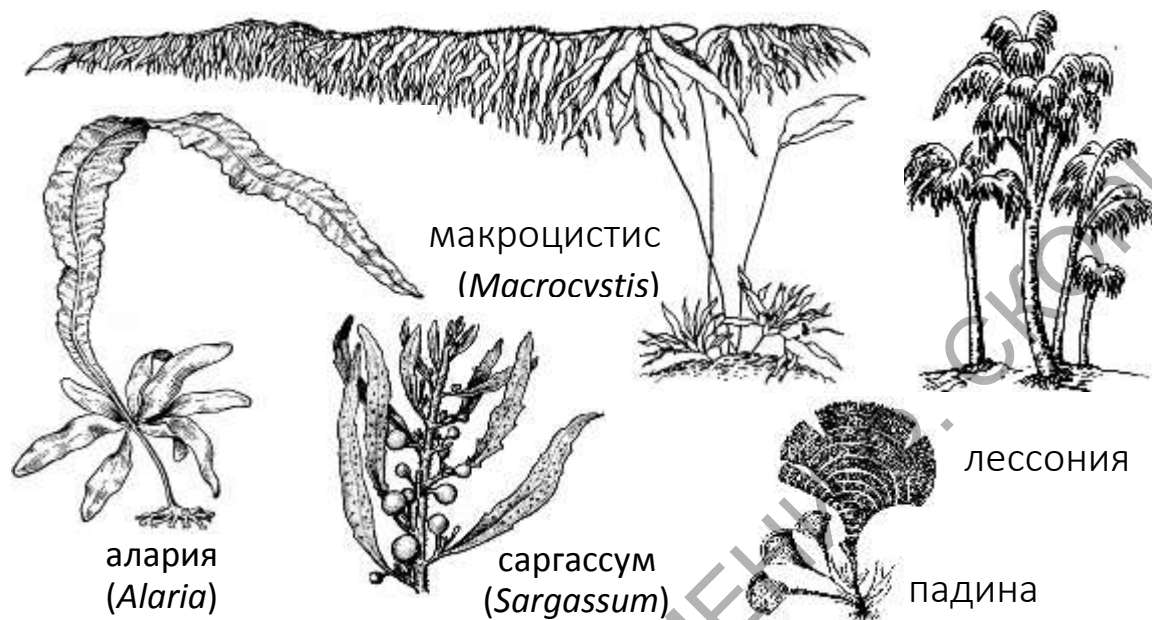


Рисунок 13 – Некоторые высокоорганизованные бурые водоросли (*Phaeophyta*) [3]

В настоящий момент известно только восемь пресноводных видов, однако, ввиду их малых размеров и редкой встречаемости, они остаются слабо изученной группой.

Наиболее просто организованные талломы представлены однорядными беспорядочно ветвящимися нитями, иногда формирующими кустистые формы, основанием которых служат стелющиеся ризоиды (порядок *Ectocarpales*). У высокоорганизованных бурых водорослей талломы дифференцированы (тканевые) и напоминают высшие растения (*Laminaria*, *Sargassum*, *Fucus*). У них имеются корневидные, стеблевидные и листовидные части, некоторые крупные представители имеют воздушные пузыри, удерживающие ветви в вертикальном положении. В таких слоевищах наблюдается специализация клеток с образованием *тканей* (ассимиляционная, запасная, механическая и проводящая) (рисунок 14). В простейшем случае в талломе различают кору и сердцевину. У более сложно организованных бурых водорослей (*Laminariales*) в коре выделяют *меристодерму* (делящуюся покровную ткань), в центральной бесцветной части – промежуточный слой и сердцевину. Сердцевина выполняет механическую функцию и функцию транспорта продуктов фотосинтеза. Транспортная функция осуществляется с помощью *ситовидных трубок* или трубчатых нитей. Часть трубчатых нитей идет поперек слоевища от клеток промежуточного слоя, другие ориентированы по длинной оси слоевища, при этом клетки последних очень длинные и узкие, и только у поперечных

перегородок они воронкообразно расширены. В перегородках трубчатых нитей находятся поры, а сами перегородки называются *ситовидными пластинками*.

Среди бурых водорослей имеются виды с однолетними и многолетними талломами. Многолетние бывают нескольких типов. У одних таллом целиком многолетний, ежегодно отмирают только побеги, на которых развивались органы размножения (*Fucus*). У других многолетними являются осевая часть и органы прикрепления (*Laminaria*). У третьих многолетний только базальный диск, а остальная часть таллома ежегодно отрастает вновь (*Sargassum*).

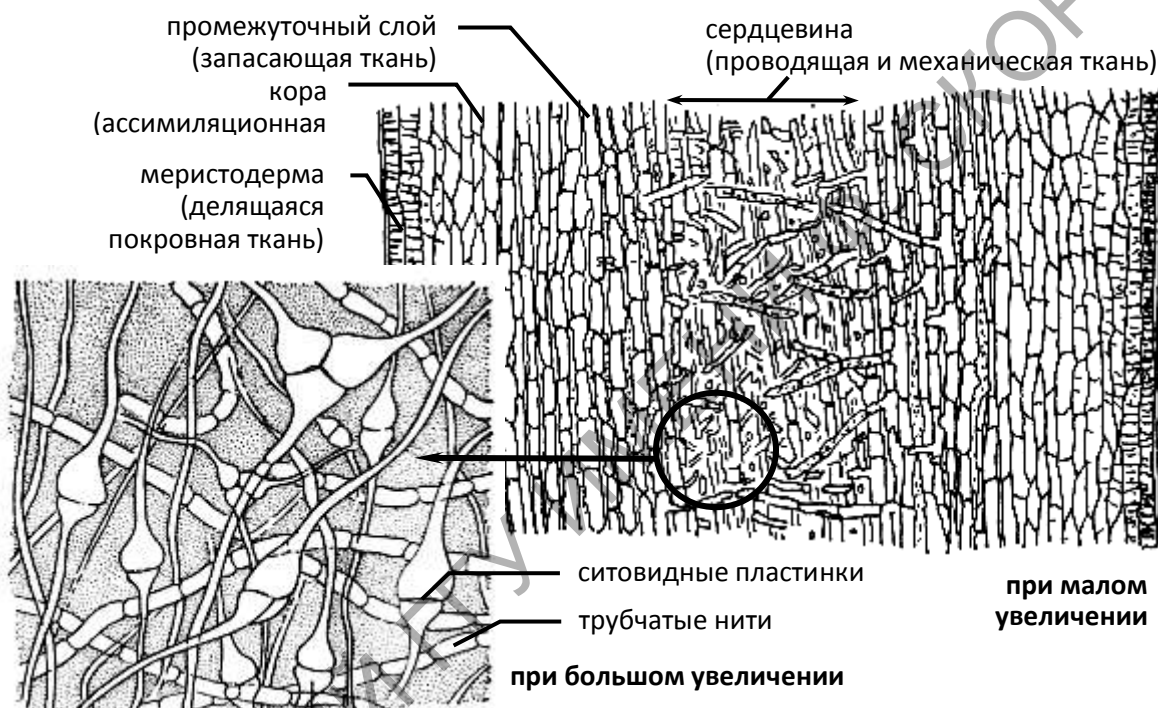


Рисунок 14 – Продольный разрез слоевища ламинарии (*Laminaria*) [3, 6]

Увеличение слоевищ спорофитов в длину, в основном, обеспечивается деятельностью *интеркалярной зоны*, которая расположена в основании пластинчатой части слоевища, на вершине ствола (в более просто организованном нитчатом талломе может одновременно присутствовать как интеркалярный, так и верхушечный рост). В разветвленном таллом интеркалярная зона имеется в основании каждой пластины. Интеркалярная зона не имеет четкой границы, деление клеток слоевища происходит и на некотором расстоянии от нее. Наибольшая скорость роста таллома наблюдается у ламинариевых (до 10 – 13,5 см в сутки), но с ростом таллома одновременно происходят процессы разрушения его верхушки. Многолетние органы периодически нарастают в толщину за счет деления клеток коры, что приводит к формированию концентрических слоев, напоминающих годовичные кольца высших растений (рисунок 15).



«годовичные кольца»

Рисунок 15 – Поперечный срез двулетнего стебля ламинарии (*Laminaria*) [6]

Оболочка клеток бурых водорослей двухслойная. Внутренний слой целлюлозный, однако, целлюлоза бурых водорослей несколько отличается по свойствам от целлюлозы цветковых растений, и потому ее называют *альгулезой*. Внешний слой пектиновый, обычно состоит из белковых комплексов с альгиновой кислотой и ее солями. Благодаря такому строению оболочка бурых водорослей может набухать, превращаясь в слизистую массу иногда значительного объема.

Ядро в клетке одно, типично эукариотического строения. *Митоз* полузакрытый, веретено деления формируется центриолями.

Окраска талломов от желтовато-бурой до почти черной, обусловленной своеобразным набором пигментов (хлорофиллы *a* и *c*, β - и ϵ -каротины, а также несколько ксантофиллов – фукоксантин, виолаксантин, антераксантин и зеаксантин), среди которых наиболее специфичным является фукоксантин интенсивно бурого цвета. *Пластиды* вторично симбиотические родофитного типа, покрыты четырьмя мембранами. Две наружные мембраны структурированы в *пластидную эндоплазматическую сеть*, которая непосредственно переходит в ядерную оболочку. Две внутренние мембраны образуют собственно оболочку хлоропласта. Между второй и третьей мембранами есть *перипластидное пространство*. *Тилакоиды* внутри пластид расположены по три, имеется *опоясывающая ламелла*. Пластиды большей частью многочисленные, мелкие, дисковидные, реже лентовидные или

пластинчатые. *Пиреноиды* характерны не для всех представителей. У подвижных стадий в пластиде имеется *стигма*. Запасные вещества (*ламинарин*, реже обнаруживаются *масла* и многоатомные спирты (например, *маннит*)) откладываются за пределами пластид. Митохондриальный аппарат представлен разветвленным *митохондрионом*, внутренняя мембрана которого структурирована в трубчатые кристы.

Для бурых водорослей характерно бесполое и половое размножение. *Вегетативное размножение* специализированными выводковыми почками характерно только для некоторых бурых водорослей (род *Sphacelaria*). Вегетативное размножение путем фрагментации таллома нельзя считать безусловным. Оторвавшиеся участки талломов продолжают вегетацию только при попадании в наиболее благоприятные условия, не образуя при этом новых органов размножения. Исключением являются саргассовые водоросли (род *Sargassum*), обитающие в открытых акваториях Атлантического океана. *Бесполое размножение* у большинства бурых водорослей происходит с помощью разножгутиковых зооспор (жгутики прикреплены с брюшной стороны, двигательный направлен вперед, покрыт ретронами, рулевой жгутик гладкий, направлен назад), у отдельных – неподвижными спорами, которые по количеству их в спорангии называются тетраспорами или моноспорами. *Половой процесс* *изо-, гетеро- и оогамный*.

Жизненный цикл гаплодиплофазный с чередованием поколений (изоморфным или гетероморфным, с регулярной или нерегулярной сменой поколений) или диплофазный без смены поколений.

Бурые водоросли являются основным поставщиком органического вещества в прибрежных экосистемах морей и океанов, макроскопические представители способны формировать подводные леса и плантации, что массово используется человеком. Бурые водоросли и продукты их переработки (*альгинаты*, *маннит*, *фукоидаты*, *йод*) нашли применение в сельском хозяйстве (кормопроизводство и производство удобрений), в пищевой, текстильной, целлюлозно-бумажной промышленности, в металлургии и радиоэлектронике. Изучается возможность их переработки в метан. В медицине они применяются не только как наполнители таблеток и гели-носители, но и как самостоятельные препараты (кровоостанавливающие субстанции, сорбенты). Исследуются их противоопухолевые и противовирусные свойства.

2 Принципы систематики и жизненные циклы наиболее характерных представителей

Отдел включает один *класс* Феофициевые (*Phaeophyceae*) и восемь порядков. Деление на порядки осуществляется по следующим признакам: наличие пиреноида и его строение, особенности размножения, наличие зооспор, тип полового процесса, особенности протекания жизненного цикла. Наиболее характерные порядки отдела бурые водоросли: Эктокарпальные (*Ectocarpales*), Диктиотальные (*Dictyotales*), Ламинариальные (*Laminariales*) и Фукальные или Фукусовые (*Fucales*). Разнообразие жизненных циклов

можно рассмотреть на примере одноименных представителей данных порядков.

Pod эктокарпус (*Ectocarpus*) характеризуется талломом в виде желтовато-бурых кустиков, достигающих в длину нескольких сантиметров (иногда до 30 см и более). Талломы состоят из стелющихся нитей, от которых отходят вертикальные, обильно ветвящиеся, однорядные нити. Рост нитей у большинства видов диффузный, лишь у некоторых обособливается интеркалярная зона деления у основания боковых веточек (волосков). Еще реже встречается верхушечный рост. Ввиду этого длина клеток в нитях неодинакова: более молодые клетки – более мелкие. Прикрепление талломов осуществляется ризоидами, которые у крупных экземпляров образуют своеобразную кору у основания ветвей. К вершине ветвей клетки сужаются и заканчиваются длинным бесцветным волоском. Эти водоросли произрастают на скалах или на других водорослях и встречаются во всех морях мира, предпочитая холодные воды Севера. Размножаются бесполом и половым путем.

В **жизненном цикле** наблюдается нерегулярная изоморфная смена поколений (рисунок 16). Гаметофит и спорофит одинаковы по размерам и строению, но гаметофит гаплоидный и образует только многогнездные гаметангии, где формируются морфологически одинаковые гаметы. Половой процесс – изогамия, но гаметы отличаются поведением: одни теряют подвижность (женские) и выделяют вещество, привлекающее другие (мужские) гаметы. После оплодотворения из зиготы вырастает диплоидный спорофит. На спорофите при температуре выше 20°C образуются только нейтральные многогнездные спорангии, где без редукционного деления формируются диплоидные зооспоры, прорастающие в еще одно диплоидное поколение (спорофит). В диапазоне температур от 13 до 20°C образуются и гаплоидные и диплоидные зооспоры. При температуре ниже 13°C развиваются только одногнездные спорангии, в которых происходит редукционное деление, что приводит к формированию гаплоидных зооспор. Они прорастают в гаплоидные гаметофиты

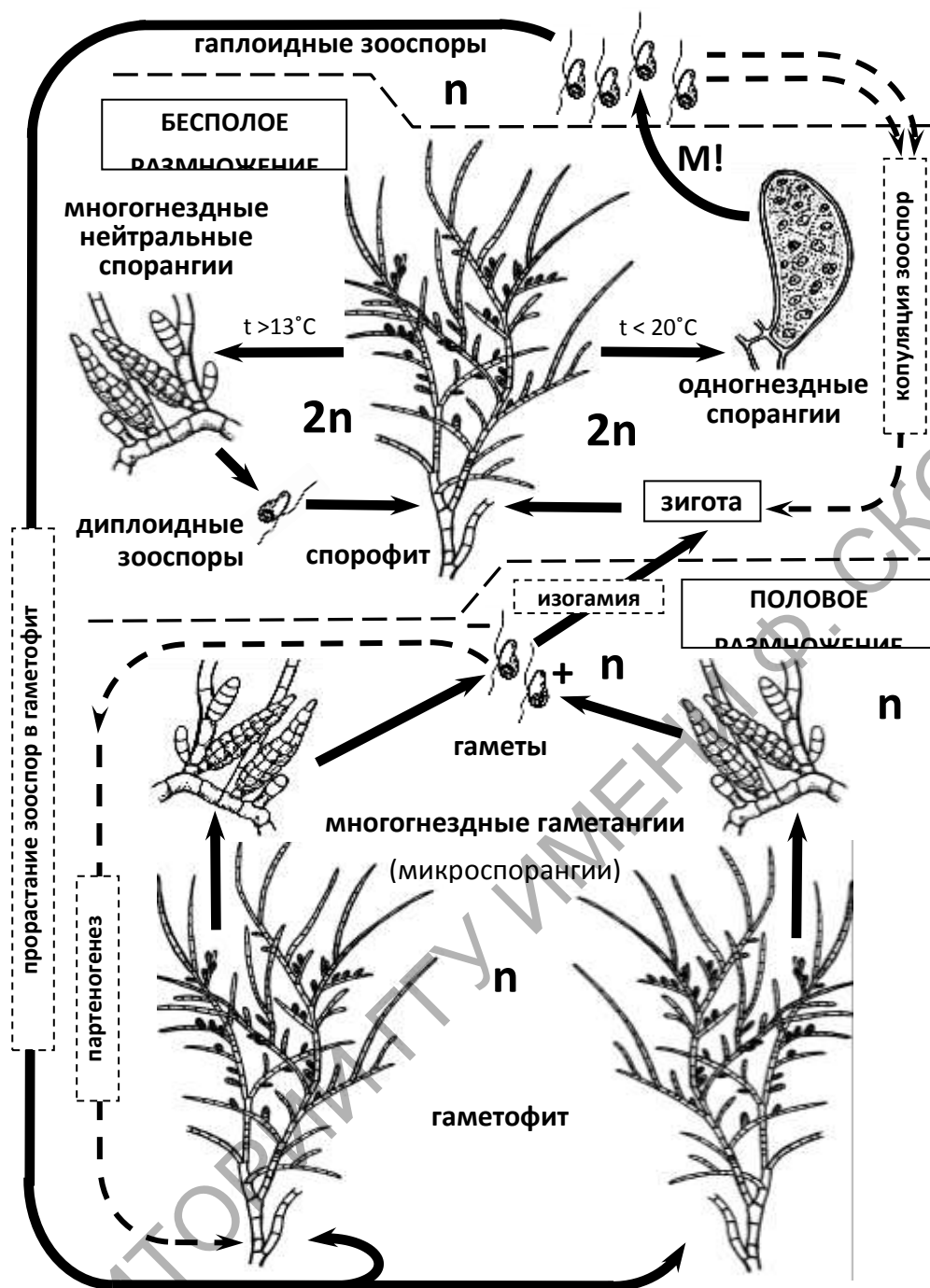


Рисунок 16 – Схема жизненного цикла

Часто наблюдаются дополнительные отклонения от регулярной смены поколений (на схеме – пунктирные стрелки). Гаметы, образованные на гаметофите, могут функционировать как зооспоры и партеногенетически (без оплодотворения) прорасти в еще одно гаплоидное поколение. Поэтому многогнездные гаметангии также называются микроспорангиями. Кроме того, гаплоидные зооспоры, образующиеся на спорофите, могут вести себя как гаметы и попарно копулировать с образованием зиготы и, соответственно, диплоидного растения. Иногда, в дополнение к гаплоидным

и диплоидным, наблюдается спонтанное появление и тетраплоидных генераций.

Регулярное чередование поколений наблюдается в жизненном цикле представителей *рода* диктиота (*Dictyota*) (рисунок 17).

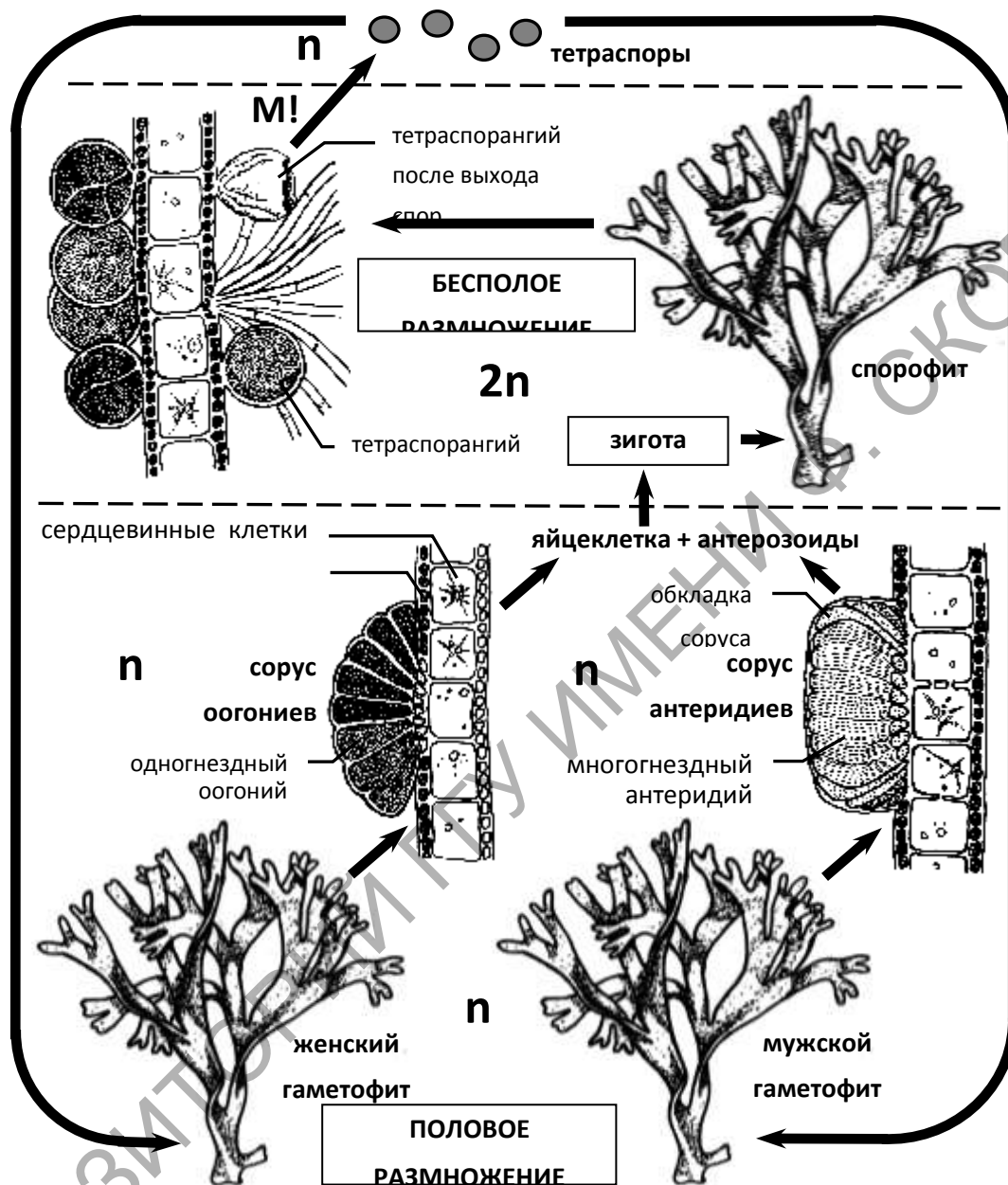


Рисунок 17 – Схема жизненного цикла представителей рода

Их таллом представляет собой трехслойное лентовидное образование с моноподиальным ветвлением. Однако, вследствие быстрого роста боковых ветвей, складывается впечатление дихотомического ветвления. Таллом развивается из цилиндрического ризома, прикрепленного к субстрату ризоидами. Внутренний слой таллома состоит из крупных сердцевинных клеток, бесцветных с немногими хроматофорами. С обеих сторон располагаются по слою клеток «коры», более мелких с многочисленными хроматофорами.

Жизненный цикл. На диплоидном спорофите диктиоты из поверхностных клеток «коры» развиваются шаровидные спорангии, где путем редукционного деления образуются по четыре неподвижные крупные тетраспоры. Тетраспоры прорастают в гаплоидный гаметофит. Диктиота – растение двудомное. Несмотря на однородность тетраспор, из них формируются мужские гаметофиты с сорусами антеридиев и женские гаметофиты с сорусами оогониев (группы оогониев). Антеридии имеют вид многокамерных вместилищ, в каждой камере которых формируется по одному одножгутиковому сперматозоиду (антерозоиду). Антеридии собраны в группы (сорусы антеридиев), которые покрыты обкладкой. Одногнездные оогонии (также собранные в сорусы, но без обкладки) образуют по одной яйцеклетке в каждом. Она выпадает из гаметангия, и в воде оплодотворяется антерозоидом. Образовавшаяся зигота покрывается оболочкой, и без периода покоя прорастает в спорофит.

Род ламинария (*Laminaria*) или морская капуста имеет паренхиматозный тип таллома, здесь появляются настоящие ткани; в жизненном цикле наблюдается гетероморфное чередование поколений.

Жизненный цикл. Спорофит представляет собой листовидное слоевище с плотным стеблевидным черешком, прикрепленное к субстрату мощными когтевидными ризоидами. Листовая часть ежегодно сбрасывается и вырастает вновь за счет деятельности меристематических клеток, находящихся между черешком и пластинкой. На поверхности листовидной пластины формируются сорусы, состоящие из парафиз и зооспорангиев. Оболочка парафиз на вершине сильно ослизняется, образуя своеобразный толстый слизистый колпачок. Слизистые колпачки соседних парафиз смыкаются, благодаря чему получается сплошной толстый слой слизи, защищающий сорус. В зооспорангии развивается в зависимости от вида по 16-128 одинаковых зооспор. Первое деление ядра редукционное (рисунок 18).

Зооспоры выходят из зооспорангия, недолго поплавав, останавливаются и прорастают в микроскопические раздельнополюе нитевидные гаметофиты (заростки). Мужской – ветвящийся с одноклеточными антеридиями, в каждом из них созревает по одному сперматозоиду. Женский заросток состоит из нескольких клеток, образующих короткую нить, он формируется в более благоприятных условиях. Половой процесс оогамный. Созревшая в оогонии яйцеклетка выходит и закрепляется на его верхнем конце. В таком положении и происходит оплодотворение, после которого зигота без периода покоя прорастает в спорофит. Таким образом, женский гаметофит обеспечивает место прикрепления будущего спорофита.

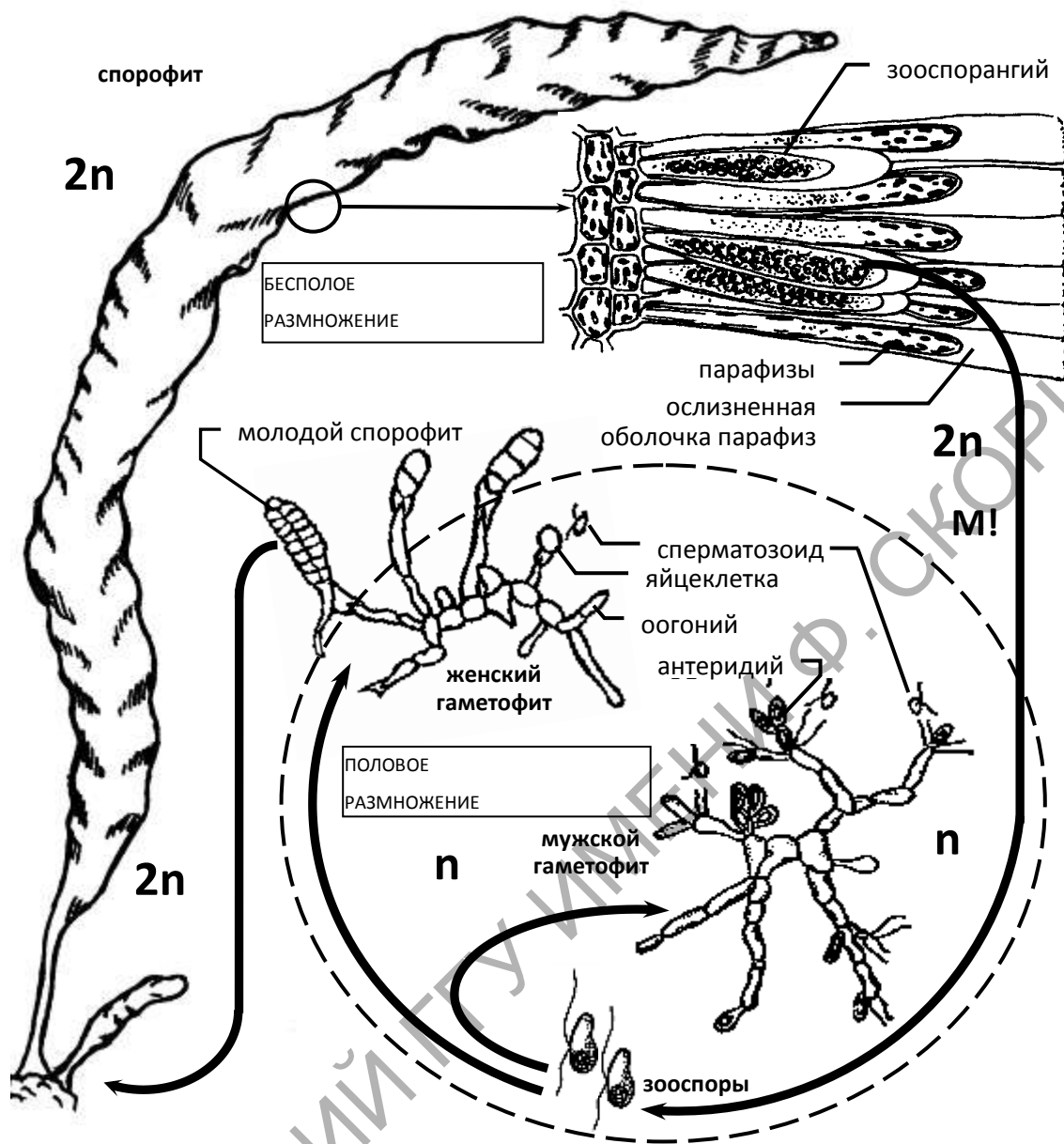


Рисунок 18 – Схема жизненного цикла представителей рода ламинария (*Laminaria*)

К бурым водорослям, не имеющим смены поколений и характеризующимся только сменой ядерных фаз, относятся представители **рода** фукус (*Fucus*). Их талломы ремневидные, дихотомически разветвленные, до 1 м длиной и до 5 см шириной (рисунок 19).

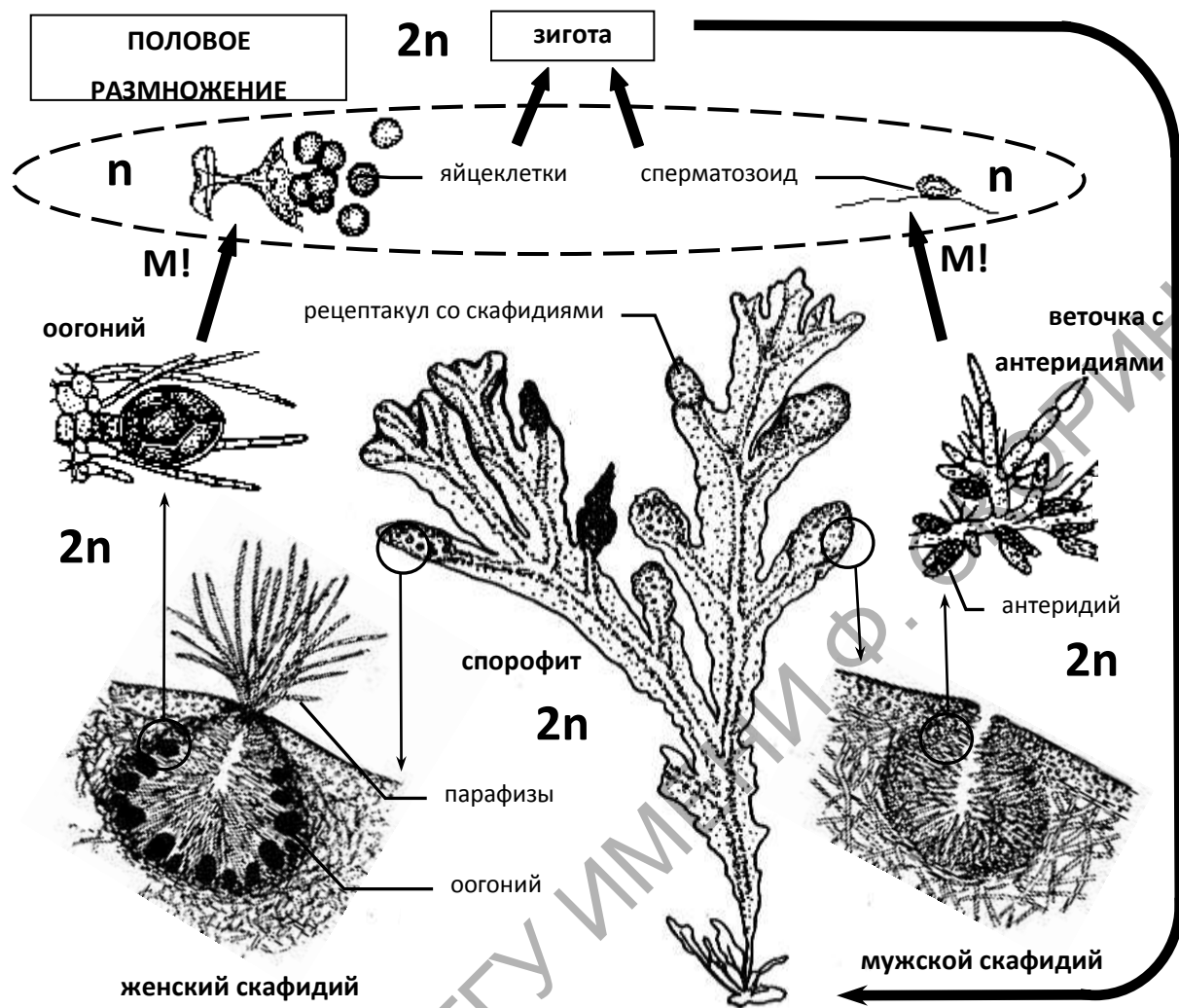


Рисунок 19 – Схема жизненного цикла представителей рода фукус (*Fucus*)

По середине таллома проходит толстая средняя жилка, которая в нижней части переходит в короткий стволик с подушкообразно расширенным основанием (базальным диском), с помощью которого и происходит прикрепление к субстрату. В верхней части многих видов по бокам жилок имеются воздушные пузыри, удерживающие талломы в вертикальном положении.

Жизненный цикл. Нормальное воспроизведение фукуса возможно только половым путем. На концах ветвей образуются вздутия (рецептакулы), в которых образуются скафидии – вместилища половых органов. Скафидии могут быть мужские и женские. Между оогониями в женском скафидии имеются парафизы, которые часто выходят за его пределы. В каждом оогонии образуется 8 яйцеклеток. В мужском скафидии антеридии размещаются на концах особых однорядных веточек, вырастающих из стенки скафидия, парафизы значительно короче. Необходимо отметить, что весь скафидий образуется из одной клетки (проспоры), но редукционное деление происходит непосредственно перед образованием гамет.

Существуют и другие точки зрения относительно особенностей смены

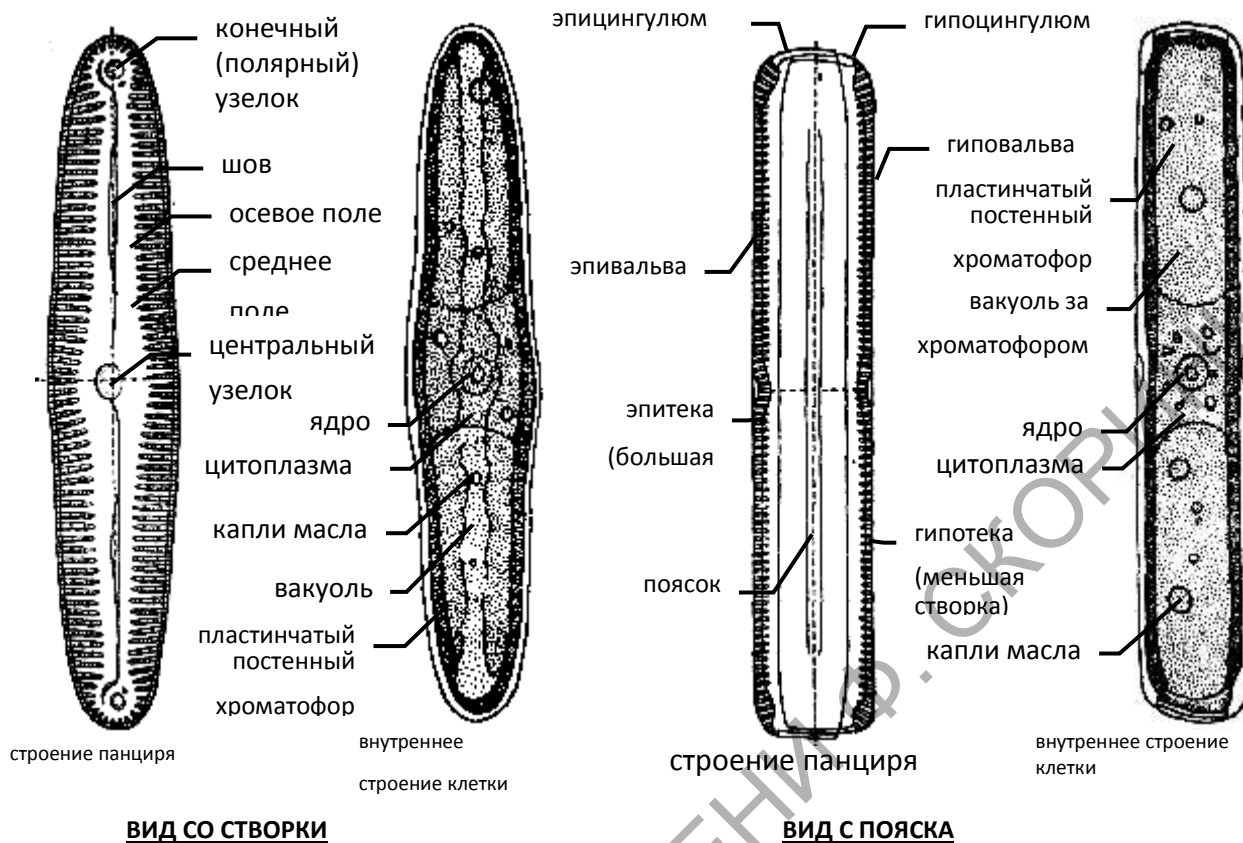
ядерных фаз у данного представителя, однако, представленная схема жизненного цикла фукуса является классической.

Рассмотренные типы жизненных циклов не охватывают всего их разнообразия у бурых водорослей. Так, например, существуют и виды с гетероморфным чередованием поколений и преобладанием макроскопического гаметафита, спорофит несколько меньших размеров (*Cutleria*). У большого числа бурых водорослей значительного разнообразия смен форм развития добавляют вариации жизненных циклов в зависимости от экологических условий и нерегулярности смены поколений.

Отдел Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*)

Отдел Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) насчитывает более 20 тыс. видов. Это фотоавтотрофные тубулокрестаты микроскопических размеров, с исключительно кокоидным талломом, имеющие покровы в виде кремнеземного панциря. *Панцирь* плотно примыкает к *плазмолемме* и состоит из двух частей: *эпитеки* и *гипотеки*. Большая часть (эпитека) надвигается своими краями на гипотеку как крышка на коробку (рисунок 20).

Эпитека состоит из плоской или выпуклой створки (*эпивальвы*) с загнутыми краями и пояскового ободка (*эпицингулюма*). *Гипотека* имеет аналогичные части: створку (*гиповальву*) с загнутыми краями и поясковый ободок (*гипоцингулюм*). Поясковые ободки плотно прилегают друг к другу, составляя вместе *поясок* панциря. У большинства диатомовых между загнутым краем створки (загибом) и поясковым ободком образуются один или несколько *вставочных ободков*, которые увеличивают объем клетки и способствуют ее росту. Форма панциря разнообразна и характеризуется, в первую очередь, типом симметрии створки. Створки с множеством осей симметрии называют *радиально-симметричными* или *актиноморфными*. В противном случае ее называют *зигоморфными*. Зигоморфные створки бывают симметричными в продольном и поперечном направлении (*бисимметричные*), симметричные лишь по одной оси (*моносимметричные*), зеркально симметричными или *асимметричными*.



ВИД СО СТВОРКИ

ВИД С ПОЯСКА

Рисунок 20 – Строение диатомей на примере пиннулярии

Наружный и внутренний рисунки панциря, наблюдаемые в световой и электронный микроскоп, называют *структурой панциря*. Она специфична для разных таксонов и образована различными структурными элементами, из которых наиболее важными являются *перфорации* – система отверстий различного строения расположенных на створках, через которые происходит связь протопласта с внешней средой. Различают мелкие поры (*ареолы*) и крупные удлиненные камеры, прикрытые перфорированной пленкой (*альвеолы*). В створках панциря могут быть одна или две *слизевые поры*, через которые выделяется слизь, служащая для прикрепления водорослей к субстрату и образования колоний. Утолщения, выступающие над наружной или внутренней поверхностью створки, называются *ребрами*, они обеспечивают прочность панциря. У многих диатомовых водорослей на внешней поверхности панциря образуются выступы, щетинки, шипы, шипики, которые увеличивают его поверхность и служат для соединения клеток в колонию. У подвижных диатомей на створковой стороне панциря имеется *шов* в виде пары сквозных щелей, а также *узелки* – два полярных и один центральный (представляют собой утолщения стенок створки). Подобная структура панциря наряду с небольшим объемом протопласта и многочисленными капельками масла обеспечивает парение диатомовых водорослей в толще воды. Через шов происходит выделение и циркуляция цитоплазмы, что обеспечивает реактивное передвижение водоросли.

Клетки представителей отдела имеют типичное *эукариотическое*

строение. Цитоплазма в них образует пристенный слой либо скапливается у полюсов или в центре клетки, соединяясь цитоплазматическими мостиками. *Ядро* лежит в центральной массе цитоплазмы или в пристенном слое, ближе к гипотеке (у *центрических* диатомей), либо – в цитоплазматическом мостике в непосредственном контакте с хлоропластом, ближе к эпитеке (у *пеннатных*) (Пояснение терминов *центрические* и *пеннатные* смотри далее по тексту). *Митоз* открытый, но вместо центриолей функцию организации веретена деления выполняют *полярные диски*. У ядра расположен комплекс *Гольджи*.

Пластиды (хлоропласты) вторично симбиотические, родофитного типа, четырехмембранные (две наружные мембраны организованы в *хлоропластную эндоплазматическую сеть*, непосредственно переходящую в оболочку ядра). Тилакоиды, собраны по три и иногда пронизывают *пиреноид*, имеется *опоясывающая ламелла*. Набор фотосинтетических *пигментов*: хлорофиллы *a* и *c*, β - и ϵ -каротины, ксантофиллы (фукоксантин, диатоксантин, неоксантины и диадиноксантин), что определяет цвет таллома от светло-желтого, золотистого до зеленовато-бурого. В клетке может быть несколько митохондрий с трубчатыми кристами. Вакуоли – четырех типов: с клеточным соком, с *волютином*, с *хризоламиарином* и с *маслами* (последние три компонента являются *продуктами ассимиляции* диатомовых).

Вегетативное размножение, наиболее характерное для диатомовых водорослей, осуществляется *делением клетки надвое*. Перед делением в протопласте скапливаются капли масла, он увеличивается в размерах, раздвигает створки так, что они соприкасаются лишь краями поясковых ободков. Митотически делится ядро, а затем и весь протопласт. Каждой новой клетке достается одна створка панциря, являющаяся или становящаяся эпитекой, а гипотека достраивается. Многократные вегетативные деления приводят к прогрессивному уменьшению размеров клеток в популяции, поскольку клетки, получающие гипотеку материнской клетки (она становится эпитекой), постоянно достраивают еще меньшую створку (собственную гипотеку). Восстановление первоначальных размеров клеток, характерных для данного вида, происходит во время прорастания покоящихся клеток, а также в результате *полового процесса*, сопровождающегося образованием *ауксоспор* (растущих спор). Ауккоспора увеличивается до максимально возможных для вида размеров, затем принимает типичную форму и образует панцирь. У ряда видов диатомовых водорослей ауккоспорообразование происходит за счет *автогамии*: после мейоза жизнеспособными остаются два ядра, которые и сливаются внутри своей клетки. *Собственно бесполое размножение* для диатомей не характерно, однако, некоторые виды способны формировать микроспоры, природа и пути образования которых пока не изучены.

Половой процесс – изо-, гетеро- (анизо-) или оогамия. В случае оогамии формируются единственная для диатомовых водорослей жгутиковая стадия – сперматозоид. Жгутик у него один, покрыт ретронемами, в его аксонеме отсутствуют центральные микротрубочки (формула $9+0$, вместо $9+2$),

редуцирована корешковая система, где вместо триплетов имеются только дуплеты микротрубочек, базальное тело прижато к ядру. У некоторых диатомовых сперматозоид не имеет жгутика и передвигается с помощью псевдоподий. В случае изо- и гетерогамии гаметы безжутиковые и перетекают из оболочки одной материнской клетки в другую.

Жизненный цикл всех диатомей диплофазный с гаметической редукцией без смены поколений.

При неблагоприятных условиях диатомовые водоросли переходят в состояние покоя. При этом протопласт передвигается к одному из концов клетки, теряет клеточный сок и сильно сжимается. Жизнедеятельность этих клеток возобновляется при наступлении благоприятных условий. Некоторые планктонные озерные виды способны в таком состоянии пережить зимний период на дне водоемов. У ряда видов наблюдается образование кремнеземных цист.

Диатомовые водоросли имеют широкое распространение и населяют различные биотопы: пресные и соленые, стоячие и текущие водоемы, влажные скалы, почву и даже пахотные земли; способны обитать на снегу и льду. Роль в природе и практическое значение диатомовых водорослей очень велики: они участвуют в создании органического вещества и поглощении углерода из Мирового океана, входят в состав трофических цепей водных экосистем, участвуют в круговороте кремния и осадконакоплении, используются в экологическом мониторинге и археологическом датировании осадочных пород.

В основе систематики диатомовых водорослей лежит структура панциря, в первую очередь симметрия створок, наличие и строение шва. Отдел подразделяется на три класса: Косцинодискофициевые (Центрические) – *Coscinodiscophyceae* (*Centrophyceae*), Фрагиляриофициевые (Бесшовные) – *Fragilariophyceae*, Бацилляриофициевые (Шовные) – *Bacillariophyceae*. Два последних класса традиционно называют пеннатными диатомеями.

2 Характеристика класса Косцинодискофициевые (*Coscinodiscophyceae*), основные представители класса

Класс Косцинодискофициевые (*Coscinodiscophyceae*) объединяет водоросли с радиально-симметричными (актиноморфными) створками, лишенными шва (рисунок 21). В большинстве случаев створки округлые, поэтому часто их называют центрическими диатомеями. Половой процесс – оогамия. Класс включает 22 порядка.

Наиболее широко распространен **порядок** *Melosirales*, типичным представителем которого служит *Melosira* (рисунок 22). Клетки мелозир цилиндрические, соединенные в колонии с помощью слизевых валиков, шипов или зубцов. Панцирь имеет высокие загибы створок и сложный поясковый ободок; створки круглые, с мелкими ареолами.

В **жизненном цикле** мелозир наблюдается *оогамный половой процесс*. Половые структуры дифференцируются из вегетативных клеток. Женская

репродуктивная клетка (соответствует оогонию) мейозом, с последующей дегенерацией трех ядер, производит одну яйцеклетку. В мужской (соответствует сперматогонию или антеридию) – сначала образует четырехжгутиковая сперматогенная клетка, которая после мейоза отпочковывает четыре одножгутиковых сперматозоида. После оплодотворения из зиготы образуется ауксоспора.

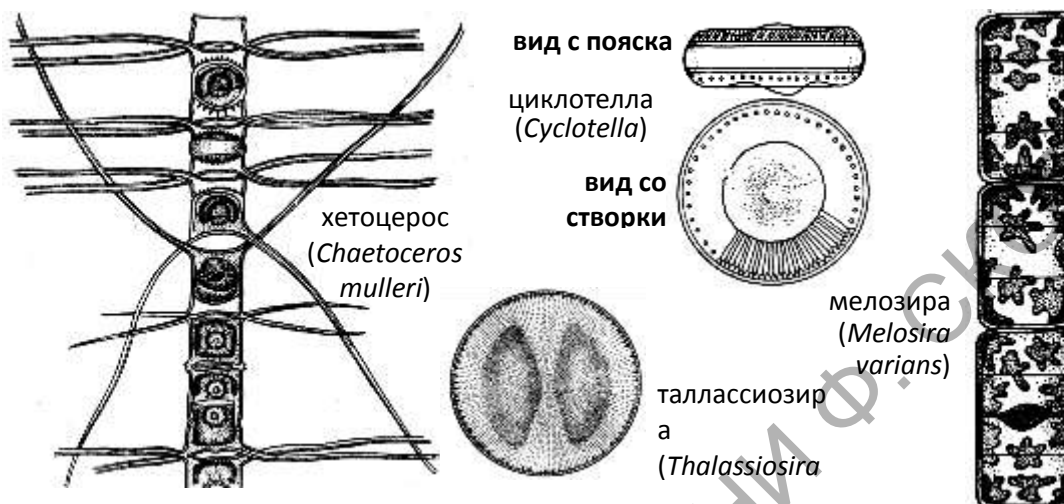


Рисунок 21– Косцинодискофициевые водоросли [3, 6]

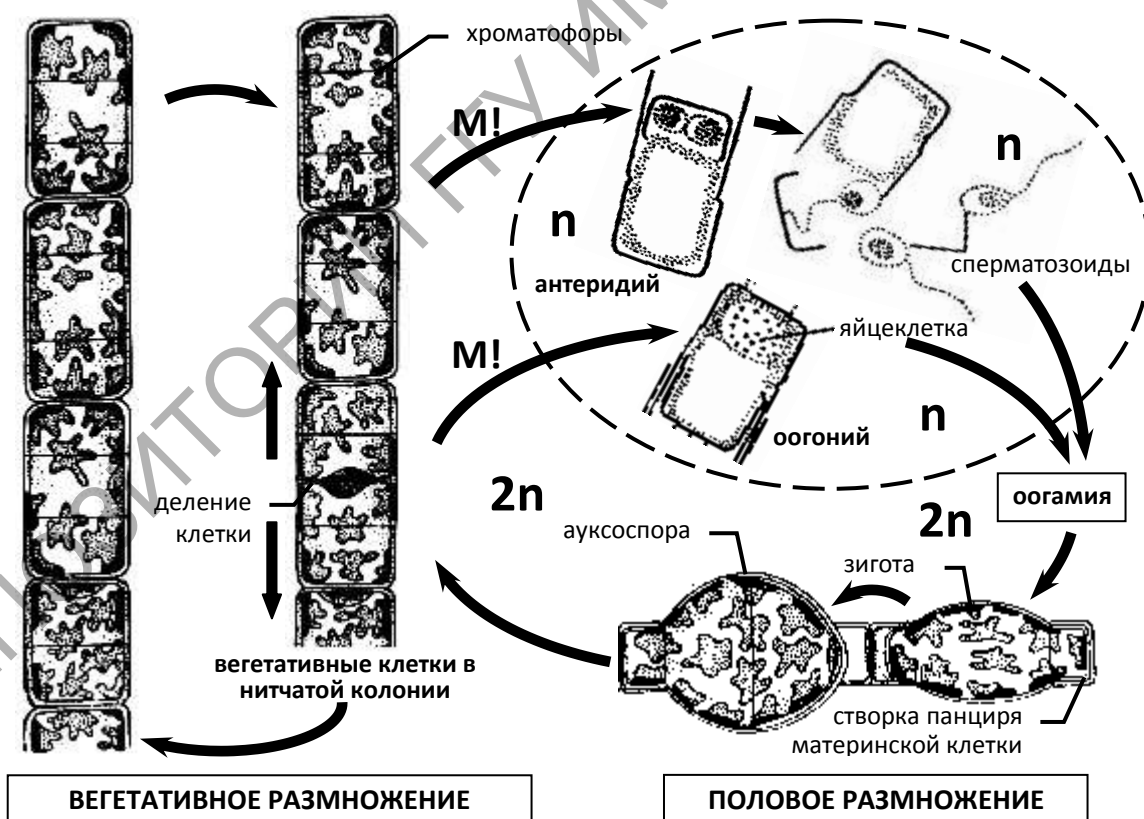


Рисунок 22 – Схема жизненного цикла мелозире (*Melosira*)

Характеристика класса Фрагиляриофициевые, или Бесшовные, (*Fragillariophyceae*), основные представители класса

Представители **класса** Фрагиляриевофициевые, или Бесшовные, (*Fragillariophyceae*) характеризуются зигоморфными створками панциря, лишенными шва и отсутствием жгутиковых стадий в жизненном цикле. Половой процесс изо-, гетерогамия, только для видов рода *Rhabdonema* известен оогамный половой процесс, но сперматозоид при этом безжгутиковый, передвигающийся с помощью псевдоподий.

Известно 12 порядков фрагиляриевофициевых водорослей. Типичный **порядок** – Фрагиляриальные (*Fragilariales*); представители родов *Fragilaria*, *Tabellaria*, *Asterionella* (рисунок 23).



Рисунок 23 – Фрагиляриевофициевые (Бесшовные)

У **рода** фрагилярия (*Fragilaria*) клетки часто образуют очень длинные лентовидные колонии. Створки панциря линейные, с поперечными штрихами. Клетки **рода** астерионелла (*Asterionella*) палочковидные, одним концом створки соединены в звездчатые или спирально завитые гребневидные ленты. Створки линейные, часто с головчато расширенными концами. У представителей **рода** табеллярия (*Tabellaria*) створки со стороны пояска имеют вид табличек, соединенных в зигзагообразные колонии. Створки линейные, расширенные на концах и на середине. В случае гетеропольных панцирей (полюса клетки разной формы), как у **рода** меридион (*Meridion*), колонии могут принимать веерообразную форму.

Характеристика класса Бацилляриофициевые, или Шовные, (*Bacillariophyceae*), основные представители класса

Класс Бацилляриофициевые, или Шовные, (*Bacillariophyceae*) включает

водоросли с зигоморфными створками. На одной или на обеих створках присутствует шов, наличие которого обуславливает способность клеток к ползающему движению. Представители класса характеризуются полным отсутствием жгутиковых стадий, изо-, гетеро- или автогамией. При половом процессе две сблизившиеся клетки выделяют слизь.

При *изогамии* ядро в каждой клетке редукционно делится на четыре: из них два ядра дегенерируют, а два становятся гаметам, которые амебообразно двигаясь, выползают из раздвинувшихся створок панциря и попарно копулируют с образованием двух зигот, преобразующихся в *ауксоспоры*. *Анизогамный (гетерогамный) половой процесс* может протекать двояко. В первом случае в ходе редукционного деления в каждой материнской клетке образуется по одной подвижной (мужской) и одной неподвижной (женской) гамете. Далее протекает своеобразный обмен подвижными гаметами, которые передвигаются к неподвижным и сливаются с ними с образованием двух ауксоспор. Во втором случае в одной клетке обе гаметы неподвижные, в другой – обе подвижные, переходящие в клетку с неподвижными гаметами. Кроме того, возможны варианты половых процессов с формированием одной гаметы в каждой материнской клетке.

Выделяют десять **порядков** Бацилляриофициевых водорослей, наиболее известны следующие: Ахнанталые (*Achnanthes*), Цимбеляльные (*Symbellales*), Навикуляльные (*Naviculales*), Бацилляриальные (*Bacillariales*), Сурирелляльные (*Surirellales*).

Порядок Ахнанталые *Achnanthes* характеризуется наличием щелевидного шва лишь на одной из створок – на эпитеке либо на гипотеке, что является приспособлением к обитанию на поверхности субстратов, к которым они прижимаются створкой со швом (рисунок 24). Клетки одиночные, большинство обитает на погруженных в воду растениях. Типичным представителем является **род** ахнантес (*Achnanthes*) или планотидиум (*Planotidium*), клетки которого одиночные или собраны в ленты. Створки продолговатые, с закругленными концами. Со стороны пояска клетки согнуты по продольной оси.



Рисунок 24 – Внешнее строение панциря *Achnanthes* (*Planotidium*) *lanceolata* [3]

Порядок Цимбеляльные (*Symbellales*) включает виды, на одной из створок которых есть хорошо заметный щелевидный шов, на другой – шов у одних представителей (*Rhoicosphenia*) недоразвит, у других развит хорошо. Створки ассиметричные. Наиболее распространены такие представители, как гомфонема (*Gomphonema*) и цимбелла (*Symbella*) (рисунок 25).

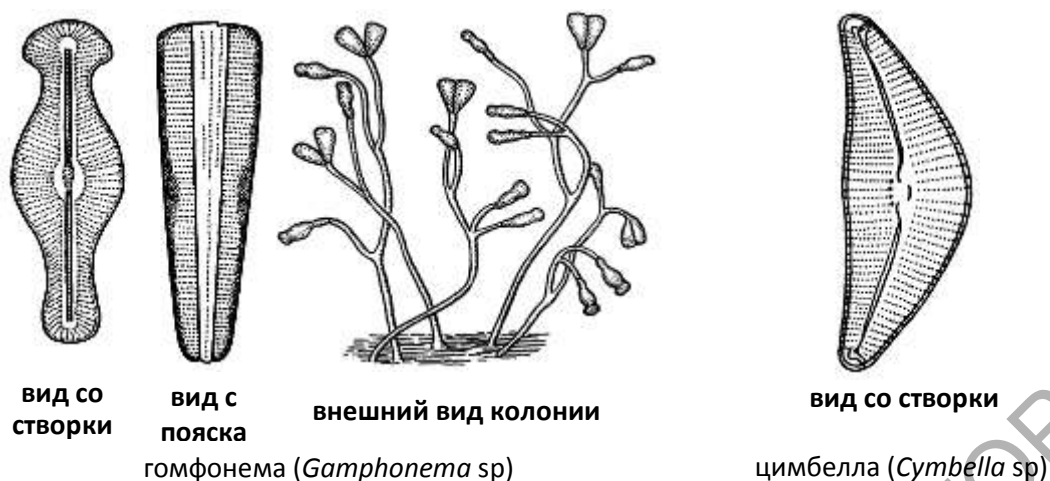


Рисунок 25 – Представители порядка *Symbellales* [6]

Створки панциря у представителей *рода* гомфонема (*Gomphonema*) булавовидные, с пояска – клиновидные. Шов хорошо развит на обеих створках. Парные пластиды расположены вдоль пояска. Клетки могут прикрепляться к субстрату непосредственно или с помощью слизистой ножки. Клетки *рода* цимбелла (*Cymbella*) одиночные, створки ассиметричные, полулунные, разделенные на спинную и брюшную стороны, шов имеется на двух створках. Пластида одна, расположена с выпуклой стороны в районе пояска. В районе центрального узелка расположены несколько особых перфораций – стигм.

Для представителей *порядка* Навикуляльные (*Naviculales*) характерно наличие щелевидного шва на обеих створках. Створки бисимметричные или зеркально симметричные (S-образные) (рисунок 26). Характерные представители порядка: род навикула (*Navicula*): *N. cuspidata*, *N. radiosa*, *N. binodis*, род пиннулярия (*Pinnularia*): *P. viridis*, род гиросигма (*Gyrosigma*): *G. acuminatum*.

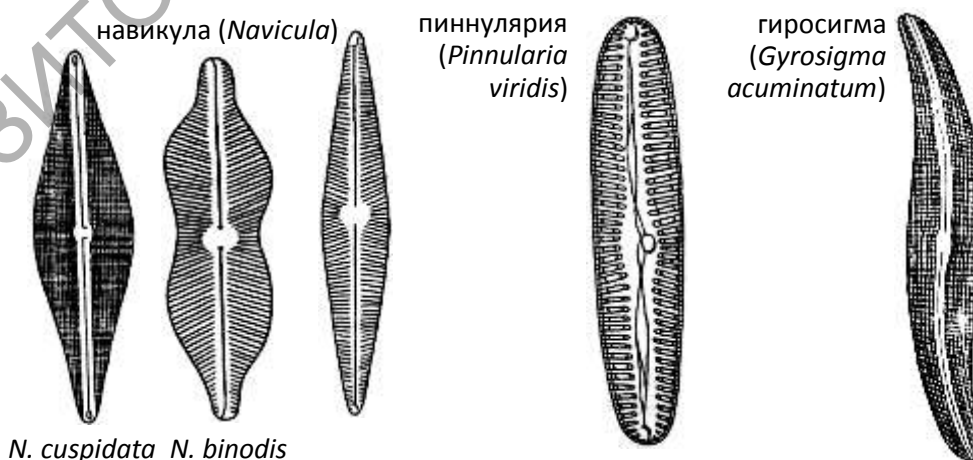


Рисунок 26 – Диатомовые водоросли порядка *Naviculales* [3]

Род навикула (*Navicula*) является одним из наиболее многочисленных. Клетки в основном одиночные, реже соединены в лентовидные цепочки, со стороны створки – ланцетовидные, с пояска – удлиненно-прямоугольные. В клетке два пластинчатых хлоропласта, расположенных со стороны пояска. Представители **рода** пиннулярия (*Pinnularia*) характеризуются одиночными клетками, реже соединенными в колонии. Со стороны створки клетки пиннулярии обычно линейно-эллиптические, со стороны пояска – правильно-прямоугольные. Панцирь имеет хорошо выраженные ребра, между ними – мелкие ареолы. Шов у пиннулярии нитевидный, иногда изогнутый. Хлоропластов два, располагаются со стороны пояска.

В **жизненном цикле** пиннулярии (рисунок 27) наблюдается вегетативное и половое размножение. Вегетативное размножение осуществляется *делением клетки надвое*. Перед делением капли масла раздвигают створки увеличивая объем клетки. После митотического деления протопласта, створки панциря расходятся. Каждой новой клетке достается одна створка панциря материнской клетки (эпитека или гипотека). При этом в обоих случаях в дочерней клетке она становится эпитекой, и каждый раз достраивается меньшая створка (гипотека), что приводит к постепенному уменьшению размеров клеток в популяции. Восстановление исходных размеров происходит в результате полового процесса (через стадию ауксоспоры).

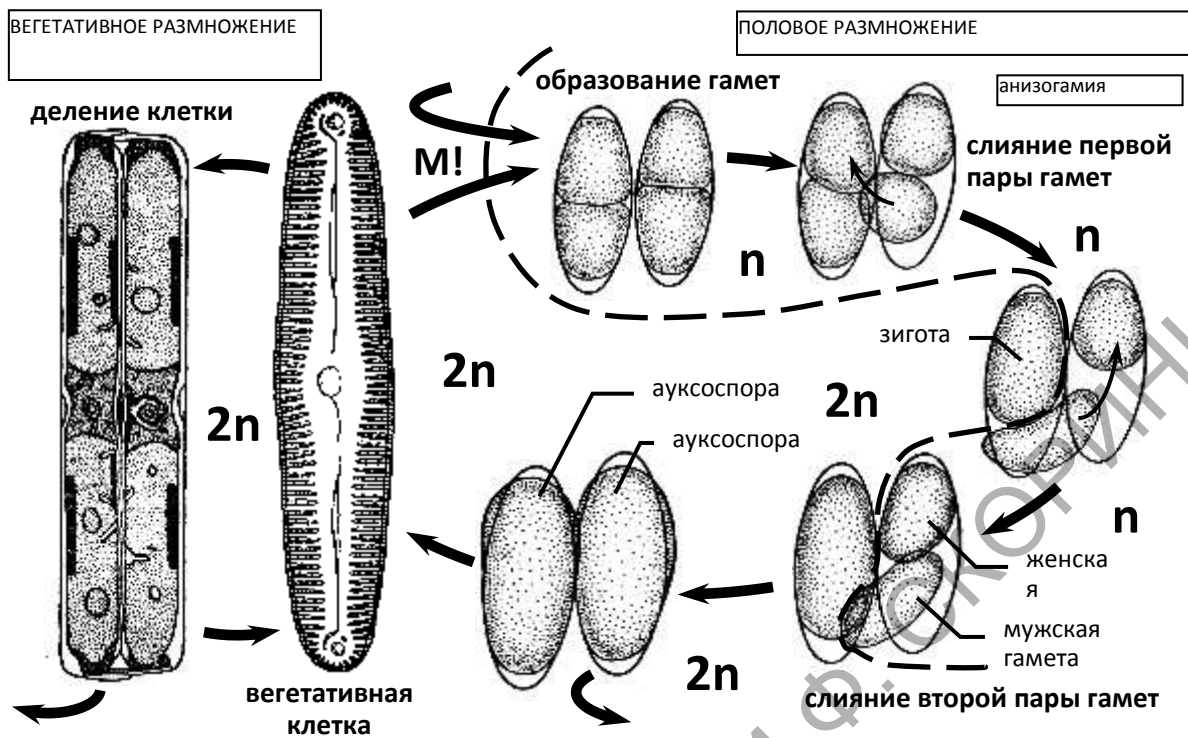


Рисунок 27 – Схема жизненного цикла навикуляльных (*Naviculales*) на примере пиннулярии (*Pinnularia*)

Половой процесс у пиннулярии гетерогамный (анизогамный). В каждой материнской клетке несколькими делениями (одним из которых является мейоз) образуется по одной подвижной (мужской) и одной неподвижной (женской) гамете. Подвижные гаметы передвигаются к неподвижным и сливаются с ними, что приводит к образованию в оболочке материнских клеток по одной зиготе, которые сразу преобразуются в ауксоспоры.

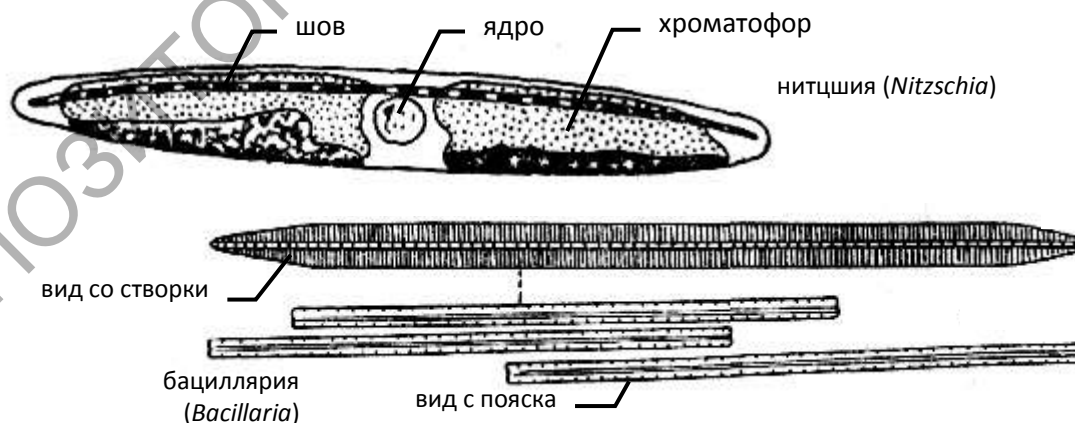


Рисунок 28 – Бациллярриальные диатомовые водоросли [3]

Порядок Бациллярриальные *Bacillariales* включает водоросли, на створках которых располагается по одному каналовидному шву. Клетки обычно одиночные, подвижные, реже неподвижные, иногда бывают соединены в

подвижные лентовидные и нитевидные колонии. Панцирь продольно-, поперечно- или диагонально-симметричный. Створки разнообразной формы: линейные, эллиптические, круглые или полулунные. Представители порядка: род бациллярия (*Bacillaria*), род нитцшия (*Nitzschia*) (рисунок 28).

Представители **рода** нитцшия *Nitzschia* характеризуются клетками разнообразной формы, чаще одиночными. Створки линейные палочковидные, часто S-образно изогнутые. Каналовидный шов расположен на краю створки. В клетке обычно два пластинчатых хлоропласта.

Порядок Сурирелляльные (*Surirellales*) характеризуется наличием двух каналовидных швов на каждой створке, расположенных в складках (крыльях) или гребнях (килях) по краю загиба створки. Ввиду массивности панциря в основном обитают в бентосе пресных и соленых водоемов. Характерные представители – сурирелла (*Surirella*), циматоплевра (*Cymatopleura*)

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРНИНЫ

Отдел Chlorarachniophyta (Хлорарахниофитовые водоросли)

Фотоавтотрофные организмы с амебоидным типом таллома. Характерна способность к формированию агрегаций клеток.

Пластиды вторичносимбиотические, четырехмембранные, хлорофитного происхождения. В перипластидном пространстве имеется нуклеоморф. Пигментный состав: хлорофиллы *a* и *b*, дополнительные пигменты малочисленны. Тилакоиды собраны по два и три. Пиреноид крупный, выступающий за пределы хлоропласта.

Запасной продукт – парамилон (откладывается на поверхности выступающей за пределы хлоропласта части пиреноида).

Отдел Raphidophyta (Рафидофитовые водоросли)

Монадные микроскопические фотоавтотрофные организмы без клеточной оболочки, под плазмалеммой могут располагаться слизевые тельца и трихоцисты. Ряд видов осмотротрофные и фаготрофные вторичные гетеротрофы. В клетке имеется глотка. Отсутствует стигма, нет структурной связи между внешними мембранами хлоропласта и ядерной оболочкой. Митоз закрытый с образованием внутриядерного веретена деления. Функцию центриолей выполняют базальные тела жгутиков. Жгутики гетероконтные: один перистый (покрыт ретронемами), локомоторный, второй – гладкий, рулевой.

Пластиды родофитного происхождения, четырехмембранные, в перипластидном пространстве – собственный перипластидный ретикулум. Тилакоиды группируются по три. Основные пигменты: хлорофиллы *a* и *c* каротин, ксантофилы лютеинового ряда (виолаксантин, лютеин). Состав пигментов может дополняться в зависимости от вида.

Запасные продукты – масла (в цитоплазме, редко – в строме хлоропластов).

Отдел Eustigmatophyta (Эустигматофитовые водоросли)

Коккоидные микроскопические фотоавтотрофные организмы с пектиновой клеточной оболочкой. Отличительный признак отдела – наличие у монадных стадий фоторецепторного многокомпонентного аппарата уникального строения. На основании этого признака, различий в составе пигментов и ряда других отличий Эустигматофитовые водоросли выделены из отдела Xanthophyta.

Жгутики гетероконтные: один перистый (покрыт ретронемами), локомоторный, второй – гладкий, рулевой, часто редуцируется.

Пластиды родофитного происхождения, четырехмембранные, наружные мембраны образуют хлоропластную эндоплазматическую сеть. Наружная мембрана хлоропласта непосредственно переходит в мембрану ядра. Митоз закрытый. Основные пигменты: хлорофилл *a*, каротин, ксантофилы лютеинового ряда (основной – виолаксантин, специфический – вошериаксантин). Опоясывающего тилакоида нет, тилакоиды в строме собраны по три.

Запасные продукты – хризоламинарин, масла, а также полисахарид неясной природы (в цитоплазме и вакуолях).

Отдел Dictyochophyta (Диктиохофитовые водоросли)

Фотоавтотрофные и вторично гетеротрофные организмы с монадным и амeboидным талломами. Клетки голые или покрыты кремнеземным скелетом (часто с дополнительной слизевой капсулой).

Пластиды родофитного происхождения с голым пиреноидом, четырехмембранные, наружные мембраны образуют хлоропластную эндоплазматическую сеть, не связанную с ядерной оболочкой. Имеется опоясывающий тилакоид, внутренние ламеллы трехтилакоидные. От поверхности ядра отходят специфические микротрубочковые структуры, образующие дополнительный внутриклеточный скелет, а у амeboидных представителей они продолжают в ризоподиях и принимают участие в движении.

Основные пигменты: хлорофилл *a* и *c*, каротины, из ксантофилов преобладает фукоксантин.

Отличительная особенность отдела, на основании которой Диктиохофитовые водоросли выделены из Chrysophyta – ассоциированность жгутикового аппарата непосредственно с ядерной мембраной, микротрубочки жгутиковых корней отсутствуют. Жгутики гетероконтные: длинный покрыт перисто расположенными ретронами, короткий – голый, часто редуцирован.

Запасные продукты – хризоламинарин, масла.

Отдел Dinophyta (Динофитовые водоросли)

Первично гетеротрофные, фотоавтотрофные и вторично гетеротрофные организмы покрытые перипластом или текой. Таллом, в основном, монадный, значительно реже – амeboидный, гемимонадный, коккоидный и нитчатый. У большинства видов формируется панцирь видоспецифического строения, состоящий из эпивальвы и гиповальвы. Жгутиков два: поперечный (проходит по поперечной борозде панциря и

имеет вид ундулирующей мембраны) и продольный (ориентированный в направлении задней створки панциря – гиповальвы).

Пластиды очень разнообразного строения и происхождения (родофитного и хлорофитного). Имеется не менее четырех вариантов сочетания пигментов. В большинстве случаев встречаются хлорофиллы *a* и *c*, каротин, из ксантофилов – перидинин, диатиноксантин и диноксантин. Тилакоиды в пластидах группируются по три, опоясывающие тилакоиды отсутствуют.

Ядро содержит хромосомы, лишенные гистонов, спирализованные на протяжении всего жизненного цикла. У эволюционно продвинутых видов формируется особая форма организации ядерного аппарата – дикарион. Митоз закрытый, с сохранением ядерной оболочки. Нити веретена деления, выполняя свою функцию, пронизывают ядро по цитоплазматическим туннелям.

Запасные продукты: крахмал и масла, реже откладывается хризоламинин, у гетеротрофов – гликоген.

Отдел Haptophyta (Гаптофитовые водоросли)

Фотоавтотрофные и вторично гетеротрофные организмы монадной, реже нитчатой структуры.

Кристы митохондрий трубчатые, но без базальной перетяжки (без сужения у основания). Клетки покрыты плазмалеммой, снаружи дополнительно имеются микроскопические органо-минеральные чешуйки, изнутри – опоясывающая цистерна эндоплазматической сети. Жгутики гетероконтные или почти равные, голые или покрыты простыми мастигонемами. Кроме жгутиков имеется уникальная жгутикоподобная неподвижная органелла – гаптонема, являющаяся выростом плазмалеммы и содержащая одну цистерну эндоплазматической сети, окружающую шесть-семь микротрубочек. На основании перечисленных признаков, а также ультрастроения хлоропластов и митохондрий, Гаптофитовые водоросли выделены из отдела Chrysophyta, в состав которого входили ранее.

Пластиды родофитного происхождения, четырехмембранные, нередко с голым пиреноидом. Две внешние мембраны образуют хлоропластную эндоплазматическую сеть, наружная мембрана хлоропласта непосредственно переходит в мембрану ядра. Митоз различного типа: открытый, полужакрытый или закрытый. Функцию организации веретена деления выполняет система пузырьков аппарата Гольджи.

Основные пигменты: хлорофиллы *a* и *c* каротин, ксантофилы диатоксантинового ряда (фукоксантин, диато-, диадиноксантин). Тилакоиды в строме собраны по три, опоясывающей ламеллы нет.

Запасные продукты – хризоламинарин, редко – парамилон.

Отдел Cryptophyta (Криптофитовые водоросли)

Кристы митохондрий данного отдела и всех остальных водорослей, перечисленных ниже, только пластинчатые.

Криптофитовые – это фотоавтотрофные и вторичногетеротрофные организмы монадной структуры.

Клетки на переднем конце имеют глотку и пару гетероконтных жгутиков (более длинный имеет два ряда нечленистых мастигоном, более короткий – один). У ряда видов имеется стигма, не связанная со жгутиковым аппаратом.

Клетки покрыты перипластом. Под перипластом на всей поверхности клетки расположены трихоцисты, в глотке они более крупные. Специфическими органеллами являются тельца Мопы (одномембранные структуры лизосомного происхождения, основная функция которых – переработка излишка трихоцист).

Пластиды родофитного происхождения, четырехмембранные, с нуклеоморфом в перипластидном пространстве. Две внешние мембраны образуют хлоропластную эндоплазматическую сеть, наружная мембрана хлоропласта непосредственно переходит в мембрану ядра. Митоз открытый, но функцию организации веретена деления выполняют базальные тела жгутиков.

Основные пигменты: хлорофиллы *a* и *c*, состав дополнительных пигментов характеризуется большим разнообразием. Наиболее часто отмечаются фикобилиновые пигменты: фикоэритрин и фикоцианин (не организованы в фикобиллисомы, а расположены на внутренней стороне мембран тилакоидов), а также каротины, ксантофилы лютеинового ряда (лютеин, виолаксантин, зеаксантин). Специфическими для отдела ксантофилами являются аллоксантин, монадоксантин.

Тилакоиды в хлоропластах собраны парами. Пиреноид полупогруженный. Откладывание крахмала происходит в перипластидное пространство. Дополнительно ассимилируют – масла.

Отдел Glaucocystophyta (Глаукоцистофитовые водоросли)

Фотоавтотрофные монадные и гемимонадные микроскопические организмы. Покровы клеток промежуточного между пелликулой и перипластом строения (уплощенные мембранные пузыри, подстилаемые

микротрубочками). У некоторых представителей есть дополнительные покровы из сотоподобных субъединиц, химическая природа которых в настоящее время не изучена.

Отличительная особенность отдела – первичносимбиотические двумембранные хлоропласты – цианеллы, между мембранами которых сохраняется слой муреина. Тилакоиды располагаются по одному, концентрическими кругами. На их поверхности разбросаны фикобиллисомы, содержащие фикоцианин и аллофикоцианин. Фотосинтетический аппарат включает также хлорофилл *a*, каротин, β -криптоксантин. Рибулозо-1,5-дифосфат-карбоксилаза сконцентрирована в полиэдральных телах. Запасной продукт – крахмал (откладывается в цитоплазме).

Монадные виды и стадии имеют гетероконтные жгутики, покрытые двумя рядами простых мастигонем каждый, но локомоторный жгутик, направленный вперед – более короткий, а задний, рулевой – длинный.

Отдел Rhodophyta (Красные водоросли)

Фотоавтотрофные микро- (коккоидные) и макроскопические (нитчатые, разноразветвленные, псевдопаренхиматозные) организмы, характеризующиеся полным отсутствием жгутиковых стадий в сложных жизненных циклах, включающих до трех поколений.

Оболочка клеток в наиболее полном варианте состоит из целлюлозы (внутренний слой), пектиновых веществ и фикоколлоидов (средний слой) и кутикулы, образованной полимеризованной маннозой.

Пластиды первично симбиотические, двумембранные – родопласты. Тилакоиды одиночные, с фикобиллисомами (как у синезеленых водорослей), которые содержат фикобиллиновые пигменты: фикоцианин, аллофикоцианин, фикоэритрин, последний, как правило, преобладает. Фотосинтетический аппарат включает также хлорофилл *a*, каротины, криптоксантин, зеаксантин, лютеин.

Ядерный аппарат типично эукариотический. Митоз закрытый: ядерная оболочка не растворяется, а только перфорируется, функцию отсутствующих центриолей выполняют особые белковые полярные тела.

Запасной продукт – багрянквый крахмал, (откладывается в цитоплазме), у примитивных – гликоген. Дополнительно, в качестве запасных веществ могут выступать многоатомные спирты (маннит), галактозид, масла.

Занятие 2. Отдел зеленые водоросли (*Chlorophyta*)

Отдел зеленые водоросли (*Chlorophyta*) – разнообразные по форме, величине, строению и способам размножения. Отдел включает монадные, коккоидные, пальмеллоидные, нитчатые, псевдопаренхиматозные, паренхиматозные, сифональные и сифонокладальные формы, имеющие чисто зеленую окраску, обусловленную присутствием хлорофиллов а и b, каротина и ксантофиллов. Соотношение пигментов примерно такое же, как у высших растений.

Оболочка клетки состоит из целлюлозы, у немногих пектиновая или гемицеллюлозная, иногда инкрустированная, многослойная, у простейших представлена пелликулой. Протопласт содержит одно или несколько ядер, различное число хроматофоров, у большинства с пиреноидами. У подвижных зеленых водорослей и зооспор встречается стигма, 2 и более одинаковой длины (изоконтные), подвижности (изодинамические) и внешнего строения (изоморфные) жгутиков. Они могут быть гладкие или покрытые тонкими мастигонемами, у некоторых – чешуйками. В клетке имеются вакуоли с клеточным соком (у части представителей – сократительные вакуоли). Запасное вещество – крахмал, откладывается вокруг пиреноида и в строме; иногда запасается масло (волютин).

Размножение вегетативное (деление клетки надвое, распад колоний, деление нитей, образование дочерних ценобиев), бесполое (зооспорами, апланоспорами) и половое. У *Chlorophyta* имеются все известные для водорослей типы полового процесса (изо-, гетеро-, оогамия, хологамия и конъюгация). У части зеленых водорослей в жизненном цикле наблюдается изоморфная или гетероморфная смена поколений (гаметофита и спорофита).

Chlorophyta широко распространены: обитают в пресных и морских водоемах, в почве, эпифитно на растениях и животных, встречаются симбионты.

Во многих системах *Chlorophyta* делится на 3 класса: собственно зеленые, или равножгутиковые водоросли – *Chlorophyceae (Isocontae)*, сифоновые водоросли *Siphonophyceae* и конъюгаты – *Conjugatophyceae*.

Класс собственно зеленые, или равножгутиковые водоросли (*Chlorophyceae, Isocontae*) занимает центральное положение среди всех зеленых водорослей, характеризуется наличием практически всех типов талломов (кроме ризоподиального, сифонального и сифонокладального). Бесполое размножение обычно осуществляется равножгутиковыми зооспорами, иногда апланоспорами. Обращенных вперед жгутиков может быть 2-4, у некоторых – до 120 (эдогониевые - *Oedogoniales*). Половой процесс хологамный, изогамный, гетерогамный или оогамный. Деление на порядки в пределах класса осуществляется по ступени морфологической дифференциации таллома. Основные порядки: вольвоксовые – *Volvocales*; тетраспоровые – *Tetrasporales*; хлорококковые - *Chlorococcales (Protococcales)*; улотриксые – *Ulotrichales*; кладофоровые – *Cladophorales*; эдогониевые – *Oedogoniales*. Необходимо отметить, что систематика зеленых водорослей окончательно не разработана и

не исключены спорные моменты. Так например, *Volvocales*, *Ulotrichales* и *Chlorococcales* могут возводиться в ранг классов, а положение *Cladophorales* неоднозначно, и этот порядок в некоторых пособиях может рассматриваться в составе класса *Siphonophyceae*.

Порядок вольвоксовые (*Volvocales*) включает одноклеточные и ценобиальные водоросли, подвижные в вегетативном состоянии. Немногие - неподвижные водные слизистые колонии, но с клетками типичного для порядка монадного строения. Клетки наиболее примитивных одеты тонким перипластом, у большинства основа оболочки пектиновая или из гемицеллюлозы. Почти у всех известно пальмеллевидное состояние, в которое они переходят в неблагоприятных условиях.

Семейство хламидомонадовые (*Chlamydomonadinaceae*) включает одноклеточные чаще двужгутиковые водоросли. Одним их типичных представителей семейства является **род** хламидомонас (*Chlamydomonas*). Виды его обитают в мелких хорошо прогреваемых водоемах (временных лужах, канавах), загрязненных органическими веществами. В таких водоемах способны быстро размножаться и при массовом развитии вызывать зеленое «цветение» воды. Наряду с автотрофным способом питания их клетки способны всасывать через оболочку растворенные в воде органические вещества, что способствует активизации процессов самоочищения загрязненных вод.

Клетка хламидомонады шаровидная или овальная, одета целлюлозной оболочкой, пропитанной пектиновыми веществами. На переднем конце заметен бесцветный носик (папилла) с отходящими от него двумя жгутиками. Протопласт обычного для монадных форм строения. Чашевидный хроматофор с одним или несколькими пиреноидами находится в постенном слое цитоплазмы, в хроматофоре выражены ламеллы, имеется крупная стигма (светочувствительный глазок) в верхней его части. Продукт ассимиляции (запасное вещество) – крахмал располагается вокруг пиреноида в виде крахмальной сферы. Две пульсирующие вакуоли заметны на переднем конце клетки у основания жгутиков. Ядро с хорошо различимым ядрышком – в центре клетки. Представители: *Chlamydomonas conferta* – хламидомонада плотная, *Ch. immobilis* – х. неподвижная.

Жизненный цикл. При благоприятных условиях хламидомонада после вегетации размножается двужгутиковыми зооспорами (рис.9). Они образуются путем деления протопласта материнской клетки на 4 (2-8 и более частей). Покидая оболочку материнской клетки, зооспоры вырастают до ее размеров и снова способны к бесполому размножению. При неблагоприятных условиях (недостатке кислорода, высыхании водоема) клетки могут переходить в пальмеллевидное состояние, одеваясь слизью, а при возврате благоприятных условий вновь вырабатывать жгутики и становиться подвижными. У большинства хламидомонасов наблюдается изогамный половой процесс (существуют виды с гетеро- и даже оогамией). Двужгутиковые гаметы образуются чаще по 64 в каждой клетке. В результате полового процесса образуется зигота, которая после периода покоя прорастает четырьмя зооспорами. Перед прорастанием зиготы происходит редукционное деление (мей-

оз). Таким образом, весь жизненный цикл хламидомонады проходит в гаплоидной ядерной фазе, диплоидна только зигота (гапобионт, редукция зиготическая).

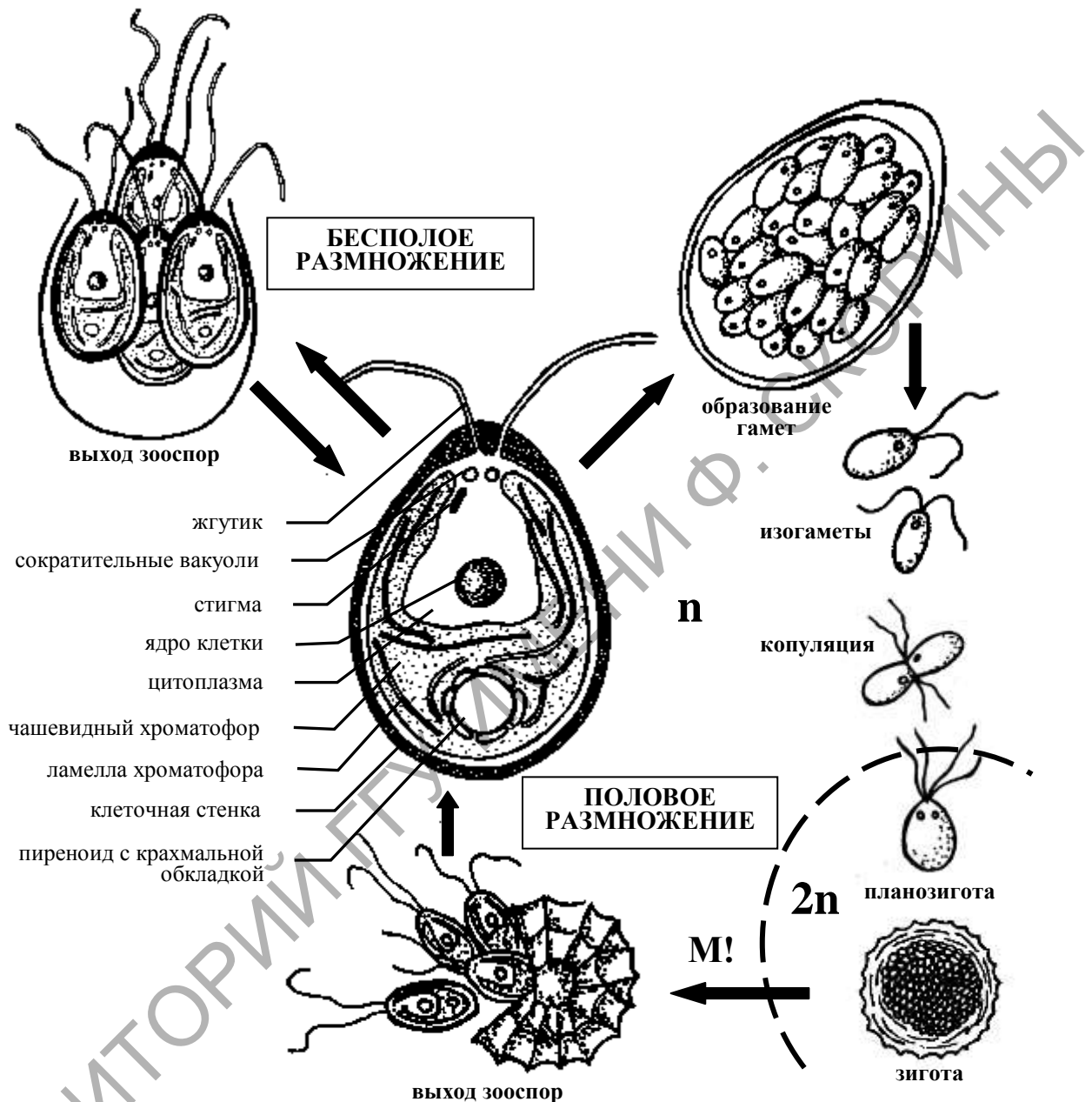


Рис.9 – Схема жизненного цикла представителей рода хламидомонада (*Chlamydomonas*)

Семейство вольвоксовые (*Volvocaceae*) объединяет подвижные ценобиальные организмы различной формы. Клетки в ценобии по форме и строению подобны хламидомонасу, но одеты сильно ослизненными оболочками, сам ценобий одет общей оболочкой (инволюкумом). Наиболее яркие представители: *Gonium pectorale* - гониум пекторальный, *G. sociale* – г. общественный, *Eudorina elegans* - эвдорина изящная, *Pandorina morum* – пандорина ежевикова (рис.10), *Volvox globator* - вольвокс шаровидный, *V. aureus* - в.

золотистый. Половой процесс у гониума – изогамный, у пандорины – гетерогамный, у эвдорины и вольвокса – оогамный.

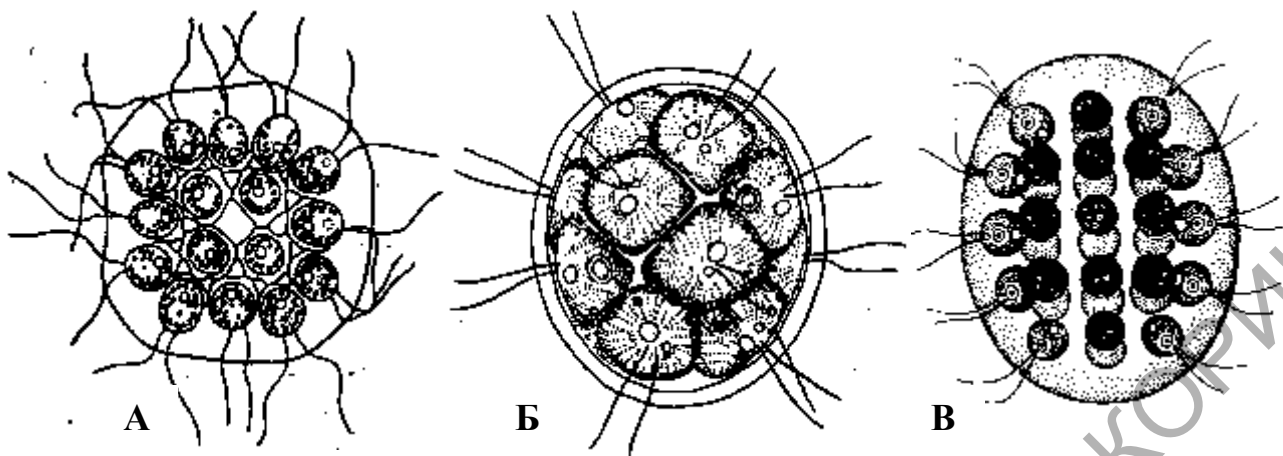


Рис. 10 - А – *Gonium pectorale*; Б – *Pandorina morum*; В - *Eudorina elegans*

Представители **рода** вольвокс (*Volvox*) имеют вид относительно крупных (до 2 мм) в диаметре шаров. Шар состоит из 500 – 5000 вегетативных клеток, расположенных в один слой. Полость шара заполнена слизью. Кроме вегетативных в ценобии наблюдаются половые клетки и партеногонидии (партеногонии, гонидии). В ценобии ярко выражена полярность: передние вегетативные клетки имеют более крупную стигму, только в задней части ценобия располагаются до 8-10 гонидий. Из этих крупных безжгутиковых клеток образуются дочерние ценобии (рис. 11). Данный процесс включает следующие стадии:

1. Стадия пластинки (гоническая стадия).
2. Стадия полого шара, передние концы клеток которого ориентированы вовнутрь.
3. Стадия выворачивания и образования ценобия с нормально ориентированными клетками (жгутиками наружу).
4. Стадия перехода дочерних ценобиев в полость материнского ценобия.
5. Стадия освобождения дочерних ценобиев (при разрыве стенок и гибели материнского).

При половом размножении в задней части колонии развиваются до 10 антерогониев (антеридиев) и оогонидиев (оогониев) в одном или разных ценобиях. В антеридиях образуется по несколько десятков сперматозоидов. Каждый оогоний содержит по одной яйцеклетке. После оплодотворения яйцеклетки образуется зигота (ооспора), которая одевается плотной многослойной оболочкой, наполняется запасными веществами, а после периода покоя редуционно делится. Затем содержимое ее дополнительно делится на большое число клеток, которые внутри материнской складываются в шар. Этот процесс принципиально сходен с образованием дочерних шаров из партеногонидий при бесполом размножении. Вольвокс – гаплобионт (редукция зиготическая).

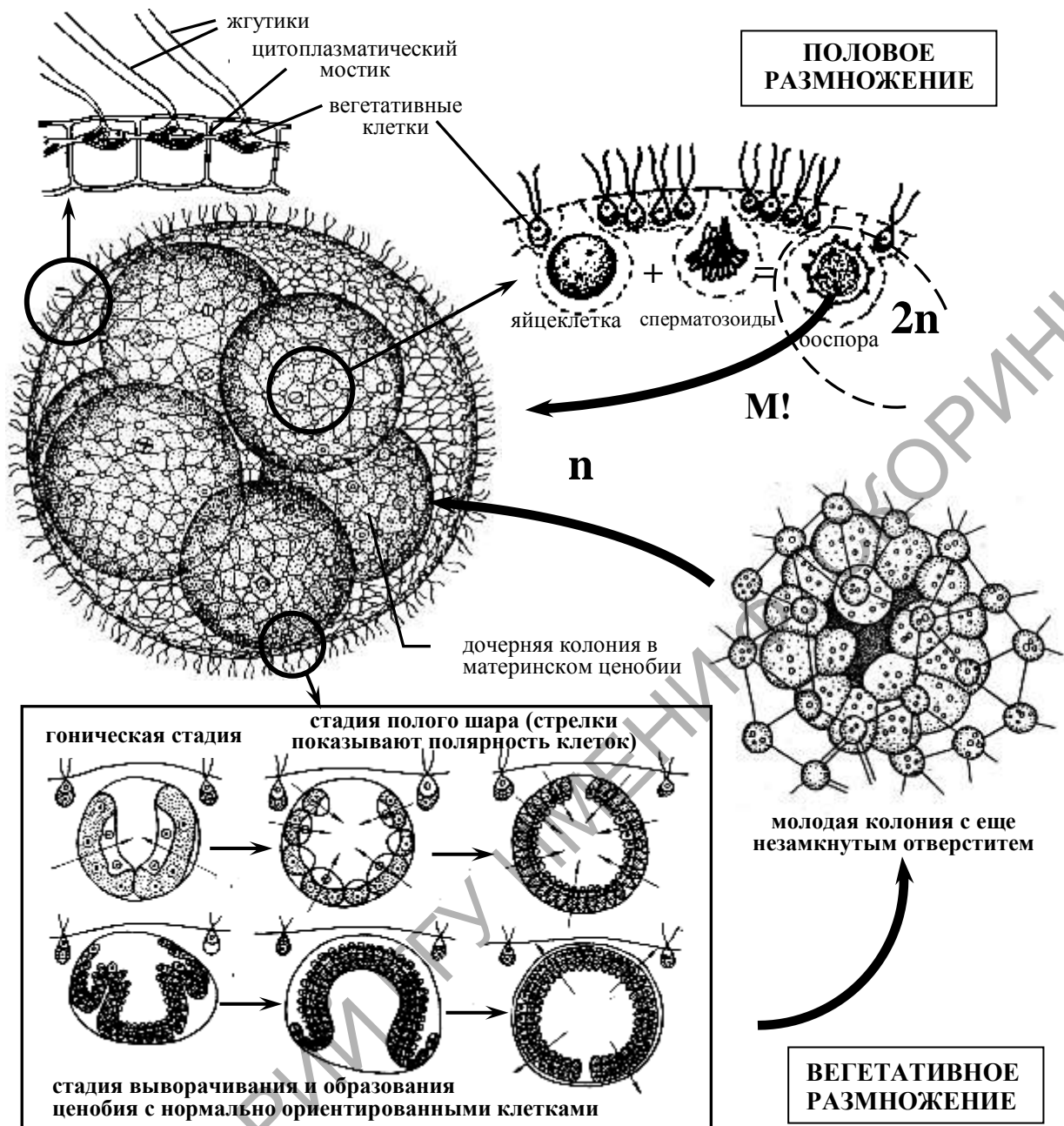


Рис. 11 – Схема жизненного цикла представителей рода вольвокс (*Volvox*)

Порядок хлорококковые (*Chlorococcales (Protococcales)*) объединяет одиночные и ценобиальные формы с наиболее выраженной коккоидной структурой таллома, с изогамным (редко оогамным) половым процессом, с плотной целлюлозной оболочкой, размножающиеся зооспорами или автоспорами. Жгутики и стигма характерны только для репродуктивных клеток. У ценобиальных форм споры обычно еще внутри оболочки материнской клетки слагаются в дочерние ценобии, которые, как и у вольвоксовых, растут только за счет увеличения размеров клеток, а их число остается постоянным.

Представители: *Chlorella vulgaris* – хлорелла обыкновенная, *Ch. terricola* – х. почвенная, *Ch. ellipsoidea* – х. эллипсоидная, *Chlorococcum humicolum* – хлорококкум наземный; *Hydrodictyon reticulatum* - гидродикцион сеточный («водяная сеточка»), *Pediastrum angulosum* – педиаструм угловатый, *P. ara-*

neosum – п. паутиновидный, *P. biradiatum* – п. двулучевой, *P. simplex* – п. простой, *Scenedesmus quadricauda* – сценедесмус четырехрогий (рис.12), *S. acuminatus* – с. остроконечный, *S. denticulatus* – с. мелкозубчатый.

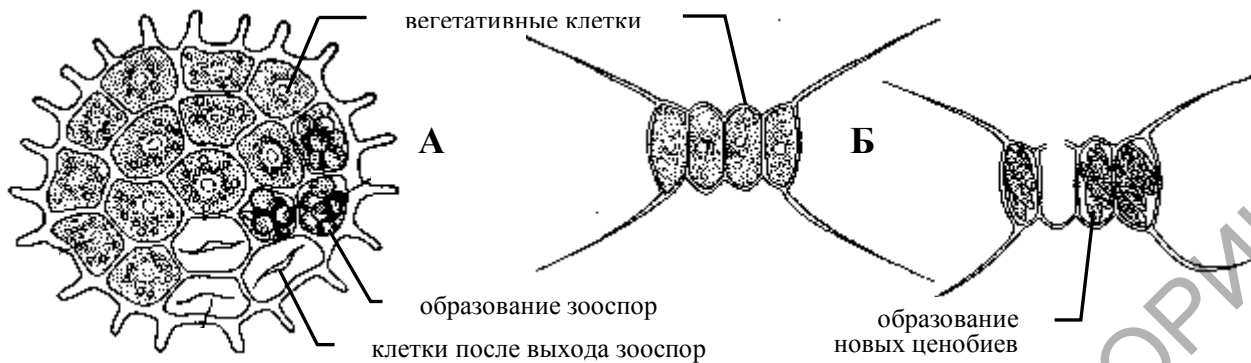


Рис.12-А - *Pediastrum angulosum*; Б – *Scenedesmus quadricauda*;

Представители **рода** хлорококкум (*Chlorococcum*) встречаются в пресных водоемах, на влажной почве, на коре деревьев (рис.13). Клетки имеют шаровидную форму. У старых клеток может встречаться несколько ядер.

Жизненный цикл. При бесполом размножении в материнской клетке образуется от 8 до 32 двужгутиковых зооспор, которые освобождаются через разрыв оболочки. Через некоторое время они теряют жгутики, одеваются плотной оболочкой и превращаются в неподвижные вегетирующие клетки хлорококкума, постепенно дорастающие до размеров материнской. Половой процесс происходит путем слияния двужгутиковых изогамет, похожих на зооспоры. Зигота прорастает после периода покоя. Редукция зиготическая.

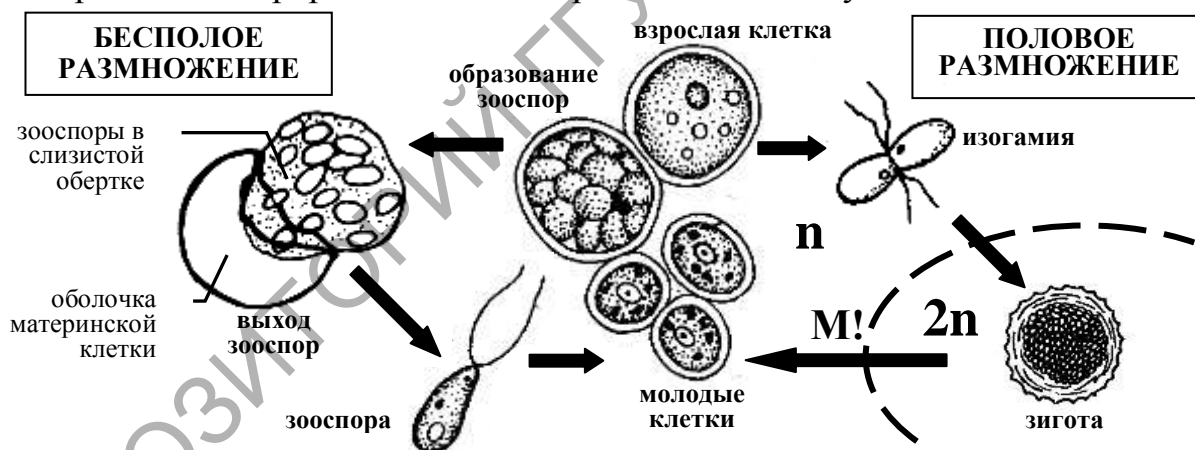


Рис.13 – Схема жизненного цикла представителей рода хлорококкум (*Chlorococcum*)

Под гидродиктион (*Hydrodictyon*) включает макроскопические водоросли, которые имеют вид длинного замкнутого сетчатого мешка. Таллом гидродиктиона состоит из цилиндрических клеток, сросшихся своими концами по 3-4 так, что образуется сетка из пяти-шестиугольных ячеек, формирующих стенки ценобия (рис.14).

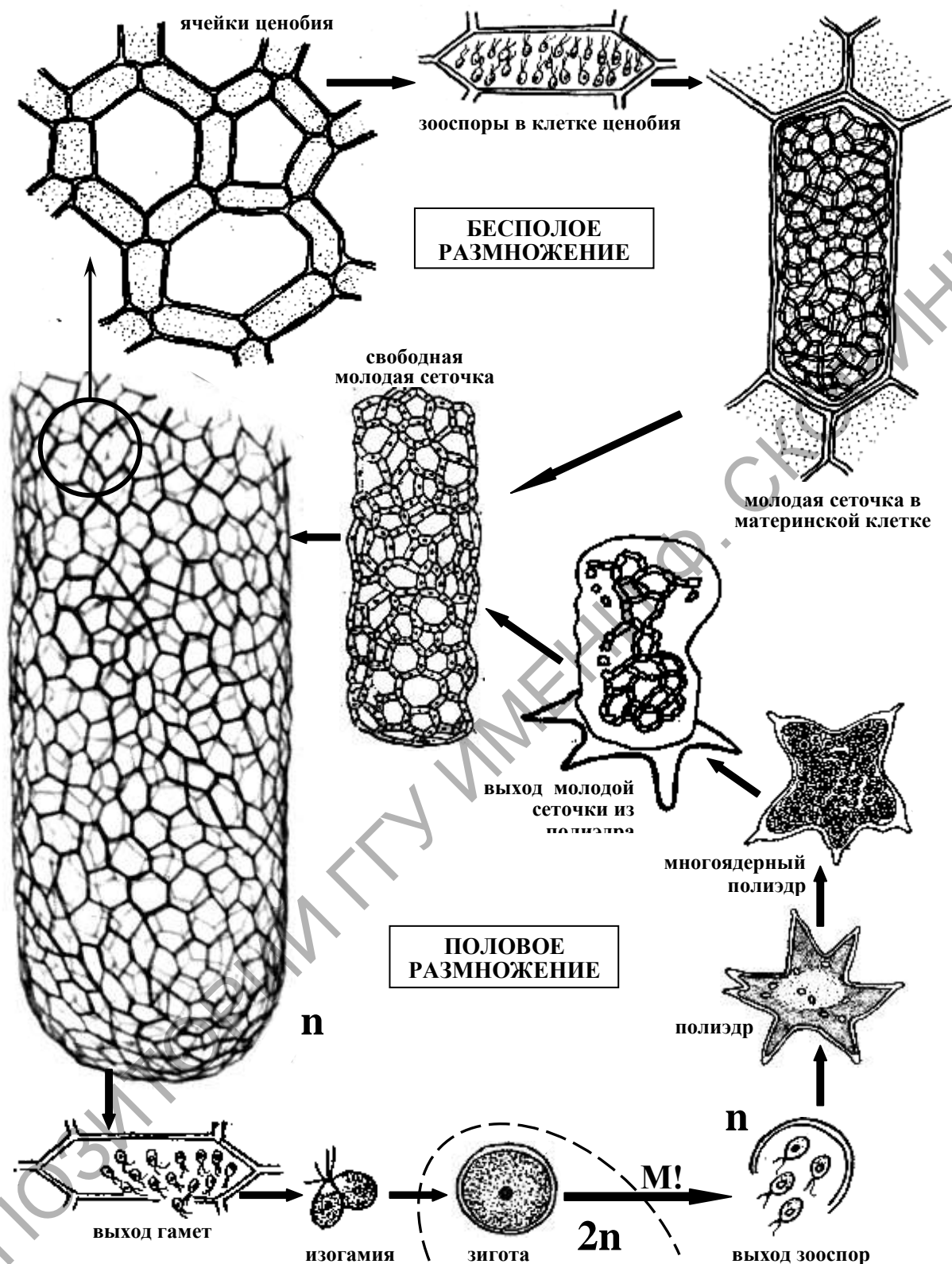


Рис.14 – Схема жизненного цикла представителей рода гидродиктион (*Hydrodictyon*) – «водяная сеточка»

Его размеры достигают 1,5 м в длину и 15 см в ширину. Клетки имеют крупную центральную вакуоль. Постенная цитоплазма содержит многочисленные ядра и сетчатый хроматофор со множеством пиреноидов.

Жизненный цикл. При бесполом размножении в клетке путем последовательного распада протопласта на более мелкие участки возникает 7-20 тыс.

однойядерных двужгутиковых зооспор, которые, не выходя из материнской клетки, некоторое время движутся, затем втягивают жгутики и складываются в дочернюю сеточку. Освободившиеся в результате ослизнения стенки материнской клетки молодые ценобии увеличиваются в размерах только за счет роста размеров клеток (до 1,5 см), образование новых клеток больше не происходит. Половой процесс изогамный, при этом встречающийся на территории Беларуси *Hydrodictyon reticulatum* – однодомный вид (гомоталличный: у него способны копулировать даже гаметы, образованные в одной клетке). Гаметы образуются также как и зооспоры, но в большем количестве (до 30 тыс.). Они выходят из материнской клетки, попарно копулируют, образуя шаровидную зиготу. Зигота после периода покоя и редукционного деления прорастает четырьмя зооспорами, которые, поплавав некоторое время, останавливаются и каждая преобразуется в многоугольную, одетую оболочкой клетку – полиэдр. Он увеличивается в размере, становится многоядерным, протопласт его распадается на двужгутиковые зооспоры по числу ядер, которые некоторое время движутся внутри полиэдра и складываются в новую сеточку. Молодая сеточка освобождается через разрыв оболочки полиэдра и вырастает во взрослый ценобий.

Pod хлорелла (*Chlorella*) имеет одиночные шаровидные или эллиптические клетки, одетые гладкой оболочкой, однойядерные (рис.15). Хроматофор постенный, чаще чашевидный с пиреноидом, иногда сетчатопродырявленный или лопастной. Запасное вещество – крахмал или волютин. Виды хлореллы широко распространены в пресных водоемах, в почве, на коре деревьев, в качестве симбионта встречается в лишайниках, инфузориях и даже гидрах. Она легко культивируется, богата питательными веществами (белками, углеводами, жирами, витаминами), разрабатываются вопросы ее использования в качестве объекта космических исследований.

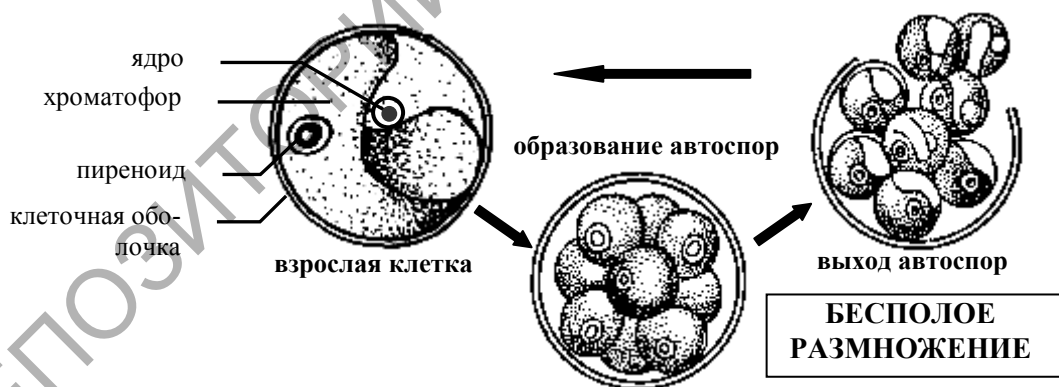


Рис.15 – Схема жизненного цикла представителей рода хлорелла (*Chlorella*)

В жизненном цикле в настоящий момент половой процесс не установлен, и, как следствие, нет смены ядерных фаз. Размножается хлорелла автоспорами (неподвижные безжгутиковые споры общим планом строения похожие на взрослую особь). После разрыва или ослизнения оболочки материнской клетки автоспоры освобождаются и каждая из них вырастает во взрослую особь. Известны покоящиеся стадии – акинеты.

Порядок улотриковые (*Ulothrichales*) в подавляющем большинстве представлен индивидами нитчатой, разнонитчатой и пластинчатой структуры. Одноклеточные формы обычно образуют временные короткие нити из небольшого числа клеток или плотные скопления.

У форм, живущих в свободном состоянии, морфологически уловимое различие между верхушкой и основанием нити отсутствует. У прикрепленных организмов базальная и апикальная клетки отличаются от остальных клеток таллома. Апикальная клетка полушаровидная или заостренная, реже – изогнутая. Базальная – обычно имеет форму вытянутого конуса, суженной частью обращенного к субстрату. Пластинчатые (в данном случае – псевдопаренхиматозные; необходимо отметить, что у других таксонов пластинчатая структура тела м.б. образована также разнонитчатым и паренхиматозным типом таллома) талломы улотриковых обычно листовидные или лентовидные, одно- или двуслойные. Может наблюдаться образование между слоями таллома полости, тогда формируется пузыревидное вегетативное тело. Во всех случаях дифференциации вегетативных клеток в талломе не наблюдается.

Вегетативное размножение улотриковых осуществляется путем фрагментации тела водорослей на многоклеточные участки или отдельными клетками с утолщенной оболочкой и большим количеством запасных питательных веществ – акинетами размножения. Собственно бесполое размножение осуществляется чаще четырех- или двухжгутиковыми зооспорами. Половое размножение чаще изогамное, реже гетеро- и оогамное. Споры и гаметы способны образовываться в любой вегетативной клетке, за исключением базальной.

Под улотрикс (*Ulothrix*) представлен нитчатыми, неразветвленными, прикрепленными формами. Клетки цилиндрические или боченковидные с толстыми целлюлозными оболочками. Отличительной чертой рода является строение хроматофора: он постенный, в виде широкой пластинки-пояска, с загибающимися, но не смыкающимися краями. В хроматофоре – несколько пиреноидов.

Жизненный цикл. При бесполом размножении во всех зеленых клетках может образовываться две и более четырехжгутиковых зооспоры. Обычно этот процесс начинается в апикальной клетке и продвигается к основанию нити. Зооспоры выходят из материнской клетки в слизистой обертке («рубашке»), которая вскоре расплывается. После периода движения зооспора останавливается, теряет один за другим жгутики, прикрепляется боковой поверхностью к субстрату и прорастает в нить. При половом размножении в вегетативных клетках возникают двухжгутиковые гаметы (до 64 – в каждой клетке). Половой процесс изогамный. У улотрикса опоясанного (*Ulothrix zonata*) наблюдается гетероталлизм, т.е. копулируют гаметы из разных нитей, отличающихся в половом отношении («+» или «-»). В результате копуляции образуется сначала подвижная четырехжгутиковая планозигота, которая после некоторого периода движения прикрепляется к субстрату и округляется. Зигота редуционно делится на 4-16 зооспор или апланоспор. В данном случае – редукция зиготическая, проходящая, однако, с образованием спор

(рис.16).

Зигота способна вырабатывать плотную оболочку и слизистую ножку, поэтому часто рассматривается как одноклеточный спорофит. Таким образом, у улотрикса опоясанного наблюдается гетероморфная смена нитчатого, гаплоидного, многоклеточного гаметофита (способного, однако, образовывать и споры) и одноклеточного диплоидного спорофита.

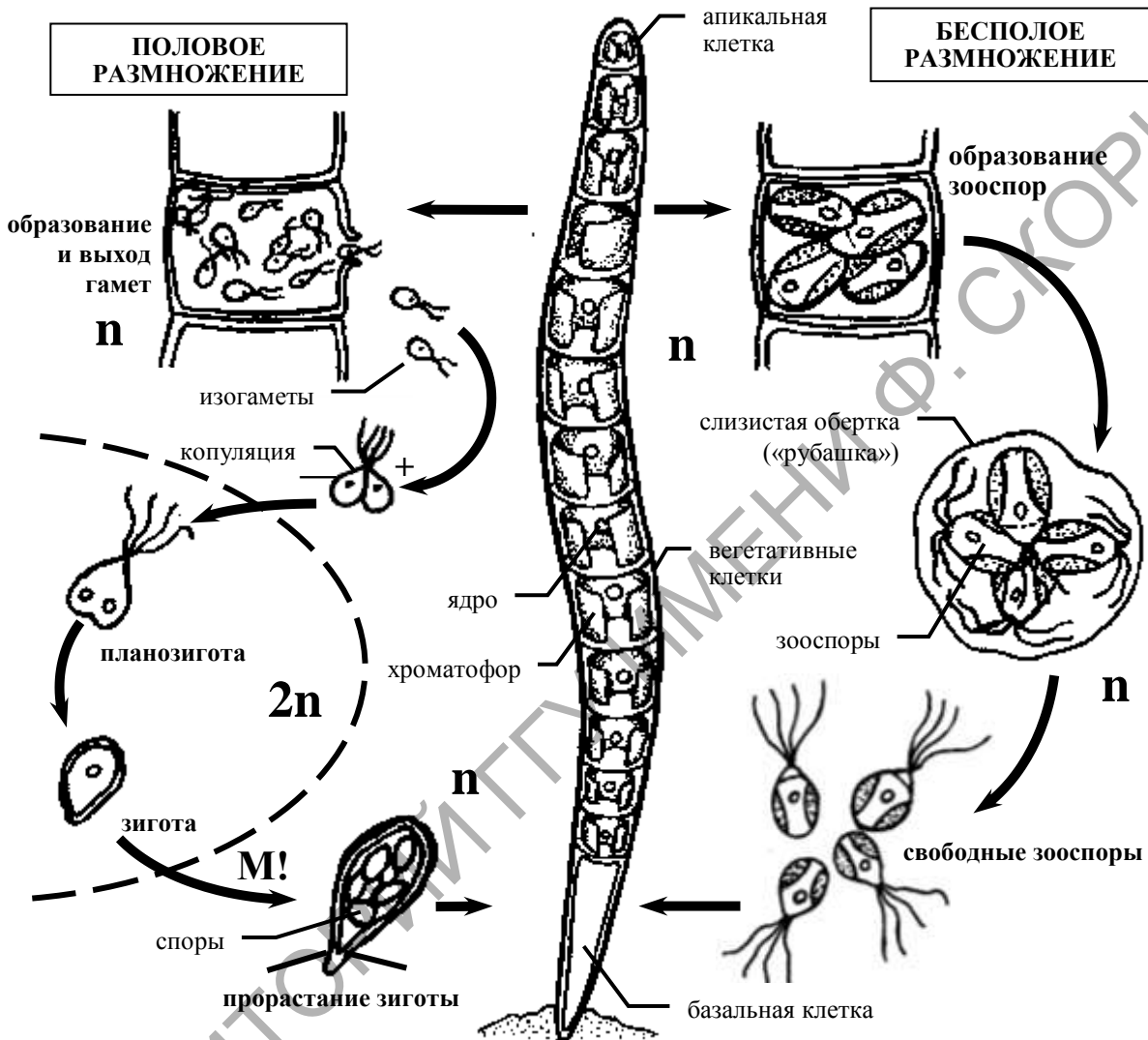


Рис.16 – Схема строения таллома и жизненного цикла улотрикса опоясанного (*Ulothrix zonata*)

Для некоторых морских видов характерна изоморфная смена поколений. Зигота прорастает в диплоидную нить, а редукция числа хромосом происходит при образовании зооспор.

Род ульва (*Ulva*) характеризуется двуслойным пластинчатым талломом. Оба слоя клеток остаются плотно сомкнутыми. Таллом достигает достаточно крупных размеров (до 25 см), имеет гофрированные края и прикрепляется к субстрату суженным в короткий черешок основанием. Клетки таллома одноядерные с постенным хроматофором, недифференцированные. Среди вегетативных клеток основания таллома иногда наблюдаются более крупные клетки с ризоидными отростками.

Жизненный цикл. У ульвы наблюдается изоморфная смена поколений (рис.17). Гаметофит и спорофит отличаются только цитологически. Спорофит размножается зооспорами, которые формируются редуционно в любой вегетативной клетке таллома (спорическая редукция). Зооспоры дают гаплоидную генерацию, которая образует гаметы. Половой процесс изогамный. Копуляция, как и у улотрикса, происходит лишь при встрече гамет разного знака. Зигота прорастает в диплоидный спорофит без периода покоя. На начальных стадиях развития ульвы формируется однорядная нить, которая преобразуется в пластинку через трубчатую стадию.

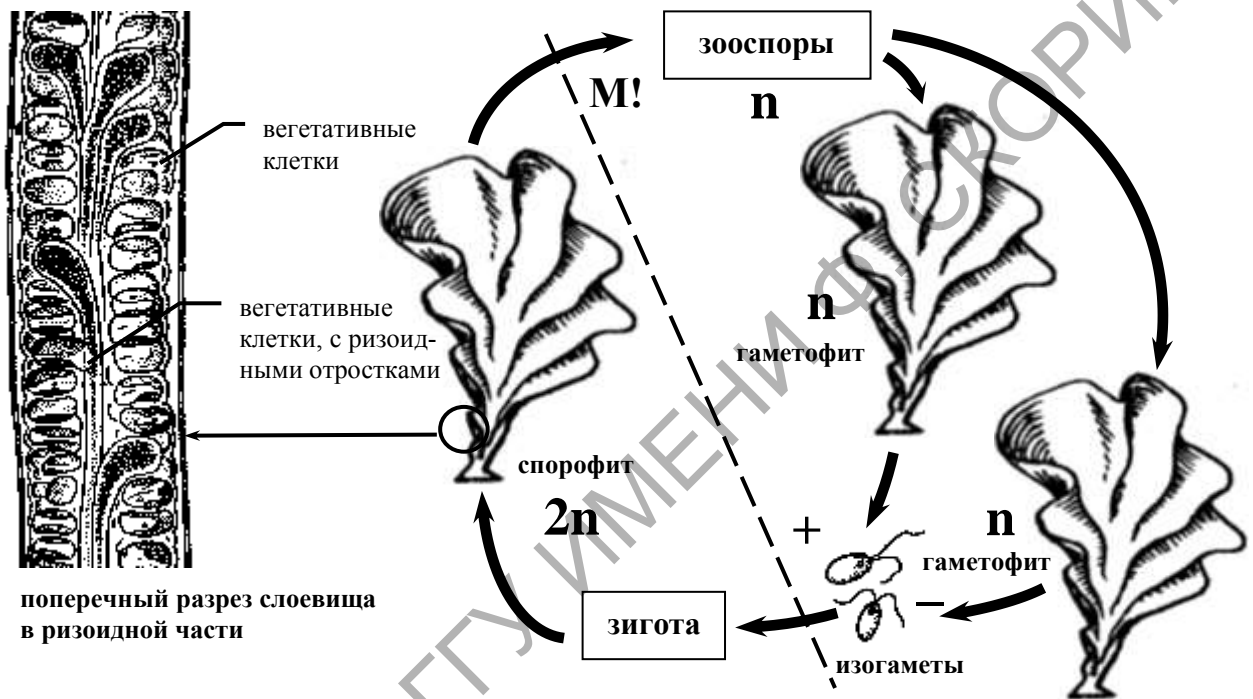


Рис.17– Схема строения таллома и жизненного цикла ульвы (*Ulva*)

Порядок клadoфоровые (*Cladophorales*) не имеет однозначного систематического положения и в ряде пособий рассматривается в составе класса сифональные (*Siphonophyceae*). Порядок объединяет водоросли, у которых слоевище представляет собой разветвленные нити кустистой или шаровидной формы. Клетки вытянутые, цилиндрические с толстой, слоистой, не ослизняющей оболочкой. Цитоплазма постенная, с многочисленными ядрами и сетчатым хроматофором со многими пиреноидами.

Жизненный цикл. Вегетативное размножение осуществляется участками таллома или акинетами, бесполое – зооспорами, которые образуются в зооспорангиях, по форме не отличимых от вегетативных клеток, но более темно окрашенных (рис. 18). Зооспоры двух- или четырехжгутиковые, выходят через боковое отверстие в стенке спорангия. Половой процесс изогамный, гаметы двужгутиковые, мельче зооспор. У пресноводной клadoфоры скученной (*Cladophora glomerata*) образованию гамет предшествует редуционное деление. Зигота прорастает в диплоидный таллом. Таким образом, изучаемый вид – диплобионт с гаметической редукцией.

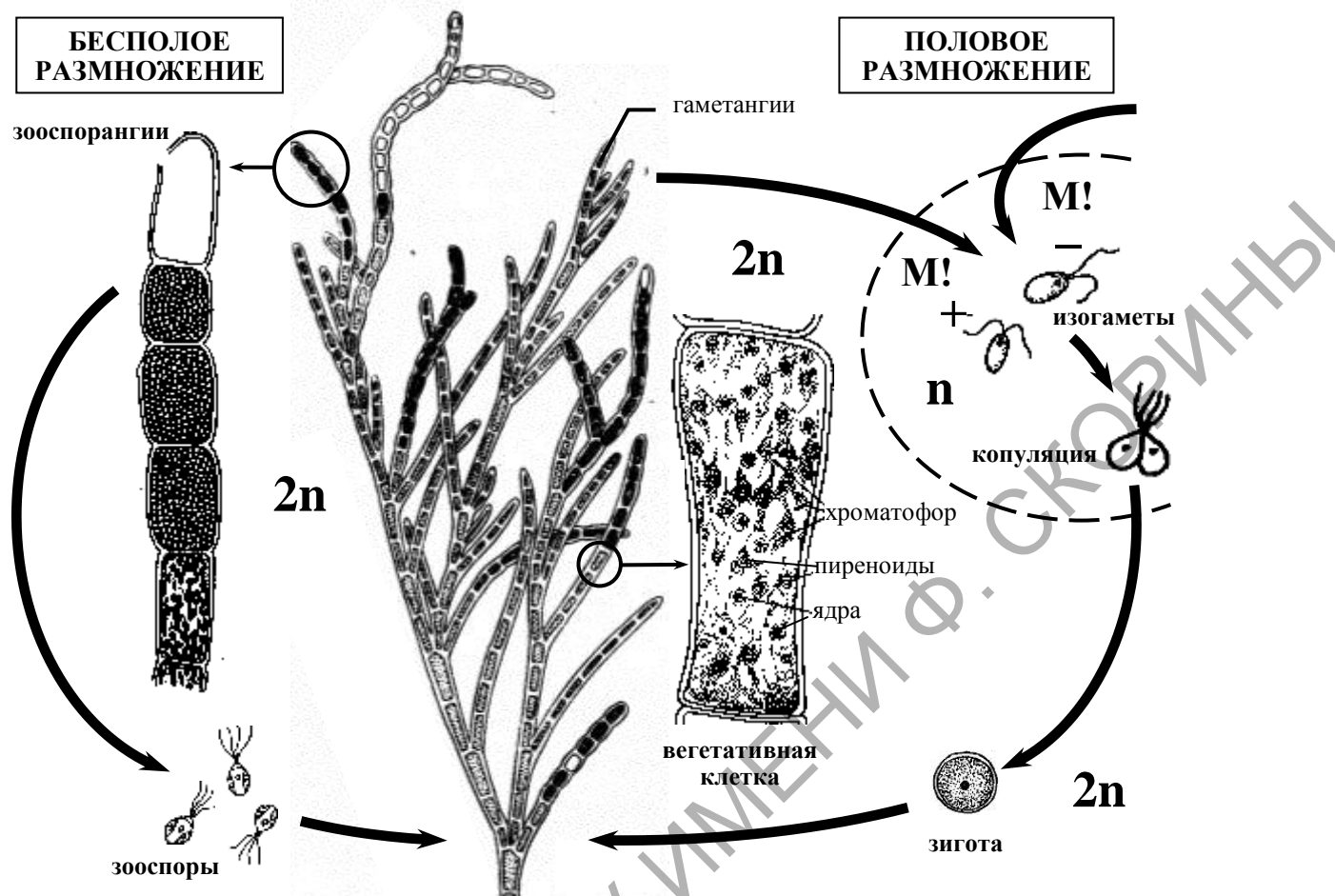


Рис.18 – Строение таллома и схема жизненного цикла кладофоры скученной (*Cladophora glomerata*)

У ряда морских видов установлена изоморфная смена поколений и, в отличие от кладофоры скученной, у них образование зооспор и гамет всегда происходит на разных растениях: гаметы – на гаплоидных гаметофитах, зооспоры – редукционно, на диплоидных спорофитах.

Класс сифоновые (*Siphonophyceae*) – это водоросли, у которых таллом имеет сифональную структуру. Несмотря на крупные размеры, сложное строение и причудливую форму вегетативное тело представляет собой одну гигантскую клетку со множеством ядер, но рассматривать их как одноклеточные организмы было бы неправильно. Слоевиде представляет собой комплекс не вполне разделившихся клеток. У части видов таллом разделен полными или неполными перегородками на многоядерные участки сходного строения – сегменты или агрегаты (сифонокладальный таллом).

Современные морские сифоновые – обычно макроскопические, некоторые до 0,5 м и более (рис.19), отличаются не только большим разнообразием внешнего облика, но и очень сложным расчленением тела на стебле-, листо- и корневищеподобные части. Пресноводные сифоновые водоросли обычно различимы невооруженным глазом и имеют вид слабоветвящихся нитей или шаровидных клеток.

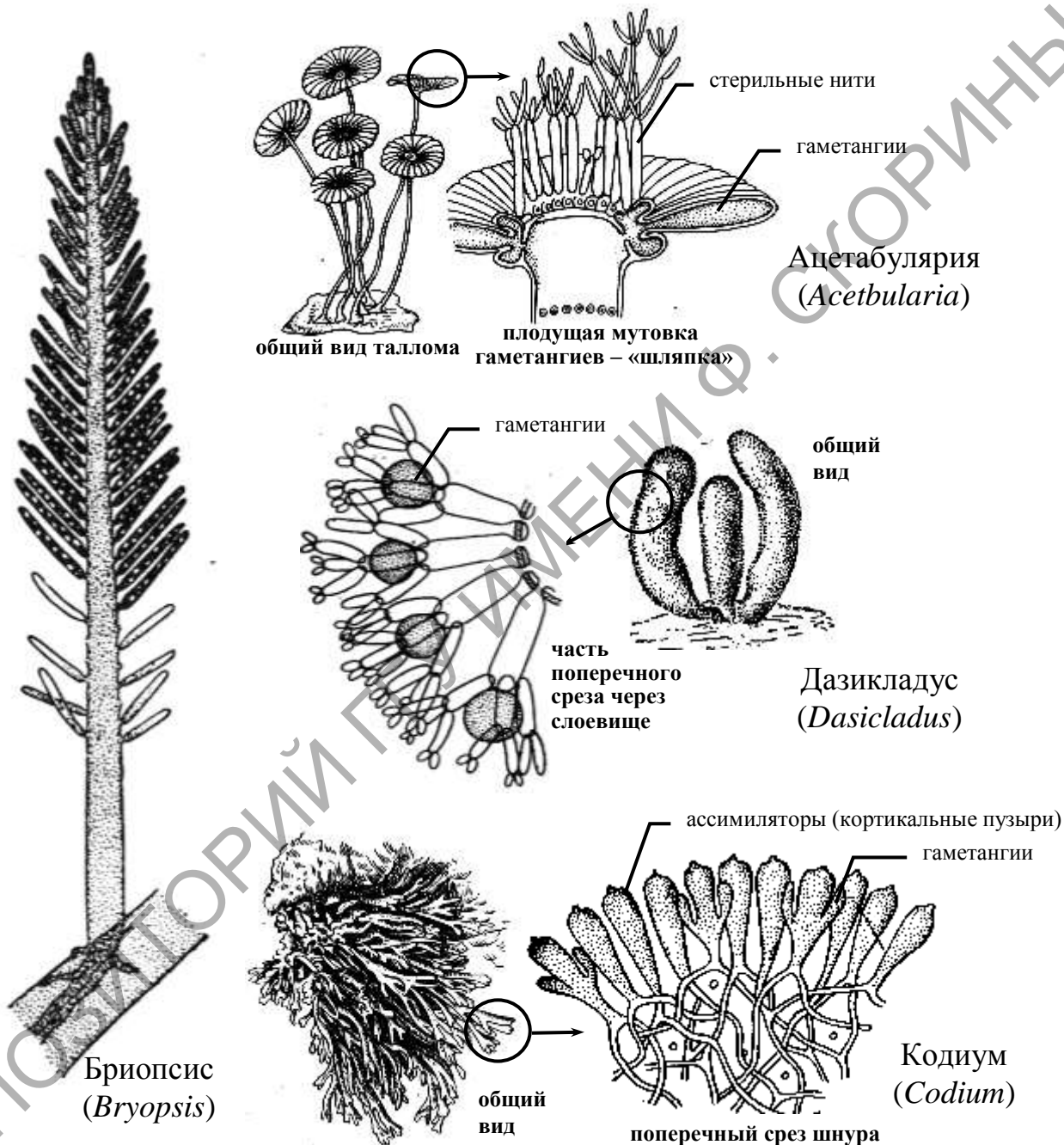


Рис.19 – Некоторые представители класса сифоновые (*Siphonophusaeae*)

Вегетативное размножение сифоновых зеленых водорослей происходит путем фрагментации таллома, выводковых почек – пропагул, возникающих на верхушке ветвей, иногда акинетами. Кроме того, участки протопласта, вытекшие из таллома при его повреждении (например, у бриопсиса), округляются, формируют оболочку и развиваются в новое растение. Бесполое раз-

множение обнаружено только у видов со сменой поколений и осуществляется шаровидными зооспорами с несколькими ядрами, хроматофорами и венцом жгутиков.

Наиболее часто наблюдаемое половое размножение – анизогамия. Двужгутиковые гаметы образуются в необособленных частях таллома, такой способ размножения называют голокарпией (каулерпа), или в специализированных гаметангиях (бриопсис, кодиум). Сифоновым водорослям свойственна изоморфная или гетероморфная смена поколений, имеются виды, которые являются диплобионтами.

Род каулерпа (*Caulerpa*) объединяет виды, у которых слоевище расчленяется на стелющиеся трубковидные ризоиды с ризоидами (имеют вид цилиндрических сифонов) и

вертикально расположенных ассимиляторов («листья»). В талломе развивается своеобразный внутренний скелет в виде радиальных, перпендикулярных тяжей (целлюлозные балки), которые связаны со стенкой или свободны, одеты цитоплазмой (рис.20). Окончательно их функция не выяснена, но, по-видимому, они играют роль в повышении механической прочности таллома и заметно увеличивают поверхность, выстланную цитоплазмой. Вертикальные ассимиляторы могут быть разнообразной формы и расчленения (цилиндрические, расположенные мутовкам; двухрядно размещенные на вертикальной оси).

У каулерпы прорастающей ассимиляторы листовидные, уплощенные, иногда со вторичными ассимиляторами. Широко распростра-

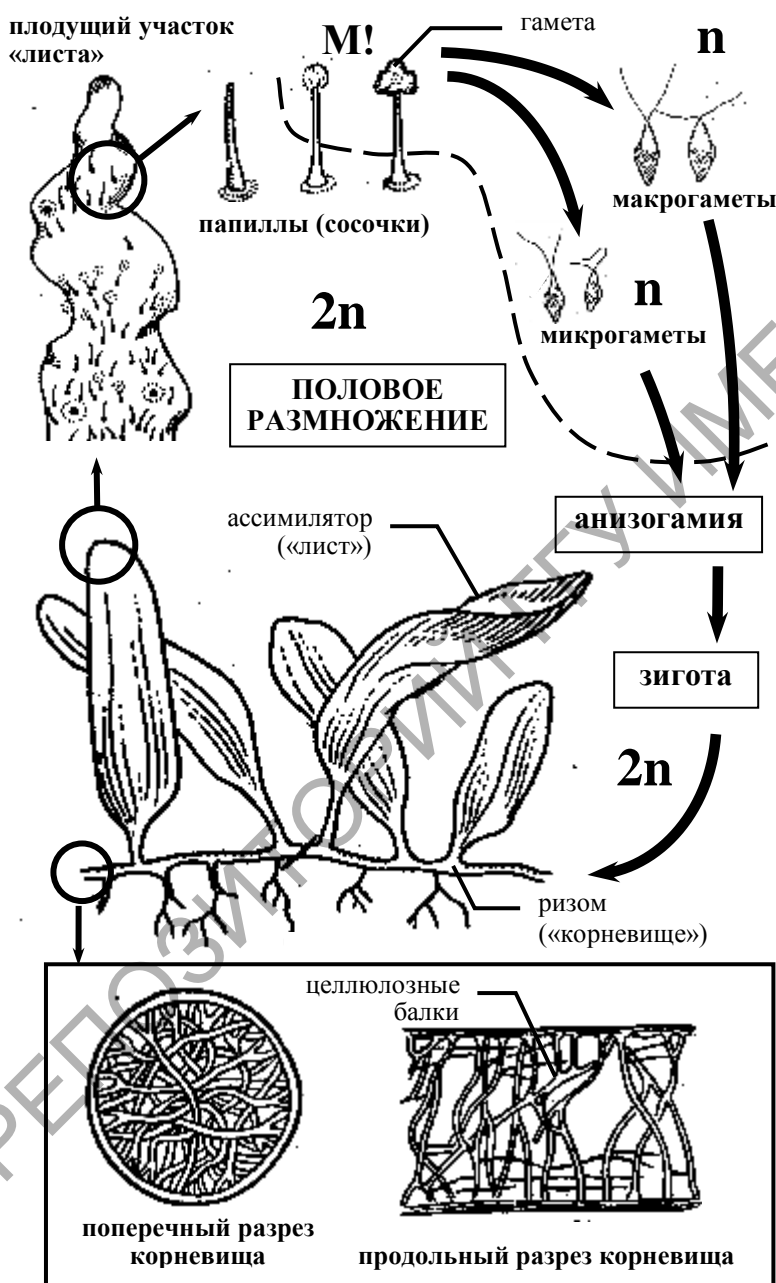
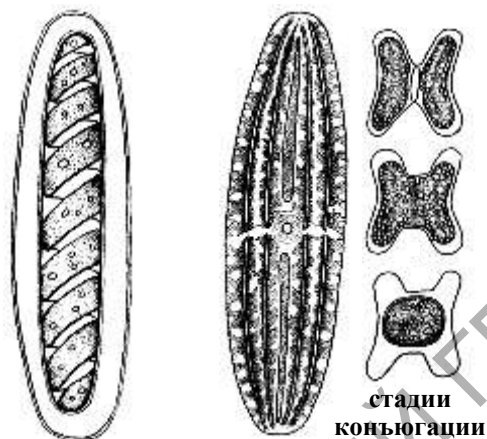


Рис.20 – Строение таллома и схема жизненного цикла каулерпы прорастающей (*Caulerpa prolifera*)

нено вегетативное размножение, когда при отмирании горизонтального «корневища» отдельные участки с вертикальными «листьями» становятся самостоятельными растениями. Бесполое размножение не обнаружено, половое – гетерогамное (анизогамное), имеющее ряд особенностей. У каулерпы нет гаметангиев, гаметы формируются в плодущих участках ассимиляторов, которые приобретают темно-зеленую окраску и сетчатое строение, затем делится с образованием одноядерных гамет. Участок, где образуются гаметы, не отделяется от остального таллома (голокарпия). Для выхода гамет из таллома служат длинные выросты – папиллы (сосочки). Гаметы освобождаются через разрыв оболочки на верхушке папиллы. Редукционное деление происходит при образовании гамет, а образовавшаяся в результате их слияния зигота вскоре прорастает в новую особь. Таким образом, в цикле развития каулерпы доминирует диплоидная ядерная фаза, гаплоидные лишь гаметы (диплобионт, редукция гаметическая).

Класс конъюгаты (*Conjugatophyceae*) является одной из самых больших групп среди зеленых водорослей, представленной в основном пресноводными организмами. Большинство конъюгат одноклеточные (*Mesotaeniales*



Спиротения
(*Spirotaenia*)

Нетриум (*Netrium*)

Рис.21 – Представители порядка мезотениевые (*Mesotaeniales*)

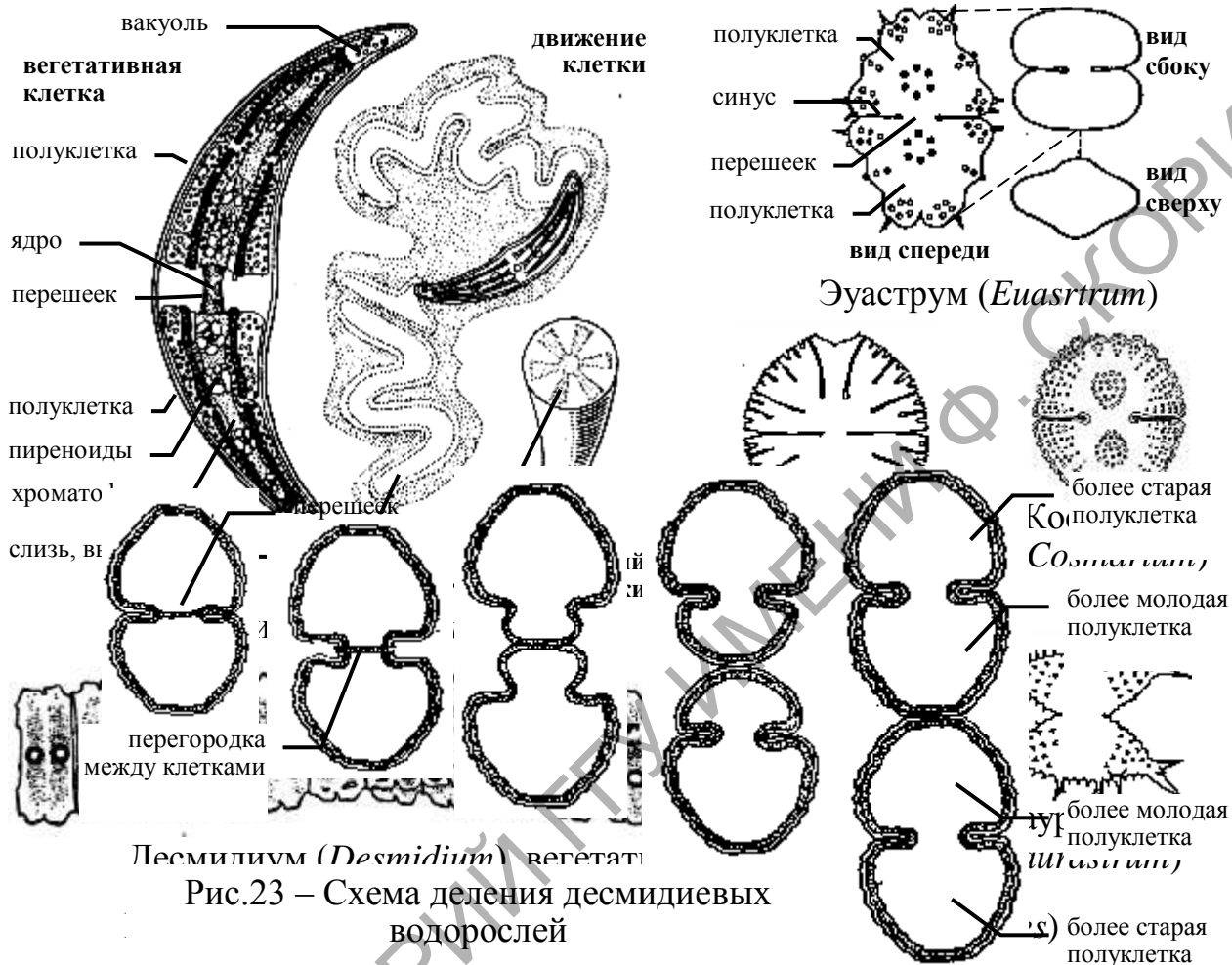
(рис.21), *Desmidiiales*), симметрично построенные индивиды, зеленого или изумрудного цвета. Форма клеток очень разнообразна. У многих видов клетки перешнурованы посередине (рис.22) и состоят из двух одинаковых полуклеток (*Desmidiiales*). Многие формы конъюгат образуют типичные нити, некоторые рыхлые колонии (*Desmidiiales*, *Gonatozygotales*, *Zygnematales*).

Самая яркая отличительная черта конъюгат, позволяющая объединить их в особый класс – полное отсутствие подвижных жгутиковых стадий размножения (зооспор и подвижных гамет) и наличие своеобразного полового процесса – конъюгации.

Оболочки клеток целлюлозные, ослизняющиеся. Клетки одноядерные, содержат крупные осевые или постенные хроматофоры пластинчатой, ленто-видной, звездчатой, спиралевидной формы. Пиреноиды хорошо выражены, множественные.

Размножаются конъюгаты половым и вегетативным путем.

Вегетативное размножение осуществляется за счет деления клеток,



распада нитей (на участки и даже клетки, способные регенерировать целую нить), изредка образующихся партеноспор, акинет, служащих также и для переживания неблагоприятных условий. Деление клеток отличается по таксонам, наиболее своеобразно у десмидиевых. При делении их клетки ядро, расположенное в перешейке, делится и расходится к центрам полуклеток. Затем область перешейка делится поперечной перегородкой и вытягивается, старые полуклетки отделяются друг от друга (рис.23). Перешеек раздувается и образовавшиеся полуклетки (временно соединенные своими вершинами) быстро растут и достигают нормального размера. Когда молодые полуклетки созревают, их оболочки разъединяются. Образовавшиеся особи, соответственно, содержат более старую и более молодую полуклетки.

Конъюгация представляет собой слияние протопластов вегетативных клеток. Если скорость их перетекания одинакова, а слияние происходит в копуляционном канале, то половой процесс условно называют изогамным (физиологическая изогамия). При полном перетекании одного протопласта в

воспринимающую клетку более подвижный протопласт называют мужским, а воспринимающую клетку – женской. В этом случае половой процесс носит название физиологической гетерогамии. После периода покоя и редукционного деления зигота прорастает 1-4 проростками.

В классе выделяют 4 порядка (мезотениевые – *Mesotaeniales*, гонатоциговые – *Gonatozygotales*, зигнемовые – *Zygnematales*, десмидиевые – *Desmidiiales*), в основу систематики положены особенности строения клеток и количество жизнеспособных проростков.

Порядок зигнемовые (*Zygnematales*) характеризуется в основном нитчатыми талломами. Нити неветвящиеся, свободноплавающие, как правило, состоящие из одного ряда цилиндрических клеток, одетых цельной оболочкой без пор и слизистым чехлом. Центр клетки занят крупной вакуолью, цитоплазма – постенная.

Вегетативное размножение осуществляется благодаря разрыву нитей или в результате отмирания промежуточных клеток. Половой процесс – конъюгация, но благодаря нитчатому строению имеет некоторые внешние особенности. Чаще наблюдается лестничная конъюгация, когда нити располагаются параллельно друг другу и склеиваются слизью, после чего противоположные клетки образуют навстречу друг другу выросты, постепенно раздвигающие нити (так возникает фигура в виде лестницы). Стенки на соприкасающихся концах отростков растворяются, и образуется конъюгационный канал, через который более подвижный протопласт перетекает в воспринимающую клетку. Сокращение протопласта и отставание его от клеточной стенки обусловлено диффузией жидкости из центральной вакуоли в возникающие сократительные вакуоли, которые впрыскивают ее в полость между плазмолеммой и стенкой клетки. Помимо лестничной у этих же видов наблюдается и боковая конъюгация (рис.24), когда конъюгационные отростки образуются между соседними клетками одной нити.

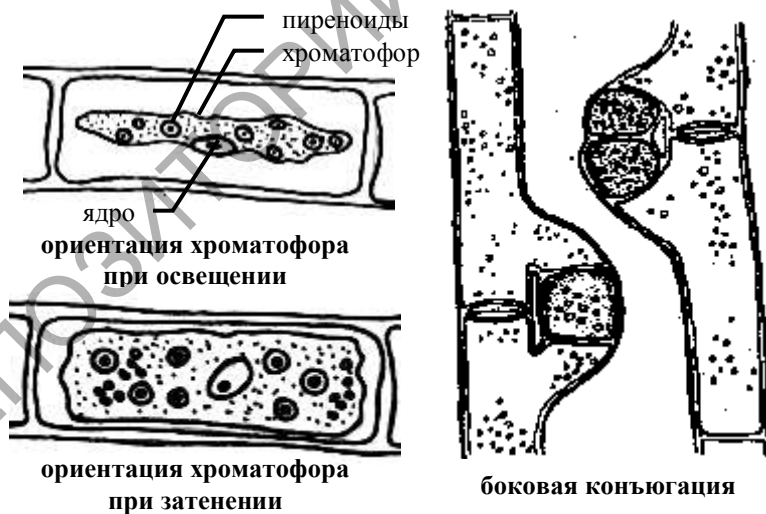


Рис. 24 – Мужоция (*Mougeotia*)

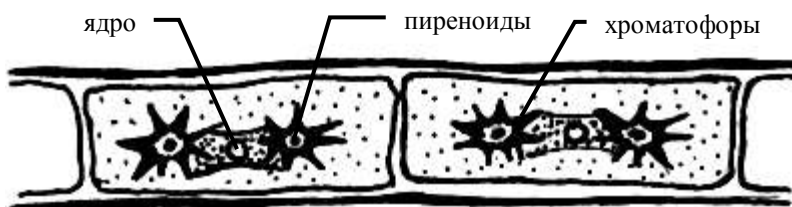


Рис.25 – Зигнема (*Zygnema*)

образуются между соседними клетками одной нити.

Наиболее характерными представителями порядка являются различные виды **родов** мужоция (*Mougeotia*) зигнема (*Zygnema*) и спирогира (*Spirogyra*). Представители рода мужоция (*Mougeotia*) встречаются чаще в стоячих водоемах, иногда затягивая их поверхность желто-зеленой тиной и характеризуются наличием пластинчатого осевого хроматофора с несколькими пиреноидами (рис. 24). Хроматофор об-

ращен широкой стороной к свету, но при чрезмерном освещении может повернуться на 90° и стать к свету ребром. Такой поворот занимает около 30 мин. Ядро прилегает к одной из сторон хроматофора. Два осевых звездчатых хроматофора, каждый с крупным центральным пиреноидом, наблюдается у представителей рода зигнема (*Zygnema*) (рис.25). Ядро расположено в цитоплазматическом мостике, соединяющем хроматофоры.

Хроматофоры наиболее распространенного рода спирогира (*Spirogyra*) в виде одной или нескольких лент расположены в постенной цитоплазме и опоясывают клетку по спирали (рис. 26). Спирогира обитает в стоячих и медленно текущих водоемах, нередко образует большие массы тины ярко-зеленого цвета.

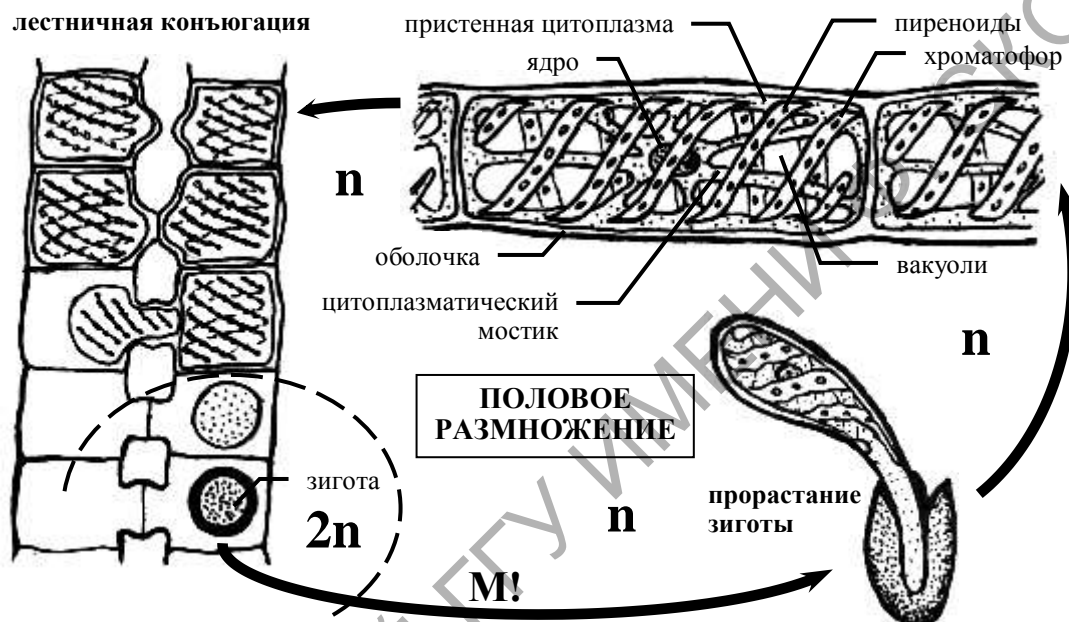


Рис.26 – Схема жизненного цикла и строения таллома представителей рода спирогира (*Spirogyra*)

Края хроматофоров городчатые или рассеченные, у многих видов посередине проходит гребень, вдающийся в направлении центра клетки. По средней линии хроматофора располагаются пиреноиды, окруженные крахмальными зернами. Одно ядро, окруженное слоем цитоплазмы, расположено в центре клетки, в середине вакуоли и подвешено на цитоплазматических тяжах, отходящих от постенной цитоплазмы.

В жизненном цикле зигнемовых, как и всех конъюгат, преобладает гаплоидная ядерная фаза. Половой процесс – конъюгация (чаще лестничная). Образовавшаяся в результате слияния протопластов зигота округляется, выделяет толстую трехслойную оболочку и переходит в состояние покоя. В молодой зиготе еще можно различить хроматофоры, при этом в случае физиологической гетерогамии мужские хроматофоры разрушаются, а остаются только женские. Ядра сливаются незадолго до прорастания зиготы. При прорастании зиготы происходит редукционное деление, но из четырех гаплоидных ядер остается жизнеспособным только одно, оно и развивается в проросток.

Отдел харовые водоросли (*Charophyta*) представлен одним порядком *Charales*. Это своеобразная высокоорганизованная группа макроскопических пресноводных водорослей, достигающих 20 – 30 см (иногда 1-2 м) и по внешнему виду похожих на высшие растения – хвощи. Клетки лучиц (второе название харовых водорослей) покрыты плотной, толстой оболочкой. Внутренний слой целлюлозный, наружный состоит из каллозы и пропитан известью. В постенной цитоплазме находятся многочисленные мелкие дисковидные хроматофоры, лишенные пиреноидов. В удлинённых клетках коры хроматофоры располагаются заметными рядами. Набор пигментов сходен с таковым зелёных водорослей (хлорофиллы а и b и почти полностью те же каротиноиды). В качестве запасного питательного вещества вырабатывается крахмал. Клетки, способные к делению, одноядерные, не способные делиться клетки междуузлий – во взрослом состоянии многоядерные, содержат крупные ядра лопастной формы, размножающиеся амитотически.

Таллом харовых водорослей (псевдопаренхиматозного типа) имеет мутовчатое строение и состоит из неограниченно нарастающих осей («стебли») и боковых ветвей ограниченного роста («листья»). И «стебли» и «листья» состоят из узлов и междуузлий. Узел состоит из центральных и нескольких периферических клеток, из которых образуются боковые побеги. Междуузлие образовано одной гигантской многоядерной клеткой, часто покрытой «корой» из нескольких клеток, которые в виде полосок растут из верхнего и нижнего узлов и соединяются посередине междуузлия. Нарастание таллома в длину обусловлено деятельностью верхушечной клетки. Она попеременно откладывает при делении двояковыпуклые и двояковогнутые клетки. Двояковыпуклая клетка преобразуется в центральную многоядерную клетку междуузлия, а двояковогнутая претерпевает ряд продольных делений и образует все структуры узла, боковые побеги и клетки коры. Таллом прикрепляется посредством многоклеточных разветвлённых ризоидов, возникающих из периферических клеток нижнего узла главной оси.

Наиболее характерными представителями являются виды из рода хара (*Chara*) (рис. 27).

Жизненный цикл. Бесполого размножения у харовых не отмечено. Вегетативное осуществляется с помощью ризоидных клубеньков и нарастания горизонтальных побегов. Половой процесс исключительно оогамный.

Антеридии и оогонии формируются на вторичных боковых побегах ограниченного роста, вырастающих из верхних узлов «листьев». Оогоний направлен вверх, содержит одну яйцеклетку, окружённую корой из пяти защитных спирально завитых клеток, которые на ранних стадиях формирования отчлениваются на верхушках клетки коронки. Клетки коронки при созревании яйцеклетки слегка разъединяются и образуют щель для проникновения сперматозоида. Антеридий состоит из 8 щитков, плотно соединённых зазубренными краями и выпуклой стороной обращённые наружу. С внутренней стороны на щитке в центре крепится рукоятка с первичной головкой, на которой расположены шесть вторичных головок. На каждой из них развивается сперматогенные нити, обычно раздвоенные у основания и плотным клубком

заполняющие полость антеридия. Нити состоят из дисковидных клеток (до 300), в которых образуется по одному спирально изогнутому сперматозоиду. Сперматозоиды высвобождаются при расхождении щитков антеридиальной стенки и ослизнении стенок клеток сперматогенных нитей.

После оплодотворения яйцеклетка выделяет целлюлозную оболочку, а внутренние стенки защитных клеток опробковывают, в них также может откладываться кремнезем, а в полости этих же клеток – обычно еще и известь. Образовавшаяся таким образом ооспора проходит период покоя.

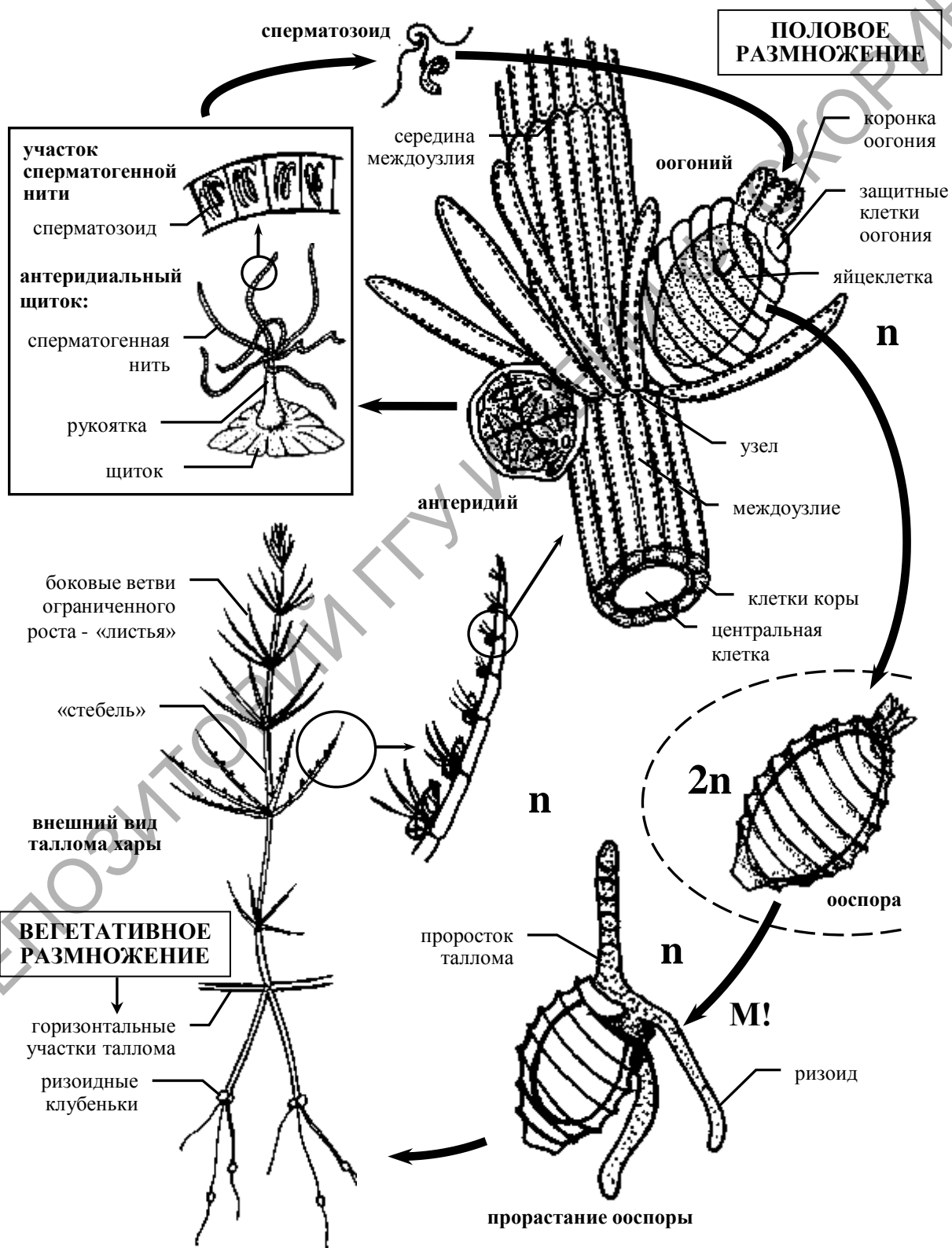


Рис.27 – Схема жизненного цикла представителей рода хара (*Chara*)

При прорастании ооспоры ее ядро претерпевает редукционное деление, из четырех ядер только одно отделяется в верхней клетке (три других оказываются в нижней клетке, богатой запасными веществами, а затем дегенерируют). Верхняя клетка прорывает стенку ооспоры и образует первый ризоид и проросток, на котором развивается затем нормальный побег.

Наиболее распространенными лучицами в Беларуси являются представители семейств харовые (*Characeae*) и нителловые (*Nitellaceae*). Семейство нителловые отличается отсутствием коры и некоторых других структур, а также коронкой оогония, состоящей из 10 клеток.

Распространены харовые водоросли в прудах озерах и тихих заводях рек, в местах с илистым или песчаным дном на глубине до 5 метров, предпочитая водоемы с чистой жесткой водой, насыщенной растворимыми солями кальция.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРЫНЫ

Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики

Общая характеристика псевдогрибов

Грибы в широком смысле – это филогенетически разнородная группа гетеротрофных организмов сочетающих в себе признаки, как животных, так и растений. В настоящее время среди них принято выделять настоящие грибы, псевдогрибы и слизевики. Последние две группы часто называют обобщающим термином «грибоподобные организмы».

Псевдогрибы – это гетеротрофные организмы, питающиеся осмотротрофным путем, для которых характерно наличие как минимум одного локомоторного жгутика, покрытого ретронемами (трехчленными мастигонемами), начальные стадии образования которых происходят между мембранами ядерной оболочки. Гетеротрофность псевдогрибов, вероятно, вторичная, поскольку их происхождение связывается с хромофитовыми водорослями, утратившими по различным причинам фотосинтетический аппарат.

Под общим названием «псевдогрибы» в настоящий момент объединяются представители трех отделов: Оомикотовые грибы (*Oomycota*), Гифохитридиомикотовые грибы (*Hyphochytriomycota*), Лабиринтуломикотовые грибы, часто именуемые также сетчатые слизевики (*Labyrinthulomycota*). Выделение отделов псевдогрибов происходит на основе данных по организации жгутикового аппарата, общему плану строения вегетативного тела, способам размножения.

Положение псевдогрибов в системе органического мира неоднозначно трактуется разными авторами. В учебном пособии Л. В. Гарибовой и С. Н. Лекомцевой (2005) они рассматриваются в составе самостоятельного царства *Chromista*. В системе И.Ю. Костикова с соавт. (2006) группа отделов псевдогрибы вошла в состав подцарства Страменопилы *Stramenopiles* (царство *Tubulocristates*), которое наряду с ними включает большую группу отделов хромофитовых водорослей (*Raphidophyta*, *Chrysophyta*, *Eustigmatophyta*, *Xanthophyta*, *Phaeophyta*, *Bacillariophyta*, *Dictyochophyta*) с вторично симбиотическими четырёхмембранными пластидами родофитного происхождения и разножгутиковыми монадными стадиями.

Основные таксоны и представители отдела оомикотовые грибы (*Oomycota*)

Ключевым и наиболее широко представленным среди псевдогрибов является **отдел** оомикотовые грибы (*Oomycota*), который включает большую группу водных грибов, обитающих на растительных остатках, трупах животных или паразитов водорослей, других водных грибов, беспозвоночных животных, амфибий, рыб. Некоторые живут в почве. Наиболее высокоразвитые из них – облигатные паразиты высших наземных растений. Зооспоры этих грибов характеризуются двумя жгутиками примерно равной длины. Один из них снабжен мастигонемами (перистый), другой – гладкий. Состав клеточной стенки также уникален: ее основу составляют целлюлоза и глюканы, хитин отсутствует. Кроме того, кристы митохондрий имеют трубчатое строение с базальной перетяжкой.

Вегетативное тело варьирует от одноклеточного образования у более примитивных форм до хорошо развитого несептированного мицелия.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, у немногих – конидиями (их структура принципиально отличается от конидий настоящих грибов). Половой процесс оогамный, но содержимое антеридия не дифференцировано на гаметы. Оплодотворенные яйцеклетки покрываются многослойной оболочкой и превращаются в ооспоры (зиготы).

В состав отдела входит один класс с несколькими порядками, из которых важнейшими являются сапролегниальные (*Saprolegniales*), пероноспоральные (*Peronosporales*) и питиальные (*Pythiales*), выделенные из пероноспоральных в самостоятельный порядок.

Порядок сапролегниальные (*Saprolegniales*). Большинство представителей – водные сапротрофы на остатках животных или растений. Некоторые паразитируют на икре рыб и лягушек, на рыбах, беспозвоночных животных, на морских и пресноводных водорослях, на водных грибах, на корнях высших наземных растений.

У некоторых видов вегетативное тело одноклеточное, микроскопических размеров, у большинства – хорошо развитый несептированной мицелий.

Бесполое размножение происходит с помощью двужгутиковых зооспор, причем у многих представителей существуют две стадии зооспор различных по внешнему виду и последовательно сменяющих друг друга через стадию цисты. Такое явление называется диплане-

тизм.

Половой процесс оогамный, причем в оогонии образуются у некоторых одна, а у большинства много яйцеклеток, на формирование которых идет все содержимое оогония, а антеридий не дифференцирован на гаметы. Оплодотворение происходит путем переливания цитоплазмы и ядра из антеридия в яйцеклетку через оплодотворяющий отросток, отходящий от антеридия и проникающий внутрь оогония. Такая форма оогамного полового процесса с признаками гаметангиогамии носит название сифоногамии. В результате полового процесса образуется ооспора, которая обычно прорастает зооспорангием или короткой гифой с зооспорангием на конце.

В культуре хорошо развитый неклеточный мицелий сапролегниевых грибов можно получить на «приманках». Если бросить в сосуд с прудовой водой трупы мух, куколки муравьев, семена конопли (лучше предварительно раздавленные) или подвесить на ниточке кусочки вареного куриного яйца (белка), то через четыре – шесть дней вокруг субстрата разовьется белый пушок мицелия длиной 1 см и более. В субстрат внедряются короткие тонкие ризоидальные гифы, а пушок состоит из более толстых и маловетвящихся вегетативных гиф. Через некоторое время на концах свободных гиф образуются булавовидные или цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся перегородкой от несущей гифы. Зооспоры выходят через отверстие на вершине зооспорангия.

Жизненный цикл. У видов рода *Saprolegnia* вегетативное тело представлено хорошо развитым несептированным (неклеточным) мицелием, состоящим из субстратного мицелия (более тонкие ризоидальные гифы), пронизывающего субстраты и воздушного мицелия (более толстые вегетативные гифы), несущего органы бесполого и полового размножения (рисунок 1).

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, которые формируются в зооспорангиях булавовидной формы. Сами зооспорангии образуются из утолщенных концов вегетативных гиф, цитоплазма которых сгущается и отделяется от мицелия перегородкой. После выхода из них через верхушечное отверстие зооспор в опустевший зооспорангий может вращать новый зооспорангий от той же гифы (пролиферация), этот процесс может повторяться несколько раз.

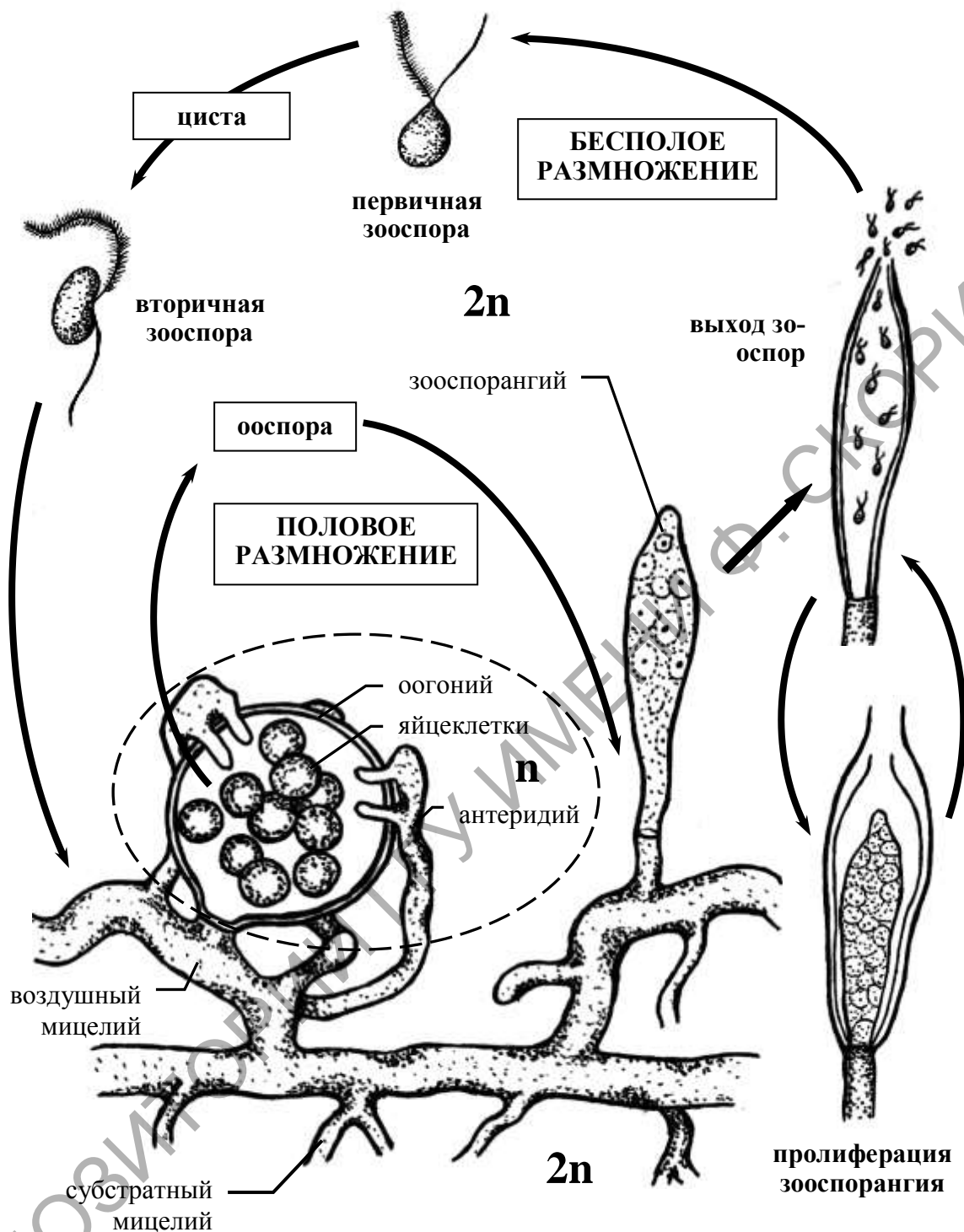


Рисунок 1 – Схема жизненного цикла представителей рода сапролегния (*Saprolegnia*)

Зооспоры, вышедшие из зооспорангия, являются первичными, имеют грушевидную форму и несут два жгутика на переднем конце. Поплавав некоторое время (около получаса), они останавливаются, одеваются оболочкой и переходят в состояние покоя (циста), а затем прорастают, выпуская почковидную вторичную зооспору со жгути-

ками, прикрепленными сбоку. Эти зооспоры имеют обычно более длительный период плавания. Найдя подходящий субстрат, они садятся на него, втягивают жгутики, одеваются оболочкой и прорастают в мицелий.

При половом процессе на мицелии развиваются оогонии и антеридии. Оогонии представляют собой шаровидное вздутие на короткой боковой ветви, отделенное от нее перегородкой, где развивается несколько яйцеклеток, на построение которых идет весь протопласт оогония. Антеридии представляют собой небольшие конечные многоядерные участки так называемых антеридиальных ветвей мицелия, также отделенные перегородками.

У одних сапролегниевых грибов они развиваются на том же мицелии, что и оогонии (гомоталлические виды), а у других — на другом (гетероталлические виды). Антеридиальные ветви подрастают к оогонии. Антеридий плотно прикладывается к его оболочке и пускает оплодотворяющие отростки (один или несколько) внутрь оогония через поры, заметные в виде маленьких кружочков в оболочке оогония. Ядро и цитоплазма антеридия попадают в яйцеклетку. Один антеридий может оплодотворить одну или несколько яйцеклеток. После оплодотворения развивается ооспора, одевающаяся толстой оболочкой.

Таллом сапролегниевых грибов — диплоидное образование, а число хромосом редуцируется при формировании гамет. Ооспора прорастает зооспорангием или короткой гифой с зооспорангием. (Необходимо отметить, что в более старой учебной литературе отстаивается точка зрения о гаплоидности таллома сапролегниевых).

В середине 20 столетия было установлено, что вся последовательность формирования половых органов и полового процесса у гетероталлических грибов в целом направляется рядом половых гормонов нестероидной природы, поочередно выделяемых партнерами в окружающую среду.

В аквариумах и в природе, в водоемах со слабо текущей и недостаточно аэрируемой водой сапролегниевые грибы могут развиваться на икре рыб, мальках и взрослых ослабленных или пораненных рыбах, вызывая их гибель. Это заболевание (сапролегниоз) наносит большой ущерб при разведении таких ценных пород рыб, как осетровые, судак, а во время зимовки — карпу и другим растительноядным рыбам.

Некоторые виды сапролегниевых грибов паразитируют на рачках, моллюсках, крабах, губках, коловратках. Летом 1950 и 1951 гг отмечалась массовая гибель планктонного рачка *Eurytemora hirundoides* у

шведского побережья Ботнического залива Балтийского моря в результате поражения грибом *Leptolegnia baltica*. Это привело к снижению промысла сельди, для которой эти планктонные организмы служат основной пищей, составляя обычно более 50, а часто 80-90 % всего зоопланктона.

В условиях влажной почвы многие растения поражаются видами рода афаномицес (*Aphanomyces*). Заболевание называется «корнеедом», так как гриб развивается главным образом в области корневой шейки. Особенно страдают проростки таких растений, как свекла, люцерна, горох.

Порядок пероноспоральные (*Peronosporales*) содержит более 500 видов грибов, весьма разнообразных по образу жизни и по морфологии. В пределах порядка ясно прослеживается эволюция от водных форм к наземным и от сапротрофного образа жизни к облигатному паразитизму.

От сапролегниальных грибов пероноспоральные прежде всего отличаются тем, что при формировании оогония не все его содержимое идет на построение единственной яйцеклетки, часть его остается в виде так называемой периплазмы, окружающей яйцеклетку. Периплазму можно рассматривать как прогрессивный признак, так как она обеспечивает развитие ооспоры и формирование ее оболочки.

Порядок включает следующие семейства: пероноспоровые (*Peronosporaceae*), альбуговые (*Albuginaceae*) и питиевые (*Pythiaceae*), которые в последнее время выделены в самостоятельный **порядок** питиальные (*Pythiales*), отличающиеся разветвленными спорангиеносцами и зооспорангиями, способными в зависимости от условий прорасти зооспорами или гифой.

Очень важное практическое значение среди питиальных имеет род фитифтора (*Phytophthora*), в рамках которого известно около 70 видов. Они характеризуются более развитым и толстым мицелием, симподиально ветвящимися спорангиеносцами, которые отличаются от гиф вегетативного мицелия. Зооспорангии имеют лимонovidную, яйцевидную, шаровидную форму и сосочек на вершине, у некоторых видов вскрывающийся крышечкой. Они опадают со спорангиеносцев и так распространяются. Зооспоры формируются в зооспорангиях и выходят из него поодиночке, реже одетые общим пузырем. В некоторых случаях зооспорангии прорастают гифой.

В пределах этого рода наблюдается определенная эволюция. Некоторые виды могут длительно жить в почве как сапротрофы на растительных остатках. При благоприятных условиях они временно пе-

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 специализированные как 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 преимущественно по межклетникам, внедряя в клетки особые ответвления – гаустории, посредством которых гриб питается. Его воздействие на хозяина становится более мягким, постепенным, так как возрастает его зависимость от растения-хозяина, а возврат к сапротрофной жизни в почве становится все менее возможным. Такие виды отличаются более узкой специализацией в отношении выбора хозяина и поражаемых органов растений. К этой категории относится много опасных паразитов высших наземных растений.

Жизненный цикл. Наибольшее значение имеет паразит фитопфтора инфекционная (*Phytophthora infestans*), или картофельный гриб, который поражает картофель, томаты и другие пасленовые (рисунок 2).

Мицелий гриба распространяется преимущественно по межклетникам листа, а в клетки внедряет гаустории. Пораженные участки быстро отмирают, и на листьях появляются бурые пятна отмершей ткани. По краю такого пятна с нижней стороны листа бывает хорошо заметен, особенно во влажную погоду, беловатый пушок. Он представляет собой скопление спорангиеносцев (конидиеносцев), высовывающихся из устьиц целыми пучками. Они симподиально ветвятся и несут лимбовидные зооспорангии, которые всегда отваливаются целиком и переносятся на новый лист или с каплями дождя попадают через почву на клубни. В капле воды они прорастают зооспорами, которые после некоторого периода движения округляются, а затем развивают гифы, проникающие или внутрь листа (через устьица или непосредственно через эпидермис), или в клубень. В сухую погоду спорангии могут прорасти прямо в гифы, т. е. фактически по способу прорастания превращаются в конидии.

Образование спорангиеносцев, прорастание зооспорангиев (или конидий, как их чаще называют) и заражение растений происходят главным образом ночью или под утро. В дождливую погоду или при обильных росах и туманах ботва гибнет в течение 7–10 дней на десятках и сотнях гектаров. Массовое заражение клубней наблюдается в основном при уборке картофеля. На клубнях появляются пятна свин-

цво-серого цвета. При хранении недостаточно просушенных клубней в условиях повышенной влажности и температуры они начинают гнить. Присутствие паразита стимулирует амилазу клубня, и крахмал переходит в сахар. На зараженных клубнях обильно развиваются бактерии, и гниль из сухой превращается в мокрую.

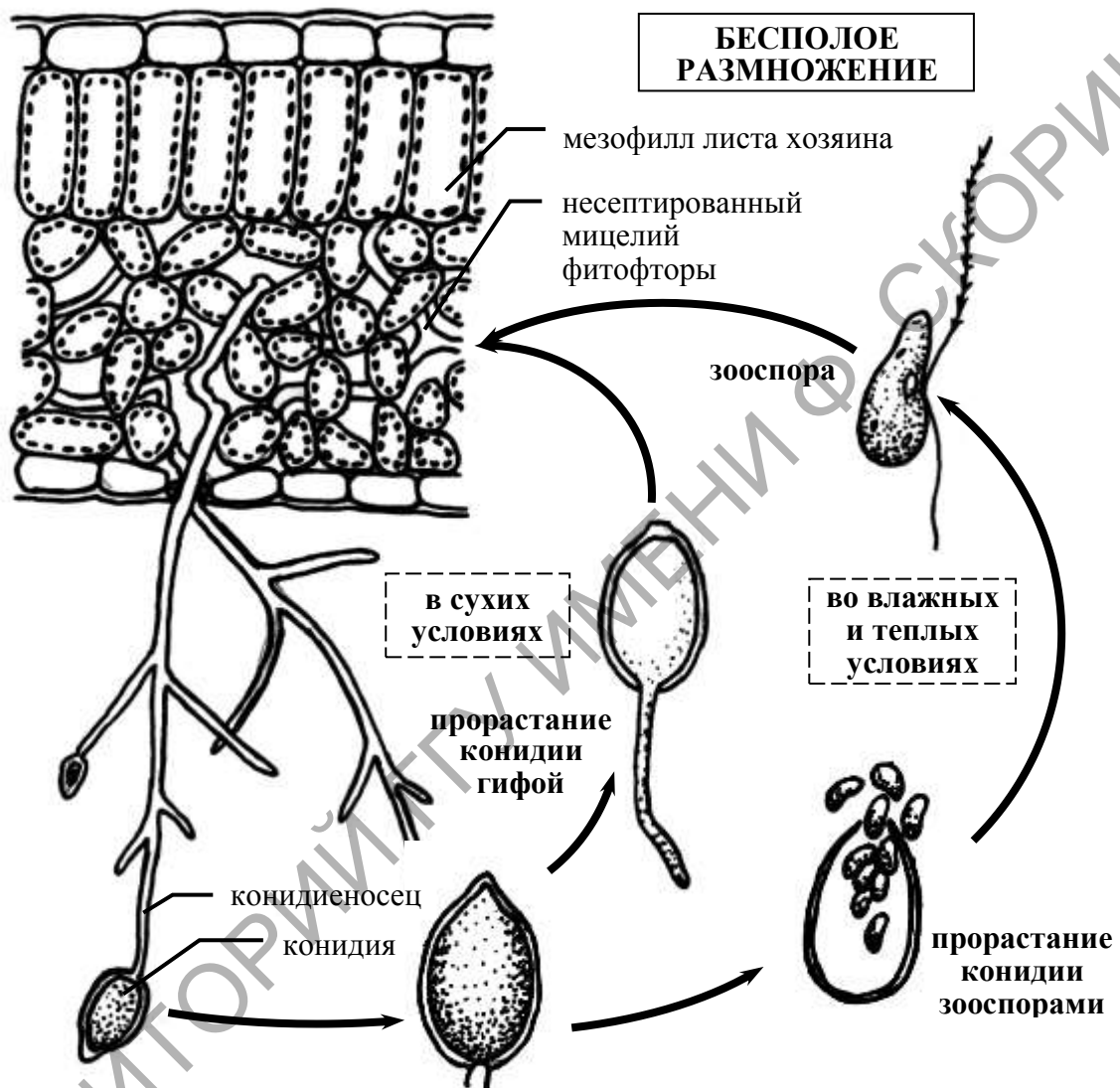


Рисунок 2 – Схема бесполого размножения *Phytophthora infestans*

Половой процесс наблюдается редко, потому что гриб гетероталличен, и для его протекания необходимо присутствие штаммов обоих типов спаривания.

Паразит был завезен в Европу из Южной Америки в 30-х годах позапрошлого столетия и быстро распространился по всему земному шару. В 1845 г. констатирована первая очень сильная вспышка фитофтороза, в результате которой в ряде стран Европы, особенно в Ир-

ландии, погибла значительная часть урожая. С тех пор и по настоящее время наблюдаются вспышки фитофтороза, особенно сильные в районах с влажным климатом. В настоящее время разработана система мероприятий, обеспечивающих борьбу с фитофторозом, среди которых на первое место можно поставить выведение устойчивых сортов.

Общая характеристика слизевиков

Под общим названием **слизевики** объединяется свыше 450 видов бесхлорофилльных организмов, довольно разнообразных по строению и образу жизни. Среди них есть как свободноживущие в почве, на разлагающихся растительных остатках и тому подобных субстратах, так и паразиты водорослей, водных грибов и высших водных и наземных растений. Существенная часть слизевиков обнаружена и описана только в середине 20 века.

Вегетативное тело слизевиков представлено тремя основными типами:

1) одноядерная или многоядерная *амебоидная клетка* (характерна для некоторых из слизевиков, имеющих микроскопически малые размеры);

2) *плазмодий* – вегетативное тело в виде крупного многоядерного цитоплазменного образования, достигающего в отдельных случаях даже нескольких десятков сантиметров;

3) *псевдоплазмодий* – вегетативное тело, по внешнему виду напоминающее плазмодий, но представляющее собой скопление амёб, которые не теряют своей индивидуальности, однако при этом ведут себя как единое целое.

В вегетативной стадии большинство слизевиков, представленных амебоидными клетками, размножается делением этих клеток. Для некоторых слизевиков с плазмодиями показано также, что в течение вегетативной жизни от плазмодиев могут отделяться небольшие участки, далее существующие в виде двужгутиковых зооспор.

В жизненных циклах разных групп слизевиков имеются некоторые особенности. Так, у слизевиков с вегетативными телами в виде свободноживущих плазмодиев в определенный момент развития, зависящий от состояния плазмодия и от условий среды, формируются плодовые тела, содержащие споры, одетые твердой оболочкой. У паразитов таких плодовых тел не образуется и плазмодий распадается на споры в клетках хозяина, служащих им вместилищем. **Спороношения** слизевиков разнообразны. Самый простой его тип представля-

ет собой так называемый *плазмодиокарп*, развивающийся таким образом, что плазмодий, не меняя формы, покрывается перепончатой или хрящеватой оболочкой (перидием), а находящаяся внутри цитоплазма распадается на споры, одетые твердой оболочкой. У некоторых слизевиков известен только такой тип спороношения, у большинства же (иногда наряду с ним) формируются многочисленные одиночные *спорокарпы* (представляют собой головку с одной или несколькими спорами), одетые перидием, сидячие или на ножках. У некоторых слизевиков такие спороношения (спорокарпы) сливаются на ранних стадиях развития, одеваясь общей оболочкой. Эти образования называются *эталлиями*. Тип спороношения часто зависит от внешних условий: виды со спорокарпами на ножках могут развивать сидячие спорокарпы, или наоборот, ножка сильно удлиняется; виды, формирующие отдельные спорокарпы, могут дать плазмодиокарпы.

Зрелые споры в благоприятных условиях прорастают, т. е. из их оболочки выходят (в зависимости от степени влажности субстрата) или зооспоры с двумя гладкими жгутиками неравной длины, или амебы. Те и другие могут размножаться делением, увеличиваясь в количестве, а затем клетки попарно сливаются. Возникает диплоидная клетка, развивающаяся затем в плазмодий. У слизевиков с псевдоплазмодиями полового процесса нет, а псевдоплазмодий образуется в результате агрегации амеб.

Для ряда слизевиков характерно образование *склероциев* (утолщенная твердеющая масса), которые сохраняют жизнеспособность в течение не одного десятка лет.

Длительное время слизевики объединялись в один отдел, включавший классы, различающиеся по организации и особенностям циклов развития своих представителей: протостелиевые (*Protosteliomycetes*), миксогастровые, или собственно слизевики (*Muxogasteromycetes*), плазмодиофоровые (*Plasmodiophoromycetes*), акразиевые, или клеточные слизевики (*Acrasiomycetes*). В некоторых системах слизевики объединялись в царство простейшие (*Protozoa*) и делились на два (*Muxomycota* и *Plasmodiophoromycota*) или четыре отдела (*Muxomycota*, *Dyctiosteliomycota*, *Acrasiomycota* и *Plasmodiophoromycota*).

В системе, предлагаемой Костиковым И.Ю. с соавт. (2006) слизевики на основании строения митохондриального аппарата и особенностей биохимии внутриклеточных процессов в ранге отделов разнесены по разным царствам: акразиомицотовые слизевики (*Acrasiomycota*) отнесены к царству дискокристатные (*Discicristates*); миксомицотовые слизевики (*Muxomycota*), которые включают и диктиостелиевые

слизевики в ранге класса – к царству трубчатокристалные (*Tubulocristates*); плазмодиофоромикотовые слизевики (*Plasmodiophoromycota*) отнесены к царству пластинчатокристалные (*Platicristates*).

Во всех современных системах рассматриваемые нами на лабораторных занятиях плазмодиофоромикотовые слизевики имеют ранг отдела *Plasmodiophoromycota*.

Основные представители отдела плазмодиофоровые слизевики (*Plasmodiophoromycota*)

Отдел плазмодиофоромикотовые слизевики (*Plasmodiophoromycota*), имеющий в своем составе один класс (*Plasmodiophoromycetes*), включает внутриклеточных паразитов, в отличие от других слизевиков не образующих органов спороношений, споры развиваются внутри клеток хозяина и имеют хитиновую клеточную оболочку. Ряд биохимических процессов, например, синтез триптофана, идет с участием ферментных систем как у хитридиомикотовых и сумчатых грибов. Кристы митохондрий трубчатые, но без базальной перетяжки и гомологичны пластинчатым кристам настоящих грибов. Жгутиковый аппарат подвижных стадий состоит из двух неравных гладких жгутиков.

Наиболее характерный представитель класса – плазмодиофора капустная (*Plasmodiophora brassicae*). Она является возбудителем болезни капустных (крестоцветных), называемой «кила». Заболевание выражается в уродливых разрастаниях корней в виде наростов и вздутий, которые со временем преобразуются в неправильной формы опухоли. При этом нарушается проводимость корней, они почти не ветвятся. Нарушение нормальной работы корневой системы приводит к гибели растения (если заражение произошло на ранних этапах его развития) либо к увяданию листьев. Зараженные растения капусты не образуют кочанов, либо они недоразвиты.

Цикл развития. Споры плазмодиофоры сохраняются в почве годами (до 7–10 лет). Их распространению способствуют животные (дождевые черви, насекомые), токи воды (дождь, полив), деятельность человека (например, на орудиях обработки почвы). При подходящих условиях влажности и температуры, а также при стимулирующем действии корневых выделений растений-хозяев споры прорастают зооспорами с двумя жгутиками (расположены на переднем конце, гладкие, неравной длины) (рисунок 3).

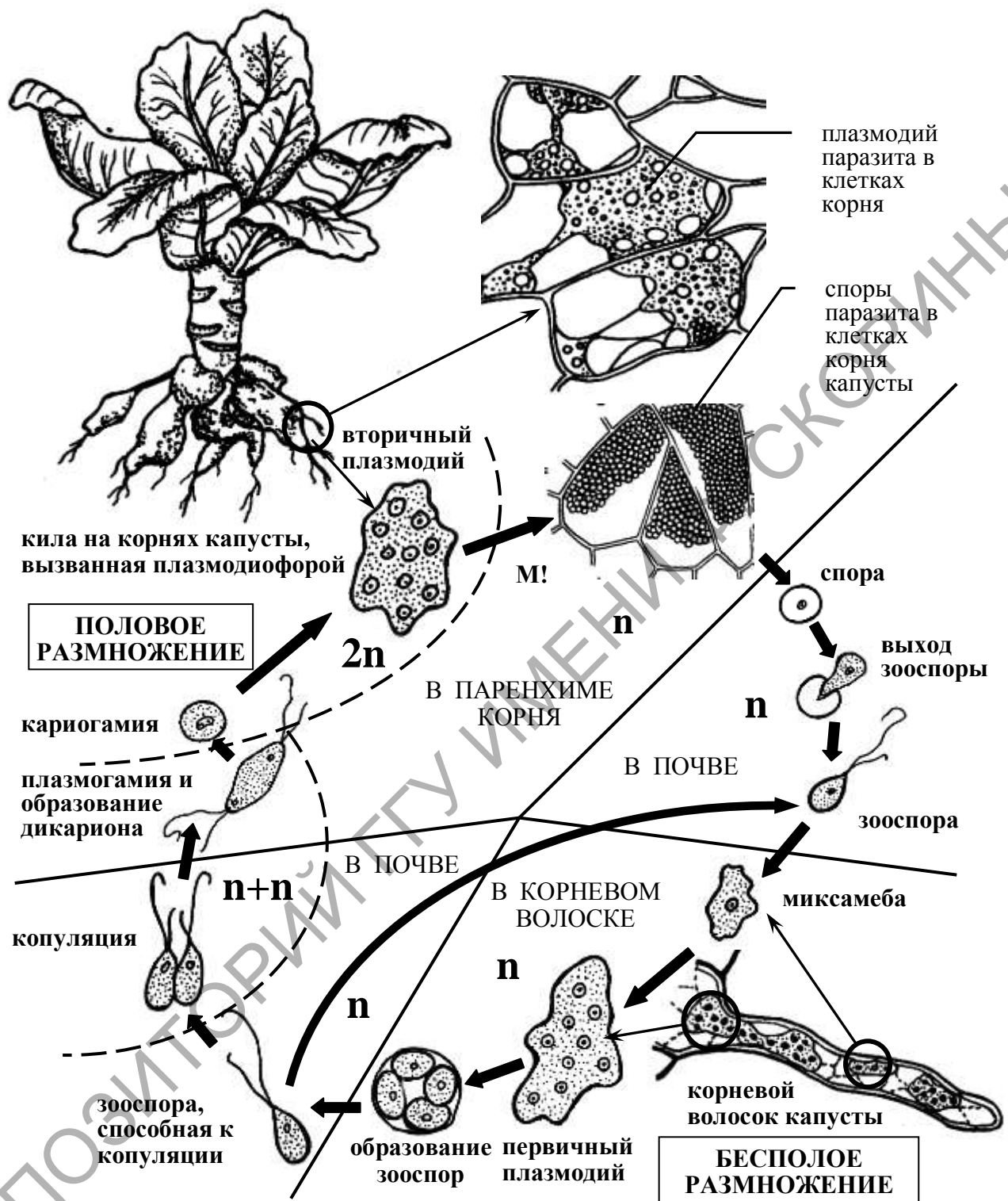


Рисунок 3 – Схема жизненного цикла плазмодиофоры капустной (*Plasmodiophora brassicae*)

Зооспоры проникают в корневые волоски хозяина, где превращаются в миксамебы. Миксамебы способны сливаться без слияния ядер (плазмогамия), что приводит к формированию первичных гаплоидных плазмодиев, количество ядер в которых несколько увеличивается

ется за счет митотического деления ядер.

Из первичного плазмодия вновь могут образовываться зооспоры, которые способны выходить в почву и заражать новые корневые волоски. При определенных условиях зооспоры попарно копулируют с образованием двуядерной клетки, последняя проникает в клетки более глубоких тканей корня, где преобразуется во вторичный плазмодий, что сопровождается кариогамией и переходом в диплоидное состояние.

Необходимо отметить, что в научной литературе вопрос о месте смены ядерных фаз в жизненном цикле плазмодиофоры до сих пор дискутируется, и иногда подаются диаметрально противоположные варианты. По одним данным вторичный плазмодий может образовываться напрямую из первичного путем попарного слияния его ядер, по другим – даже вторичный плазмодий является дикарионтичным, а попарное слияние ядер (кариогамия) происходит только перед образованием спор.

Вторичный плазмодий более жизнеспособен, его протопласт разрастается, часто отчленяет новые плазмодии, проникающие в соседние клетки. Под его действием к пораженным участкам обильно притекают пластические вещества хозяина, клетки которого усиленно делятся и гипертрофируются, в результате чего получают крупные опухоли. Через некоторое время происходит редукционное деление ядер, и плазмодий распадается на многочисленные (до 25 000), покрытые плотной оболочкой споры. Споры высвобождаются после сгнивания корней. Таким образом, часть жизненного цикла плазмодиофоры проходит в корневых волосках, часть – в почве, часть – в клетках более глубоких тканей корня.

Другой представитель этого класса, имеющий важное практическое значение, – возбудитель порошистой парши картофеля спонгоспора (*Spongospora solani*). Многоядерные плазмодии спонгоспоры развиваются в периферических клетках клубня и образуют затем губчатые комочки плотно спаянных спор. Пораженный клубень покрыт язвочками с коричневым порошистым содержимым, состоящим из скоплений этих комочков. Иногда развивается корневая форма в виде небольших белых желвачков, темнеющих и затем распадающихся. Кроме картофеля поражаются томаты и другие виды пасленовых.

Имеются и другие роды, представители которых паразитируют в клетках водорослей, некоторых водных грибов, наземных растений.

Отделы хитридиомикотовые (*Chytridiomycota*) и зигомикотовые грибы (*Zygomycota*)

Общая характеристика настоящих грибов (*Fungi*)

Первоначально единое царство грибы (*Fungi*) постепенно из одной системы к другой разделялось на ряд самостоятельных таксонов высшего порядка. Однако группа отделов в составе хитридиомикотовых (*Chytridiomycota*), зигомикотовых (*Zygomycota*), аскомикотовых (*Ascomycota*) и базидиомикотовых (*Basidiomycota*) грибов во всех системах оставалась единой, изменялся только ранг объединяющего их таксона высшего порядка. В учебном пособии Л. В. Гарибовой и С. Н. Лекомцевой (2005) – это царство грибы (*Fungi*). В системе И. Ю. Костикова с соавт. (2006), которого мы придерживаемся, подцарство настоящие грибы (*Fungi*) вместе с подцарствами растения (*Plantae*) и животные (*Animalia*) составляют царство Пластинчатокристные (*Platicrystates*).

У настоящих грибов имеются **признаки, сближающие их с растениями**: образование хорошо выраженной клеточной стенки; осмотрофное питание; размножение спорами; неподвижность в вегетативном состоянии; неограниченный рост; а также **признаки, сближающие грибы с животными**: первично гетеротрофный способ питания; наличие в клеточной стенке хитина; запасной продукт – гликоген; выделение продукта жизнедеятельности – мочевины; отсутствие пластид и неспособность к фотосинтезу; путь синтеза лизина через аминоадипиновую кислоту (у растений – через диаминопимелиновую кислоту). Кроме того, имеются и **специфические признаки**: способность к синтезу маннитола (за исключением зигомикотовых грибов), собственные ферментативные системы синтеза триптофана, отсутствие комплекса Гольджи и его замена видоизменениями эндоплазматического ретикулума.

Вегетативное тело большинства грибов представляет собой *мицелий*, состоящий из ветвящихся нитей – гиф с апикальным (верхушечным) ростом и боковым ветвлением. 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.

Различают *неклеточный* (*несептированный, или ценоцитический мицелий*) лишенный перегородок и представляющий как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер, и *клеточный* (*септированный*) *мицелий*, разделенный перегородками – септами на отдельные клетки, содержащие от одного до многих ядер. Для представителей отделов хитридиомикотозовых и зигомикотозовых характерен неклеточный мицелий. У представителей отделов аскомикотозовых и базидиомикотозовых мицелий клеточный, с настоящими септами, образующими упорядоченное, синхронно делению ядер.

Септа развивается центрипетально, т. е. от стенки гифы к ее центру. В центре септы остается пора, через которую перемещаются питательные вещества, а также клеточные органеллы. Строение септы у разных групп грибов неодинаково. У аскомикотозовых и некоторых базидиомикотозовых образуется простая септа с порой в центре. Большинству базидиомикотозовых свойственна так называемая долипоровая септа, имеющая трубчатое расширение у поры. С обеих сторон пора прикрыта мембранными структурами, называемыми парентосомами или поровыми колпачками.

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

Некоторые примитивные грибы имеют одноклеточный таллом, иногда лишенный клеточной стенки. Такие одноклеточные талломы грибов способны развивать *ризомицелий* – разветвленные нитевидные структуры, лишенные ядер.

При формировании плодовых тел и некоторых вегетативных структур гифы грибов плотно переплетаются, образуя ложную ткань – *плектенхиму*. По происхождению она отличается от настоящей ткани, возникающей в результате деления клеток в трех направлениях. Настоящие ткани у грибов встречаются довольно редко. Тканевое строение имеют, например, талломы лабульбениомицетов (*Laboulbeniomycetes*) из отдела аскомикотозовых грибов.

У многих грибов гифы соединяются параллельно в мицелиальные тяжи, выполняющие проводящие функции. Хорошо развитые и дифференцированные мицелиальные тяжи называют *ризоморфами*. Они известны, например, у опенка осеннего. Ризоморфы достигают нескольких метров длины. 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 многих групп грибов *склероции* – плотные переплетения мицелия, служащие для перенесения неблагоприятных условий. Клетки склероциев богаты запасными питательными веществами. Часто склероции дифференцированы на кору – наружные слои клеток, обычно толстостенных и темноокрашенных, и внутреннюю часть, состоящую из тонкостенных светлоокрашенных клеток.

Строение клетки. Клеточная стенка грибов содержит до 80–90 % *полисахаридов, связанных с белками и липидами*. Кроме того, в ее состав входят *полифосфаты, пигменты*, например меланины, и другие вещества. Микрофибриллярные скелетные компоненты клеточной стенки состоят из *хитина*. Аморфный матрикс образован преимущественно глюканами с разными типами связей.

Состав полисахаридов клеточной стенки специфичен для представителей крупных таксономических групп грибов. У хитридиомицетовых, аскомицетовых и базидиомицетовых грибов в клеточных стенках содержатся хитин и глюканы. По этому признаку зигомикотовые резко отличаются от перечисленных отделов: клеточные стенки их мицелия содержат хитозан – полимер D-глюкозамина, но в них отсутствуют глюканы. У грибов с дрожжеподобным талломом, вне зависимости от их систематического положения количество хитина в клеточных стенках снижено, но содержатся *маннаны* – полимеры маннозы.

В цитоплазме клеток настоящих грибов хорошо различимы рибосомы, митохондрии и типичные эукариотические ядра. Протопласт грибов окружен цитоплазматической мембраной – *плазмалеммой*. На границе между цитоплазмой и вакуолью также расположена мембрана – *тонопласт*. Между тонопластом и плазмалеммой находится внутренняя мембранная система – *эндоплазматическая сеть*.

Митохондрии настоящих грибов имеют пластинчатые кристы и сходны с митохондриями высших растений и животных.

По современным представлениям типичный аппарат Гольджи отсутствует, а его функцию выполняют различные видоизменения эндоплазматической сети. В растущих участках гиф в большом количестве содержатся *пузырьки, или везикулы*, происходящие от эндоплазматической сети. Они участвуют в транспорте веществ к месту синтеза клеточной стенки.

В цитоплазме клеток грибов часто присутствуют *микротельца* – круглые или овальные мембранные структуры. Возможно, они идентичны или являются предшественниками лизосом или пероксисом –

органелл, содержащих соответственно гидролитические ферменты или каталазу.

В клетках грибов находится от одного до 20–30 ядер. Их размер обычно около 2–3 мкм. Они окружены оболочкой, состоящей из двух мембран. В нуклеоплазме содержатся ядрышко и хромосомы. При митотическом делении ядра ядерная оболочка часто сохраняется.

В клетках грибов присутствуют многочисленные включения: *гранулы гликогена, капли липидов*. В вакуолях часто находятся *гранулы белков и волютина*.

Подвижные клетки грибов – зооспоры и гаметы среди настоящих грибов характерны только для хитридиомикотовых. Жгутики настоящих грибов построены по типу, характерному для всех эукариот: их главный стержень (аксонема) состоит из двух одинарных центральных микротрубочек, окруженных кольцом из девяти дублетов микротрубочек. Аксонемы у грибов соединяются с кинетосомой, или базальным телом, разными способами. У некоторых хитридиомикотовых передняя часть ядра и его бока окружены так называемым ядерным колпачком, а кинетосома почти полностью опоясана большой полушаровидной митохондрией. Жгутики у настоящих грибов в отличие от псевдогрибов, бичевидные гладкие, расположены на заднем конце.

На поверхности одиночных клеток некоторых грибов – спор головневых и клеток дрожжей – обнаружены тонкие нитевидные структуры, названные *фимбриями*. Они имеют длину 0,5–10 мкм и толщину 6–7 нм. Предполагают, что фимбрии играют существенную роль в агрегации клеток.

Грибы размножаются вегетативным, бесполом и половым путем.

При вегетативном размножении от мицелия отделяются *неспециализированные его части*, которые дают начало новому мицелию. Одной из форм вегетативного размножения можно считать и образование *хламидоспор* – толстостенных клеток, предназначенных для перенесения неблагоприятных условий. У дрожжей вегетативное размножение происходит путем *почкования клеток*.

Бесполое размножение происходит при помощи специализированных неполовых клеток (реже многоклеточных структур) – *спор*. Споры у грибов развиваются эндогенно – внутри спорангиев или экзогенно – на особых веточках мицелия – конидиеносцах.

У зигомицетов в спорангиях развиваются неподвижные споры, называемые *спорангиоспорами*. Спорангии находятся на специализированных гифах – спорангиеносцах, поднимающихся над субстратом.

Конидии, как и спорангиоспоры, – неподвижные споры, пассивно переносимые токами воздуха, каплями дождя, насекомыми и другими способами. Однако в отличие от эндогенных спорангиоспор они образуются на мицелии или его специализированных ветвях – конидиеносцах экзогенно. Известно несколько типов формирования конидий из конидиогенных клеток. Конидиеносцы грибов имеют весьма разнообразное строение, часто наблюдается их агрегация в коремии, ложка или образование полужамкнутых структур – пикнид, в которых развиваются конидиеносцы и конидии. Бесполое размножение при помощи конидий характерно для базидиомикотовых и аскомикотовых, в том числе и анаморфных, где бесполое размножение достигло максимального разнообразия.

Половое размножение отмечено у всех групп грибов, кроме анаморфных, называемых также несовершенными грибами. Формы полового процесса у грибов разнообразны. Их можно разделить на три большие группы: *гаметогамия*, *гаметангиогамия* и *соматогамия*.

Общая характеристика и основные представители хитридиомикотовых грибов (*Chytridiomycota*)

Представители *отдела хитридиомикотовые грибы (Chytridiomycota)* еще тесно связаны с водной средой. Большинство паразитирует на водорослях, других водных грибах, водных высших растениях и на беспозвоночных животных. Некоторые встречаются как паразиты высших наземных растений, главным образом во влажной почве. Значительно меньшая часть ведет сапротрофный образ жизни, поселяясь на ветвях, листьях, плодах, попавших в воду, на трупах насекомых и других животных, находящихся в воде. Немногие используют в качестве субстрата, а иногда и для питания сброшенные во время линьки или оставшиеся после гибели животного хитиновые покровы.

Вегетативное тело представителей этого класса у многих внутриклеточных паразитов в виде голый плазменной массы, очень похожей на плазмодий слизевиков. Оно всей своей поверхностью впитывает питательные вещества из клетки хозяина. Более высокоорганизованные формы имеют ризомицелий или зачаточный мицелий. У еще более высокоорганизованных паразитных хитридиомикотовых грибов вегетативное тело представлено ветвящимся ризомицелием, или системой гиф, который у паразитов может захватывать несколько клеток хозяина, а у сапротрофных грибов состоит из тонких ризоидов, внедряющихся в субстрат, и свободных ветвящихся гиф без перегородок.

Основа клеточной стенки хитридиомикотозных грибов – *хитин* (до 60 %).

Бесполое размножение осуществляется *зооспорами* различного строения и формы с одним бичевидным гладким жгутиком, прикрепленным сзади. Зооспоры образуются в зооспорангиях. У некоторых хитридиомикотозных грибов все вегетативное тело превращается в спорангий, и жизнь данной особи прекращается (так называемые холокарпические формы), у других только какая-то часть становится зооспорангием, и зооспорангии могут развиваться по несколько одновременно или последовательно (эукарпические формы).

Способы *полового воспроизведения* разнообразны. У некоторых в качестве гамет при определенных условиях функционируют зооспоры, у других сливаются сами особи (хологамия), у третьих развиваются одинаковые гаметы (изогамия) или различающиеся по размерам, а иногда, кроме того, по окраске и активности движения (гетерогамия). Наконец, есть формы с оогамным половым процессом. Гаметы образуются в специальных клетках – гаметангиях. Зигота превращается в покоящуюся клетку – цисту, одетую толстой оболочкой, содержащей хитин. В некоторых случаях цисты образуются без полового процесса. Большинство хитридиомикотозных грибов гаплоидны в вегетативном состоянии, и диплоидная фаза у них представлена зиготой, прорастающей после периода покоя, чаще всего как зооспорангии. У ряда видов имеются жизненные циклы со сменой поколений (иногда выделяется и дикарионтическая ядерная фаза).

Практически важен возбудитель «черной ножки» капустной рассады *вид* ольпидиум капустный (*Olpidium brassicae*). Растения заражаются в парниках, особенно при избыточной влажности почвы и загущенных посевах, после появления на растениях семядолей или первых листьев. Стебель пораженного растения темнеет, утончается, нередко загнивает, а само растение поникает и гибнет.

Жизненный цикл. Заражение растения происходит зооспорами, которые при наличии воды прилипают к поверхности стебелька капусты, утрачивают жгутики и переливают свое содержимое в клетку эпидермиса (рисунок 4).

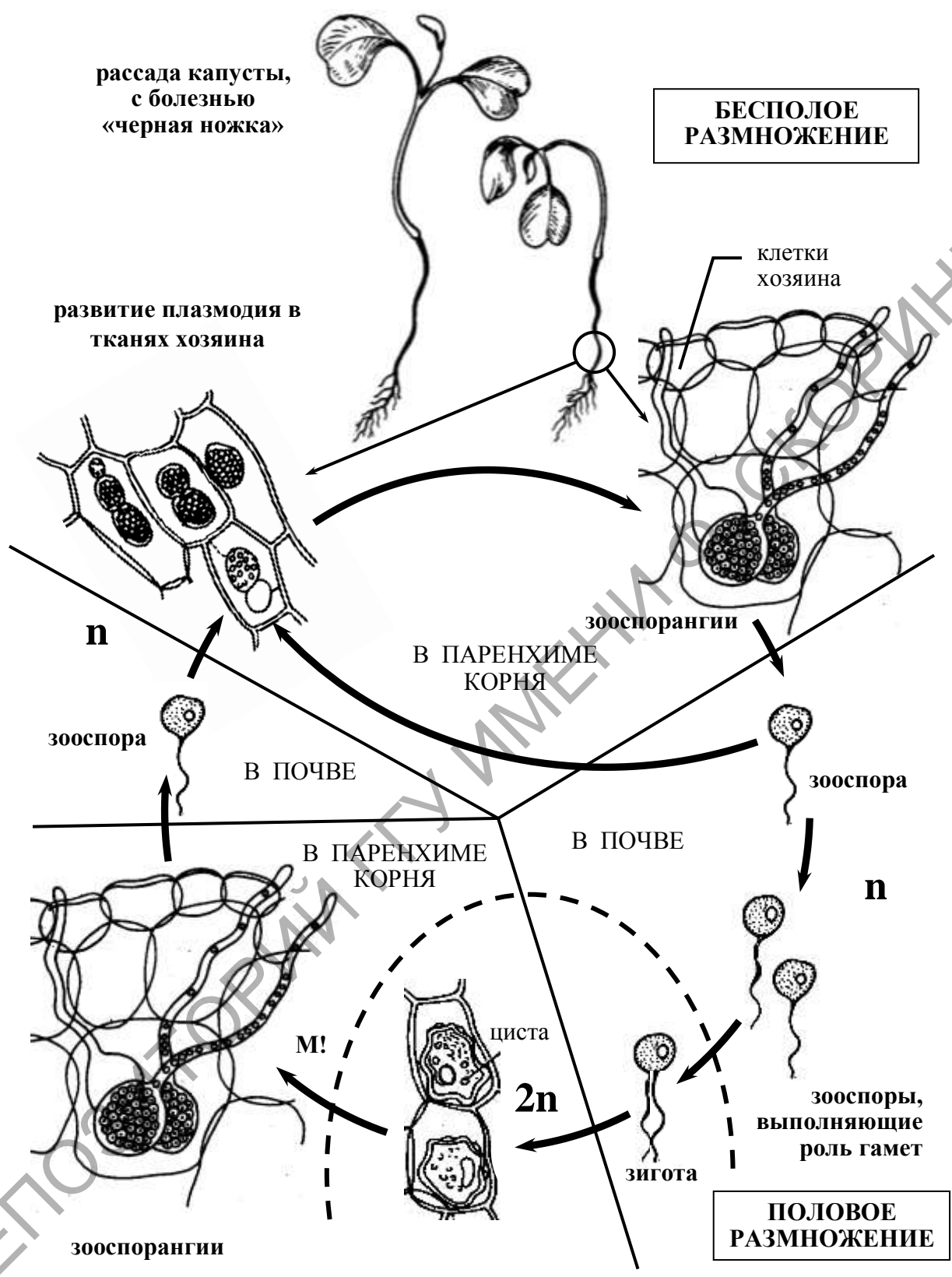


Рисунок 4 – Схема жизненного цикла ольпидиума капустного (*Olpidium brassicae*), возбудителя «черной ножки» рассады капусты

Паразит не ограничивается клетками эпидермиса, а проникает в клетки первичной коры. Прорастание зооспоры сопровождается формированием многоядерной плазменной массы (плазмодий), которая покрывается оболочкой и превращается в зооспорангий с длинным горлышком, через которые зооспоры выходят наружу и поражают новые растения.

При неблагоприятных условиях зооспоры попарно копулируют, образуя двужгутиковую зиготу, которая проникает в клетку хозяина, увеличивается, покрывается плотной бородавчатой оболочкой и превращается в цисту, которая является покоящейся стадией и зимует. Весной циста прорастает зооспорангием с зооспорами.

Очень важное практическое значение также имеет возбудитель рака картофеля *вид* синхитриум внутриклеточный (*Synchytrium endobioticum*) (рисунок 5).

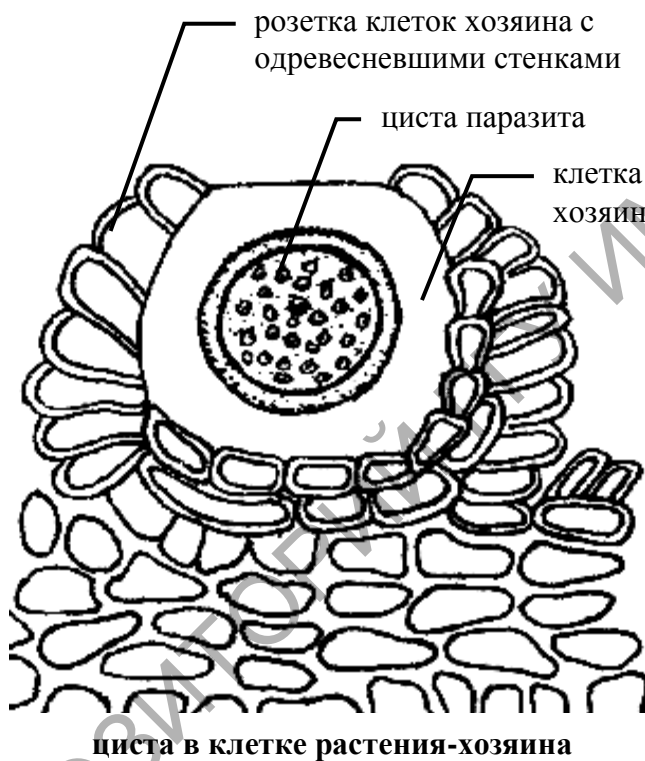


Рисунок 5 – Синхитриум внутриклеточный (*Synchytrium endobioticum*), возбудитель рака картофеля

На клубнях картофеля, пораженного раком, появляются бугристые опухоли, напоминающие губку. Они разрастаются, часто превышая размеры клубня, чернеют и затем разрушаются. Вегетативное тело (плазмодий) желтое или красноватое, редко бесцветное.

Жизненный цикл. Заражение клубней происходит так же, как у

ольпидиума. Под действием паразита клетка эпидермиса разрастается, а соседние 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 опухоли, зооспоры снова заражают растения. Это может повторяться много раз в течение лета. Осенью в клубнях развиваются покоящиеся цисты (покоящиеся споры), которые могут сохраняться в почве много лет, и при благоприятных условиях прорастают пузырьвидным выростом, в котором содержимое цисты распадается на отдельные зооспорангии.

Заболевание встречается в Европе, США, Канаде, Южной Америке, Японии, Южной Африке. Потери урожая от рака могут составлять 40–60 %. Основные меры борьбы – выведение устойчивых сортов и обеззараживание почвы.

Отдел зигомикотовые грибы (*Zygomycota*), характерные черты строения и основные представители

Отдел зигомикотовые грибы (Zygomycota) с центральным *классом* зигомицеты (*Zygomycetes*) в своем составе содержит более 500 видов. За немногим исключением, почти все представители отдела ведут наземный образ жизни. Среди них имеются как сапротрофы, так и паразиты грибов, высших растений, насекомых, других животных и человека.

Мицелий состоит из бесцветных гиф, сильно ветвится и обычно не имеет перегородок, которые появляются у некоторых только при старении или при культивировании в жидкой среде. В последнем случае мицелий часто распадается по перегородкам на отдельные клетки, которые затем размножаются почкованием (так называемые мукоровые дрожжи, например, *Mucor racemosus*). Кроме того, перегородки, как правило, отделяют спорангии и копулирующие клетки. В клеточных стенках мицелия содержатся хитин и хитозан.

Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорами, одетыми оболочкой или развивающимися внутри особых вместилищ – спорангиев (спорангиоспоры), либо экзогенно на конидиеносцах (конидии). В ряде случаев можно проследить эволюцию, связанную с наземным существованием, от размножения при помощи спорангиоспор к размножению при помощи конидий.

Основная особенность зигомикотовых, отраженная в названии отдела, заключается в своеобразном половом процессе – зигогамии, при котором сливается содержимое двух клеток (отделяющихся при этом перегородками от несущих гиф), не дифференцированных на гаметы. У некоторых видов эти клетки принадлежат одному и тому же мицелию (гомоталлические виды), у большинства – к разным мицелиям (гетероталлические виды). Явление гетероталлизма было впервые обнаружено, описано и изучено А. Блексли (1904г.) как раз у представителей зигомицетов.

Копулирующие клетки большей частью не различимы по величине и внешнему виду, у некоторых же одна из клеток больше, а другая – меньше, или одна из гиф несет придатки за пределами перегородки, отделяющей эту клетку, у другой этих придатков нет. На месте слияния клеток, функционирующих у большинства как гаметангии (так как они многоядерны) или как гаметы (в случае их одноядерности), развивается покоящаяся зигоспора. На образовавшейся зиготе (зигоспоре, зигозиготе) обычно остаются участки гиф, отделившие гаметангии. Их называют подвесками, суспензорами или зигофорами. Иногда зигота как бы приподнимается на них (у *Pilobolus*).

У некоторых мукоровых грибов (например, у *Phycomyces*) от подвесков развиваются выросты – придатки, охватывающие зиготу. Есть представители, зиготы которых окружены рыхлым сплетением таких выростов, с которыми часто соединяются и ответвления вегетативных гиф, и все это вместе образует зачаточное плодовое тело (род *Mortierella*). Иногда покоящиеся образования развиваются без слияния клеток (азигоспоры). При прорастании покоящихся спор образуется гифа со спорангием на конце.

Центральный класс *Zygomycetes* делится на следующие порядки: мукоральные (*Mucorales*), энтомофторальные (*Entomophthorales*), эндогональные (*Endogonales*), зоопагальные (*Zoopagales*).

Порядок мукоральные (*Mucorales*) – это самый большой порядок по числу видов (около 400) среди зигомицетов. Мукоровые грибы живут сапротрофно в почве, особенно окультуренной, на растительных остатках, на навозе травоядных животных, некоторые паразитируют на растениях, на других грибах (главным образом на мукоровых же или на шляпочных), 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 обычно развивается в субстрате, пронизывая его, а

кверху от гиф вырастают спорангиеносцы, оканчивающиеся спорангиями. В спорангиях в большом количестве формируются споры бесполого размножения – спорангиоспоры. У некоторых мукоровых грибов наряду со спорангиями имеются еще маленькие спорангии с небольшим числом спор (и даже до одной) – спорангиоли. Есть мукоровые грибы, для которых характерны только спорангиоли. И, наконец, имеются представители с бесполом спороношением в виде конидий.

Роду мукор (*Mucor*) принадлежит центральное место в порядке. Вегетативное тело – в виде хорошо развитого несептированного мицелия, пронизывающего субстрат и распростертого по его поверхности. Мицелий белого или серого цвета, спорангии заметны простым глазом в виде буроватых или черных точек.

Жизненный цикл. Для мукора характерны только многоспоровые спорангии. Когда на верхушке спорангиеносца появляется вздутие – будущий спорангий, оно отделяется от спорангиеносца куполообразной перегородкой, вследствие чего спорангиеносец вдается в полость спорангия. Та часть спорангиеносца, которая находится внутри спорангия, называется колонкой. Существование колонки – отличительная особенность бесполого спороношения не только мукора, но и представителей всего его семейства. Зрелые спорангии не отделяются от спорангиеносца. Генетически однородные спорангиоспоры освобождаются в результате распыливания или разрушения оболочки спорангия. Споры дают начало новым мицелиям (рисунок 6).

Половой процесс представляет собой типичную зигогамиию (гаметангиогамия, при которой происходит слияние неспециализированных одно- или многоядерных участков несептированного мицелия). 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 (так называемая множественная кариогамия). Зигота после состояния покоя прорастает, образуя короткую гифу со спорангием на конце (так называемый зачаточный спорангий). Ее прорастанию обычно предшествует редукционное деление диплоидных ядер, что обуславливает генетическую разнородность спор, образованных в зачаточном спорангии. Необходимо отметить, что двуядерное состояние зиготы сохраняется весь период покоя, а кариогамии происходят непосредственно перед прорастанием.

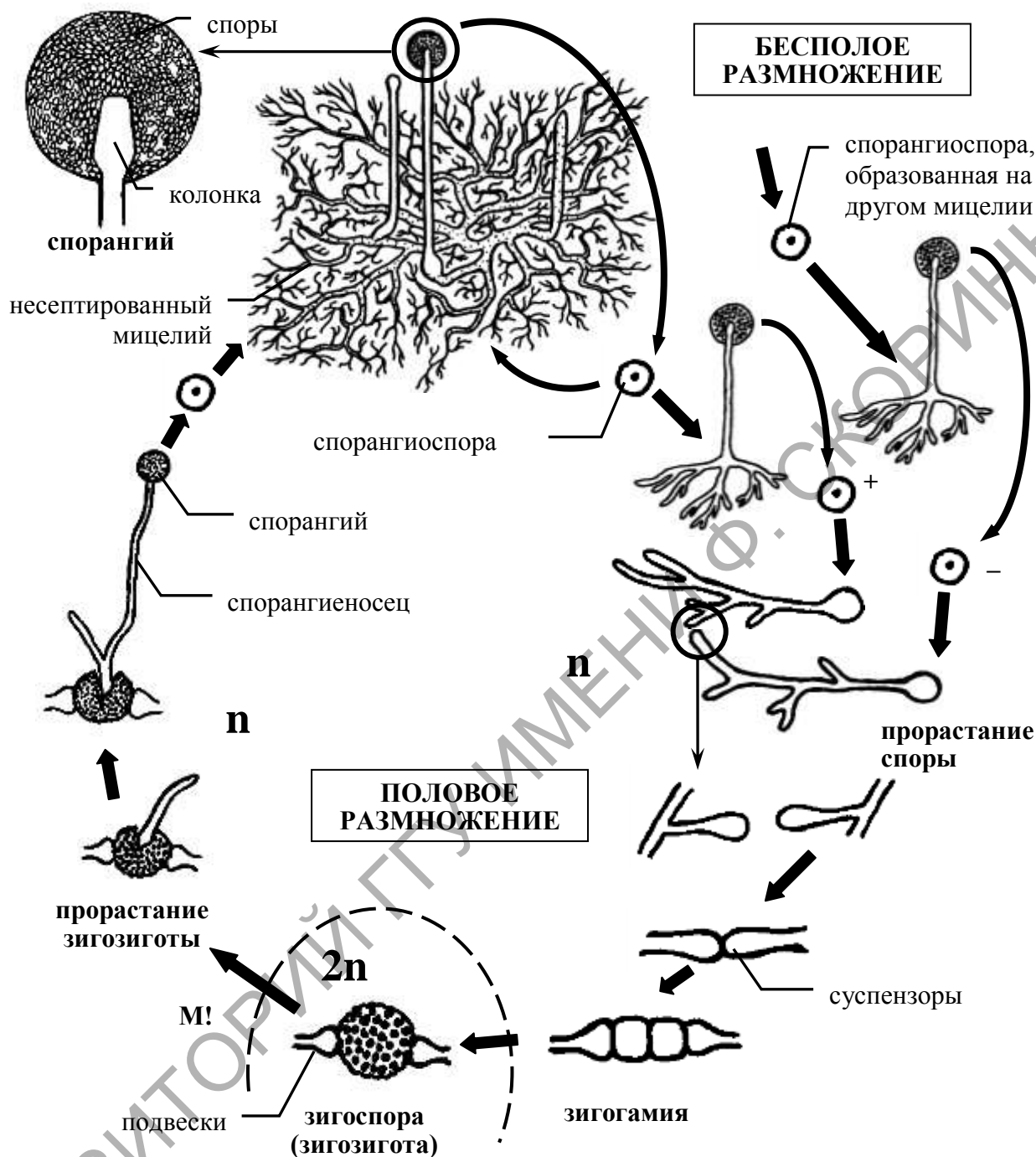


Рисунок 6 – Схема жизненного цикла представителей рода муکور (*Mucor*)

Муко́ровые особенно характерны для окультуренных почв, где участвуют в круговороте органических веществ, особенно азотсодержащих. Есть виды, которые энергично расщепляют пектиновые вещества (*M. hiemalis*). Многие используются, особенно в Юго-Восточной Азии, для получения алкогольных напитков (*M. racemosus*, *M. genevensis* - в виде муко́ровых дрожжей, *M. javanicus*, *M. circinelloides*

и др. – в виде мицелия) или некоторых специфических продуктов восточной кухни. Ряд видов патогенны: *M. racemosus* вызывает заболевания легких у птиц, *M. paronychia* может быть причиной дерматомикозов у людей, *M. pusillus* и некоторые другие виды поражают центральную нервную систему или органы слуха человека.

Определенное практическое значение среди представителей **порядка** *Entomophthorales* имеют виды из **рода** энтомофтора (*Entomophthora*). В основном это облигатные паразиты насекомых, их покоящиеся споры используются при разработке препаратов для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Наиболее часто в быту можно встретить проявление деятельности *Entomophthora muscae* – возбудителя «осенней болезни мух».

Осенью на оконных стеклах, потолке можно увидеть высохших мух, плотно приклеенных к поверхности и окруженных ореолом мучнистого беловатого налета, который образован шаровидными конидиями. Конидии отстреливаются булавовидными конидиеносцами, формирующимися в тонких местах хитинового покрова мухи и в дыхательных отверстиях. Прорастая, конидии дают короткую гифу, которая внедряется в муху. Если прорастание произошло не на необходимом энтомофторе хозяине, то из конидии вырастает короткая гифа, вздувающаяся на конце, и снова развивается конидия. Она снова отбрасывается, и так происходит несколько раз. После заражения мухи в ней развивается хорошо развитый мицелий, образованный толстыми шаровидными гифами, часто септированными. В жировом теле мухи образуются гифенные тела (многоядерные клетки), которые разносятся по всему телу мухи. Через 2–3 дня муха погибает, и на ней появляются конидиеносцы.

Общая характеристика отдела аскомикоты грибы (*Ascomycota*)

Отдел аскомикоты, или сумчатые грибы (*Ascomycota*) один из обширнейших отделов грибов, включающий более 50 000 видов (включая около 16 000 видов лишайниковообразующих грибов), с широким диапазоном жизненных форм. Сюда относятся дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, многочисленные микроскопические грибы и грибы с крупными плодовыми телами, достигающими нескольких сантиметров, а у некоторых видов – 10–30 см (сморчки, строчки и др.). Все это многообразие грибов связано общим происхождением и имеет ряд общих черт.

Основной признак аскомикоты – формирование в результате полового процесса сумок, или асков – замкнутых одноклеточных структур, содержащих определенное число эндогенных аскоспор (2–128), обычно восемь.

Вегетативное тело большинства аскомикоты – разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из одноядерных или многоядерных клеток. Монадные стадии отсутствуют. Перегородки (септы) образуются в мицелии аскомикоты упорядоченно, синхронно с делением ядер. Септа развивается центрипетально – от стенок гифы к центру – и напоминает сужение диафрагмы в объективе фотоаппарата. В центре септы остается пора, через которую передвигается цитоплазма, а также могут мигрировать органеллы клетки, даже ядра. Поры в септах играют существенную роль в переносе питательных веществ по гифам в зону роста.

У некоторых аскомикоты (например, дрожжи) настоящего мицелия нет, а вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками, иногда образующими псевдомицелий. Дрожжеподобный рост при определенных условиях наблюдается у некоторых мицелиальных аскомицетов, например у представителей класса тафриномикоты – *Taphrinomycetes*, грибов-дерматофитов и др.

Настоящие ткани у аскомикоты формируются только у высокоспециализированных паразитов насекомых из класса лабульбениомицетов – *Laboulbeniomycetes*, вегетативное тело которых – рецептакул – состоит из настоящей ткани.

Основные полисахариды, входящие в состав клеточных стенок аскомикоты, – хитин и глюканы (полимеры D-глюкозы, отличающиеся от целлюлозы характером связи между мономерами). Содержание хитина у аскомикоты ниже, чем у хитридиомикоты и зи-

гомикотовых, и составляет не более 20–25 % от всех полисахаридов клеточной стенки (у ряда хитридиомикотовых – до 60 %). У дрожжей хитин содержится в небольших количествах (например, у *Saccharomyces* – около 1 %), а у некоторых он отсутствует (род *Schizosaccharomyces*). Большую часть полисахаридов клеточной стенки составляют глюканы (до 80–90 %). У дрожжей кроме глюканов обнаружены маннаны – полимеры маннозы.

В цикле развития многих аскомикотовых 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 (ложа) или внутри шаровидных или грушевидных структур с отверстием на вершине (пикниды).

Конидиальные споронии развиваются в период вегетации грибов и служат для их массового расселения. У аскомицетов-паразитов они обычно образуются на живых растениях, а сумчатые споронии (за немногими исключениями) – после отмирания растения или его частей в конце вегетации или после перезимовки.

У некоторых аскомикотовых конидиальное спороние неизвестно, у других оно преобладает в цикле развития. В отдельных группах этого класса сумчатая стадия образуется редко. Иногда ее трудно обнаружить в природе и получить в искусственной культуре грибов, поэтому многие аскомикотовые как в природе, так и в коллекциях культур чаще встречаются в конидиальной стадии.

Для большого числа грибов, встречающихся в природе в гаплоидной конидиальной стадии, совершенные (половые) стадии, телиоморфы, неизвестны. Такие грибы относят к формальному отделу дейтеромикотовые, или несовершенные (анаморфные) грибы.

Типичный для аскомикотовых половой процесс – слияние двух специализированных клеток мицелия, не дифференцированных на гаметы. Такие клетки обычно называют гаметангиями, а тип полового процесса – гаметангиогамией. Однако «гаметангии» аскомикотовых не гомологичны настоящим гаметангиям, в которых развиваются гаметы, а происходят, вероятно, от недифференцированных копулирующих ветвей мицелия соматогамных грибов.

У ряда аскомикотовых половой процесс сходен с зигогамией зигомикотовых (рисунок 7). Гаметангии разного пола морфологически сходны или малоразличимы и представляют выросты или веточки мицелия. После их слияния сразу наступает кариогамия, и сумка раз-

вивается непосредственно из зиготы. Однако в отличие от большинства зигомикотовых в многоядерных гаметангиях аскомикотовых сливаются только два ядра. Зигота не переходит в состояние покоя, а сразу развивается в сумку. В цикле развития таких аскомикотовых имеются только гаплоидная и диплоидная фазы.

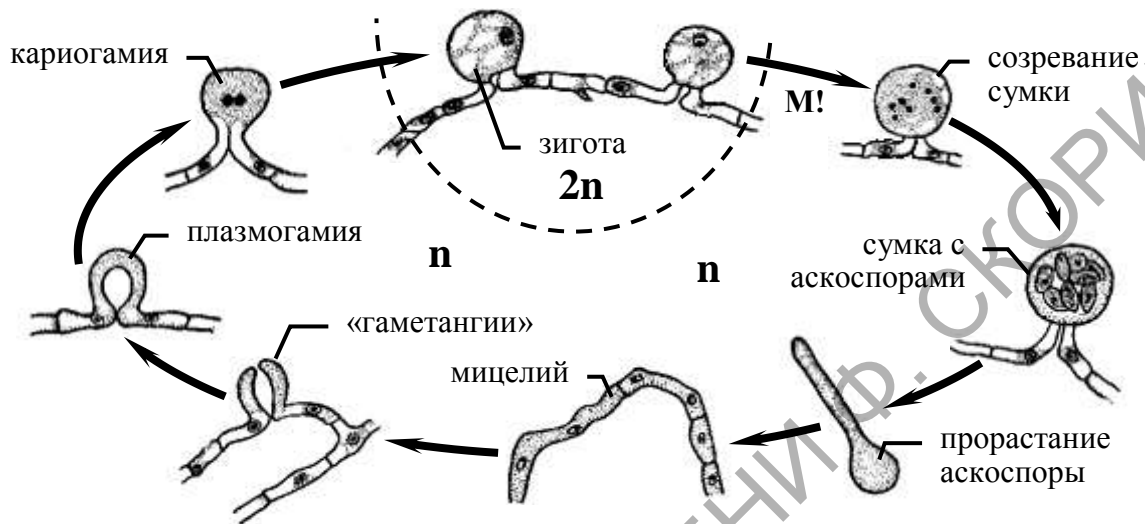


Рисунок 7 – Схема полового процесса и смены ядерных фаз на примере эремаскуса фертильного (*Eremascus fertilis*), по [7]

У более высоко организованных аскомикотовых наблюдаются дифференциация и усложнение строения 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 плазмогамии гаплоидные ядра разного пола сразу не сливаются, а объединяются попарно, образуя дикарионы. Из аскогона вырастают аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Эти гифы ветвятся и разделяются септами на двухъядерные клетки (рисунок 8).

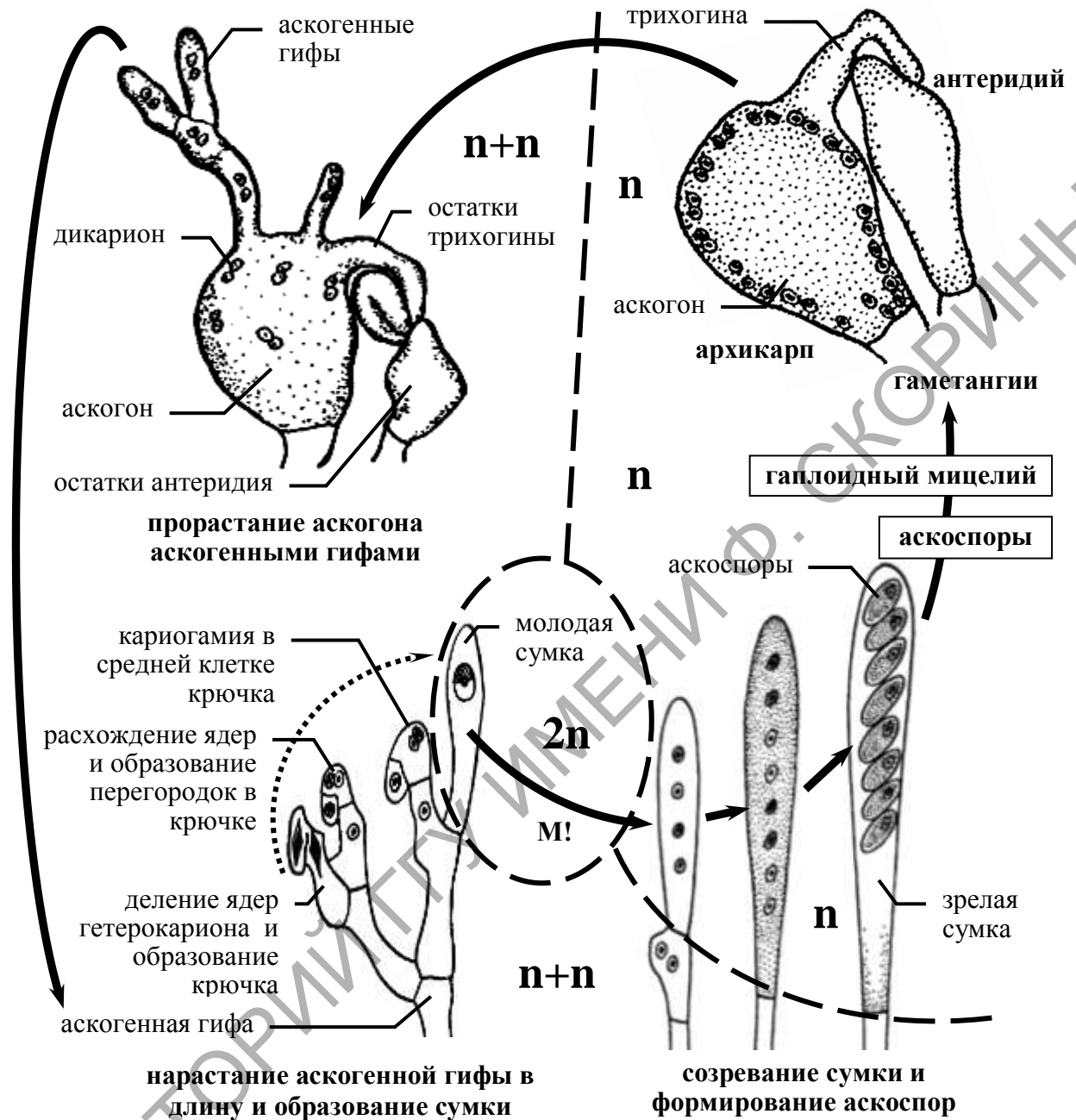


Рисунок 8 – Схема полового процесса и смены ядерных фаз у высокоорганизованных сумчатых грибов

На аскогенных гифах развиваются сумки. Конечная клетка такой гифы загибается крючком, ядра дикариона располагаются в месте перегиба и одновременно делятся. Пара ядер разного пола остается в месте перегиба крючка, одно ядро переходит в его кончик, еще одно – в основание. Затем образуются две перегородки, отделяющие одноядерные конечную (верхушка крючка) и базальную (основание крючка) клетки. В результате слияния этих клеток восстанавливается дикарион и образуется нижняя клетка, из которой крючок может сфор-

мироваться повторно. Средняя двухъядерная клетка крючка развивается в сумку. Сумка увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются, диплоидное ядро делится редукционно и, затем, митотически. Вокруг образовавшихся восьми гаплоидных ядер обособливается цитоплазма, и формируются аскоспоры.

По строению оболочки и функциям сумки делят на две группы:

1 Протуникатные сумки имеют тонкую недифференцированную оболочку, которая разрушается или растворяется, пассивно освобождая аскоспоры. Такая сумка служит только местом формирования спор и не участвует в их распространении (рисунок 9).

2 Этуникатные сумки характеризуются более плотными, оболочками, часто со специальными приспособлениями для вскрытия сумки. Они активно участвуют в распространении аскоспор. Строение оболочки этуникатных сумок может быть двух типов:

а) оболочка унитуникатных сумок относительно тонкая и выглядит однослойной, на вершине сумок обычно имеется апикальный аппарат различного – строения, служащий для их вскрывания (оперкулятные сумки вскрываются крышечкой, иноперкулятные – щелью и разрывом на вершине);

б) 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.



Рисунок 9 – Типы сумок грибов отдела *Ascomycota*

Типичный способ развития сумок был впервые описан П. Клаусеном у пецициомицета пиронема омфалодес – *Pyronema omphalodes* (*Pezizomycetes*) в 1907 и 1912 гг.

По способу формирования аскоспоры аскомикотовых отличаются от спорангиоспор зародышевого спорангия зигомикотовых. Если при образовании спорангиоспор происходит раскалывание цитоплазмы спорангия, то аскоспоры развиваются по способу так называемого «свободного образования клеток» – часть цитоплазмы сумки обособляется вокруг ядер и одевается оболочкой. При этом у сахаромицетов наблюдается индивидуальное отделение каждой аскоспоры, а у более высоко организованных аскомикотовых аскоспоры обособляются в результате инвагинации первоначально общей мембраны. В сумке аскоспоры окружены неиспользованной на их формирование цитоплазмой – эпиплазмой. К моменту созревания аскоспор в цитоплазме происходит превращение гликогена в сахар, тургорное давление в сумке резко возрастает и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние от долей миллиметра до 10 см и более.

В результате образования аскогенных гиф увеличивается число сумок, а, следовательно, и аскоспор, развивающихся из одного аскогона. Формирование сумок по способу крючка с восстановлением дикариона в его базальной клетке и повторным образованием крючков обеспечивает расположение сумок пучком или слоем, что облегчает активное освобождение аскоспор.

Таким образом, в цикле развития высших аскомикотовых чередуются три фазы: длительная – гаплоидная (от аскоспор до полового процесса), в течение которой происходит бесполое размножение, непродолжительная – дикарионтическая (аскогенные гифы) и очень короткая – диплоидная (молодая сумка).

Для многих аскомикотовых характерна морфологическая редукция полового процесса. У некоторых представителей этого класса антеридии отсутствуют или не функционируют. В этом случае их функции могут выполнять конидии, вегетативные гифы или мелкие специализированные клетки, называемые спермациями. Спермации часто образуются на другом мицелии, на значительном расстоянии от аскогона, и переносятся токами воздуха, каплями дождя, насекомыми. У некоторых аскомицетов трихогина хемотропична и подрастает к спермациям или конидиям совместимого типа.

В случае отсутствия обоих гаметангиев, дикарионтизация происходит в результате слияния клеток вегетативных гиф одного или двух совместимых мицелиев – соматогамии. Иногда дикарионы формируются без слияния клеток – в результате попарной ассоциации ядер в аскогене или в вегетативных клетках гифы.

Среди аскомикотовых встречаются как гомоталлические, так и ге-

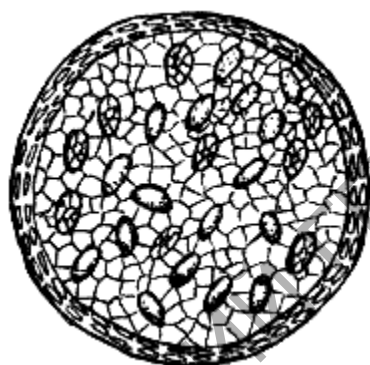
тероталлические виды, причем гетероталлизм биполярный.

Форма аскоспор очень разнообразна – от шаровидных или эллипсоидальных до нитевидных. Они могут быть одноклеточными или иметь поперечные перегородки, реже – поперечные и продольные перегородки (муральные аскоспоры). Аскоспоры могут иметь разнообразные придатки, играющие роль в их распространении, например, слизистые придатки у копрофильных грибов. У одних видов сумки образуются непосредственно на мицелии, у других – в специальных вместилищах: плодовых телах и аскостромах.

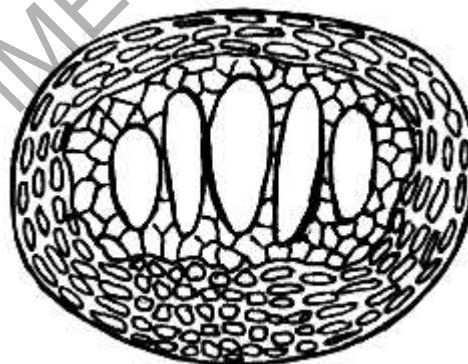
Настоящие плодовые тела развиваются по *аскогимениальному* типу, при котором перидий (оболочка) плодового тела образуется после плазмогамии из гаплоидных вегетативных гиф, которые оплетают аскогенные гифы и сумки.

Различают следующие типы плодовых тел:

1) *клеистотеций* – замкнутое плодовое тело, сумки расположены беспорядочно или упорядоченным слоем («гимением»), споры высвобождаются пассивно при разрушении перидия (рисунок 10);



клеистотеций, с беспорядочным расположением сумок



клеистотеций, с сумками, расположенными слоем

Рисунок 10 – Клеистотеции

2) *перитеций* – полузамкнутое, обычно кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине, сумки расположены слоем, чередуются со стерильными элементами: настоящими парафизами (растут между сумками от основания перитеция), апикальными парафизами (врастают в полость перитеция сверху), в носике перитеция иногда наблюдаются перифизы – короткие гифы, направленные к выходу;

3) *апотеций* – открытое, обычно чашевидное плодовое тело, на верхней стороне которого расположен гимений – упорядоченный

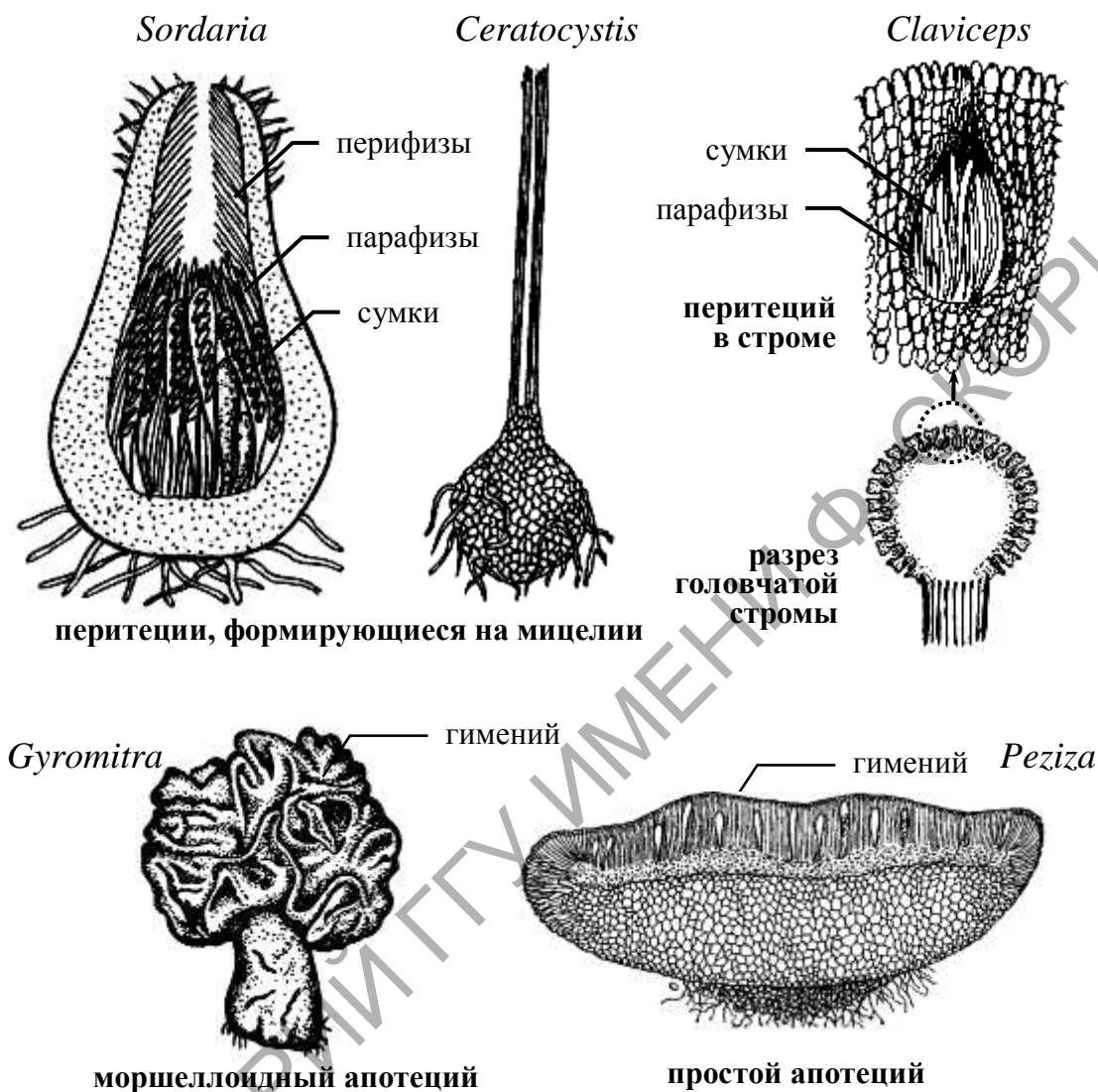


Рисунок 11 – Примеры перитециев и апотециев с сумками и парафизами (рисунок 11).

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

Ложные плодовые тела (аскостромы) развиваются по *аскококтарному* типу. Сначала закладывается строма из переплетающихся гиф. В ней образуются аскогонии и происходит половой процесс. Аскогенные гифы и появляющиеся на них сумки раздвигают или разрушают плектенхиму стромы, освобождая в ней полость (локулу). Каж-

дая 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.

Принципы систематики аскомикотовых грибов

Ранее аскомикотовые грибы на основе таких морфологических признаков, как отсутствие или наличие плодовых тел и их типа, традиционно делили на голосумчатые (*Hemiascomycetidae*); эуаскомицеты (*Euascomycetidae*) и асколокулярные грибы (*Loculoascomycetidae*). В дальнейшем систематика сумчатых грибов многократно менялась и пересматривалась.

В настоящее время над системой аскомикотовых работает ряд крупных специалистов-микологов и лишенологов. Результатом их работы является классификация родов и таксонов высшего уровня, публикуемая в журналах «Systema Ascomycetum» и «Myconet». В связи с периодическими изменениями положения многих таксонов журнал «Myconet» выпускается ежегодно (с 1997 г.). В настоящей работе систематика аскомикотовых грибов приводится согласно тринадцатому номеру «Myconet (Outline of ascomycota-2007)» от 31.12.2007 под редакцией Торстена Люмбша (H. Thorsten Lumbsch) и Сабины Хундорф (Sabine M. Huhndorf) с последней версией примечаний, датируемой маем 2008 года. Согласно данной системе отдел аскомикотовые грибы делится на три подотдела и ряд классов.

Подотдел тафриномикотовые (*Taphrinomycotina*) включает четыре класса, ключевой из которых – тафриномицеты (*Taphrinomycetes*). Данный класс включает представителей с псевдодикарионтическим мицелием, преобладающим в жизненном цикле. Первоначально гаплоидный мицелий формируется в результате почкования аскоспор, двухъядерность его клеток возникает в результате одного из митозов, вследствие чего клетки мицелия содержат генетически однородные ядра, и только морфологически напоминают дикарион. Образованию аскоспор предшествует слияние ядер одной из клеток (кариогамия) и последующий мейоз (представители: тафрина (*Taphrina*), протомицес (*Protomyces*)). К этому же отделу на основании молекулярных и цитогенетических данных относится и недавно выделенный **класс** схизосахаромицеты (*Schizosaccharomycetes*), объ-

единяющий делящиеся, гаплоидные дрожжи (центральный род – схизосахаромицес (*Schizosaccharomyces*)).

Подотдел сахаромикотовые (*Saccharomycotina*) включает один **класс** сахаромицеты (*Saccharomycetes*), объединяющий почкующиеся диплоидные и гаплоидные дрожжи. Наиболее яркие представители: сахаромицес (*Saccharomyces*) и сахаромикодес (*Saccharomycodes*).

Подотдел пецицомикотовые (*Pezizomycotyna*) объединяет грибы, традиционно называемые локуло- и эуаскомицетами. Если локулоаскомицеты остались в прежнем объеме (**класс** *Dothideomycetes*), то разбиение эуаскомицетов на таксоны в значительной степени пересмотрено. Так, **класс** эвроциомицеты (*Eurotiomycetes*) включает грибы с плодовыми телами в виде клейстотециев, внутри которых разбросаны прототуникатные сумки, у карпогона отсутствует трихогина. У ряда видов преобладает анаморфная стадия, а часто сумчатая стадия (телиоморф) редуцируется (представители: эвроциум (*Eurotium*) и эмерицелла (*Emericella*), анаморфные стадии которых имеют собственные названия и отнесены к формальным родам несовершенных грибов, например, *Penicillium* и *Aspergillus*).

Представители **класса** сордариомицеты (*Sordariomycetes*) имеют плодовые тела в виде микроскопических перитециев, расположенных на мицелии или в стромах. Сумки унитарные, иноперкулятные. Есть конидиальное спороношение. Ключевые порядки: сордариальные (*Sordariales*), ксилариальные (*Xylariales*) и гипокреальные (*Hypocreales*).

Класс леотиомицеты (*Leotiomycetes*) включает грибы, у которых плодовые тела представлены микроскопическими апотециями разнообразного строения или клейстотециями; и в первом, и во втором случаях иноперкулятные сумки в плодовом теле расположены гимением или слоем. Редко встречаются микроскопические стромы. Есть конидиальное спороношение, бесполое стадии жизненного цикла – облигатные паразиты растений. Ключевые порядки: эризифальные (*Erysiphales*), гелоциальные (*Helotiales*) и ритизмотальные (*Rhizomatales*).

Представители **класса** пецицомицеты (*Pezizomycetes*) характеризуются макроскопическими апотециями, с унитарными оперкулятными сумками. Стромы и конидиальное спороношение не характерны. Ключевые порядки: пецицальные (*Pezizales*) и туберальные (*Tuberales*).

Класс лабульбениомицеты (*Laboulbeniomycetes*) объединяет облигатных паразитов наружного скелета насекомых и клещей,

микроскопическое плодовое тело этих грибов (рецептакул) сформировано настоящими тканями.

Вследствие пересмотра отношения к лишайникам как к автотрофным организмам, они включены в состав различных таксонов отделов *Ascomycota* и *Basidiomycota* и рассматриваются как лишайниковообразующие грибы. Сумчатые лишайники в составе отдела *Ascomycota* формируют несколько самостоятельных **классов**: леканоромицеты (*Lecanoromycetes*), лихиномицеты (*Lichinomycetes*), артониомицеты (*Arthoniomycetes*), а также входят в состав классов эвриомицеты (*Eurotiomycetes*) и дотидеомицеты (*Dothideomycetes*).

Краткое сопоставление представителей дрожжей классов *Schizosaccharomycetes* и *Saccharomycetes*

Под общим названием «дрожжи» в настоящее время объединяются грибы, для которых характерен одноклеточный таллом, делящийся или почкующийся, а также способность к осуществлению спиртового брожения. В данную группу входят, в основном, аскомикотовые грибы, реже встречаются мукооровые, базидиомикотовые и анаморфные дрожжи. В природных условиях они обитают на истечениях растений, поверхности плодов, в нектарниках и других сахаросодержащих субстратах. В жизни человека дрожжи используются в хлебопекарной, пивоваренной, винодельческой, медицинской отраслях промышленного производства, являясь едва ли не основным объектом биотехнологии.

Среди аскомикотовых грибов основная часть дрожжей относится к классам схизосахаромицеты (*Schizosaccharomycetes*) и сахаромицеты (*Saccharomycetes*). Ранее эти группы входили в состав одного порядка эндомицетовые, но в настоящий момент разнесены в разные подотделы. Общим для них является образование одиночных сумок, развивающихся из зиготы, без участия аскогенных гиф и дикарионтической ядерной фазы вообще. Мицелий отсутствует.

Класс схизосахаромицеты (*Schizosaccharomycetes*) объединяет делящиеся гаплоидные дрожжи (род схизосахаромицес – *Schizosaccharomyces*), у которых половой процесс протекает в виде копуляции гаплоидных соматических клеток, псевдомицей не формируется (рисунок 12). Дрожжи класса сахаромицеты (*Saccharomycetes*) – это почкующиеся представители. Чередование ядерных фаз и способы полового размножения разнообразны. Например, у сахаромикодеса Людвига (*Saccharomycodes ludvigii*) гаплоидная ядерная фаза корот-

кая, диплоидизация происходит в виде слияния аскоспор, часто уже в сумке (рисунк 13).

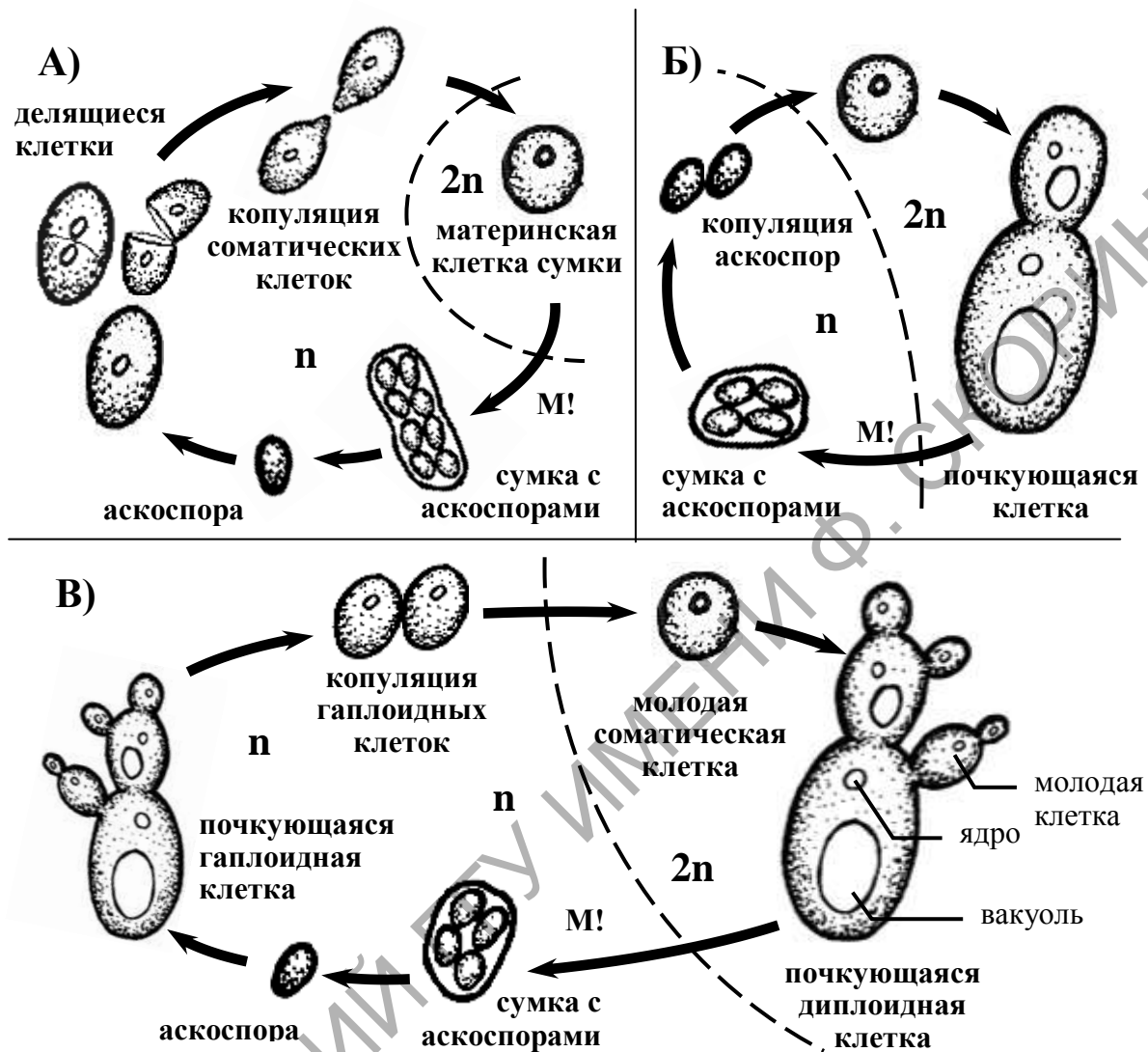


Рисунок 12 – Схемы жизненных циклов сумчатых дрожжей: А) схизосахаромицес – *Schizosaccharomyces*; Б) сахаромикодес Людвиги – *Saccharomyces ludvigii*; В) пекарские дрожжи – *Saccharomyces cerevisiae*

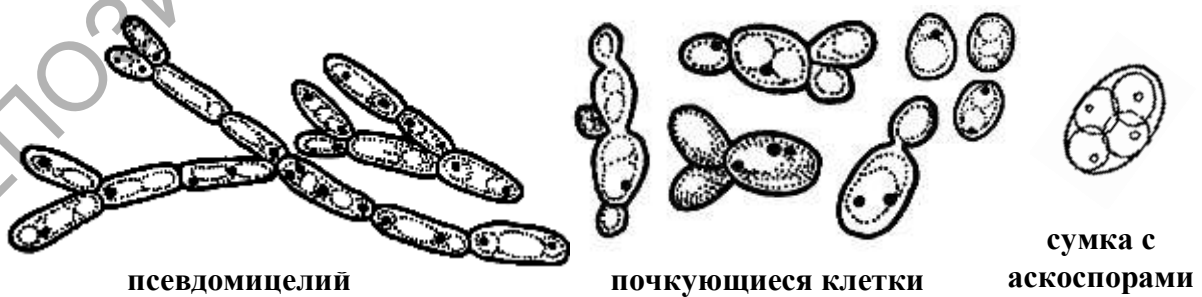


Рисунок 13 – Основные формы существования пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) [5]

У пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) к почкованию способны не только диплоидные, но и гаплоидные клетки, а половой процесс протекает в виде слияния гаплоидных клеток или гаплоидной клетки и споры. При некоторых условиях нерасхождение клеток после почкования приводит к образованию псевдомицелия.

Характеристика класса эвроциомицеты (*Eurotiomycetes*)

Класс эвроциомицеты (*Eurotiomycetes*) включает грибы с плодовыми телами в виде клейстотециев, внутри которых прототуникатные сумки разбросаны беспорядочно (см. рисунок 10). Плодовые тела шаровидной формы, светлоокрашенные, тонкостенные. Аскоспоры освобождаются пассивно после разрушения оболочки плодового тела.

У ряда видов преобладает анаморфная стадия, а часто сумчатая стадия (телиоморф) редуцируется вообще. Наиболее яркие представители: эвроциум (*Eurotium*) и эмерицелла (*Emericella*), анаморфные стадии которых имеют собственные названия и отнесены к формальным родам несовершенных грибов *Penicillium* и *Aspergillus*. Под названием пеницилл объединяются конидиальные стадии и других видов эвроциевых (*Eupenicillum*, *Talaromyces*), которые отличаются кистевидным строением конидиеносца. Его строение разнообразно, но в наиболее развитом виде конидиеносец состоит из ветвей, на которых расположены метулы с мутовками фиалид. На фиалидах образуются цепочки конидиоспор (рисунок 14).

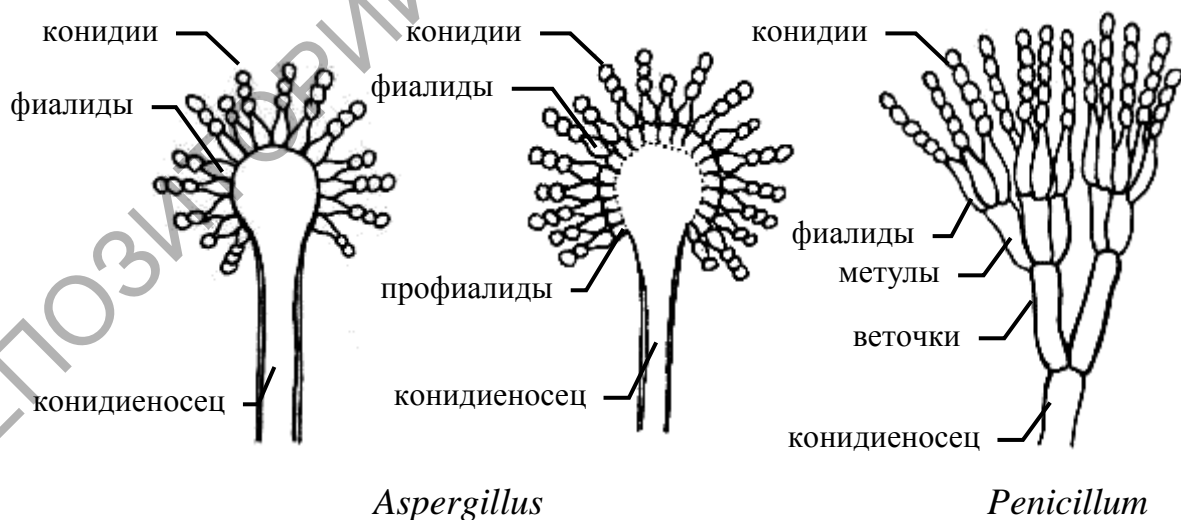


Рисунок 14 – Строение конидиеносцев эвроциомицетов

У аспергилла конидиеносец одноклеточный или с поперечными

перегородками. На верхушке конидиеносец вздут и образует пузырь. На поверхности вздутия расположены короткие фиалиды с цепочкой отделяемых конидий (фиалоконидий). У некоторых аспергиллов фиалиды находятся не на самом вздутии, а на специализированных клетках – профиалидах.

Сумчатые стадии у ряда представителей формальных родов *Penicillium*, *Aspergillus*, а также *Acremonium* отсутствует или еще не обнаружены, поэтому большое количество грибов со сходным бесполом спороношением относится к формальному отделу дейтеромицетовые грибы (*Deuteromycota*). При обнаружении у них сумчатой стадии или установления родства цитогенетическими методами виды на полных правах относятся к эвриомицетам. Зачастую виды даже после этого сохраняют тривиальное название по конидиальной стадии, поскольку половое спороношение образуется редко, а без него определение вида требует инструментального цитогенетического анализа.

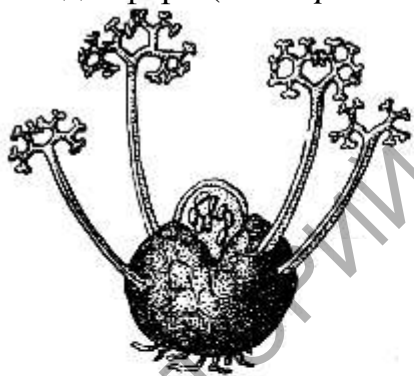
Общая характеристика леотиомицетов (*Leotiomyces*), ключевые представители порядка эризифальные (*Erysiphales*)

Класс леотиомицеты (*Leotiomyces*) включает грибы, у которых плодовые тела представлены микроскопическими апотециями различного строения или клейстотециями; и в первом, и во втором случаях иноперкулятные сумки в плодовом теле расположены гимением или слоем. Редко встречаются микроскопические стромы. Есть конидиальное спороношение, бесполое стадии жизненного цикла – облигатные паразиты растений, половые – паразиты и сапротрофы. В биохимическом плане представители класса леотиомицеты отличаются от сордариомицетов повышенной чувствительностью к серосодержащим препаратам. Ключевые порядки: эризифальные (*Erysiphales*), гелоциальные (*Helotiales*) и ритизмотальные (*Rhytismatales*).

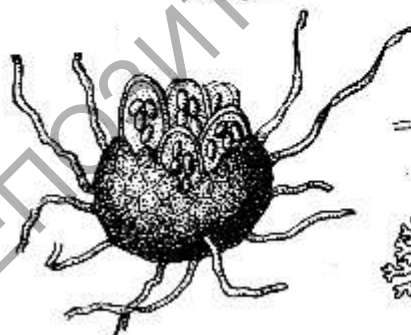
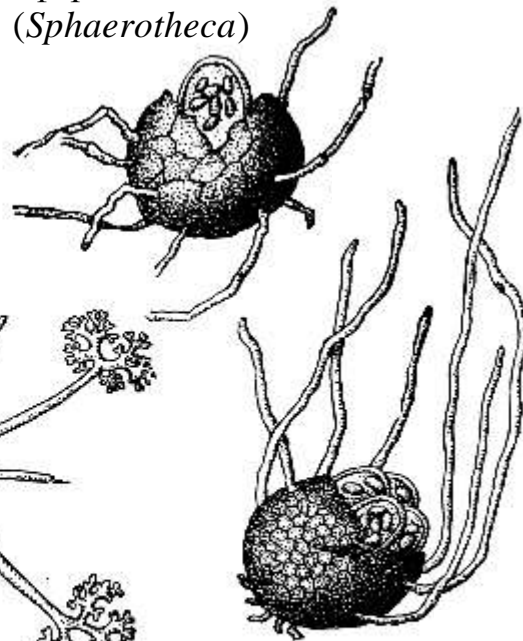
Порядок эризифальные, или мучнисторосяные (*Erysiphales*) объединяет аскомицеты, образующие клейстотеции, в которых сумки в зрелости располагаются правильным пучком или слоем. Представители этого порядка – облигатные паразиты высших растений, вызывающие у них заболевания, известные под общим названием «мучнистая роса». Белый, позднее темнеющий мицелий мучнисторосяных грибов находится обычно на поверхности пораженных органов растений. На нем образуются специальные структуры – апрессории, от которых отходят гаустории, проникающие в клетки эпидермиса растения-хозяина. На мицелии мучнисторосяных через несколько дней по-

сле заражения развивается конидиальная стадия – прямые неразветвленные конидиеносцы с цепочками конидий. В это время пораженные органы растения покрыты мучнистым налетом конидий – отсюда название заболевания – «мучнистая роса». Конидии распространяются воздушными течениями и заражают новые растения. Сумчатая стадия развивается у мучнисторосяных 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 или непосредственно трансформируется в сумку (у мучнисторосяных, образующих только одну сумку в клейстотеции), или из нее развиваются аскогенные гифы, а на них – сумки. Одновременно формируется перидий клейстотеция. Наружный и внутренний слои перидия различаются морфологически и функционально. Наружный слой его состоит из толстостенных гиф и является защитным, а внутренний – из тонкостенных, быстро лизирующихся гиф – выполняет питательную функцию. Из наружных слоев перидия развиваются придатки различного строения. Их форма, так же как и число сумок в клейстотеции – характерный признак родов мучнисторосяных (рисунок 15).

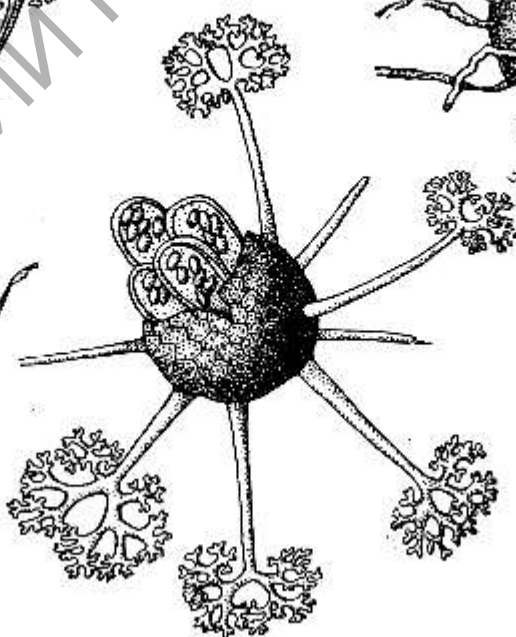
подосфера (*Podospaera*)



сферотека (*Sphaerotheca*)



эризифе (*Erysiphe*)



микросфера (*Microsphaera*)

трихокладия (*Trichocladia*)

Рисунок 15 – Плодовые тела (клейстотеции) эризифовых грибов [7]

Развитие клейстотециев и сумок – длительный процесс. Сумки созревают только осенью, а у некоторых мучнисторосяных – к весне. Зимующей стадией являются клейстотеции, однако у некоторых грибов из этой группы мицелий может сохраняться в зимующих частях растений. В странах с тёплым и мягким климатом клейстотеции часто совсем не образуются. Аскоспоры освобождаются из сумок активно. Сумки с созревшими аскоспорами набухают и разрывают перидий клейстотеция. Дальнейшее набухание сумок вызывает разрыв их оболочки, и аскоспоры разбрасываются во всех направлениях.

Род сферотека (*Sphaerotheca*) характеризуется тем, что у его представителей в клейстотеции образуется только одна сумка, а придатки напоминают вегетативные гифы. Один из наиболее распространенных видов этого рода – сферотека крыжовника (*S. mors-uvae*) – возбудитель американской мучнистой росы крыжовника. Этот гриб происходит из Северной Америки, откуда он был завезен во многие страны. Он поражает ягоды, стебли и листья крыжовника, а также смородину. При сильном заражении кусты гибнут. Ягоды покрываются войлочным налетом мицелия гриба, сначала светлым, а затем темнеющим, они не созревают и теряют товарную ценность.

Для представителей **рода** *Microsphaera* характерны жесткие экваториальные придатки, дихотомически ветвящиеся на концах. В клейстотециях образуется по несколько сумок. Широко распространена микросфера альфитойдес (*M. alphitoides*) – возбудитель мучнистой росы дуба, сильно поражающая молодые побеги и поросль, часто вызывая их засыхание. На листьях и стеблях молодых побегов образуется характерный белый порошистый налет конидий, а к осени развиваются клейстотеции.

Характеристика порядка гелоциальные (*Helotiales*)

Для **порядка** гелоциальные (*Helotiales*) характерны сумки, вскрывающиеся при освобождении аскоспор в виде трещины или поры. Плодовые тела большей частью типичные апотеции небольшого размера, хотя у некоторых известны нетипичные апотеции булавовидной, шпательвидной или других форм. Половое размножение – гаметангиогамия, но достаточно распространена и настоящая соматогамия, когда аскогон и антеридий не образуются, а плазмोगамия происходит между двумя клетками вегетативных, гаплоидных гиф (например, у *Sclerotinia sclerotiorum*).

Конидиальное спороношение представлено одиночными кониди-

еносцами. Бесполое стадии в жизненных циклах ряда грибов имеют собственные названия и традиционно относятся к формальным родам анаморфных грибов (*Monilia*, *Botrytis*, *Melasmia* и др.).

Один из наиболее распространенных **видов** паразитических гелотических – *Monilinia fructigena*. Для видов этого рода характерно образование полых склероциев в плодах растений из семейств розоцветные и брусничные. В цикле их развития всегда наблюдается конидиальная стадия типа монилия – *Monilia* – подушечки коротких конидиеносцев, на которых образуются длинные, часто ветвящиеся цепочки конидий (рисунок 16).

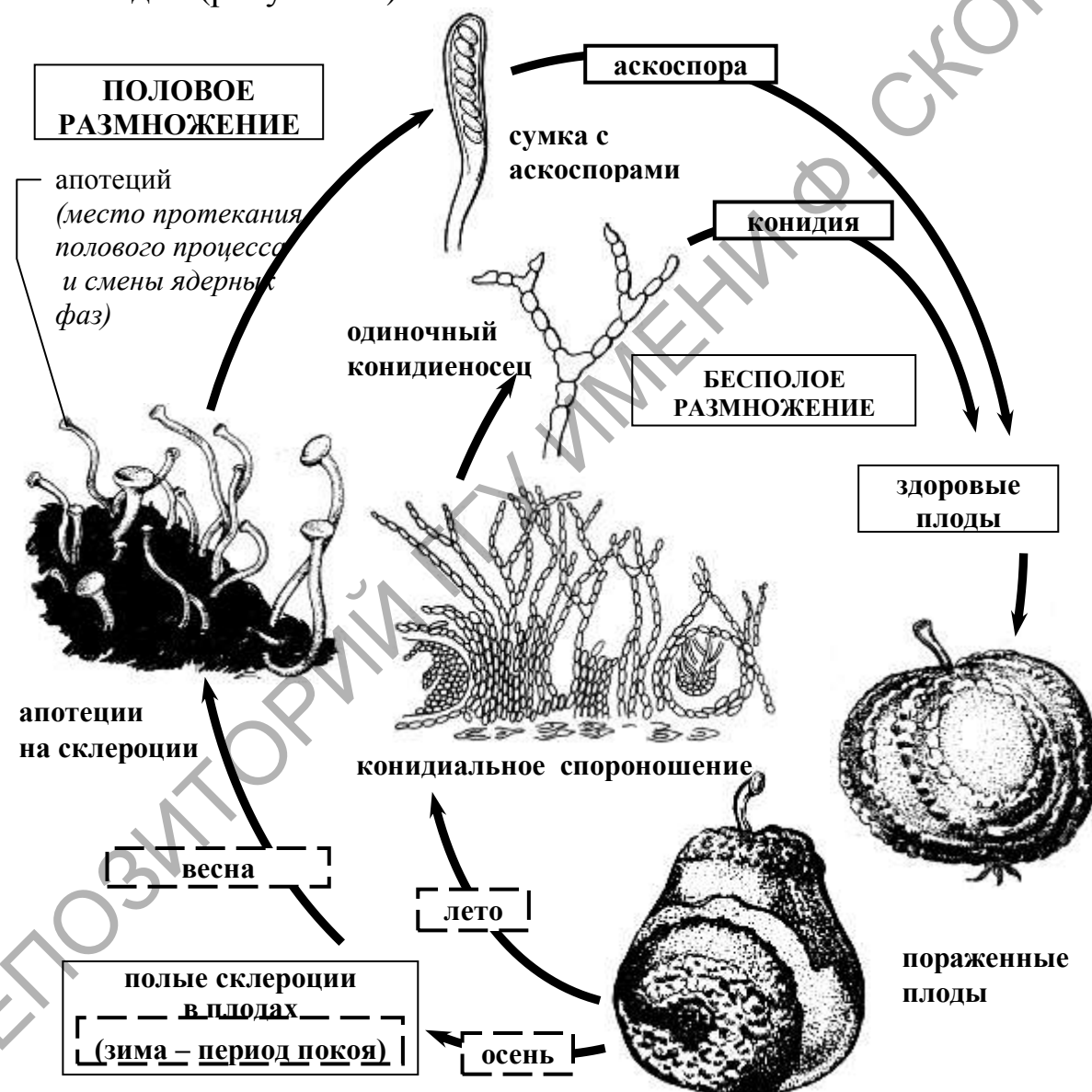


Рисунок 16 – Схема жизненного цикла монилинии (*Monilinia fructigena*)

M. fructigena вызывает плодовую гниль яблок и груш. Гриб заражает плоды с поврежденной кожицей. Инфекция часто переносится жуком-казаркой. Питаясь пораженными плодами, жук при откладывании яиц переносит конидии паразита в здоровый плод на лапках, брюшке и в экскрементах. Конидии гриба прорастают одновременно с развитием личинок жука, которые питаются зараженной грибом мякотью плода. На пораженных плодах образуются пятна отмершей ткани, а на них концентрическими кольцами развиваются желтоватые подушечки конидиального спороношения гриба. Зараженные плоды опадают с дерева и служат источником инфекции. Плоды, оставшиеся на дереве, превращаются в склероции. В пораженных плодах формируются полые шаровидные склероции, снаружи и внутри покрытые черной корой. Они располагаются под эпидермисом пораженных яблок, приобретающих в связи с этим черную окраску. Склероции зимуют, а весной на них снова развивается конидиальное спороношение гриба. Апотеции у этого вида образуются редко.

Наиболее важный *вид* другого рода гелосциевых – склеротиния (*Sclerotinia sclerotiorum*), вызывающая белую гниль различных растений (рисунок 17).

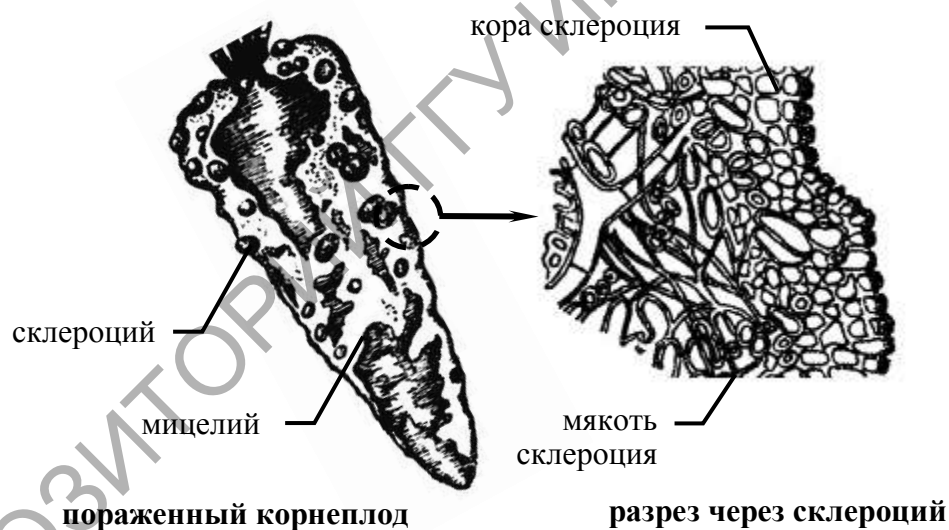


Рисунок 17 – Склеротиния (*Sclerotinia sclerotiorum*) на корнеплоде моркови

Он поражает как вегетирующие растения, так и овощи при хранении. Этот вид развивается на стеблях и соцветиях подсолнечника, на плодах кабачков, томатов и других растений, на моркови, свекле и кочанах капусты при хранении. На поверхности пораженных частей растения гриб образует войлочный белый мицелий, на котором в большом количестве формируются склероции. Форма их зависит от

формы полостей в тех частях растения, где они развивались. Склероции имеют белую или сероватую мякоть и черную кору. Конидиальное спороношение у видов этого рода отсутствует. Апотеции образуются из склероциев весной. Пораженная ткань растений под действием ферментов гриба размягчается и разрушается.

Представители порядка обитают как сапротрофы на различных растительных субстратах, принимая активное участие в разложении растительного опада. Среди гелоциевых известны и многочисленные паразиты растений, вызывающие такие заболевания, как упомянутые плодовая гниль яблок и груш (монилиния фруктовая – *Monilinia fructigena*) и белая гниль растений (склеротиния склероциорум – *Sclerotinia sclerotiorum*), а так же серая гниль растений (ботриотиния Фукеля – *Botryotinia fuckeliana*), рак лиственницы (лахнеллула Уилкомма – *Lachnellula willkommii*) и многие другие.

Ботриотиния Фукеля – *Botryotinia fuckeliana* вызывает серую гниль как вегетирующих растений, так и хранящихся овощей и плодов. Она часто наблюдается на землянике, пионах, винограде и многих других растениях. Этот вид встречается в природе преимущественно в конидиальной стадии (ботритис серый – *Botrytis cinerea*), образуя на пораженных частях растений пушистый серый налет. На мицелии этого вида могут также формироваться склероции типичного строения.

Отличительные особенности и практическое значение представителей порядка ритизмотальные (*Rhytismatales*)

У представителей **порядка** ритизмотальные (*Rhytismatales*) ацидиевых апотеции образуются на субстрате или в стромах и долго прикрыты сплетением мицелия. Они вскрываются к моменту созревания в результате разрыва прикрывающего их сплетения гиф щелью или лопастью. Форма апотециев у этой группы округлая или линейная. Конидиальное спороношение представлено пикнидиальными формами (ранее причислялись к таким формальным родам, как, например, *Melasmia*, *Leptostroma* и *Cylindrosporium*). К этому порядку относятся сапротрофы, обитающие на растительном опаде, ветвях деревьев и кустарников, и паразиты высших растений.

Широко распространенный **вид** этого порядка – ритизма кленовая (*Rhytisma acerinum*), вызывает черную пятнистость листьев различных видов клена. На листьях клена образуются черные блестящие пятна, представляющие склероциальные стромы гриба. Развитие апотециев начинается в строме после опадения листьев. К весне в каждой

строме появляется большое число радиально расположенных линейных, часто слегка извитых апотециев, раскрывающихся щелью. Аскоспоры у этого гриба нитевидные, прямые или слегка изогнутые. Растения заражаются ими в конце весны (рисунок 18).

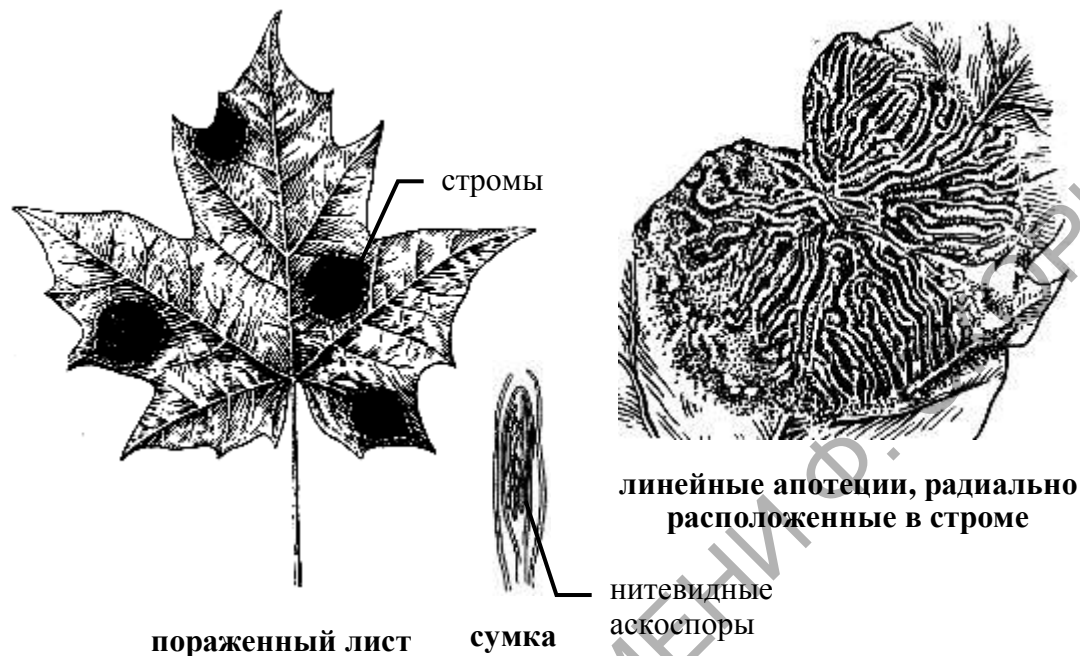


Рисунок 18 – Ритизма кленовая (*Rhytisma acerinum*) [5]

Большое практическое значение имеют **виды** грибов из рода лофодермиум (*Lophodermium*). Лофодермиум сосновый (*L. pinastri*) вызывает массовую гибель сеянцев сосны в лесных питомниках – болезнь шютте. Гриб поражает хвою сосны, вызывая ее опадение. Зараженная хвоя желтеет, летом на ней образуются продолговатые черные апотеции гриба, при созревании раскрывающиеся продольной щелью.

На почве хвойных лесов часто можно встретить довольно крупные шпательевидные апотеции спатулярии желтоватой – *Spathularia flavida* или образующие «ведьмины кольца» апотеции кудонии закрученной – *Cudonia circinans*, состоящие из тонкой ножки и волнистой шляпки. Необходимо отметить, что упомянутые два вида ранее относились к порядку гелоциальные.

1 Общая характеристика сордариомицетов (*Sordariomycetes*)

Представители **класса** сордариомицеты (*Sordariomycetes*) имеют плодовые тела в виде микроскопических перитециев, расположенных на мицелии, как у сордарии и цератоцистиса (см. на рисунке 11), или в стромах. Сумки унитарные, иноперкулятные. Есть конидиаль-

ное спороношение. Ключевые порядки: сордариальные (*Sordariales*), ксилариальные (*Xylariales*) и гипокреальные (*Hypocreales*). Ранее выделяемый порядок спорыньевые, или клавицепсовые (*Clavicipitales*) в представленной систематике вошел в состав гипокреальных. Половые органы некоторых грибов данного класса настолько упрощены, что зачастую их половой процесс определяется как переходная форма между гаметангиогамией и соматогамией (например, у некоторых видов рода *Sordaria*).

Порядок гипокреальные (*Hypocreales*) объединяет виды, которые образуют перитеции в хорошо развитых стромах, либо на мицелиальных сплетениях. Стромы обычно мясистые, яркоокрашенные, распростертые по субстрату, подушковидные или головчатые. Стромы развиваются на субстрате – обычно на пораженных органах растения-хозяина или из склероциев (виды спорыньи – *Claviceps*), или из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина – псевдосклероциев (виды рода кордицепс – *Cordyceps*). Лишь у немногих представителей этого порядка строма отсутствует. Перитеции имеют типичное строение, погружены в стромы, так что на поверхность выступают только носики перитециев. К моменту созревания аскоспор в верхней утолщенной части сумки образуется пора, через которую они выходят наружу. Споры расположены в сумке параллельным пучком и выбрасываются поочередно.

Большинство представителей порядка – паразиты на цветковых растениях, грибах и членистоногих. Лишь очень немногие обитают как сапротрофы на почве или на древесине. Ключевые представители порядка: нектрия (*Nectria*), спорынья (*Claviceps*), кордицепс (*Cordyceps*), эпихлое (*Epichloe*), гибберелла (*Gibberella*).

Наиболее распространенный из них – спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*), развивающаяся на многочисленных видах злаков, как культурных, так и дикорастущих (рисунок 19).

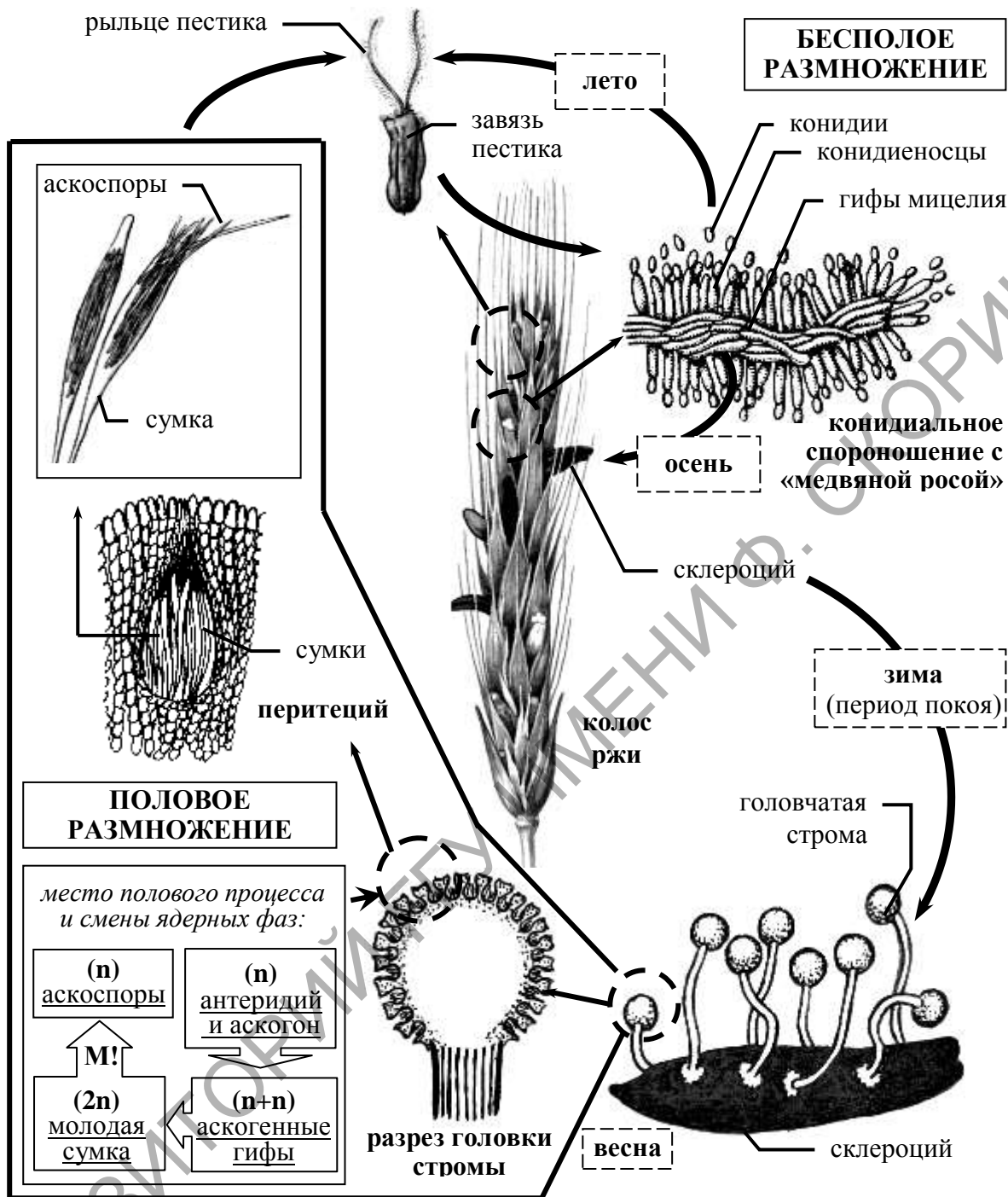


Рисунок 19 – Схема жизненного цикла спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*)

Особенно часто она встречается на ржи, тимофеевке, пырее, коостре, поражает также пшеницу, особенно твердую, ячмень, райграсс, молинию и другие травы, на пораженных спорыньей соцветиях образуются склероции, имеющие вид рожков черно-фиолетового цвета. Склероции зимуют в почве, куда они попадают при уборке урожая с культурных злаков или дикорастущих злаков, встречающихся по кра-

ям полей. Весной склероции прорастают несколькими головчатыми стромами. Их количество и размеры зависят от размеров склероциев. Стромы обычно красноватого цвета. По периферии головок стромы закладываются многочисленные камеры, каждая из которых содержит многоядерный аскогон без трихогины и расположенные на той же гифе многоядерные антеридии (спорынья гомоталлична). После плазмогамии развиваются аскогенные гифы, а на них сумки, содержащие по восемь аскоспор. Одновременно образуется тонкий перидий, отделяющий перитеций от ткани стромы – образуются перитеции.

После выбрасывания из перитециев аскоспоры разносятся ветром и попадают на растения. Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. Если аскоспора попадает на цветковые чешуи, ее ростковая трубка не способна через них проникнуть и заражения не происходит. Если же цветковые чешуи открыты, аскоспоры попадают на рыльце пестика или в нектар, прорастают, и мицелий достигает завязи. Необходимо отметить, что до цветения культурных злаков спорынья с успехом поражает дикорастущие и образует на них конидиальное спороношение и даже склероции, дожидаясь массового цветения основного хозяина.

Через несколько дней после заражения на растениях развивается конидиальная стадия гриба, имеющая собственное название сфацелия (*Sphacelia*). В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, продуцирующих огромное количество мелких конидий, погруженных в капли «медвяной росы». Медвяная роса – сладковатая жидкость, имеющая неприятный запах и содержащая большое количество сахаров. «Медвяная роса» играет существенную роль в распространении конидий гриба. Привлеченные ею насекомые переносят конидии на здоровые растения. Конидии могут распространяться и каплями дождя, при трении колосьев друг о друга под действием ветра, а после высыхания капель «медвяной росы» они могут переноситься ветром. В пораженных цветках ткани завязи полностью разрушаются и замещаются мицелием гриба.

Ко времени окончания цветения злаков и созревания зерна мицелий спорыньи уплотняется и превращается в склероций. Склероции развиваются медленно. Сначала они желтовато-коричневые, затем приобретают серо-фиолетовую или черно-фиолетовую окраску. Полное их созревание приурочено ко времени спелости зерна.

2 Класс пециномицеты (*Pezizomycetes*)

Класс пециномицеты (*Pezizomycetes*) включает представителей с макроскопическими апотециями, сумки унитарные, оперкулятные. Стромы и конидиальное спороношение не характерны. Ключевые порядки: пецицальные (*Pezizales*) и туберальные (*Tuberales*).

Порядок пецицальные (*Pezizales*) характеризуется сумками, открывающимися на вершине крышечкой и плодовыми телами в виде типичных апотециев (рисунок 20) от очень мелких, не превышающих 1 мм в диаметре, до крупных, размером до 10 см.

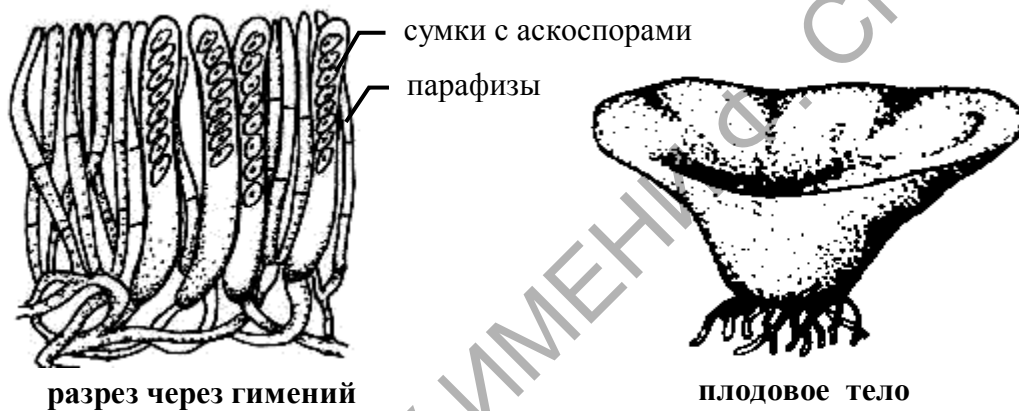


Рисунок 20 – Строение типичного апотеция пецицы (*Peziza*)

Реже образуются апотеции со стерильной ножкой: гелвеллоидные (гимений на верхней поверхности лопастной шляпки) и моршеллоидные (гимений на верхней поверхности складчатой шляпки). Такие апотеции достигают в высоту 10–12 см и более (рисунок 21).

Апотеции имеют мясистую, реже студенистую или кожистую консистенцию. Их окраска разнообразна: от яркой, оранжевой или красной у одних представителей до коричневой или черной у других.

В гимении пецицевых всегда присутствуют парафизы. Обычно по длине они равны сумкам, но у некоторых выступают за пределы гимения. Концы парафиз часто расширены и окрашены, у некоторых представителей они ветвятся. Сумки ряда пецицевых при созревании удлиняются, и выступают над гимением.



Рисунок 21 – Нетипичные апотеции пецицевых грибов, по [7]

Пецицевые, как правило, сапротрофы, лишь немногие могут паразитировать на растениях.

Для *рода* пецица (*Peziza*) характерны типичные блюдцевидные или чашевидные апотеции размером 1–5 см, бурого или коричневого цвета, снаружи гладкие или мучнистые (см. рисунок 20).

Представители этого рода встречаются преимущественно в лесах на влажной почве (*P. badia*, *P. pustulata* и др.). Немногие из них лигнофилы, как, например, пецица фиолетово-черная (*P. violaceo-nigra*), развивающаяся на гнилой древесине и пнях лиственных деревьев. В этом роде есть также карбофилы и копрофилы.

Весной и летом в лесах, особенно на старых кострищах, нередко можно встретить крупные фиолетово-коричневые апотеции пецицы фиолетовой (*P. violacea*). Другой распространенный вид этого рода пецица коричневая (*P. badia*) встречается с лета до осени на влажной почве в хвойных лесах, вдоль дорог, на опушках. Ее крупные каштаново-коричневые апотеции обычно собраны большими группами.

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 поперечных, часто косых. Складки образуют ячейки, выстланные гимением. Разделяющие их ребра остаются стерильными. Края шляпки срастаются с ножкой, внутри она полая (см. рисунок 21).

В противоположность большинству крупных пецицевых у сморчков не наблюдается «взрыва», когда сразу много сумок в гимении,

выстреливают споры. Выбрасывание аскоспор у сморчков происходит постепенно и регулируется интенсивностью солнечной радиации.

Наиболее распространены два *вида* сморчков – сморчок съедобный (*M. esculenta*) и сморчок конический (*M. conica*). У первого шляпка яйцевидная или яйцевидно-округлая, по краю плотно срастающаяся с ножкой. Окраска шляпки от желто-бурой до бурой, ячейки округлые. Этот вид обильно развивается весной, с середины апреля до июня, особенно после теплых дождей. Обычно он встречается в лесах на более или менее плодородной почве под лиственными деревьями.

M. conica появляется с начала или середины апреля на только что прогретой земле в смешанных или хвойных лесах, на опушках и полянах. Шляпка удлинненно-коническая, полая, по краю приросшая к ножке, желто-бурая или коричнево-черно-бурая, иногда она бывает серовато-черных тонов. Ее поверхность ребристо-ячеистая, с вытянутыми правильными прямоугольными ячейками. Все сморчки съедобны. Особенно ценно то, что они появляются весной, когда нет других грибов.

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 этого рода – сапротрофы на почве, обильно развивающиеся весной.

Наиболее распространенный *вид* этого рода – строчок обыкновенный, или съедобный (*G. esculenta*), часто в массе развивающийся весной на почве в лесах, преимущественно сосновых. Иногда встречается до осени. Строчок обыкновенный считают условно съедобным грибом. При его употреблении в пищу рекомендуется прокипятить собранные грибы, а воду слить. Однако недавно в апотециях строчков обнаружен токсин гиromитрин, не удаляющийся из них даже длительным кипячением. По характеру воздействия на организм гиromитрин напоминает токсин бледной поганки, хотя структурно от него отличается. Интересно отметить, что содержание этого токсина в строчках, по-видимому, зависит от условий развития или штамма гриба. В некоторых странах Европы известны случаи отравления этим грибом, в то время как в других странах строчки употребляют в пищу без каких бы то ни было последствий. У сморчков гиromитрин не обнаружен.

Порядок трюфелевые, или туберальные (*Tuberales*). К порядку

относится около 100 видов, образующих подземные плодовые тела, в зрелом состоянии вторично замкнутые. Плодовые тела имеют клубневидную форму, их размеры колеблются от 1 до 10 см, реже более крупные. 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. Их называют соответственно внутренними и наружными венами (рисунок 22). Сумки трюфельевых располагаются в плодовых телах гимениальным слоем или гнездообразно. Освобождение аскоспор у этой группы всегда пассивное, после разрушения плодового тела или поедания его животным. Изучение развития плодовых тел трюфельевых показало, что они закладываются в виде блюдцевидных образований, на вогнутой складчатой поверхности которых формируются зачатки гимения. В дальнейшем такое плодовое тело, находясь в почве, не может расти вширь, на поверхности его гимения развиваются многочисленные складки, а позднее оно замыкается. Складки превращаются во внутренние вены, а щели между ними – в наружные вены, которые заполняются рыхлой тканью из парафиз. У основания парафиз позднее образуются сумки.

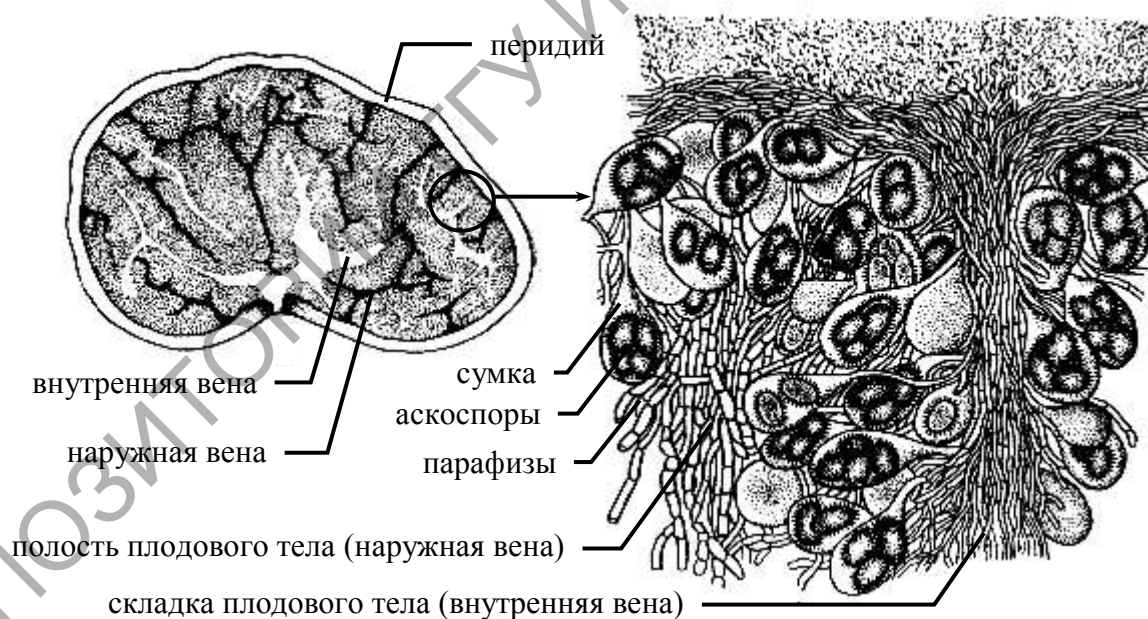


Рисунок 22 – Строение плодового тела трюфеля (*Tuber*) по [7]

Трюфельевые – обязательные микоризообразователи. Наиболее ценный представитель этого порядка – черный французский трюфель (*Tuber melanosporum*) формирует микоризу с дубом, буком и грабом. Этот вид распространен в Южной Франции. В некоторых районах нашей страны встречается другой вид этого рода – летний трюфель

(*T. aestivum*), образующий микоризу с теми же деревьями. Его плодовые тела довольно крупного размера, покрыты крупными бородавками черновато-бурого цвета. Мякоть плодового тела желтовато-белая, с многочисленными буроватыми и беловатыми плотными жилками. Гриб съедобен, но по качеству значительно уступает черному французскому трюфелю.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВ

Лишайники – одни из наиболее изучаемых и в то же время одни из наименее изученных организмов на планете. В мировой лишенофлоре насчитывается по разным данным от 13500 до 25000 видов лишайников (в Беларуси отмечено более 600 видов). Это симбиотические организмы с участием водоросли и гриба, развившие способности к выживанию в самых разнообразных неблагоприятных экологических условиях. Их метаболизм уникально адаптирован к экологическим стрессам и выработал специфичную систему резистентности. Секрет жизнеспособности лишайников заключается в способности выдерживать длительное обезвоживание. Этим и объясняется повсеместное распространение лишайников, покрывающих 8% поверхности планеты. Даже в Антарктиде на Земле королевы Виктории, в горах на высоте 2400 м над уровнем моря произрастают лишайники, выдерживая температуры до -60°C . В Антарктике именно лишайники создают основную биомассу местных биогеоценозов. Лишайники возникли около 400 млн. лет назад, когда образовался прародитель современных лишайников в результате инвагинации мицелиальных тяжей древнего гриба, «захватившего в плен» клетку сине-зеленой водоросли.

Лишайники – самые медленно растущие организмы на планете. Скорость роста лишайникового слоевища обычно равна 2 – 3 мм в год. Определенные виды произрастают с относительно высокой скоростью (более 2 см в год), а некоторые наскальные виды рода дерматокарпон (*Dermatocarpon*) имеют скорость роста порядка 1,2 см в 300 лет! Однако необходимо понимать, что скорость роста слоевища лишайника может зависеть сразу от нескольких факторов. Для эпифитов, например, она может зависеть от расположения слоевища на стволе (в комлевой части или ствольной зоне), от соседства со мхами или даже от наклона ствола. Также необходимо учитывать внутри- и межвидовую конкуренцию самих лишайников.

Как организмы лишайники были известны ученым и в народе еще в давние времена. Ученик Платона и Аристотеля Теофраст (371 – 286 до н. э.) дал описание двух лишайников – уснеи (*Usnea*) и рочеллы (*Rocella*) (последнюю тогда использовали для получения красящих веществ).

До конца 60-х годов XIX века лишайники рассматривали как обычные целостные растения, а видимые под микроскопом зеленые клеточки внутри их тела считали хлорофиллоносной тканью (теория Вальбота). Однако в 1867 году русские ботаники профессор А.С. Фаминцын и его ученик И.В. Баранецкий открыли, что зеленые клетки в лишайнике – одноклеточные водоросли, которые после выделения в монокультуру могут делиться, образуя настоящие зооспоры. В том же 1867 году швейцарский ученый С. Швенденер доказал, что лишайник есть сочетание гриба с водорослью.

После этого открытия возникло множество теорий, с помощью которых ученые пытались истолковать взаимоотношения водоросли и гриба. И. Рейнке считал, что гриб и водоросль в лишайнике составляют «консорций» (неделимое целое), который и по строению и по функциям соответствует любому зеленому растению. А. де Бари развил теорию «мутуалистического симбиоза», из которой следовало, что оба компонента симбиотического агрегата полезны друг другу.

Однако дальнейшие наблюдения показали, что сожительство компонентов лишайника – отнюдь не идиллия. Уже в XX веке крупный русский ботаник А.А. Еленкин, наблюдая совместно с А.Н. Даниловым за примитивными слизистыми лишайниками, установил, что взаимоотношения гриба и водоросли часто становятся враждебными. Чаще всего гриб является одновременно и сапрофитом, и паразитом, т. е. питается как продуктами жизнедеятельности водоросли, так и самим ее телом. Поэтому А.А. Еленкин назвал взаимоотношения двух этих организмов эндопаразитосапрофитизмом, а английский лишайнолог Дж. Кромби определил их как «протоестественный союз пленной девицы – водоросли и тирана-хозяина гриба».

Позже была выдвинута теория симбиогенеза, которую поддержали Маргулис (1975 г.) и Л.Н. Ханина (1979 г.). По существу она является теорией происхождения многоклеточных растительных организмов.

В 1983 году П.А. Генкелем была предложена концепция симбиоморфоза, согласно которой основой симбиоза является взаимообмен метаболитами между его компонентами, регулируемый лишайником как целым.

Сегодняшняя наука далеко ушла от понятия «симбиоз двух организмов». Учеными допускается наличие сразу нескольких типов симбиотических отношений у лишайников. В частности, один из крупнейших микологов современности Дэвид Хоксворт (David Hawksworth) считает, что симбиотические взаимоотношения между грибами и водорослями или цианобактериями могут иметь антагонистический, мутуалистический характер или характер комменсализма, причем с возрастом лишайника тип взаимоотношений может меняться. Различные типы симбиоза могут зависеть от количества компонентов вовлеченных в ассоциацию.

К симбиозу двух бионтов можно отнести лишайники, а также микофикобиозный паразитизм грибов, обитающих на водорослях.

Симбиоз из трех бионтов может быть образован двумя фотосинтезирующими организмами и грибом, как это наблюдается у лишайников, имеющих цефалодии (особые выросты, содержащие сине-зеленые водоросли, у видов, имеющих в качестве фотобионта зеленую водоросль), так и лишайниками, обитающими на водорослях, лишайниками, обитающими на мхах. Кроме того, такой симбиоз может быть образован двумя грибными компонентами и одним фотосинтезирующим партнером. Это характерно

для искусственных гибридов и грибов, обитающих на лишайниках. Последних называют «лихенофильными грибами», а само явление – «пара-симбиоз».

Симбиоз между четырьмя организмами встречается реже. Он может быть образован одним грибом и тремя фотосинтетиками, формирующими различные цефалодии, или двумя фотосинтетиками и двумя грибами, как это характерно для лишайников, обитающих на других лишайниках. Симбиоз четырех организмов также может быть образован тремя грибами и одним фотосинтезирующим организмом. Это можно наблюдать в случае с грибами, встречающимися на грибах, которые в свою очередь обитают на лишайниках. И, наконец, в случае искусственных гибридов можно использовать *пять и более бионтов*.

Оценка различных типов симбиоза – фундаментальная проблема в биологии и эволюции лишайников.

Безусловно, лишайники – трудный объект для изучения. Их медленный рост, трудность содержания в лабораторных условиях, особенности физиологии долго пугали исследователей. Лишь только последние десятилетия ознаменовались блестящими экспериментами, позволившими приподнять завесу загадок этих организмов.

Грибной и водорослевый компоненты слоевища лишайников

Грибной компонент (микобионт). В состав слоевища лишайника входят грибы двух отделов: аскомикота (у более 98% видов лишайников), базидиомикота, а также, по некоторым данным, представители отделов миксомикота, оомикота и зигомикота.

Гифы, составляющие тело лишайника представляют собой простые или разветвленные нити, обычно разделенные перегородками на клетки. Соседние клетки соединяются при помощи перфораций (отверстий) в клеточных стенках и цитоплазматических тяжей (плазмодесм), проходящих через них.

В строении гиф лишайника имеется ряд существенных отличий от структуры грибных гиф. В связи с переходом к жизни в более сухих, по сравнению с грибами, условиях клеточные оболочки лишайниковых гиф существенно толще. Наблюдается также сильное утолщение поперечных перегородок между клетками с одновременным утолщением самих гиф в этих местах.

У лишайников имеется ряд специальных типов гиф, отсутствующих у грибов: ищущие гифы для поиска водорослевого компонента; охватывающие гифы и двигающиеся гифы для переноса фотобионта из зоны водорослей в растущий край таллома; жировые гифы, развивающихся в местах прикрепления слоевища лишайника к субстрату.

Водорослевый компонент (фотобионт). Термин «фотобионт» появился в литературе о лишайниках сравнительно недавно. Раньше водоросли лишайникового слоевища называли фикобионтом, что в переводе с латинского означает «водорослевый житель», но после того как некоторые ученые стали относить сине-зеленые водоросли к цианобактериям, лишайнологи сочли, что более точным будет название «фотобионт», т. е. фотосинтезирующий участник симбиоза.

Абсолютное большинство лишайников содержит в качестве фотобионта сине-зеленые (*Cyanophyta*) или зеленые (*Chlorophyta*) как одноклеточные, так и нитчатые водоросли. Лишь у некоторых представителей рода веррукария (*Verrucaria*) имеются желто-зеленые (*Xanthophyta*, род *Heterococcus*) и бурые (*Phaeophyta*, род *Petroderma*) водоросли.

Предполагается, что около половины всех видов лишайников содержат в качестве фотобионта зеленую водоросль требуксия (*Trebouxia*). Распространены также трентеполия (*Trentepohlia*), хлорококкум (*Chlorococcum*), хлорелла (*Chlorella*), коккомикса (*Coccomyxa*), глеоцистис (*Gloeocystis*). Из сине-зеленых наиболее распространенной водорослью является носток (*Nostoc*). Встречаются и другие: глеокапса (*Gloeocapsa*), хроококкус (*Chroococcus*), гиелла (*Hyella*), ривулярия (*Rivularia*), сцитонема (*Scytonema*) и др.

Многие виды водорослей, входящих в талломы лишайников, могут встречаться в природе в виде свободноживущих организмов. При образовании слоевища лишайников они, как правило, сильно изменяют свой внешний облик. Нитчатые виды распадаются на отдельные клетки. Размножение происходит делением клеток и апланоспорами (полностью отсутствуют подвижные стадии). Однако в монокультуре водоросли восстанавливают свой первоначальный облик, хотя некоторые отличия все же остаются. Например, устойчивость к воздействию высоких температур (фотобионт одного из видов кладоний мог переносить нагревание до 90°C) и обезвоживанию.

Морфология и анатомия лишайников

Различают три жизненные формы слоевищ лишайников: накипную, листоватую и кустистую. Следует понимать, что четких разграничений между ними нет. Существуют переходные формы слоевищ как между накипной и листоватой (чешуйчатая), так и листоватой и кустистой.

Накипные, или корковые, лишайники имеют вид налета или корочки на субстрате произрастания. Как правило, это наиболее просто устроенные виды. Наиболее примитивный тип накипного слоевища (и вообще слоевища лишайников) – лепрозный. Лепрозные слоевища состоят из скопленных отдельных комочков – клубочков водорослей, окруженных грибными гифами. Такие комочки легко отрываются и переносятся ветром или жи-

вотными в другие места, где прикрепляются к субстрату и спустя некоторое время разрастаются в новые лепрозные слоевища.

Прикрепление накипного слоевища к субстрату происходит либо сердцевинными гифами, либо подслоевищем, которое образовано толстыми темноокрашенными гифами гриба и никогда не содержит водоросли. Темную кайму такого подслоевища часто можно наблюдать по краям накипных слоевищ.

Листоватые лишайники имеют вид листовидной пластинки, горизонтально распростертой по поверхности субстрата. За счет радиального краевого роста форма слоевищ, как правило, округлая.

Характерной особенностью листоватых слоевищ является выраженное дорсо-вентральное строение: верхняя сторона по цвету и структуре отличается от нижней.

Листоватые лишайники по-разному прикрепляются к субстрату. В роли инструмента прикрепления выступают ризоиды, ризины, гаптеры или гомф. Наиболее просто устроены ризоиды. Они представляют собой тонкие нити, состоящие из одного ряда клеток, родоначальником которых является одна клетка нижнего корового слоя. Ризоиды развиваются у представителей родов кладония (*Cladonia*), лептогиум (*Leptogium*), нефрома (*Nephroma*) и некоторых других. Несколько более сложное строение имеют ризины. В их состав кроме клеток нижнего корового слоя входят гифы сердцевины. Ризины образуются у большинства листоватых лишайников. Примером могут служить виды родов фисция (*Physcia*), пармелия (*Parmelia*).

Некоторые лишайники прикрепляются участками нижнего корового слоя. Если мест прикрепления слоевища к субстрату много, то такие участки называются гаптерами. Гаптеры могут образовываться из различных частей таллома при их соприкосновении с субстратом произрастания, мхом или другим слоевищем лишайника. Гаптеры характерны, например, для представителей родов гипогимния (*Hypogymnia*) и ксантория (*Xanthoria*). В некоторых случаях пластинчатое слоевище прикрепляется к субстрату только в своей центральной части с помощью короткой ножки. Такое образование называют гомфом. Гомф характерен для листоватых лишайников родов умбиликария (*Umbilicaria*) и дерматокарпон (*Dermatocarpon*).

В некоторых случаях нельзя четко определить тип органов прикрепления. Так, у лопастных эпигейных лишайников рода пельтигера (*Peltigera*) нижний коровой слой отсутствует, и длинные тяжи грибных гиф отходят непосредственно от сердцевины. В лихенологической литературе их называют как ризоидами (принимая точку зрения, что ризоиды – выросты из одной клетки как корового, так и сердцевинного слоев), ризоидальными тяжами, так и ризинами.

Развитие органов прикрепления позволило лишайникам «отделиться» от субстрата произрастания: между слоевищем и местом прикрепления

появилось пространство. Это способствует улучшению газообмена слоевища и позволяет лишайникам удерживать дополнительную влагу вместе с питательными веществами. В то же время лишайники стали более подверженными ударам ветра, дождя и повреждению животными.

Наличие, форма и размеры органов прикрепления лишайника широко используются при видовой идентификации образца.

Кустистые слоевища имеют вид прямостоящих или повисающих кустиков. По уровню организации - это наиболее высокоорганизованные слоевища.

Вертикальный верхушечный рост гиф позволяет кустикам изгибаться и занимать более выгодное положение относительно солнца для осуществления процесса фотосинтеза.

Кустистые лишайники разнообразны по размерам. Некоторые экземпляры древесного свисающего лишайника уснеи длиннейшей (*Usnea longissima*) достигают длины более 8 м.

Своеобразную переходную группу между листоватыми и кустистыми лишайниками представляют виды рода кладония (*Cladonia*). При образовании слоевища сначала появляется первичное чешуйчатое слоевище. У некоторых представителей оно вскоре исчезает, у других – сохраняется всю жизнь. Впоследствии на нем образуется вторичное слоевище, представляющее прямостоячие выросты, называемые подециями.

Другого рода переходной группой между листоватыми и кустистыми лишайниками являются представители, например, рода эверния (*Evernia*, рисунок 12). Эти лишайники имеют плоские лопасти дорсо-вентрального строения, но в отличие от листоватых форм в поперечном разрезе этих лопастей различают уже не четыре, а пять анатомических слоев.

Прикрепление кустистых лишайников к субстрату происходит при помощи ризоидов (кладонии) или псевдогомфа, состоящего только из гиф сердцевин (в образовании настоящего гомфа листоватых лишайников принимают участие как сердцевина, так и коровый слой).

Гомеомерные слоевища характеризуются отсутствием дифференцировки на четко выраженные водорослевый и мицелиальный слои. По всему слоевищу лишайника среди грибных гиф хаотично распределены клетки водорослей. Такой тип строения характерен для так называемых слизистых лишайников, например, для представителей родов коллема (*Collema*) и лептогиум (*Leptogium*). Наиболее часто фотобионтом гомеомерных лишайников являются сине-зеленые водоросли *Nostoc*, *Gloeocapsa* и некоторые другие, хотя встречаются представители, содержащие зеленые водоросли. В мировой лихенофлоре число слизистых лишайников не превышает 3%.

В **гетеромерном** слоевище можно выделить четко дифференцированные структуры, причем число таких структур зависит от морфологического типа слоевища. У накипных лишайников выделяют кору, или коровый слой, слой водорослей и сердцевину, или слой из грибных гиф. Такое же

строение характерно и для некоторых листоватых лишайников, например, представителей рода пельтигера (*Peltigera*).

У более сложно организованных листоватых видов появляется еще один коровой слой – нижний. У кустистых лишайников, имеющих лопастное строение (представители родов цетрария (*Cetraria*), эверния (*Evernia*), рамалина (*Ramalina*) и др.) появляется еще один водорослевый слой. У этих видов в талломе имеется уже пять слоев: верхний коровой, верхний водорослевый, сердцевина, нижний водорослевый и нижний коровой. Несколько иное анатомическое строение имеют кустистые лишайники с радиальной структурой: снаружи их лопасти покрыты коровым слоем, под ним располагается водорослевый слой, а центральная часть заполнена сердцевиной. Это наиболее высокоорганизованные лишайники. К ним относятся виды родов кладония (*Cladonia*), уснея (*Usnea*), бриория (*Bryoria*).

Коровой слой несет защитную и укрепляющую функциональную нагрузку. С одной стороны, он защищает водоросли от чрезмерного перегрева, с другой поддерживает вертикальные лопасти кустистых слоевищ. На нижнем коровом слое обычно присутствуют органы прикрепления слоевища.

Водорослевый слой выполняет функцию ассимиляции углекислоты и накопления органических веществ.

Сердцевинный слой состоит из грибных гиф. Главная его функция – подведение воздуха к водорослевым клеткам для нормального осуществления процесса фотосинтеза. В связи с этим он имеет рыхлое строение. Для обеспечения дыхания водорослей даже в дождливую погоду на поверхности гиф имеются кристаллы специфических лишайниковых веществ, препятствующих их смачиванию.

Воздух попадает в слоевища лишайников разными путями. У одних видов имеются трещинки и разрывы в коре. У других – целый ряд специальных структур. Например, у менегации продырявленной (*Menegazzia terebrata*) это перфорации (отверстия) округлой или овальной формы, равномерно распределенные по всему слоевищу. У цетрарий (*Cetraria*) имеются псевдоцифеллы, называемые также макулами. Это участки слоевища, на которых отсутствует коровой слой, а его место занимают сердцевинные гифы. Особое место занимают некоторые представители рода кладония (*Cladonia*), у которых вообще отсутствует коровой слой. Подции этих лишайников покрыты рыхло разбросанными сердцевинными гифами, и воздух, проникая между ними, может беспрепятственно достигать клеток водорослей.

Размножение лишайников

Для лишайников характерно вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение может осуществляться как простой фрагментацией слоевища, так и при помощи специализированных структур. Фрагментацией слоевища размножаются многие тундровые лишайники, например, цетрарии, которые почти никогда не образуют плодовых тел. Слоевище разламывается животными на множество мелких кусочков, которые разносятся ветром и в благоприятных условиях дают начало новому организму.

К специализированным структурам вегетативного размножения лишайников относят соредии и изидии.

Соредии представляют собой клетки водорослей, оплетенные гифами гриба. Образуются они под коровым слоем в зоне водорослей следующим образом. Клетки водорослей начинают активно делиться, рядом располагающиеся гифы гриба, усиленно ветвясь, опутывают их. Не выдерживая нарастающего давления, кора лопается, и соредии выступают наружу. Такие места их скопления называются соралами. Форма и расположение соралей – важный систематический признак.

Соредии встречаются примерно у 30 % известных видов лишайников, главным образом у высокоорганизованных форм. Образующие соредии виды крайне редко формируют плодовые тела (органы полового размножения) и наоборот, соредии редко наблюдаются у видов с плодовыми телами.

Размножение лишайников посредством соредий считается наиболее прогрессивным в связи с тем, что:

- соредии могут образовываться в неограниченном количестве;
- отделение соредий от слоевища происходит легко как при воздействии животных, так и при порывах ветра;
- благодаря небольшой массе соредии переносятся на огромные расстояния;
- при попадании соредий в благоприятные условия для развития лишайника имеются оба компонента слоевища: мико- и фотобионт.

Изидии – небольшие выросты на поверхности лишайника. Анатомическое строение изидий сходно со строением таллома в целом: клетки фотобионта окружены гифами гриба и покрыты снаружи коровым слоем. Именно покрытие изидий коровым слоем и отличает их от соредий: если последние образуются путем разрыва коры, то изидии – путем ее выпячивания. Изидии, как правило, по цвету не отличаются от слоевища. Форма и размер изидий для каждого вида постоянны, поэтому эти признаки учитываются в таксономии лишайников.

Функциональное назначение изидий не столь однозначно, как соредий. Изидии нелегко отделяются от таллома: отломать их могут животные, но не порывы ветра или осадки. Помимо размножения изидии принимают участие в газообмене, увеличивая общую площадь слоевища.

Бесполое размножение микобионта осуществляется конидиями, пикноконидиями и стилоспорами.

Пикноконидии развиваются в особых вместилищах – пикнидиях и представляют собой мелкие одноклеточные образования. Пикнидии развиваются как правило у листоватых и кустистых лишайников, у накипных встречаются крайне редко. У пармелий (*Parmelia*) и гипогимний (*Hypogymnia*), например, они разбросаны по всей поверхности слоевища, у цетрарий (*Cetraria*) развиваются на верхушках ресничек слоевища, у некоторых кладоний (*Cladonia*) – на кончиках подоцветов. Кроме одноклеточных пикноконидий в пикнидиях иногда могут развиваться крупные многоклеточные споры, называемые стилоспорами. Стилоспоры встречаются гораздо реже, чем пикноконидии.

По мнению некоторых специалистов, пикноконидии – это мужские половые клетки, однако, поскольку их слияния с женскими клетками до сих пор еще никто не наблюдал, этот вопрос остается открытым. Зато доказано, что из пикноконидии может развиваться новое лишайниковое слоевище.

Конидии у лишайников развиваются экзогенно на конидиеносцах, однако они были обнаружены у немногих видов, например, у некоторых представителей рода калоплака (*Caloplaca decipiens*, *C. citrina* – калоплака обманчивая, калоплака лимонно-желтая). Чаще конидии образуют изолированные микобионты на искусственных средах.

Редкое образование конидий у лишайников, по-видимому, связано с утратой ими биологического значения. Если у быстро развивающихся и недолговечных грибов образование конидий – это быстрая форма размножения в течение одного вегетационного периода, то у лишайников с их многолетними слоевищами и плодовыми телами этот сезонный способ размножения излишен.

Как и в случае с пикноконидиями, до сих пор не ясно, являются ли стилоспоры и конидии спорами бесполого размножения лишайников. Вероятно, у гриба лишайников в связи с особенностями жизни в симбиозе с водорослями происходит утрата способа размножения с помощью спор, образованных бесполом путем, столь характерного для свободноживущих грибов. И хотя микобионт образует эти бесполое спороношения, роль их в размножении лишайников, по-видимому, невелика.

При половом размножении лишайников формируются спороношения в виде плодовых тел: апотециев и перитециев. У подавляющего большинства лишайников, представляющих основную эволюционную линию, споры развиваются в сумках. Микобионтом этих видов являются аскомицеты.

Самостоятельную эволюционную линию представляют лишайники, в состав которых входят грибы отдела базидиомикота. Базидиальные лишайники преимущественно тропические организмы, по своему строению

напоминающие трутовые и агарикоидные грибы. На нижней стороне слоевищ находится плодущий слой, состоящий из базидий и парафиз.

Половой процесс и развитие плодовых тел у лишайников, особенно базидиальных, изучены недостаточно. Эти процессы имеют много общих черт с аналогичными процессами у свободноживущих грибов, хотя и отличаются целым рядом особенностей. Было замечено, что развитие плодового тела у представителей различных семейств лишайников протекает неодинаково и изменяется от семейства к семейству. На основе характера онтогенеза плодовых тел сумчатые лишайники делят на группы: асколокулярные и аскогимениальные.

У асколокулярных лишайников образование плодового тела начинается с закладки особой ткани – стромы. В строме, в свою очередь, закладывается архикарп – женский половой орган лишайника, и локулы – камеры, в которых формируются сумки со спорами.

Подавляющее число лишайников относят к группе аскогимениальных. Закладка архикарпа у них происходит среди вегетативных гиф сердцевинного слоя. В плодовом теле образуется настоящий гимениальный слой, состоящий из сумок и парафиз.

Архикарп состоит из толстой спирально закрученной 10 – 12-клеточной гифы – аскогона и отходящей от нее тонкой гифы, выходящей на поверхность лишайника, – трихогины.

Вопрос оплодотворения архикарпа остается открытым. Некоторые лишенологи считают, что оплодотворение происходит пикноконидиями, поскольку было замечено, что они прилипают к верхушке трихогины, теряют свое цитоплазматическое содержимое, и на вершине трихогины остается лишь их пустая оболочка. Однако нет цитологических данных, которые бы свидетельствовали о проникновении содержимого пикноконидии в трихогину.

Считается, что для лишайников характерна редукция, утрата процесса оплодотворения. Возможно, что во многих случаях процесса оплодотворения вовсе не происходит и плодовое тело формируется из неоплодотворенного аскогона. Причем, только у слизистых лишайников рода коллема (*Collema*) развитие плодового тела происходит из одного архикарпа; у большинства видов плодовое тело развивается из многих архикарпов и окружающих их гиф.

Сумки развиваются из аскогенных гиф, которые, в свою очередь, формируются из нижней части архикарпа – аскогона.

Плодовое тело формируется на верхней (крайне редко на нижней) поверхности слоевища. Процесс формирования плодового тела очень медленный и может длиться 4 – 10 лет.

Большинство лишайников имеют открытые плодовые тела – апотеции. Они формируются на верхней поверхности накипного или листоватого слоевища, а также на концах лопастей кустистых слоевищ. Лишь у не-

большого числа видов, например, представителей рода нефрома (*Nephroma*) апотеции образуются на нижней стороне таллома. Обычно плодовые тела плотно прирастают к поверхности слоевища, но у некоторых видов могут возвышаться над ней на ножке, как, например, у представителей семейств *Caliciaceae*, *Coniocybaceae* и некоторых других. Апотеции могут располагаться на поверхности слоевища лишайника разбросанно (по одиночке) или скученно, группой. В последнем случае нередко края апотециев деформируются от взаимного давления.

Размер, расположение, цвет и форма апотециев у каждого вида постоянны и широко используются при определении лишайников.

Апотеций состоит из гимениального слоя, в состав которого входят сумки и парафизы, а также грибного валика, окружающего плодовое тело. Парафизы несколько превосходят по длине сумки и свободным краем образуют верхний защищающий надгимениальный слой – эпитеций. Под гимением располагается гипотеций – слой, в котором происходит закладка сумок и парафиз. Гипотеций состоит из переплетенных грибных гиф и отделяет гимений от водорослевого слоя.

По анатомическому строению различают леканоровые, лецидеевые и биаторовые апотеции.

Диск леканоровых апотециев окружен слоевищным краем, который имеет схожий со слоевищем цвет (часто отличающийся от цвета гимения) и анатомическое строение.

Лецидеевые апотеции обычно черные и твердые, но могут быть и других цветов. От леканоровых их отличает отсутствие слоевищного края. Край этих апотециев носит название собственного. Собственный край никогда не содержит водорослей и состоит из гиф, которые образуют валик, называемый эксципулом.

Биаторовые апотеции по внешнему виду похожи на лецидеевые, но они мягче по консистенции и, как правило, светлее окрашены. Они также имеют собственный край, образованный эксципулом.

В название типов апотециев были положены названия трех родов лишайников – леканора (*Lecanora*), лецидея (*Lecidea*) и биатора (*Biatora*). Однако иногда виды даже этих родов бывает идентифицировать крайне трудно. Связано это, в первую очередь, с онтогенезом апотециев. Например, у вида леканора смешанная (*Lecanora symmicta*) апотеции имеют строго леканоровый тип только на стадии формирования. Поэтому в разное время этот вид имел названия и лецидея смешанная, и биатора смешанная.

Следует отметить, что лишайники с морфологически идентичными апотециями часто относятся не только к разным родам, но и к разным семействам. На рисунке 30 представлены лишайники из различных семейств, имеющие черные лецидеевые апотеции.

Вышеописанные типы апотециев имеют строго округлую форму. Однако существуют лишайники с вытянутыми апотециями. В современной

литературе плодовые тела такого типа называются лиреллиформными (рисунк 31). Они характерны для лишайников родов графис (*Graphis*), опергафа (*Opegrapha*) и некоторых других.

В отличие от аскогимениальных лишайников, имеющих настоящие апотеции, у асколокулярных лишайников (представителей класса *Arthoniomycetes* – артониомицеты) открытые плодовые тела называются апотециевидными аскомами.

Перитеции – закрытые плодовые тела кувшиновидной формы с выводным отверстием в верхней части, служащим для распространения спор.

Внутреннюю часть перитеция составляют сумки со спорами и парафизы, образующие гимениальный слой. Его, в свою очередь, окружает оболочка, состоящая из гиф – эксципул. Иногда эксципул снаружи покрыт еще одной оболочкой – покрывальцем. Ближе к устью с внутренней стороны перитеция развиваются особые образования – перифизы для защиты внутреннего содержимого плодового тела от воздействий внешней среды.

Часто перитеции полностью погружены в слоевище лишайника и выступают лишь верхушками, вследствие чего слабо заметны на поверхности таллома. Это характерно для многих видов, например, представителей рода дерматокарпон (*Dermatocarpon*). У других лишайников перитеции хорошо заметны.

Сумки лишайников могут быть разнообразной формы. В них образуется от 1 до 200, но чаще 8 спор. В зависимости от строения, сумки подразделяют на прототуникатные, унитуникатные и битуникатные (по строению они соответствуют таковым у свободноживущих грибов).

Споры лишайников одно-, двух- или многоклеточные, высвобождаются из сумки активно, за исключением представителей порядков калициевых (*Caliciales*) и лихиновых (*Lichinales*), сумки которых прототуникатны. Споры, в которых кроме поперечных перегородок образуются еще и продольные, называются муральными.

Считается, что после процесса споруляции (выхода спор) пустая сумка распадается и на ее месте вырастает новая. Плодовые тела, таким образом, многолетние.

Для развития слоевища из споры необходим ряд условий. Во-первых, это благоприятная влажность для ее прорастания, и, во-вторых, наличие необходимых водорослей для формирования фотобионта. Мицелий, проросший из споры и не встретивший подходящую водоросль, быстро погибает. Для поиска фотобионта имеются специальные ищущие гифы. Воздействуя на обнаруженные клетки водорослей, гриб заставляет их делиться. Так начинается развитие нового слоевища.

Фотобионт размножается вегетативным делением клеток либо при помощи неподвижных спор (апланоспор).

Классификация лишайников по видам субстрата произрастания

По отношению к субстрату лишайники подразделяют на эпифиты – произрастающие на коре живых деревьев и кустарников, эпилиты – на каменных субстратах, эпигеи – на почве, эпиксилы – на обработанной или гниющей древесине.

Выделяют также эпибриофитные лишайники – виды, обитающие на дерновинках мхов, эндолитные виды – лишайники, проникающие и обитающие внутри каменных субстратов, эндофлеодные лишайники – растущие внутри древесного субстрата, а также гидрофиты – виды, произрастающие под водой (в Беларуси – *Leptogium rivulare*).

Известно также около 600 видов эпифильных лишайников, обитающих на поверхности листьев растений тропического дождевого леса. При этом на одном листе размером с ладонь можно обнаружить до 48 видов таких лишайников (амазонская часть Эквадора) или до 82 видов (Коста-Рика) одновременно. Такому «сожителству» способствует «фрагментация экологических ниш». Так как длительность существования эпифильных видов ограничивается продолжительностью жизни отдельного листа или дерева в целом, то биоразнообразие в данном биоценозе находится под влиянием его пространственно-временной динамики.

Известны также паразитические лишайники.

Систематика лишайников

Таксономия лишайников, пожалуй, самая сложная часть лихенологии как науки. В середине XX века ученые выделяли лишайники в самостоятельный отдел *Lichenophyta*. В 1980-е годы лихенологи включили лишайники в систему грибов. Таким образом, в настоящее время среди грибов выделяют лихенизированные (lichenized), или, что является наиболее правильным, лишайниково-образующие (lichen-forming) грибы (по некоторым данным около 21% всех известных грибных организмов) и нелихенизированные. Лишайниково-образующие грибы входят в одни таксоны с «обычными» грибами: в различные роды, семейства, порядки и классы отделов аскомицота и базидиомицота.

В настоящее время над системой аскомицетов работает множество микологов и лихенологов. Результатом их работы является классификация родов и таксонов высшего уровня, публикуемая в журналах «Systema Ascomycetum» и «Myconet» под редакцией О.Е. Эриксона (Eriksson). Первый номер «Myconet» вышел в декабре 1997 года. В связи с периодическими изменениями положения многих таксонов журнал выпускается ежегодно. В настоящей работе систематика приводится согласно 12-му номеру

«Myconet» от 27.02.2006 с последней версией примечаний, датируемой 05.06.2007.

Система лишайников на видовом уровне также постоянно претерпевает изменения. Вся номенклатура лишайников приводится согласно последним сводкам лишайников Норвегии и Швеции (Santesson), Канады и США (Esslinger).

Отдел аскомикота включает в себя три подотдела: тафриномикотина (*Taphrinomycotina*), сахаромикотина (*Saccharomycotina*) и пециомикотина (*Pezizomycotina*), к которому и относят все известные лишайниково-образующие грибы.

Подотдел *Pezizomycotina* включает десять классов грибов:

- Артониомицеты (*Arthoniomycetes*);
 - Дотидеомицеты (*Dothideomycetes*);
 - Эвроциомицеты (*Eurotiomycetes*);
 - Лабульбениомицеты (*Laboulbeniomycetes*);
 - Леканоромицеты (*Lecanoromycetes*);
 - Леоциомицеты (*Leotiomycetes*);
 - Лихиномицеты (*Lichinomycetes*);
 - Орбилиомицеты (*Orbiliomycetes*);
 - Пециомицеты (*Pezizomycetes*);
 - Сордариомицеты (*Sordariomycetes*).
- а также порядки, семейства и роды с неопределенным систематическим положением.

К классу **артониомицеты** относят один порядок (*Arthoniales*), объединяющий 46 родов¹ асколокулярных грибов и лишайников с битуникатными сумками. К распространенным на территории Беларуси лишайникам можно отнести артонию лучистую (*Arthonia radiata*) и опеграфу рыжеватую (*Opegrapha rufescens*).

Класс **дотидеомицеты** включает в себя огромное количество грибов (около 740 родов), из которых только небольшая часть лишайниково-образующие. Представителем является артопирения точковидная (*Arthopyrenia punctiformis*).

Современный класс **эвроциомицеты** объединяет два подкласса (ранее самостоятельных класса): хетотириомицеты (*Chaetothyriomycetidae*) и собственно эвроциомицеты (*Eurotiomycetidae*). Из всех представителей только около половины являются лишайниково-образующими, в абсолютном большинстве относящиеся к двум порядкам хетотириомицетов: пиренуловые (*Pyrenulales*) и веррукариевые (*Verrucariales*). В качестве представителей можно отметить пиренулу блестящую (*Pyrenula nitida*) и веррукарию стенную (*Verrucaria muralis*).

¹ здесь и далее: характеристика таксонов дается на уровне мировой флоры. Представители указываются только из белорусской флоры.

К классу лабульбениомицетов относят около 140 родов нелихенизированных грибов.

Класс леканоромицеты включает большую часть всех лишайниково-образующих грибов. К нему относят 9 порядков.

Небольшой порядок акароспоровые (*Acarosporales*) включает 7 родов, наиболее распространенным из которых на территории Беларуси является род акароспора (*Acarospora*), представитель – эпилитный лишайник акароспора буроватая (*Acarospora fuscata*).

К порядку агириевые (*Agyriales*) относят 17 родов. В качестве представителя можно отметить ксилографу параллельную (*Xylographa parallella*).

К порядку гиалектовые (*Gyalectales*) относят 9 родов лишайниково-образующих грибов. Представитель – гиалекта стволовая (*Gyalecta truncigena*).

Обширный порядок остроповые (*Ostropales*) включает 96 родов грибов. Типичным представителем лишайников этого порядка является графис начертанный (*Graphis scripta*).

К порядку пертузариевые (*Pertusariales*) относят 12 родов исключительно лишайниково-образующих грибов. Представителями являются икмадофила пустошная (*Icmadophila ericetorum*), пертузария горькая (*Pertusaria amara*), охролеchia овернская (*Ochrolechia parella*).

Из 7 родов порядка трихотелиевые (*Trichotheliales*) на территории Республики Беларусь встречается только один вид лишайников – трихотелиум медно-красный (*Trichothelium aeneum*).

Порядок леканоровые (*Lecanorales*), объединяющий лишайники 29 семейств и более 300 родов, по праву может считаться самым крупным порядком, включающим лишайниково-образующие грибы. Среди наиболее значимых в лишайнофлоре Беларуси семейств можно перечислить следующие.

Семейство калициевые (*Caliciaceae*) объединяет аскогимениальные лишайники с прототуникатными сумками. Плодовые тела приподняты на ножках над поверхностью слоевища. Наиболее распространенным представителем является калициум зеленый (*Calicium viride*).

Многочисленные виды рода кладония (*Cladonia*) из семейства кладониевых (*Cladoniaceae*) образуют сплошной напочвенный покров в сосновых лесах на песчаных почвах. Наиболее распространены кладонии лесная, вильчатая, грациозная, оленья (*C. arbuscula*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. rangiferina*) и многие другие (в Беларуси более 50 видов).

Многие представители семейства леканоровые (*Lecanoraceae*) являются очень устойчивыми лишайниками к изменениям окружающей среды и, как следствие, широко представленными во флоре городов: канделяриелла желточно-желтая (*Candelariella vitellina*), леканора конизоидная

(*Lecanora conizaeoides*), лециделла эуфоровая (*Lecidella euphorea*), сколициоспорум хлорококковый (*Scoliciosporum chlorococcum*) и многие другие.

Семейство лецидеевые (*Lecideaceae*) включает 9 родов, в том числе широко распространенный род лецидея (*Lecidea*). В последнее время положение многих представителей этого рода было пересмотрено, в результате чего более полутысячи ранее входивших в него видов теперь относятся к другим родам и семействам. Сегодня к роду лецидея относят исключительно накипные эпилитные лишайники. Также к семейству лецидеевые принадлежит чешуйчатый лишайник гипоценомице ступенчатый (*Hypocenomyce scalaris*).

Семейство пармелиевые (*Parmeliaceae*) объединяет 89 родов как широко распространенных, так и редких лишайников. К типичным видам можно отнести эвернию сливовую (*Evernia prunastri*), гипогимнию вздутую (*Hypogymnia physodes*), пармелию бороздчатую (*Parmelia sulcata*) и многие другие виды. В то же время все представители родов уснея (*Usnea*), бриория (*Bryoria*), цетрелия (*Cetrelia*) и некоторых других являются исключительно редкими на территории Беларуси, многие из них включены в 3-е издание Красной книги.

Семейство фисциевые (*Physciaceae*) также широко представлено во флоре Беларуси. К нему относят 34 рода лишайников. Характерными представителями являются амандинея точечная (*Amandinea punctata*), анаптихия реснитчатая (*Anaptychia ciliacris*), фисция звездчатая (*Physcia stellaris*), феофисция округлая (*Phaeophyscia orbicularis*) и многие другие. Многие виды данного семейства являются доминантами лишеносообществ городов.

Семейство рамалиновые (*Ramalinaceae*) в настоящее время включает в себя ранее независимое семейство бацидиевые (*Bacidiaceae*) и объединяет в общей сложности 36 родов. Представителем является рамалина ясенева (*Ramalina fraxinea*).

Порядок пельтигеровые (*Peltigerales*) включает в себя преимущественно широколопастные листоватые лишайники. Распространенными представителями являются пельтигера двупальчатая (*Peltigera didactyla*) и пельтигера собачья (*Peltigera canina*). Остальные виды этого порядка являются более редкими, многие включены в 3-е издание Красной книги Республики Беларусь. К этому же порядку относятся лишайники рода лобария (*Lobaria*). Все представители этого рода приурочены к старовозрастным насаждениям и являются охраняемыми в большинстве стран Западной и Восточной Европы. В Республике Беларусь отмечены два вида: лобария легочная (*Lobaria pulmonaria*) и ямчатая (*L. scrobiculata*). Последняя, вероятно, уже исчезла из лишенофлоры республики.

Порядок телосхистовые (*Teloschistales*) объединяет 16 родов широко распространенных лишайников. Типичным представителем является ксантория настенная (*Xanthoria parietina*), встречающаяся по всему земному

шару. Так же распространенными являются ксантория многоплодная (*Xanthoria polycarpa*) и многочисленные виды рода калоплака (по некоторым данным в мировой флоре около 1000 видов), типичные из которых – калоплаки лимонно-желтая (*Caloplaca citrina*), обманчивая (*C. decipiens*), огненная (*C. pyracea*) и др.

К классу **леоцимицеты** относят более 500 родов нелихенизированных грибов.

Класс **лихиномицеты** включает 53 рода лишайниково-образующих грибов. В Республике Беларусь не представлен.

Классы **орбилиомицеты**, **пециомицеты** и **сордариомицеты** объединяют только нелихенизированные грибы.

Также имеется 4 порядка, 26 семейств и 123 рода с **неопределенным систематическим положением**. К ним относятся многие лишайники, произрастающие на территории Беларуси: например, беомицес рыжий (*Vaeomyces rufus*) из семейства беомицесовые (*Vaeomycetaceae*), хенотека ржавая (*Chaenotheca ferruginea*) из семейства кониоцибевые (*Coniocybaceae*), телокарпон Лаурера (*Thelocarpon laureri*) из семейства телокарповые (*Thelocarpaceae*).

Виды лишайников, занесенные в Красную книгу Республики Беларусь

В третьем издании Красной книги Республики Беларусь (2005 г.) занесено 24 вида лишайников.

К первой категории, объединяющей виды, находящиеся на грани исчезновения, относят кладонию дернистую (*Cladonia caespitica*), кладонию крупнолистную (*C. macrophylla*), пунктелию грубоватую (*Punctelia subrudecta*), умбиликарию обугленную (*Umbilicaria deusta*).

Ко второй категории (исчезающие виды) – кладонию стройную (*Cladonia amaurocraea*), цибебе тонкий (*Cybebe gracilentia* = *Chaenotheca gracilentia*), лептогиум лишайниковый (*Leptogium lichenoides*), лептогиум тонкий (*L. subtile*), пельтигеру горизонтальную (*Peltigera horizontalis*), пельтигеру пупырчатую (*P. aphthosa*), пельтигеру чешуеносную (*P. lepidophora*), уснею ороговевшую (*Usnea ceratina*).

К третьей категории (уязвимые виды) – калициум усыпанный (*Calicium adspersum*), цетрелию цетрариевидную (*Cetrelia cetrarioides* incl. *C. olivetorum*), хенотеку зеленоватую (*Chaenotheca chlorella*), эвернию распростертую (*Evernia divaricata*), гипотрахину отогнутую (*Hypotrachyna revoluta*), лобарию легочную (*Lobaria pulmonaria*), пармелиопсис темный (*Parmeliopsis hyperopta*), пармотрему паклевидную (*Parmotrema stippeum*), рамалину длинноволосатую (*Ramalina thrausta*), уснею цветущую (*Usnea florida*).

К четвертой (потенциально уязвимые) – менегацию продырявленную (*Menegazzia terebrata*), меланелию соредиозную (*Melanelia sorediata*).

Кроме этого 12 видов лишайников включены в «черный список» как виды, вероятно исчезнувшие с территории Беларуси. Это лобария ямчатая (*Lobaria scrobiculata*), нефрома арктическая (*Nephroma arcticum*), завернутая (*N. resupinatum*), красивая (*N. bellum*), ровная (*N. parile*), уснея складчатая (*Usnea plicata*), пельтигера беложилковая (*Peltigera leucophlebia*) (A1) и уснея ямчатая (*Usnea cavernosa*), вульпицида можжевельниковая (*Vulpicida juniperinus*), билоссомы волосистая (*Bylossoma subdiscordans*), гетеродермия видная (*Heterodermia speciosa*), рамалина китайская (*Ramalina sinensis*) (A2).

30 видов лишайников включены в Красную книгу как нуждающиеся в профилактической охране.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Общая характеристика отдела *Basidiomycota*

Отдел базидиомицетовые грибы (*Basidiomycota*) насчитывает более 30 000 видов, которые характеризуются наличием вегетативного тела в виде многоклеточного мицелия (гаплоидного первичного и дикариотического вторичного) и полового спороношения в виде базидиоспор.

Монадные стадии отсутствуют. Основные компоненты многослойной клеточной стенки – хитин и глюканы. Септы между клетками простые (с простой порой) или долиповые (с бочковидным расширением вокруг поры).

У базидиальных грибов встречается вегетативное, собственно бесполое и половое размножение. Вегетативное размножение осуществляется с помощью неспециализированных участков мицелия либо особых спор образующихся на дикариотическом мицелии (эцидиоспоры, оидиоспоры, уредоспоры и т. д.). Собственно бесполое размножение встречается достаточно редко и представлено конидиальным спороношением.

Половых органов у базидиальных грибов не образуется. Половой процесс, в основном, осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор (соматогамия). Встречается половой процесс в виде слияния базидиоспор или продуктов их почкования (*Tilletia*), слияния гаплоидных клеток базидии без образования базидиоспор (*Ustilago*), половой процесс в виде сперматизации (*Puccinia*).

У гомоталлических видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталлических, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков: «+» и «-». При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары – дикарионы, которые затем синхронно делятся. Такой дикариотический мицелий может существовать длительное время.

При синхронном делении пары ядер дикариона одновременно начинает формироваться пружка в виде небольшого бокового выроста (рисунок 23, А-В), причем оси деления ядер лежат на одном уровне и вдоль клетки. В результате деления в клетке образуются четыре ядра. Сама клетка также делится перегородкой, разделяющей одну пару ядер: одно ядро оказывается в верхней (апикальной) клетке, другое – в нижней клетке (клетке-ножке) (рисунок 23, Г). Из оставшейся пары ядер одно остается в верхней клетке, а второе попадает в боковой вы-

рост – пряжку, еще не отделенную перегородкой.

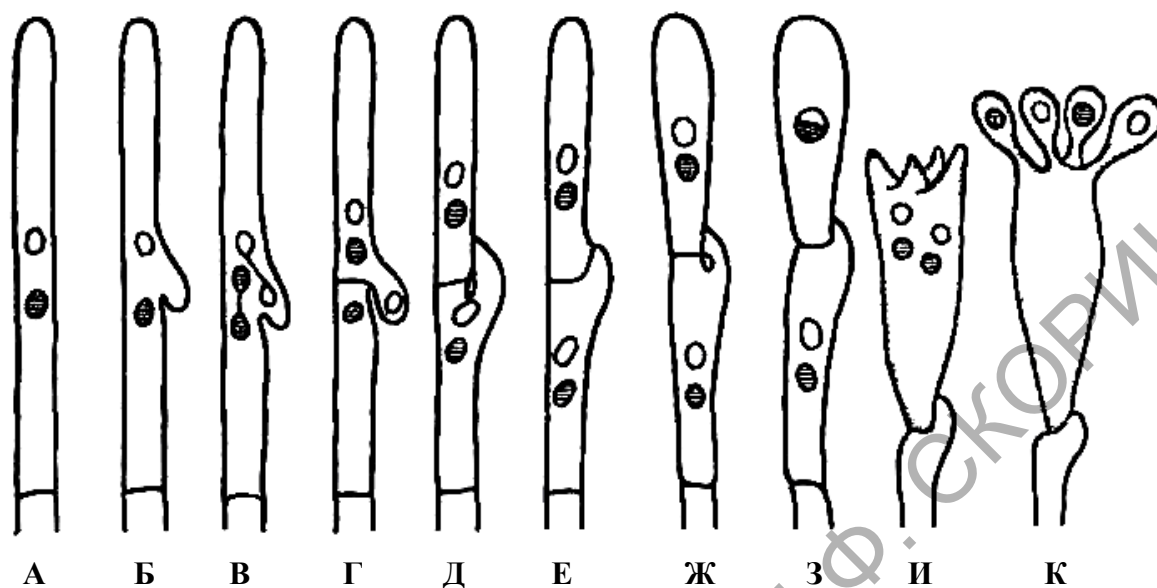


Рисунок 23 – Схема развития базидии (объяснение буквенных обозначений в тексте), [7]

В дальнейшем пряжка отделяется перегородкой и от апикальной клетки, а вершина ее, загибаясь книзу, прирастает к клетке-ножке. Между ними образуется отверстие, через которое ядро из пряжки переходит в клетку-ножку, восстанавливая ее двухъядерность (рисунок 23, Д-Ж). Благодаря этому клетка-ножка способна к дальнейшему функционированию: она может развивать дикариотичный мицелий и базидии. В верхней клетке также остается одна пара несестринских ядер. В дальнейшем она способна образовать базидию, при этом ядра сливаются (рисунок 23, Ж-З), и диплоидное ядро редукционно делится. Сама клетка обычно вытягивается, на ее вершине формируются выросты – стеригмы, которые, вздуваясь на конце, развиваются в базидиоспоры (рисунок 23, И). В каждую базидиоспору через узкий просвет стеригмы проникает по одному ядру (рисунок 23, К). При созревании базидиоспоры отбрасываются со стеригмы на небольшое расстояние.

По своему развитию базидия напоминает сумку и гомологична ей. Схема нарастания дикариотичного мицелия и развития базидии происходит с образованием пряжки, которая также гомологична структуре аскомикотовых грибов – крючку.

Выделяют два типа базидий: холобазидии (одноклеточные) и фрагмобазидии (разделенные септами – продольными или попереч-

ными). Ранее выделяемый тип гетеробазидия в настоящий момент рассматривается как одна из форм фрагмобазидии (рисунок 24).

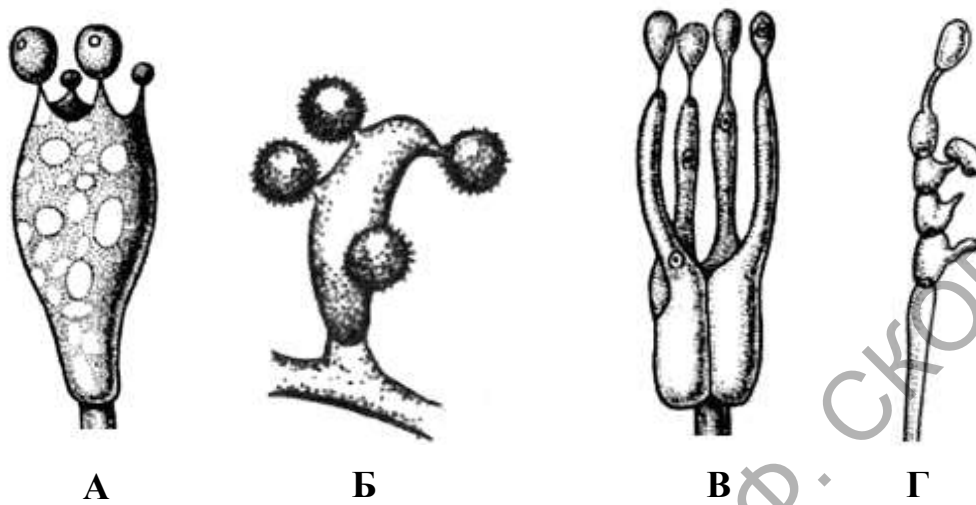


Рисунок 24 – Типы базидий: А,Б – холобазидии; В,Г – фрагмобазидии

Холобазидии – одноклеточные базидии, чаще цилиндрической, булавовидной, овальной или неправильной формы. При этом если базидиоспоры располагаются на одном уровне, базидия является акроспоровой (характерна для грибов с активным отбрасыванием базидиоспор (рисунок 24, А)), а если на разных уровнях, беспорядочно – плевроспоровой (у грибов с пассивным распространением базидиоспор (рисунок 24, Б)).

Фрагмобазидия – базидия, разделенная поперечными перегородками на две или четыре клетки, на которых формируются базидиоспоры. Их структура разнообразна и специфична для таксонов.

У большинства базидиомикотовых базидии образуются на плодовых телах, сложенных из дикариотичного мицелия или внутри них. Реже они могут возникать прямо на мицелии или на особых покоящихся стадиях (телиоспорах или телейстоспорах).

Таким образом, в цикле развития базидиальных грибов наблюдается чередование гаплоидной, дикарионтической и диплоидной ядерных фаз. В отличие от сумчатых грибов, преобладает дикарионтическая фаза: вторичный мицелий, плодовые тела (рисунок 25); гаплоидная фаза короткая: базидиоспоры и первичный мицелий, выросший из них; диплоидная фаза представлена молодой базидией (базидиолой).

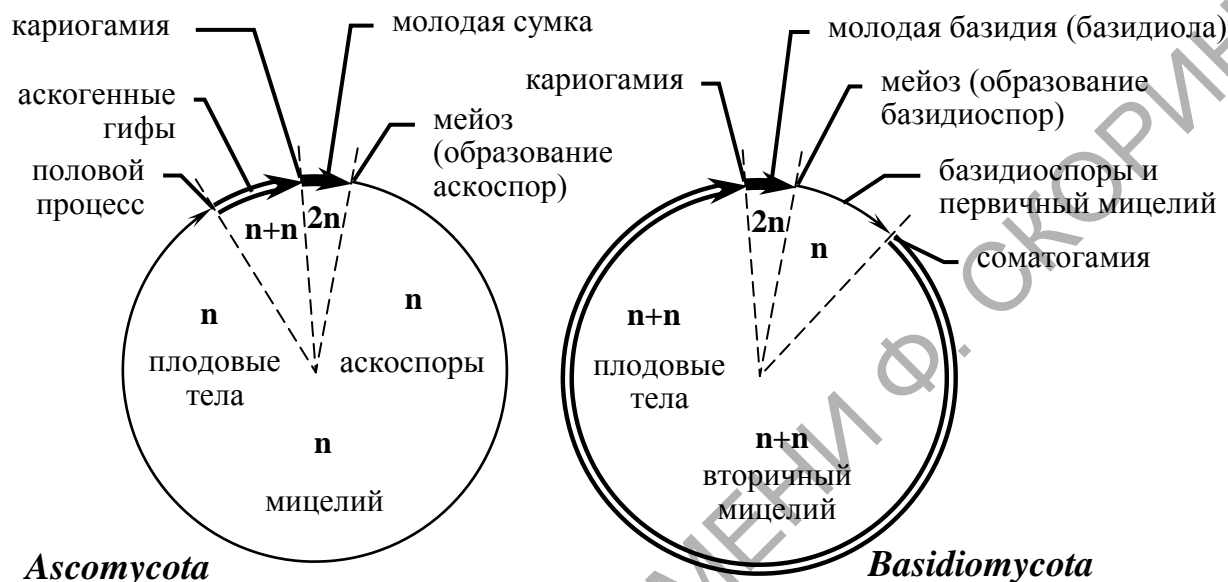


Рисунок 25 – Соотношение длительности ядерных фаз в жизненном цикле сумчатых и базидиальных грибов

Плодовые тела базидиальных грибов различны по форме и консистенции. Они бывают распростерты по субстрату – ресупинатные (паутинистые, рыхлые, плотно-войлочные, кожистые, в форме пленок, корочек), прямостоячие (палочковидные и коралловидные), копытообразные или состоящие из шляпки и ножки. У ряда видов плодовые тела отличаются своеобразным строением и иногда причудливой формой (гастеромицеты).

Спороносный слой плодового тела (гимений) у более примитивных видов располагается на верхней, а у более высокоорганизованных видов – на нижней стороне плодового тела (нижняя поверхность шляпки). Гимений базидиальных грибов состоит из базидии с базидиоспорами, базидиол (молодые или недоразвитые базидии) и стерильных клеток (парафиз), отделяющих базидии друг от друга и предохраняющих базидиоспоры от слипания. У некоторых видов в гимении имеются цистиды – крупные клетки, возвышающиеся над гимениальным слоем. Они защищают гимениальный слой и особенно базидии от давления сверху. Форма цистид для многих видов посто-

янна и часто служит систематическим признаком.

Поверхность плодового тела, несущая гимений, называется гименофором. У низших представителей он гладкий, у более высокоорганизованных имеет форму зубцов, складок, трубочек, пластинок.

В закрытых плодовых телах правильный гимений часто не образуется – на его месте формируется особая спороносная «ткань» (глеба), а базидии имеют разнообразную форму и разное расположение спор.

Гименофор базидиальных грибов может быть различно окрашен, что зависит в основном от цвета зрелых базидиоспор (от бесцветных, бледно-желтых и розовых до темно-фиолетовых и черных).

Большинство базидиальных грибов являются сапротрофами, микоризообразователями. Виды, ведущие паразитический образ жизни, встречаются реже, однако причиняют огромный вред сельскому и лесному хозяйству.

Отдел Basidiomycota по наличию плодовых тел, строению и образованию базидии, способностью спор к почкованию, строению септ принято делить на три класса:

1) **класс** базидиомицеты (*Basidiomycetes*) характеризуется наличием плодовых тел, всегда дифференцированных на стерильную и фертильную части. Базидии одноклеточные или септированные, развиваются на гимении или в глебе. Базидиоспоры не почкуются, а сразу прорастают в первичный гаплоидный мицелий. Половой процесс – соматогамия. Септы долипоровые с пареносомой (поровым мембранным колпачком);

2) **класс** телиомицеты (*Teliomycetes*), или ржавчинные грибы (*Uredinomycetes*). Плодовые тела отсутствуют. Базидия многоклеточная (фрагмобазидия), образуется из телейтоспоры. Базидиоспоры всегда прорастают гаплоидной гифой. Половой процесс протекает в виде сперматизации. Септы простые с открытой порой;

3) **класс** устомицеты (*Ustomycetes*) или головневые грибы (*Ustilaginomycetes*). Плодовые тела отсутствуют. Базидии (чаще разделенная перегородками фрагмобазидия, реже – одноклеточная) развиваются из толстостенной клетки – телиоспоры. Половой процесс протекает в виде копуляции гаплоидных клеток базидии, самих базидиоспор или продуктов их почкования. Септы простые, закрыты мелкими вакуолями.

Принципы систематики класса базидиомицеты (*Basidiomycetes*)

Класс базидиомицеты (*Basidiomycetes*) включает большинство базидиальных грибов. Плодовые тела (карпофоры) закладываются на мицелии в виде зачатков (примордиев).

Систематика класса базидиомицеты является морфологической и построена на основании фенотипических признаков и цитологических признаков, основные из них: строение и способ образования базидии, тип и консистенция плодового тела, строение гимения, тип гименофора, наличие перфораций в парентосоме, наличие или отсутствие пряжки на дикарионтичном мицелии, орнаментация оболочки споры и ее химический состав.

В зависимости от сочетания перечисленных признаков выделяется до 14 порядков, которые объединяются в четыре несистематические морфологические группы:

– афилофороидные гименомицеты, включают порядки полипоральные (*Polyporales*), кантареллальные, или лисичковые (*Cantarellales*), телефоральные (*Telephorales*), гименохетальные (*Hymenochaetales*) и фистулиновые (*Fistulinales*);

– агарикоидные гименомицеты объединяют болетальные (*Boletales*), агарикальные (*Agaricales*) и руссулальные, или сыроежковые (*Russulales*);

– гастеромицеты: дождевиковые (*Lycoperdales*), ложнодождевиковые (*Sclerodermatales*), нидуллариальные, или гнездовковые (*Nidulariales*) и фаллальные, или веселковые (*Phallales*);

– фрагмобазидиомицеты со студенистыми плодовыми телами (ранее выделялись в таксон под названием гетеробазидиомицеты), которые объединяют порядки аурикулальные (*Auricullales*) и тремеллальные, или дрожалковые (*Tremellales*).

Необходимо отметить, что такое деление не в полной мере соответствует системе родственных отношений внутри класса, а больше отражает их морфологическую схожесть, сложившуюся конвергентно. Зачастую цитогенетический анализ постулирует значительно меньшее родство внутри перечисленных групп, чем между порядками разных морфологических групп. Так, компактную группу порядков формируют *Agaricales* (из агарикоидных гименомицетов), *Nidulariales*, *Lycoperdales* (порядки из группы гастеромицетов) и *Fistulinales* (из афилофороидных гименомицетов). Близкое родство имеет место между *Boletales* (агарикоидные гименомицеты) и *Scleroderma-*

tales (гастеромицеты). Одну филогенетически связанную группу составляют такие морфологически несхожие порядки, как *Cantharellales*, *Hymenochaetales* (афилофоровые гименомицеты) и *Phallales* (гастеромицеты). Обособленную позицию среди агарикоидных гименомицетов занимает порядок *Russulales*. В процессе эволюции наиболее удалились от других базидиомицетов порядки *Auriculariales* и *Tremellales*.

Гименомицеты и гастеромицеты

Афилофороидные и агарикоидные гименомицеты наиболее многочисленными группами по числу видов среди базидиальных грибов (более 12 000 видов, в Беларуси – свыше 1 200 видов) и наиболее известные. Их главная особенность – формирование базидий в составе гимениального слоя, расположенного на поверхности плодового тела различной формы и консистенции. Гименофор очень разнообразен; он может быть гладким, шиповатым, складчатым, трубчатым или пластинчатым.

Плодовое тело гименомицетов формируется по гимнокарпному или гемиангиокарпному пути. В первом случае при формировании примордия (зачатка плодового тела) гимениальный слой изначально закладывается на поверхности и до созревания спор остается открытым (как, например, у плодового тела лисички, вешенки, белого гриба, сыроежки). При гемиангиокарпном пути гименофор закладывается на боковой поверхности зачатка плодового тела, но он дополнительно защищен кожистыми покрывалами, которые разрываются только к моменту созревания базидиоспор (примером может служить плодовое тело мухомора).

Афиллофороидные гименомицеты характеризуются плодовыми телами разнообразной формы, консистенции и строения. Гименофор гладкий, бугорчатый, бородавчатый, шиповатый, складчатый, лабиринтовидный, трубчатый (но не отделяющийся от стерильной части плодового тела). Кроме базидий, базидиол и парафиз в гимении некоторых афиллофороидных грибов имеются цистиды, щетинки и другие элементы гимения, предохраняющие его от повреждения и имеющие систематическое значение.

Гифы мицелия малозаметные, тонкие (2–10 мкм), бесцветные или слегка окрашенные. У афиллофороидных встречаются следующие типы плодовых тел: распростертые (ресупинатные), блюдцевидные или чашевидные, шляповидные, копытовидные, прямостоячие, була-

вовидные, цилиндрические или разветвленные.

Большинство видов – сапротрофы, развивающиеся на мертвой или обработанной древесине, лесном опаде, гумусе; некоторые виды – микоризообразователи; часть видов паразитирует на живых деревьях, незначительное количество – на травянистых растениях. Афиллофороидные грибы распространены во всех природных зонах, но особенно широко – в лесах, где являются основными разрушителями древесины.

В зависимости от комплекса ферментов, выделяемых грибами, различают целлюлозоразрушающие и лигнинразрушающие грибы. Целлюлозоразрушающие грибы вызывают бурые гнили, как результат ферментативного разложения целлюлозы клеточных стенок древесины. Наиболее опасными из них являются домовый гриб (*Serpula lacrymans*), губка дубовая (*Daedalea quercina*). Лигнинразрушающие грибы разлагают лигнин и частично целлюлозу, вызывая белые гнили. К данной группе относятся трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*), трутовик чешуйчатый (*Polyporus squamosus*), трутовик ложный (*Phellinus igniarius*).

Порядок полипоральные (*Polyporales*). Гимнокарпные плодовые тела представителей данного порядка наиболее разнообразные: тонкокожистые, ресупинатные или деревянистые, черепитчато расположенные или одиночные, палочковидные, почковидные, коралловидные, шляповидные и копытообразные. Гименофор без щетинок, не отделяется от стерильной части плодового тела, разнообразного строения. Полипоральные грибы – сапротрофы на мертвой древесине и паразиты на живых деревьях, например, домовый гриб (*Serpula lacrymans*), березовая губка (*Piptoporus betulinis*), дубовая губка (*Daedalea quercina*), трутовик чешуйчатый (*Polyporus squamosus*), трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*), грибная капуста (*Sparassis crispa*), культивируемый гриб – шиитакэ (*Lenzites edodes*).

Древесину заражают базидиоспоры, развивающие мицелий, который распространяется внутри субстрата. Однолетние и многолетние плодовые тела трутовиков всегда образуются на его поверхности. Обычно они прикрепляются к субстрату боком и ориентированы гименофором вниз, что облегчает распространение базидиоспор. У видов рода фомитопсис (*Fomitopsis*) многолетние плодовые тела с ежегодно нарастающим трубчатим гименофором, ткань обычно окрашена в светлые тона. Трутовик окаймленный (*F. pinicola*) имеет копытообразное плодовое тело, почти черное, с яркой оранжево-красной каймой по краю. Он часто встречается на хвойных и лиственных по-

родах в лесах умеренной зоны, произрастая на мертвой древесине или паразитируя на ослабленных живых деревьях. Из представителей рода фомес (*Fomes*) наиболее обычен трутовик настоящий (*F. fomentarius*), который отличается от трутовика окаймленного серым цветом копытообразного плодового тела и обитает преимущественно на ослабленных или мертвых деревьях (рисунок 26).

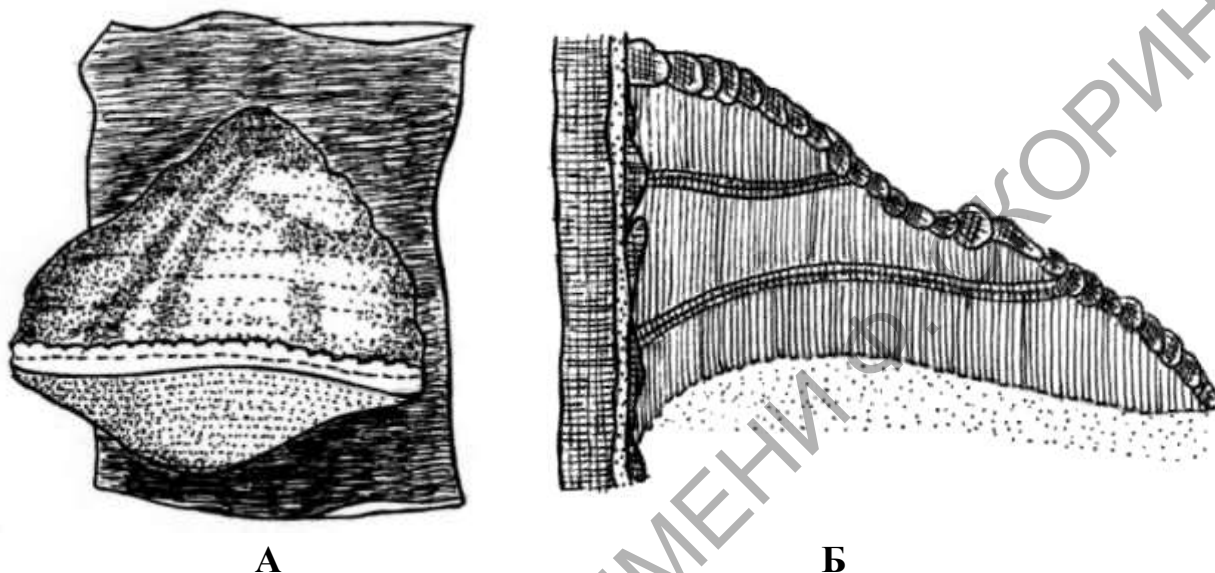


Рисунок 26 – Трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*):
А – плодовое тело, Б – распил трехлетнего плодового тела трутовика

Порядок гименохетальные (*Hymenochaetales*) характеризуется гимнокарпными плодовыми телами кожистой или деревянистой консистенции (от ресупинатных до копытообразных), как многолетними, так и однолетними. Отличительная особенность гимения этих грибов – присутствие щетинок. Кроме рода гименохете (*Hymenochaete*) в состав порядка входят грибы рода феллинус (*Phellinus*).

Трутовик ложный (*P. igniarius*) поселяется на живых и мертвых стволах многих лиственных пород и характеризуется коричневатосерым цветом гименофора. Вызывает поражение ряда лиственных пород (березы, ивы, осины, ольхи) в виде белой, слегка желтоватой центральной гнили. *Inonotus obliquus* известен под названием «чага». Он развивается в трещинах коры берез в виде черных, бугорчатых, неправильных очертаний наростов. Вытяжка из этого гриба применяется в медицине для лечения желудочных заболеваний.

Порядок кантареллальные, или лисичковые (*Cantharellales*) характеризуются трубковидными или шляповидными гимнокарпными однолетними мясистыми, но незагнивающими плодовыми телами. На

их внешней стороне располагается морщинистый, складчатый, желобчатый или почти гладкий гименофор. Окраска грибов желтая, охряная, буроватая или сероватая. Род кантареллус, или лисичка (*Cantharellus*) характеризуется мясистыми плодовыми телами с лопастными, слегка воронковидными шляпками на центральной или эксцентрической ножке. Гименофор в виде вильчато разветвленных складок, нисходящих по ножке. Наиболее распространена в нашей республике лисичка желтая (*C. cibarius*) – съедобный гриб, эктомикоризообразователь. Близкий к роду кантареллус род кратереллус (*Craterellus*) представлен охраняемым видом – лисичкой серой (*Craterellus cinereus*, известной под латинским синонимом *Cantharellus cinereus*). Яркими представителями порядка также являются виды родов рамария (*Ramaria*), клавария или рогатик (*Clavaria*), гиднум или ежовник (*Hydnum*).

Агарикоидные гименомицеты отличаются от афилофороидных загнивающими шляпочными плодовыми телами с пластинчатым гименофором. Реже они имеют хрящеватую или кожистую консистенцию и боковую ножку, для некоторых видов характерны сидячие плодовые тела без ножки. Из агарикоидных гименомицетов только у болетальных (*Boletales*) встречается трубчатый гименофор, но происхождению он связан с пластинчатым. Пластинки гименофора агарикоидных гименомицетов в сечении имеют вид конуса, с двух сторон которого расположен гимений. Центральная стерильная часть пластинки называется трамой.

У части агарикальных гименомицетов гименофор закладывается открыто – это представители с гимнокарпными плодовыми телами, например, сыроежки (род *Russula*). У другой части агариковых грибов гименофор сначала прикрыт сплетением гиф – покрывалом – это виды с гемиангиокарпными плодовыми телами (мухомор, шампиньон).

Немногие из агарикоидных гименомицетов – паразиты, подавляющее большинство – сапротрофы на почве, опаде и древесине, микоризообразователи (особенно с древесными породами). К ним относится основная масса шляпочных грибов – съедобных и ядовитых. Цикл развития агариковых грибов, как и всех базидиомикотовых, характеризуется преобладанием дикарионтической ядерной фазы.

Размножение происходит базидиоспорами, которые при созревании осыпаются или активно отбрасываются от стеригм благодаря тургорному давлению внутри базидии. Созревающие базидии, базидиоспоры и вырастающий из них первичный мицелий – гаплоидные. Первичный мицелий существует непродолжительный период време-

ни, затем происходит половой процесс в виде слияния двух гаплоидных вегетативных клеток мицелия (соматогамия). Среди агариковых грибов преобладают гетероталлические (раздельнополые) виды, у которых для слияния двух клеток при образовании дикариотического мицелия должны встретиться гифы, выросшие из базидиоспор разных знаков. У гомоталлических видов, которых значительно меньше, могут сливаться клетки одного и того же гаплоидного мицелия.

При соматогамии происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары – дикарионы, которые затем синхронно делятся. Вторичный дикариотический мицелий может существовать длительное время, интенсивно разрастается в субстрате и образует плодовые тела (рисунок 27).

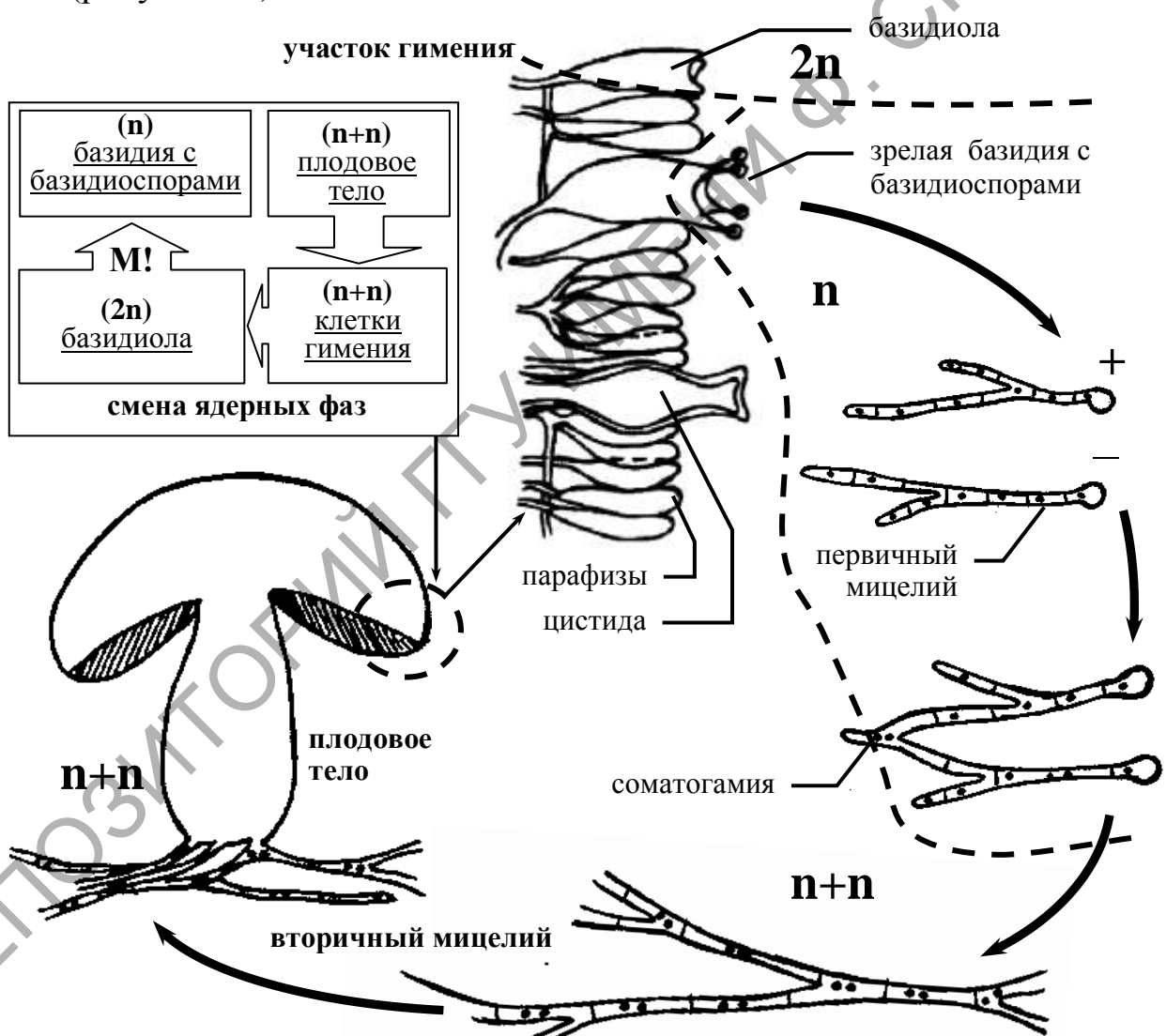


Рисунок 27 – Схема цикла развития базидиальных грибов (на примере агарикоидных гименомицетов)

Плодовые тела агариковых грибов, так же как грибница, пронизывающая субстрат, состоят из дикарионтичных гиф. На концах дикарионтичных гиф гимениального слоя происходит формирование базидий. В развивающейся базидии завершается половой процесс: сливаются ядра дикариона (молодая базидия – базидиола – диплоидна), а затем происходит редукционное деление, в результате которого образуется четыре гаплоидных ядра. Каждое ядро по специальному каналу (стеригме) переходит в вырост базидии, где после закрытия канала формируются обособленные базидиоспоры.

В настоящее время агарикоидные гименомицеты включают три порядка и ряд семейств.

Порядок болетальные (*Boletales*). Плодовые тела гимнокарпные, однолетние, загнивающие с трубчатым или пластинчатым гименофором (при этом трубчатый гименофор легко отделяется от мякоти плодового тела и по происхождению связан с пластинчатым). Споры темноокрашенные, с гладкой или мелкобугорчатой оболочкой. У некоторых видов образуется ложное покрывало (масленок, мокруха). Споры бурый, оливково-бурый, желтый или розовый. Большинство представителей – микоризообразователи. К порядку болетальные относятся: белый гриб (*Boletus edulis*) (рисунок 28), подосиновик (*Leccinum aurantiacum*), подберезовик (*L. scabrum*), виды родов масленок (*Suillus*), моховик (*Xerocomus*).

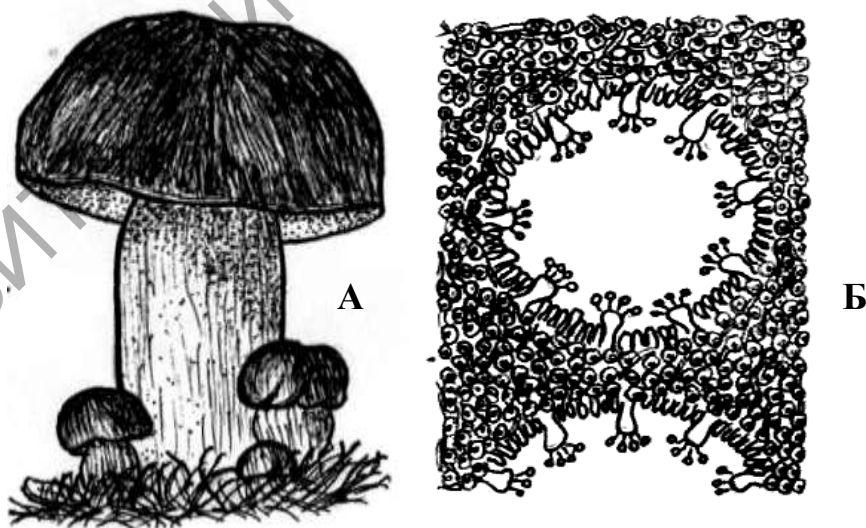


Рисунок 28 – Белый гриб (*Boletus edulis*): А – плодовое тело, Б – разрез трубчатого гименофора

Пластинчатый гименофор среди представителей порядка имеет, например, свинуха тонкая (*Paxillus involutus*), у мокрухи клейкой (*Gomphidium glutinosus*) между пластинками гименофора есть нечетко выраженные анастомозы.

Порядок агарикальные (*Agaricales*). Плодовые тела гимнокарпные или гемиангиокарпные с пластинчатым гименофором. Споры различного строения, но без сетчатой орнаментации оболочки. Гемиангиокарпные плодовые тела имеют два типа истинного покрывала: общее и частное (рисунок 29).

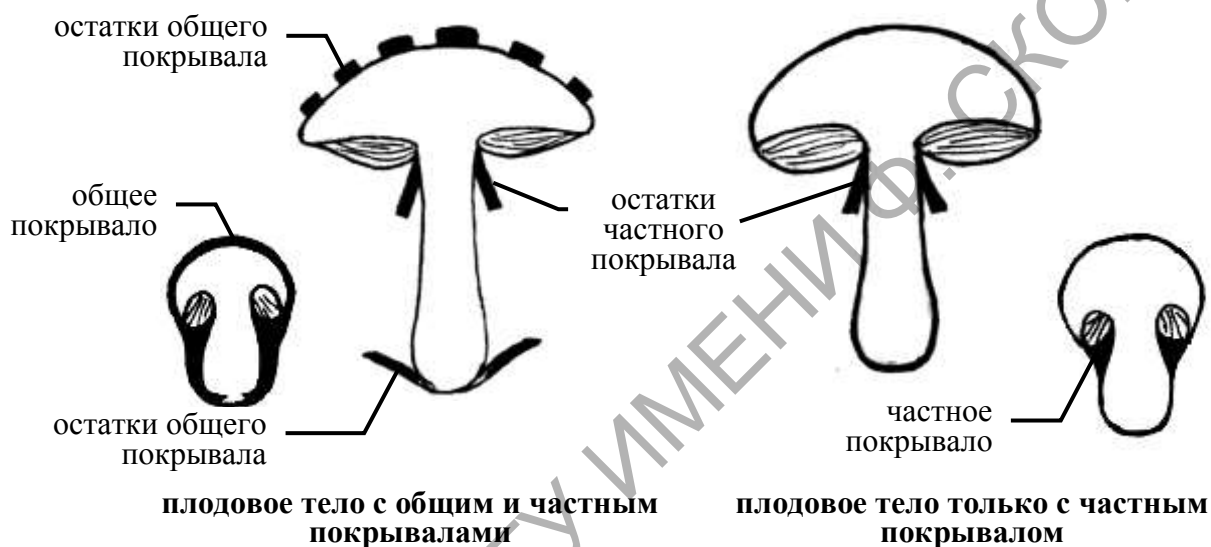


Рисунок 29 – Схема строения плодовых тел базидиальных грибов, имеющих настоящие покрывала

Общее покрывало одевает все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой. Плодовое тело, одетое общим покрывалом, в молодом возрасте имеет вид беловатого или сероватого яйца или шара. Затем по мере роста плодового тела ножка вытягивается, вынося вверх шляпку. Общее покрывало при этом разрывается и остается в виде влагалища (вольвы) у основания ножки и хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки.

Второй тип покрывала – частное. У молодого плодового тела оно соединяет края шляпки с ножкой, прикрывая только формирующийся гименофор с гимением. При созревании края шляпки разворачиваются, частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке, а у ряда видов – как бахрома по краю шляпки. Плодовые тела могут иметь только частное покрывало (род *Agaricus*), только общее покрывало (род *Amanitopsis*), одновременно и общее, и частное покрывала

(род *Amanita*).

Гимнокарпные плодовые тела характерны для таких ярких представителей, как зеленушка (*Tricholoma flavorensis*), говорушка белая (*Clitocybe cerrucata*), вешенка (*Pleurotus osteriatus*).

Наиболее крупные и широко распространенные роды, имеющие частное покрывало, оставляющее на ножке кольцо или следы в виде чешуек – это шампиньон (*Agaricus*), зонтик (*Lepiota*), гриб-зонтик (*Macrolepiota*). Шампиньон двуспоровый (*A. bisporus*) – один из немногих грибов, который успешно культивируют уже более 300 лет.

У большинства представителей родов, ранее объединяемых в порядок мухоморовые, имеется общее покрывало, оставляющее вольву в основании ножки. Центральный род – мухомор (*Amanita*) с белыми спорами, вольвой и кольцом на ножке. Содержит ряд ядовитых видов, из которых бледная поганка (*A. phalloides*) и мухомор вонючий, или белая поганка, (*A. virosa*) смертельно ядовиты. Несколько менее ядовиты мухомор поганковидный (*A. tarta*), и мухомор красный (*A. muscaria*) (рисунок 30). Есть среди них и съедобные виды.

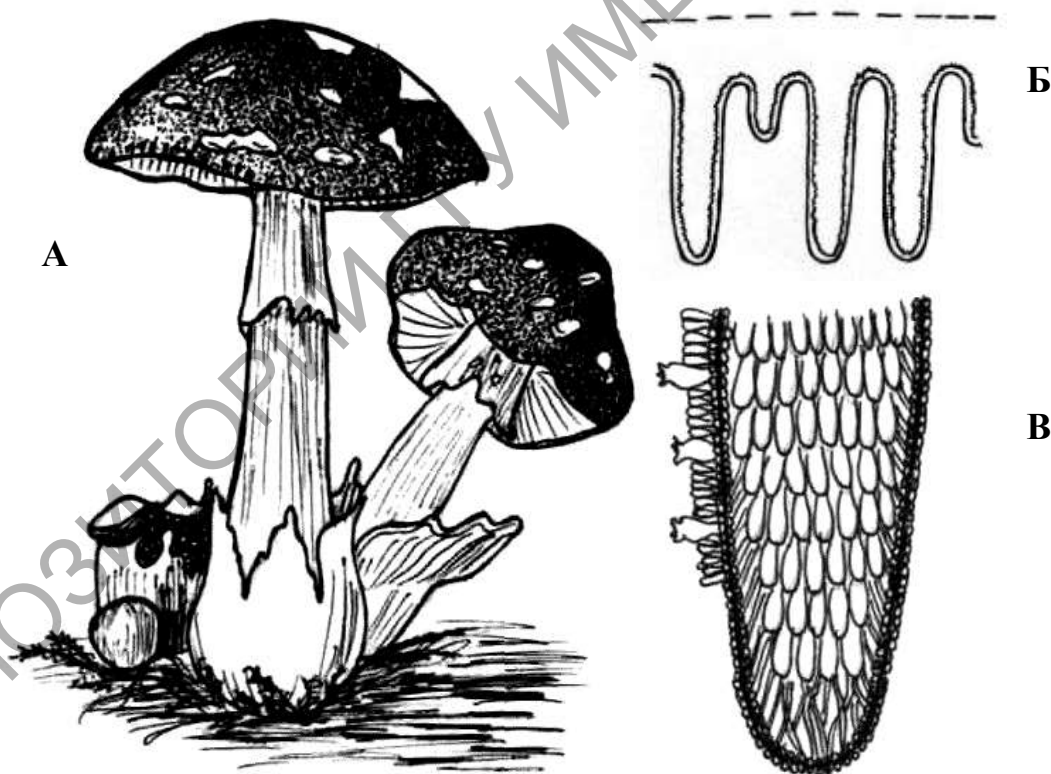


Рисунок 30 – Мухомор красный (*Amanita muscaria*):
А – плодовое тело, Б – разрез пластинчатого гименофора,
В – часть гименофора с гимением

Порядок сыроежковые (*Russulales*) также характеризуется однолетним капрофором (плодовым телом) с пластинчатым гименофором, но отличающимся присутствием сфероцист (крупных сферических клеток, делающих гименофор и все плодовое тело хрупкими) и амиллоидными базидиоспорами с сетчатой орнаментацией оболочки. Порядок включает два рода: сыроежка (*Russula*) и млечник (*Lactaris*). Род млечник отличается наличием в мякоти плодового тела млечного сока и объединяет такие виды, как рыжик (*L. deliciosus*), волнушка розовая (*L. torminosus*), груздь настоящий (*L. resimus*).

Гастеромицеты. Плодовые тела гастеромицетов разнообразны по форме и размерам. В начале развития они чаще всего шаровидные, грушевидные, яйцевидные, клубневидные или цилиндрические. У некоторых эта форма сохраняется до полного созревания, у большинства – по мере развития плодового тела его форма меняется на бокальчатую, кубковидную, звездообразную, шляпковидную или другую причудливую форму.

Плодовые тела гастеромицетов ангиокарпные, т. е. спороносный слой изначально закладывается не на поверхности зачатка плодового тела, а в его центре. Гименофор не образуется, а на его месте формируется глеба. В ней развиваются базидии с 4 (иногда 1–14) базидиоспорами. Глеба сначала белая, а при созревании спор приобретает темную окраску. В глебе могут находиться прослойки бесплодной ткани – трамы, из которой у некоторых видов развивается волокнистое образование – капиллиций. Нити капиллиция, обладая гигроскопическими свойствами, разрыхляют споровую массу и способствуют рассеиванию спор. Спороносный слой к моменту созревания базидиоспор почти всегда разрушается.

Глеба у разных видов организуется по одному из морфологических типов:

- диффузный (базидии в глебе расположены равномерно, не образуя гимения);
- локунарный (гимений развивается на поверхности округлых полостей – локунов, расположенных в глебе);
- кораллоидный (щелевидные разветвленные локуны с гимением радиально расположены в глебе);
- многошляпочный (в глебе имеется несколько шляпковидных локунов, изолированных друг от друга);
- одношляпочный (в глебе имеется только одна конусовидная локуна, которая дифференцирована на шляпковидную часть, на поверхности которой расположен гимений, и стерильную плодоносную

ножку – рецептакул).

Споры из плодового тела гастеромицетов освобождаются в результате местного разрыва или общего разрушения оболочки плодового тела. Оболочка плодового тела (перидий) может быть одно-, двух- или многослойной, гладкой или покрытой бородавками, чешуйками или шипами, собранными в звездообразные группы.

Гастеромицеты в основном почвенные сапротрофы, встречаются паразиты, некоторые являются микоризообразователями. Известны также съедобные (дождевики, головачи), ядовитые (ложный дождевик) и лекарственные (веселка) виды.

В настоящее время гастеромицеты собраны в 5 порядков, известно около 1 000 видов, относящихся к 110 родам.

Порядок дождевиковые (*Lycoperdales*). Плодовые тела напочвенные, шаровидные, грушевидные, булавовидные или звездообразные, сидячие или со стерильным основанием, часто вытянутым в ножку. Перидий двух- или четырехслойный. Глеба состоит из многочисленных извилистых камер и трам, которые при созревании превращаются в порошок. Хорошо развит капиллиций. Основные роды: дождевик (*Lycoperdon*), головач (*Calvatia*), порховка (*Bovista*), звездовик (*Geastrum*). Дождевик шиповатый – *L. perlatum* – один из самых широко распространенных видов, встречается на лугах, лесных полянах; почвенный сапротроф.

Порядок веселковые (*Phallales*). Молодые плодовые тела шаровидные, яйцевидные или цилиндрические, одетые толстым светлым перидием, у зрелых хорошо развит рецептакл различной формы, выходящий из перидия и несущий спороносную глебу (рисунок 31). Глеба мясистая или желатинозная, вначале разделена на лабиринтоподобные камеры. В зрелости глеба слизистая, так как камеры при ее созревании растворяются, и вся она превращается в слизистую массу, содержащую споры. Виды данного порядка обладают резким неприятным запахом, связанным с разложением глебы. Частично этот запах, привлекающий насекомых – переносчиков спор, издает и рецептакул. Порядок включает около 20 родов, распространенных преимущественно в тропических областях земного шара. На территории Беларуси наиболее часто встречается веселка обыкновенная, растущая преимущественно в лиственных лесах.

Молодое плодовое тело веселки, одетое белой оболочкой – перидием, имеет вид крупного яйца. Внутри него в центре дифференцируется бесплодная часть – рецептакул в виде цилиндрической полой ножки с губчатыми стенками. У вершины рецептакула в виде колоко-

ла, свободно надетого на него, обособляется спороносная глеба. При созревании рецептакул быстро вытягивается в длину до 30 см (скорость вытягивания может достигать 5 мм/мин), разрывает оболочку и выносит на вершине зеленовато-оливковую глебу в виде конусовидной ячеистой шляпки. Вскоре глеба расплывается в черно-зеленую слизь, содержащую споры. В это время гриб легко обнаружить по издаваемому им неприятному запаху падали, привлекающему мух, разносящих его базидиоспоры.

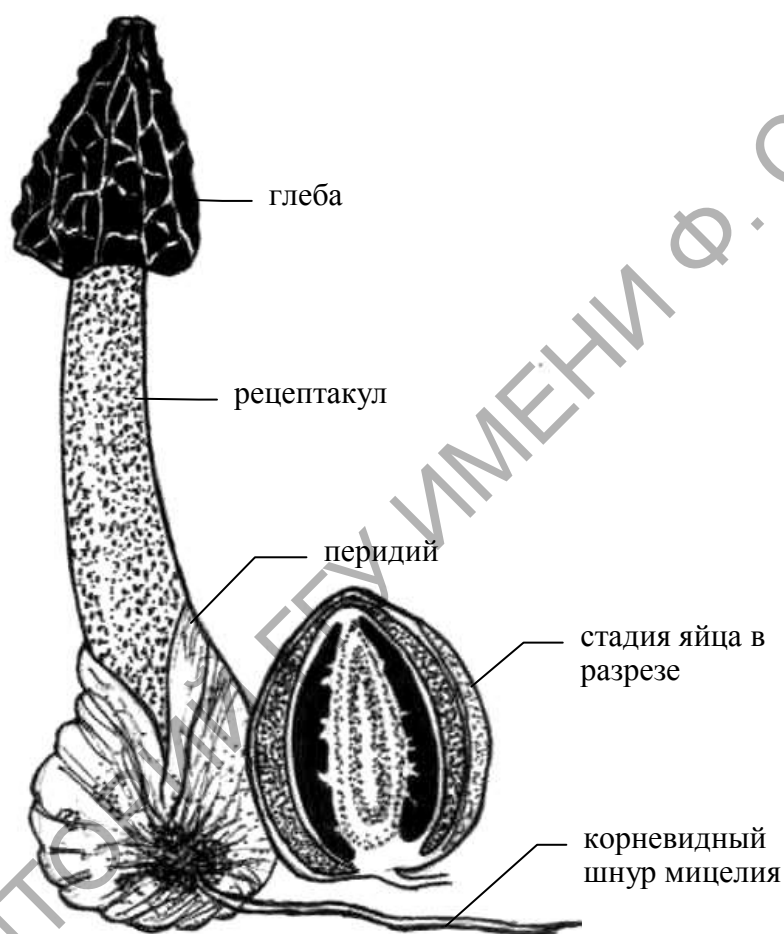


Рисунок 31 – Веселка обыкновенная (*Phallus impudicus*)

Веселку обыкновенную (*Phallus impudicus*) применяют в народной медицине как средство против подагры и ревматизма под названием «земляное масло», при этом используют внутренний слизистый слой оболочки. Молодое плодовое тело в стадии яйца съедобно.

Класс телиомицеты (*Teliomycetes*)

Класс телиомицеты, или ржавчинные грибы (*Teliomycetes*, *Uredinomycetes*) облигатные паразиты высших растений, особенно мятликовых и бобовых. Плодовые тела у всех представителей класса отсутствуют вследствие паразитического образа жизни, многоклеточные базидии образуются из телейтоспоры (толстостенной многоклеточной покоящейся споры). Базидиоспоры прорастают гифой, половой процесс – сперматизация.

В составе ключевого **порядка** урединальные (*Uredinales*) насчитывается около 5 000 видов, в Беларуси отмечено более 400. У ржавчинных грибов известны несколько следующих друг за другом спороношений. Цикл развития ржавчинных грибов удобно проследить на примере возбудителя стеблевой, линейной, или черной ржавчины (*Puccinia graminis*), паразитирующей на барбарисе и на многих злаках (рисунок 32).

Развитие гриба начинается с прорастания зимующих на соломе телейтоспор и образования базидии с базидиоспорами. Этому предшествует кариогамия (образование диплоидного ядра), а затем редукционное деление. Гаплоидные ядра по одному попадают в каждую клетку базидии, и каждая из них формирует одну базидиоспору, куда и переходят гаплоидные ядра.

Базидиоспоры – маленькие тонкостенные клетки, сидящие на тонких стеригмах. При созревании они отбрасываются на некоторое расстояние и затем распространяются воздушными течениями. Для дальнейшего развития базидиоспоры должны попасть на листья барбариса, где протекает весенняя фаза развития возбудителя стеблевой ржавчины. После проникновения ростка базидиоспоры в ткань листа сначала появляются оранжевые пятна, образованные гипертрофированной тканью листа, пронизанной по межклетникам мицелием гриба с гаусториями, внедрившимися в клетки. Гифы состоят из одноядерных клеток с оранжевыми каплями масла и принадлежат к гаплоидной стадии развития гриба. На таком мицелии закладываются кувшиновидные спороношения – спермогонии (пикниды, пикнии), в которых развиваются спермации (пикнидоспоры, пикниоспоры). Спермации вместе с выделяющейся сладковатой жидкостью выносятся на поверхность листа и переносятся насекомыми на другие спермогонии (сперматизация). Там они прорастают в гаплоидный мицелий, и его гифы, срастаясь с гифами другого полового знака, образуют дикариотический мицелий.

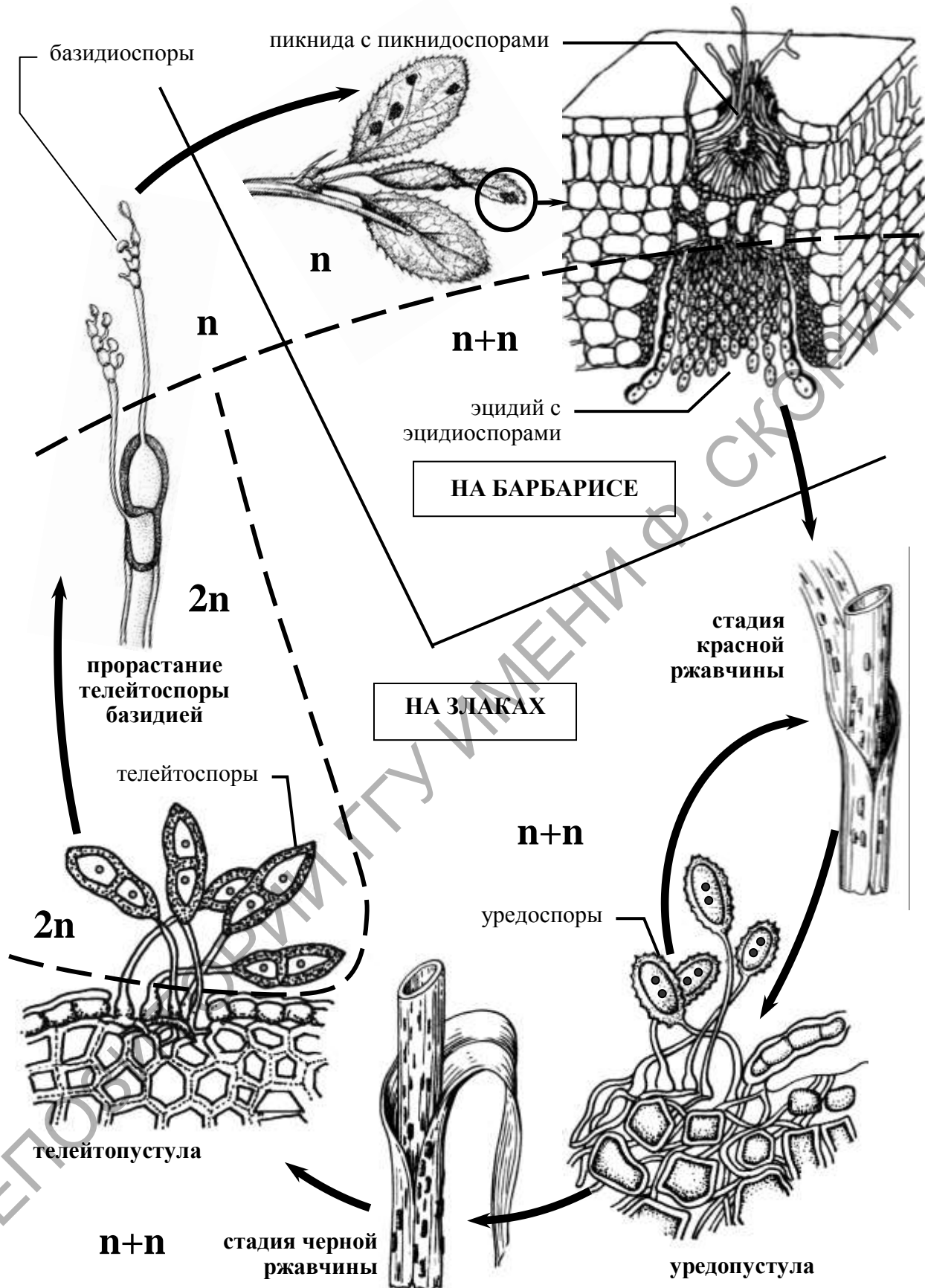


Рисунок 32 – Схема жизненного цикла стеблевой ржавчины злаков (*Puccinia graminis*)

Такой мицелий прорастает через толщу листа на его нижнюю сторону и образует зачатки эцидиального дикарионтического спороношения. Эцидии (эции) первоначально дифференцируются на две части: стерильную, сложенную из крупных, бедных содержимым пузыревидных клеток, и плодущую, сложенную из гиф, богатых цитоплазмой. На гифах дифференцируются базальные клетки, которые начинают отшнуровывать на своем конце цепочку материнских клеток эцидиоспор. Материнская клетка эцидиоспоры делится (каждая) на две двухъядерные неравные по объему клетки. У концевой, более крупной клетки, вырабатывается толстая оболочка, и она превращается в эцидиоспору (эциоспоры), промежуточная клетка остается тонкостенной и позднее разрушается.

Округлые двухъядерные эцидиоспоры по мере созревания выпадают из урновидного эцидия, и распространяются по воздуху. Заражать барбарис они не могут и для дальнейшего развития должны попасть на листья или стебли злаков. На злаках эцидиоспоры прорастают мицелием, который проникает через устьица в ткани, где формируется межклеточный дикарионтический мицелий с гаусториями. На таком двухъядерном мицелии развивается летнее спороношение гриба – уредопустулы с уредоспорами. Каждая уредоспора сидит на клетке-ножке. Под давлением уредоспороношений эпидермис листа или стебля разрывается, обнажая желтые, бурые, кирпично-красные или оранжевые подушечки уредоспор – то, что называется красной ржавчиной.

Уредоспоры рассеиваются в воздухе и могут снова заражать злаки. Прорастая, они развивают дикарионтический мицелий, проникающий через устьица в ткани растений. Через несколько дней снова образуются уредоспоры, вызывающие новые заражения растений. Таких новых поколений уредоспор за лето может быть до десяти. Чем быстрее проходит период от заражения до возникновения нового поколения уредоспор, тем сильнее развивается на злаках ржавчина.

По мере истощения питательного субстрата (растения) на том же дикариотическом мицелии возникают новые спороношения – телейтопустулы (телии) с телейтоспорами, или зимними спорами. У возбудителя стеблевой ржавчины они двухклеточные, сидят на ножке, каждая из клеток первоначально имеет по два ядра, позднее сливающихся в одно диплоидное ядро. Оболочки телейтоспор толстые, темно-бурые, с одной ростковой порой в каждой клетке. При поражении злаков стеблевой ржавчиной к концу вегетации подушечки телейтоспор покрывают стебли и листовые влагалища черными продольными

полосами: наступает стадия черной ржавчины. Телейтоспоры возбудителя стеблевой ржавчины служат для перезимовки гриба, прорастая лишь после периода покоя. Зимуют они на стерне или соломе (в скирдах), а на диких злаках также на стоящих зимующих стеблях. Весной каждая клетка телейтоспоры прорастает четырехклеточной базидией.

Таким образом, в цикле развития возбудителя стеблевой ржавчины наблюдается пять типов спороношений: пикниды с пикноспорами, эцидии с эцидиоспорами, уредопустулы с уредоспорами, телеитопустулы с телейтоспорами, базидии с базидиоспорами. Происходит чередование гаплоидной, дикарионтической и диплоидной ядерных фаз. Все спороношения закладываются эндофитно, внутри тканей, между эпидермисом и кутикулой. Содержащиеся в них споры освобождаются через разрыв тканей растения.

Одни виды ржавчинных грибов имеют все типы спороношений (полный цикл развития), другие – только некоторые (неполный, или сокращенный, цикл развития). Считается, что неполноцикловые формы ржавчинных грибов произошли от полноцикловых форм путем редукции отдельных типов спороношения. Виды, весь цикл развития которых проходит на одном растении, называются однодомными, а виды, для которых характерно наличие двух хозяев в жизненном цикле, разнодомными или двудомными.

Неблагоприятные зимние условия ржавчинные грибы переносят в виде телеитостадии, ряд видов может зимовать в уредостадии, а некоторые – в виде мицелия.

Другими представителями ржавчинных грибов являются пукциния скрытая (*Puccinia recondita*) – возбудитель бурой (листовой) ржавчины ржи и пшеницы, ржавчина малины (*Phragmidium rubi-idaea*), ржавчина рябины и ветреницы (*Ochrospora sorbi*) ржавчина льна (*Melampsora lini*), ржавчина сосны (*Melampsora pinitorqua*).

Общая характеристика класса устомицеты

Класс устомицеты, или головневые грибы (*Ustomycetes*, или *Ustilaginomycetes*) включает базидиальные грибы, у которых отсутствует плодовое тело, базидии вырастают из толстостенной покоящейся клетки – устоспоры или телиоспоры (телиоспора по месту в жизненном цикле и ядерной фазе соответствует телейтоспоре ржавчинных грибов, зачастую между этими названиями ставится знак равенства). Данные споры являются фактором заражения растений, у

большинства видов служат для перенесения неблагоприятных условий (в том числе для перезимовки).

Половой процесс представителей класса устимицеты протекает в виде копуляции базидиоспор, продуктов их почкования или в виде копуляции гаплоидных клеток базидии (без образования базидиоспор). В результате копуляции образуется дикарионтический мицелий. Появление таких форм полового процесса обусловлено паразитическим образом жизни головневых грибов и, как следствие, максимальной редукцией нежизнеспособных в этих условиях гаплоидных стадий. Данный тезис подтверждает тот факт, что полученные на стерильных искусственных средах головневые грибы существуют в гаплоидном состоянии.

Головневые грибы поражают цветки (тычинки, завязи), семена, вызывая их разрушение, а также листья и стебли, иногда корни, на которых появляются характерные вздутия в виде полос или галлов темного цвета. Иногда наблюдается деформация всего растения или отдельных его органов. Характерным признаком заболеваний, вызываемых представителями данного порядка, является образование и скопление массы черных головневых спор, которые выглядят как обугленные (отсюда название заболевания – «головня»).

Мицелий головневых грибов распространяется по межклетникам тканей зараженных растений, проникая в клетки при помощи гаусторий. Мицелий двухъядерный (дикарионтический). Перед спорообразованием мицелий начинает усиленно ветвиться, затем распадается на отдельные клетки, из которых образуются двухъядерные головневые споры (телиоспоры) с более или менее утолщенной темноокрашенной, гладкой, бородавчатой, шиповатой или сетчатой оболочкой. Споры одноклеточные, одиночные или соединены по 2–3 и более спор (споррокучки). Телиоспоры чрезвычайно жизнестойки и могут сохранять способность к прорастанию в течение 20 и более лет. При прорастании двухъядерной телиоспоры вначале осуществляется кариогамия, а затем мейоз.

Класс насчитывает около 1 200 видов, в Беларуси известно более 100 видов. Представители данного класса приносят вред культурным злакам, могут приводить к большим потерям урожая.

Головневые грибы принято делить на два порядка: устилягинальные (*Ustilaginales*) и тиллециальные (*Tilletiales*). В последнее время к классу устимицеты все чаще относят порядок экзобазидиальные (*Exobasidiales*), в более старых системах причисляемый к классу базидиомицеты.

Основные представители порядка устилягинальные

В *порядке* устилягинальные (*Ustilaginales*) из телиоспоры (устоспоры) образуется разделенная поперечными перегородками четырехклеточная базидия (или промицелий), по бокам которой формируются базидиоспоры.

Наиболее известным в данном таксоне является род устиляго (*Ustilago*), у представителей которого довольно крупные одиночные темноокрашенные шиповатые, реже гладкие телиоспоры. Грибы, относящиеся к этому роду, поражают главным образом, репродуктивные органы.

Известно более 350 видов рода *Ustilago*, в Беларуси встречается около 40 видов. Наиболее распространены и вредоносны следующие виды: *U. tritici* (возбудитель пыльной головки пшеницы), *U. nuda* (возбудитель пыльной головки ячменя), *U. levis* (возбудитель твердой головки овса), *U. zeae* (возбудитель пузырчатой головки кукурузы).

Возбудитель пыльной головки пшеницы (*U. tritici*) разрушает зерна и колоски злака (в колосе, вышедшем из листового влагалища, сохраняются лишь стержень и разрушенные боковые колоски), превращая остальные части колоса в темную пылящую массу телиоспор (рисунок 33).

У данного представителя телиоспоры не являются зимующей (покоящейся) стадией, а служат для расселения гриба и прорастают без периода покоя. Они легко переносятся ветром на цветущие в это время колосья, заражая завязи, и, попав на рыльце пестика питающего растения, прорастают четырехклеточной базидией. При прорастании двухъядерной телиоспоры происходит кариогамия, а затем – редукционное деление с формированием гаплоидных ядер. Образование базидиоспор у возбудителя пыльной головки пшеницы не происходит, а дикарион возникает путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую либо путем копуляции соседних клеток базидии или клеток соседних базидий. Из клетки базидии, ставшей двухъядерной, вырастает дикариотический мицелий, который по пыльцевой трубке проникает в завязь к зародышу семени. Внешне зараженные семена кажутся нормальными, хотя в тканях эндосперма и в зародыше у них находится мицелий гриба-паразита. В виде мицелия паразит и зимует.

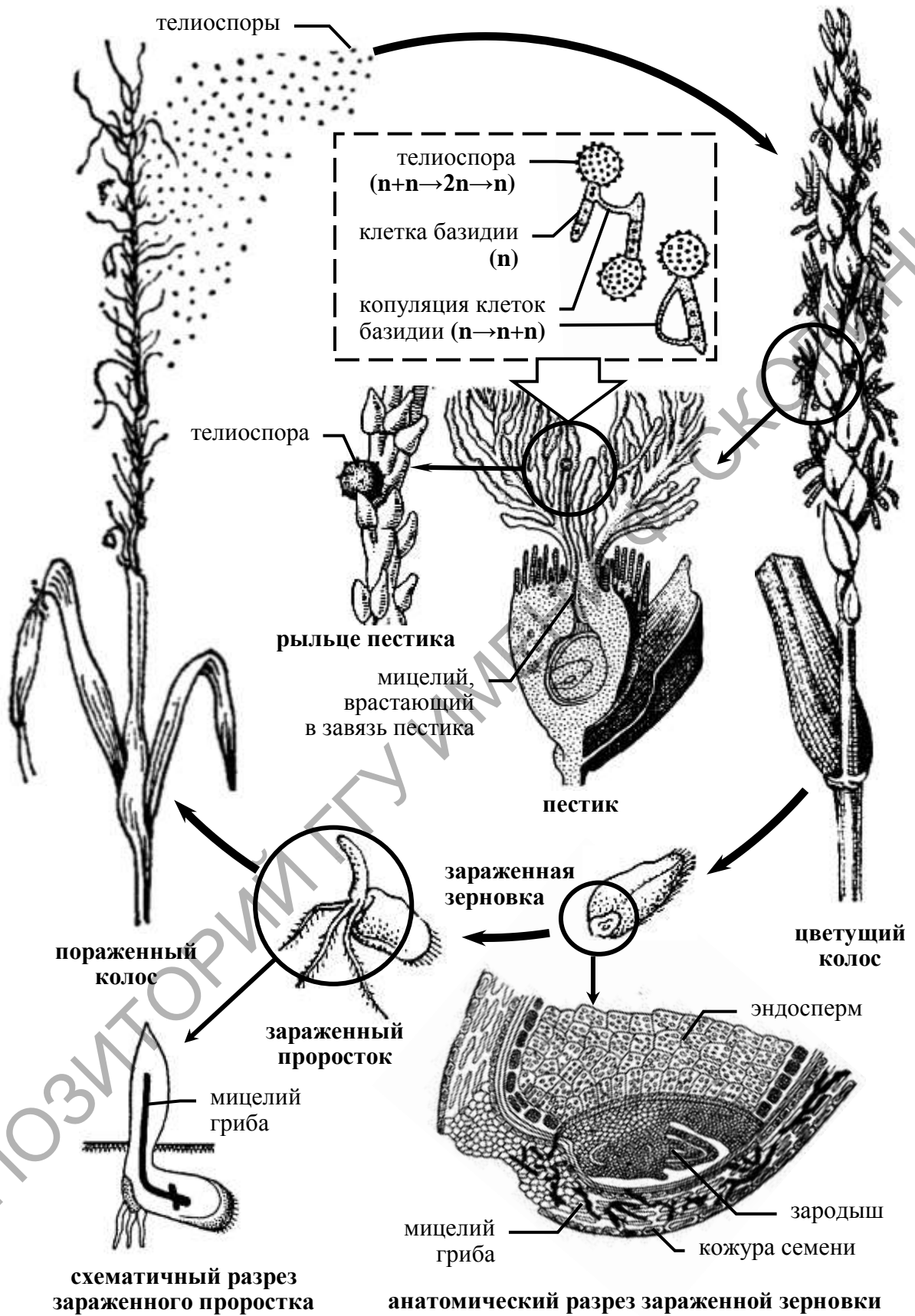


Рисунок 33 – Схема жизненного цикла пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*), по [2, 5 и 7]

При попадании в почву зараженные семена прорастают, и из них сначала развиваются внешне здоровые растения. Однако по мере дальнейшего развития растения одновременно трогается в рост и мицелий гриба, проникающий в конус нарастания и растущий вместе со стеблем. Так мицелий проникает в образующийся колос, обильно разрастается, разрушает зерна и колоски, не затрагивая только оси соцветия и некоторые колосковые чешуи. Заканчивается вегетация гриба образованием телиоспор, после чего вместо нормального колоса остается темная обугленная ось соцветия.

Таким образом, по сравнению не только со свободноживущими базидиальными грибами, но и другими паразитными наблюдается прогрессивная редукция гаплоидной ядерной фазы, которая в данном случае представлена только клетками базидии. Соответственно, соматогамия заменяется слиянием гаплоидных клеток базидии.

Возбудитель пузырчатой головни кукурузы (*U. zae*) вызывает местные поражения различных органов растений: междоузлий стеблей, листьев, женских и мужских цветков (рисунок 34). Заражаться могут как молодые, так и взрослые растения, однако у взрослых восприимчивы лишь молодые растущие ткани.



Рисунок 34 – Пузырчатая головня кукурузы (*Ustilago zae*) [5]

Телиоспоры возбудителя пузырчатой головни кукурузы прорастают четырехклеточной базидией. Базидиоспоры начинают почко-

ваться еще на базидии, образуя цепочки постепенно отпадающих клеток. Клетки эти воздушными течениями переносятся на те или иные органы растений кукурузы, где они копулируют, имея разные половые знаки («+» и «-»).

Возникающий в результате дикариотический мицелий заражает растения. Проникая в ткани, мицелий разрастается, вызывая местные поражения в виде галлов, или вздутий, заполненных телиоспорами паразита. Патологический рост вздутий (опухолей) стимулируют образующиеся грибом ростовые вещества. Внутри опухоли мицелий обильно разрастается, разрушая ткань опухоли и распадаясь затем на отдельные телиоспоры. В начале образования опухоли масса спор прикрыта эпидермисом, после разрыва которого споры рассеиваются воздушными течениями. Телиоспоры способны тотчас прорасти, вызывая новые заражения растений.

3 Основные представители порядка тиллециальные

Порядок тиллециальные (*Tilletiales*) включает представителей с одноклеточной базидией-промицелием, на конце которой образуются серповидные или палочковидные базидиоспоры. Базидия одноклеточная, на ее вершине расположены четыре серповидные базидиоспоры, часто уже соединенные копуляционным каналом. Телиоспоры крупные, шаровидные, споровая масса часто с характерным селедочным запахом.

Наиболее распространен из данного порядка род тиллеция (*Tilletia*), включающий около 100 видов. В Беларуси встречается около 10 видов, самым распространенным видом является *Tilletia caries* – возбудитель твердой головки пшеницы (рисунок 35).

Покоящейся стадией данного гриба-паразита являются телиоспоры, которые прикрепляются к зерновкам в конце периода вегетации растения либо при обмолоте зерновых. Вместе с зерновкой двухъядерные телиоспоры попадают в почву, где весной прорастают в базидию с длинными нитевидными базидиоспорами на вершине. Перед формированием базидий в телиоспорах происходит слияние ядер и редукционное деление. Палочковидные гаплоидные базидиоспоры попарно копулируют между собой через копуляционные мостики. Из образующихся двухъядерных клеток развивается дикариотический мицелий, проникающий в конус нарастания проростка, затем по мере развития растения – в завязь пестиков, где поглощает питательные вещества завязи. Мицелий разрастается и вскоре распадается на те-

лиоспоры. Вместо зерновки образуется головневый мешочек, заполненный телиоспорами. При раздавливании околоплодника зерновки становится видна мажущаяся, жирная на ощупь, темно-коричневая масса спор с селедочным запахом, за что болезнь еще называют мокрой или вонючей головней.

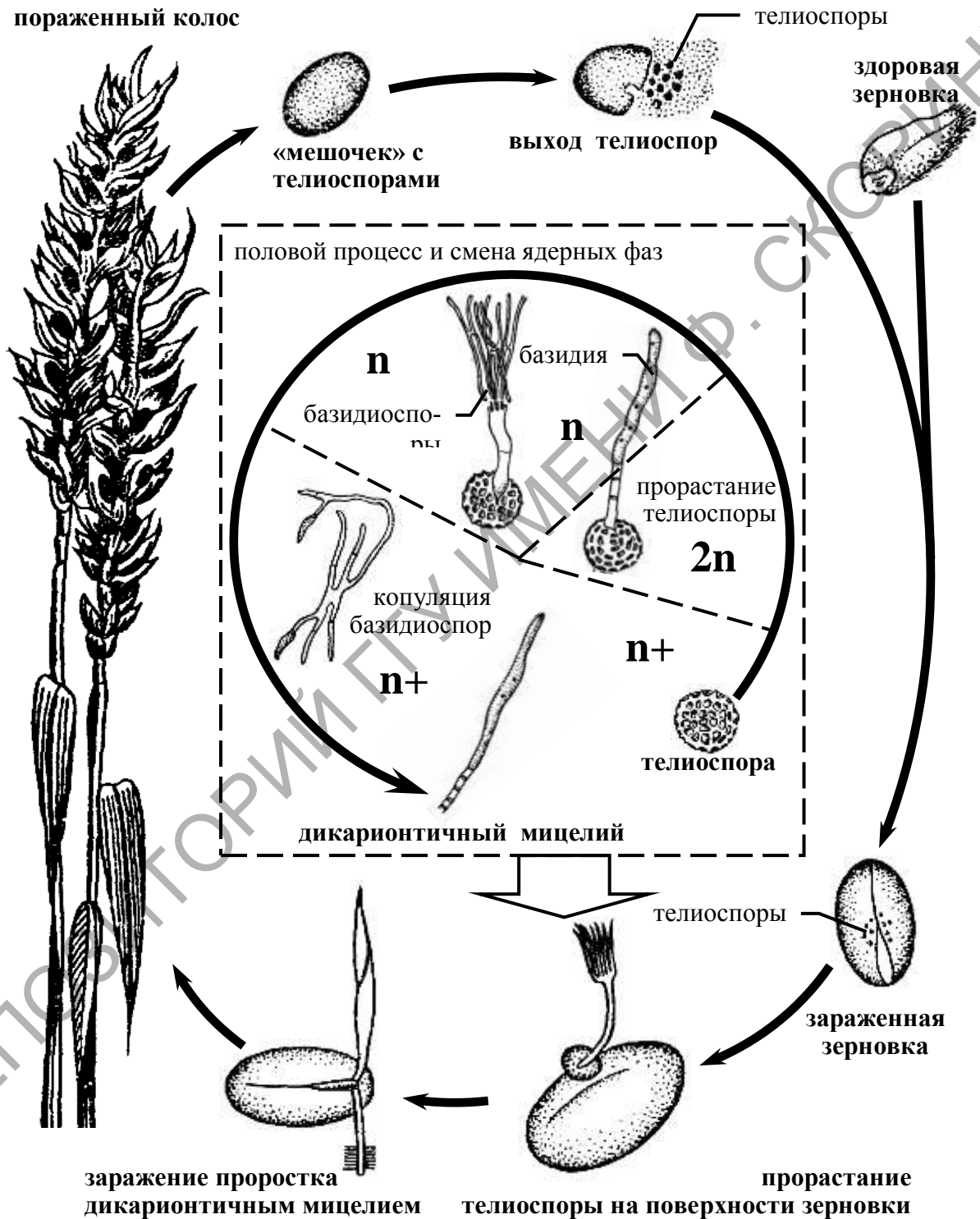


Рисунок 35 – Схема жизненного цикла возбудителя твердой головни пшеницы (*Tilletia caries*), по [2, 5 и 7]

Отдел Дейтеромицетовые, или несовершенные грибы – Deuteromycota

Дейтеромицетовые, или несовершенные грибы, наряду с аскомицетовыми и базидиомицетовыми представляют один из крупнейших отделов грибов, включающий около 30% всех известных видов. Этот отдел объединяет грибы с септированным мицелием, весь жизненный цикл которых обычно проходит в гаплоидной стадии, без смены ядерных фаз. Они размножаются только бесполом путем - конидиями, половые (совершенные) стадии у них отсутствуют.

В прошлом дейтеромицетовые рассматривали как временную искусственную группу, объединяющую высшие грибы, у которых известны только конидиальные стадии, а половые стадии (сумчатые или базидиальные) пока не обнаружены. Предполагали, что по мере расширения знаний для всех несовершенных грибов будут найдены совершенные стадии, и эти грибы займут соответствующее место в системе среди аскомицетов или базидиомицетов. Этот взгляд поддерживался тем, что у многих аскомицетовых и некоторых базидиомицетовых совершенные стадии образуются редко, их трудно найти в природе и получить в условиях культуры. В процессе исследования дейтеромицетовых грибов многие из них действительно удалось связать с совершенными стадиями, доказать, что они представляют конидиальные стадии высших грибов (аскомицетов, значительно реже - базидиомицетов). Например, сумчатые стадии были найдены у многих видов аспергиллов (*Aspergillus*), фузариумов (*Fusarium*), гельминтоспориумов (*Helminthosporium*) и многих других дейтеромицетов. Однако для большинства представителей этой группы связь с совершенными стадиями не установлена.

В настоящее время взгляды микологов на положение дейтеромицетов в общей системе грибов существенно изменились. Многие из них считают эту группу новой, находящейся в процессе становления эволюционной ветвью высших грибов, происходящей от различных групп этих грибов, преимущественно сумчатых, в результате утраты ими половых спороношений.

Эволюция этой группы идет в направлении совершенствования конидиального аппарата, а также, вероятно, и механизмов, заменяющих у этой группы отсутствующий половой процесс, - гетерокариоза и парасексуального процесса.

Редукция полового процесса и увеличение роли бесполого спороношения в сохранении вида хорошо прослеживается в разных, далеко отстоящих друг от друга группах аскомицетов, например у эвросциевых, гипокрейнных, некоторых гелоциевых и др. Утрата половых спороношений, по-видимому, происходила независимо и одновременно в разных группах аскомицетов. А если учесть, что в процессе эволюции аскомицетов изменения конидиальных спороношений и сумчатых стадий часто происходили разными темпами и относительно независимо, гетерогенность класса дейтеромицетов не оставляет сомнений.

Таким образом, дейтеромицеты существенно отличаются от других классов грибов, представители которых обычно имеют общих предков.

Некоторые микологи, подчеркивая это отличие несовершенных грибов,

называют их формальным отделом.

Хотя в системе несовершенных грибов пользуются теми же таксономическими категориями, что и для других групп грибов, в них вкладывается иной смысл - это искусственные формальные группы, выделяемые на основе чисто внешнего сходства организмов, а не их родства. Например, род дейтеромицетов часто не соответствует истинному роду в обычном понимании - группе близкородственных видов. Он представляет искусственную группу, объединяющую виды со сходными конидиальными спороношениями, называемую обычно (в отличие от родов других организмов) формальным родом. Известно, что один род аскомицетов часто включает виды с разными конидиальными стадиями. Так, у рода микосферелла известны конидиальные спороношения типа рамулярия - *Ramularia*, перкоспора - *Cercospora*, септория - *Septoria*; и др., у рода нектрия - акремониум - *Acremonium*, фузариум - *Fusarium*, туберкулярия - *Tubercularia*, цилиндрокарпон - *Cytindrocarpon*. С другой стороны, конидиальные спороношения различных родов аскомицетов, даже относящихся к разным порядкам, часто очень похожи. В результате этого в один род дейтеромицетов нередко входят виды, связанные по происхождению с представителями не только разных родов, но и порядков и даже классов высших грибов. Род акремониум, например, связан с совершенными стадиями эмерицеллописис (порядок эвроциевые), хетомиум (порядок сферейные), нектрия (порядок гипокрейные) и кордицепс (порядок спорыньевые), а конидиальные стадии типа оедоцефалум - *Oedocephalum* известны как у дискомицетов, так и у некоторых базидиомицетов. Связи с представителями разных классов установлены и у некоторых родов аспорогенных (не образующих половых стадий) дрожжей, например кандиды - *Candida*.

Вегетативное тело дейтеромицетов - хорошо развитый ветвящийся гаплоидный мицелий, большей частью состоящий из многоядерных клеток. В мицелии всегда имеются септы (перегородки), обычно с простыми порами, как у аскомицетов. Существуют немногочисленные дейтеромицеты и с септами, характерными для базидиомицетов. У аспорогенных дрожжей мицелий отсутствует, а вегетативное тело представлено почкующимися клетками.

Большинство дейтеромицетов размножаются при помощи конидий. Лишь у немногих конидиальное спороношение отсутствует. Такие грибы часто образуют склероции (например, *Rhizoctonia*), а иногда встречаются только в виде стерильных мицелиев. Споры бесполого размножения - конидии - образуются на гаплоидном мицелии на многоклеточных, реже одноклеточных конидиеносцах, представляющих собой ветви мицелия, обычно поднимающиеся над ним. Они могут быть мало дифференцированными, не отличающимися от вегетативных гиф мицелия, но чаще хорошо развиты. Увеличение продукции конидий достигается путем различного ветвления конидиеносцев (мутовчатое, моноподиальное, симподиальное, дихотомическое), образования расширений или вздутий, несущих группы спор и расположенных на вершине конидиеносца или интеркалярно, а также формированием конидий в длинных акропетальных или базипетальных

цепочках.

У многих дейтеромицетов конидиеносцы объединены в группы на мицелии или внутри споровместителей – пикнид. Простейшая форма такой агрегации конидиеносцев - коремии. Многочисленные конидиеносцы развиваются тесно сближенным пучком, обычно склеивая своими боками, а иногда анастомозируя. В результате этого образуется компактная колонка, на вершине которой на веточках конидиеносцев синхронно развиваются конидии. Коремии характерны для семейства стильбелловых (*Stilbellaceae*) из порядка гифомицеты (*Hyphomycetales*), для некоторых пенициллов и др. У ряда дейтеромицетов конидиеносцы образуют слой на поверхности выпуклого сплетения гиф или стромы в виде подушечек. Этот тип конидиального спороношения называют спородохиями. Если конидиальные спороношения такого типа имеют слизистую или желеобразную консистенцию, а в основании более рыхлое сплетение гиф мицелия, их называют пионнотами. Конидии, формирующиеся в пионнотах, погружены в слизь.

Ложа (ацервулы) по характеру агрегации конидиеносцев напоминают спородохии, но конидиеносцы в них образуют тесный слой не на выпуклой строме, а на более или менее плоском сплетении гиф. Они часто встречаются у дейтеромицетов - паразитов растений. Ложа представляют собой в этом случае тесно скученные многочисленные конидиеносцы, сначала развивающиеся в ткани хозяина под кутикулой или эпидермисом, а затем прорывающие их и выступающие наружу.

Наиболее сложная конидиальная структура - пикниды. Они имеют шаровидную или кувшиновидную форму, одеты плотной светлой или темноокрашенной оболочкой с узким отверстием - порусом на вершине. Внутри пикниды плотным слоем образуются короткие конидиеносцы, на которых развиваются конидии, выходящие затем из пикниды через порус или трещины в оболочке, часто в массе слизи.

Формирование конидий из конидиогенных клеток может происходить разными способами.

По типу развития конидии дейтеромицетов относятся к двум группам. Талломные конидии или таллоконидии, включающие артроспоры и алевриоспоры, образуются в результате трансформации элемента мицелия (конидиеносца или гифы). Увеличение в размерах и дифференциация таких конидий происходит после отделения их септой от конидиогенной клетки; таким образом, конидии этого типа развиваются из целой клетки. Артроспоры или артроконидии, как их часто теперь называют, образуются в результате фрагментации конидиеносца или гифы (например, у видов геотрихум - *Geotrichum*).

Алевриоспоры формируются из отделившейся перегородкой части конидиогенной клетки, разрастающейся и дифференцирующейся в зрелую конидию. Они образуются одиночно на вершине ветвей конидиеносца или гиф и часто имеют крупные размеры и утолщенную клеточную стенку. Иногда они развиваются в коротких цепочках.

Второй тип образования конидий – бластический - характеризуется

заметным увеличением в размерах зачатка конидии до его отделения перегородкой от конидиогенной клетки. Таким образом, конидии развиваются здесь из части клетки в отличие от конидий первого типа. На основе участия стенки конидиогенной клетки в формировании стенки конидии разграничивают три типа бластогенных конидий. У бластоспор (или бластоконидий) все слои стенки конидиогенной клетки участвуют в образовании стенки конидии. Бластоспора развивается как вздутие конца конидиогенной клетки, затем отшнуровывающееся от нее и отделяющееся перегородкой (этот процесс напоминает почкование у дрожжей). Часто наблюдаются акропетальные цепочки бластоспор, например у видов из рода кладоспориум - *Cladosporium*.

В формировании клеточной стенки пороспор (или пороконидий) принимают участие только внутренние слои клеточной стенки конидиогенной клетки. Они образуются путем почкования через поры в стенках конидиеносцев. Пороспоры обычно толстостенные, располагаются по одной на вершине и по бокам конидиеносца. Конидии этого типа известны у представителей рода гельминтоспориум - *Helminthosporium* и некоторых других гифомицетов. Наконец, при образовании третьего типа бластогенных конидий - фиалоспор (или фиалоконидий) клеточная стенка конидии формируется заново и стенка конидиогенной клетки не участвует в ее возникновении. Фиалоспоры развиваются на фиалидах - конидиогенных клетках, обычно утолщенных у основания и слегка оттянутых в верхней части. Конидии такого типа характерны, например, для грибов из родов акремониум - *Acremonium*, пеницилл, аспергилл, фузариум и многих других.

У несовершенных грибов с разными типами конидий хорошо прослеживается параллелизм в усложнении структуры конидиеносцев и их агрегации, ведущих к увеличению количества спор. Например, среди грибов с фиалоспорами можно обнаружить виды с простыми конидиеносцами (акремониум), обильно ветвящимися конидиеносцами (вертициллиум - *Verticillium*), коремиями (стильбелла - *Stilbella*), спородохиями (туберкулярия - *Tubercularia*), пожарами (глеоспориум - *Gloeosporium*) и пикнидами (цитоспора - *Cytospora*).

Конидии дейтеромицетов разнообразны по морфологии. Они могут быть одноклеточными или с различным числом перегородок, иногда муральными (с поперечными и продольными перегородками). Обычно они шаровидные или эллипсоидные, но у некоторых известны нитевидные, звездчатые или спирально закрученные конидии. У водных гифомицетов они обычно три- или тетрадиальные, реже сигмоидные. Окраска конидий светлая или темная, буровато-коричневая вследствие присутствия меланинов.

Конидии несовершенных грибов, имеющих сухую поверхность, распространяются обычно воздушными течениями. В воздухе можно в больших количествах обнаружить споры таких грибов, как виды из рода альтернария (*Alternaria*), кладоспориум (*Cladosporium*), пенициллы и многих других. В распространении представителей несовершенных грибов, споры которых погружены в слизь, участвуют вода (часто капли дождя) или мелкие животные (например, жуки-короеды, переносящие конидии видов рода

графийум – *Graphium* - конидиальной стадии возбудителя голландской болезни вязов). При низкой влажности воздуха и высыхании слизи такие споры переносятся также токами воздуха. Конидии у несовершенных грибов обычно освобождаются пассивно.

Несовершенные грибы размножаются только бесполом путем, поэтому можно было бы предположить, что все особи, происшедшие из конидий, образовавшихся из одной колонии, и последующие их поколения будут изменяться очень мало - только за счет немногочисленных спонтанных мутаций - и развиваться практически в виде чистых линий. Однако в природе у несовершенных грибов этого никогда не наблюдается. Напротив, они представляют одну из наиболее вариабельных и подвижных в экологическом отношении групп грибов, именно поэтому весьма широко распространенную в природе и заселяющую самые разнообразные субстраты. Это объясняется тем, что у несовершенных грибов очень часто мицелий гетерокариотичен, т.е. содержит генетически различные ядра. Гетерокариозис известен в разных таксономических группах грибов - у оомицетов, аскомицетов, зигомицетов, но у несовершенных грибов он представляет собой основной механизм изменчивости. В процессе развития гетерокариотического мицелия число ядер того или иного типа может варьировать в зависимости от изменения условий среды, обеспечивая таким образом адаптацию гриба к этим изменениям. Колебания числа ядер разных типов в зависимости от условий обитания обнаружены у некоторых фузариумов и пенициллов.

Гетерокариотичный мицелий у несовершенных грибов 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 восстанавливаться 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. Насколько он распространен в природных популяциях несовершенных грибов и какова его роль в естественных условиях их обитания, пока не установлено.

Система несовершенных грибов, разработанная в конце прошлого века П.

А. Саккардо, искусственна и служит только более или менее удобной схемой для их упорядочения и определения. На основе строения конидиального аппарата несовершенные грибы подразделяются на три порядка. Порядок гифомицеты (*Hyphomycetales*) включает несовершенные грибы, образующие одиночные конидиеносцы или конидиеносцы, соединенные в коремии и спородохии. К порядку меланкониевые (*Melanconiales*) относятся несовершенные грибы, формирующие ложа, а к порядку сферопсидные (*Sphaeropsidales*) - пикниды.

Иногда выделяют также порядок агномицетовые (*Agonomycetales*), соответствующий группе *Mycelia sterilia* системы Саккардо и объединяющий несовершенные грибы, у которых отсутствуют конидиальные спороношения, а развивается только стерильный мицелий.

Некоторые микологи подразделяют несовершенные грибы на два самостоятельных класса - дейтеромицеты - *Deuteromycetes* (включает порядок *Hyphomycetales*) и целомицеты - *Coelomycetes* (включает порядки *Melanconiales* и *Sphaeropsidales*).

В последние десятилетия многие микологи указывали на неудовлетворительность системы Саккардо. Даже такие признаки, на которых в этой системе основано деление на семейства (образование одиночных конидиеносцев, коремий или спородохий у гифомицетов, окраска конидиеносцев и конидий), у несовершенных грибов часто нестабильны. Поэтому делались неоднократные попытки создания более рациональной системы несовершенных грибов. Одно из перспективных направлений построения новой системы этой группы - использование типов конидиогенеза как основного таксономического признака. Несовершенные грибы делят на разное число групп, из которых основные - группы бластоспоровые (*Blastosporae*), алевриоспоровые (*Aleuriosporae*), фиалоспоровые (*Phialosporae*), пороспоровые (*Porosporae*) и артроспоровые (*Arthrospora*) (С. Дж. Хьюз, К. В. Субраманиан, К. Тубаки, С. Нильссон, Дж. Л. Баррон и др.). Однако новая система несовершенных грибов находится пока в процессе разработки и охватывает далеко не все известные сейчас несовершенные грибы. Морфогенез конидий хорошо изучен только у гифомицетов, а из двух других порядков он известен лишь у отдельных представителей. Кроме того, при построении системы недостаточно использовать один даже достаточно стабильный признак. В ее основу должен быть положен комплекс признаков.

Несовершенные грибы широко распространены в природе во всех районах земного шара. Многие представители этой группы обитают как сапротрофы в почве, составляя большую часть почвенных грибов. Они в изобилии встречаются на различных растительных субстратах, реже на субстратах животного происхождения. Эти группы несовершенных грибов принимают активное участие в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе. Например, виды рода *Trichoderma* - активные разрушители целлюлозы. Некоторые сапротрофные несовершенные грибы вызывают плесневение пищевых продуктов и порчу различных промышленных изделий.

Многочисленна группа несовершенных грибов; паразитирующих на высших растениях. Они вызывают серьезные болезни сельскохозяйственных культур, приносящие большой экономический ущерб: увядание (*Fusarium oxysporum* и *Verticillium dahliae*, поражающие хлопчатник и другие растения), различные пятнистости (виды *Septoria* и *Cercospora* и др.), гнили (виды *Botrytis*, *Fusarium* и др.).

Некоторые представители этого класса вызывают заболевания у животных и человека, например дерматофиты. Развиваясь на зерне и других продуктах питания, отдельные несовершенные грибы выделяют в них токсины, которые могут вызвать тяжелые отравления при использовании таких продуктов в пищу человеком или при кормлении ими животных (например, стахиботриотоксины, образуемые *Stachybotrys alternans*, дендродохины - *Dendrodochium toxicum*, группа токсинов *Fusarium sporotrichiella*).

Среди несовершенных грибов известны многочисленные продуценты биологически активных веществ, используемые при производстве антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина, трихотецина), различных ферментов и органических кислот. Несовершенные грибы, паразитирующие на насекомых-вредителях (энтомофильные грибы) и грибах, патогенных для растений (микопаразиты или микофильные грибы), используются для разработки биологических методов защиты растений от вредителей и болезней.

Порядок гифомицеты - Нурфомыцеталес

Гифомицеты - наиболее обширный и разнообразный в морфологическом и экологическом отношении порядок несовершенных грибов. Он объединяет виды с одиночными конидиеносцами, а также с конидиеносцами, собранными в коремий или спородохий. Представители этого порядка широко распространены в природе и имеют большое значение в практической деятельности человека. Они обитают как сапротрофы в почве и на растительных остатках, активно участвуя в процессах разложения органического вещества. Некоторые из них могут служить индикаторами типа и степени загрязнения водоемов.

Водные гифомицеты играют существенную роль в разложении органических остатков растительного происхождения и образовании детрита в водоемах.

Среди гифомицетов много паразитов, развивающихся на растениях, некоторых животных и грибах. Сюда относятся, в частности, дерматофиты, полностью утратившие сумчатые стадии. Многие болезни возделываемых растений, вызываемые гифомицетами, приносят большой ущерб сельскому хозяйству. Грибы - паразиты насекомых-вредителей и фитопатогенных грибов нередко значительно снижают численность популяций своих хозяев и используются для разработки биологических методов борьбы с ними.

Известны хищные грибы, способные при помощи специальных ловчих приспособлений улавливать микроскопических животных (нематод и др.) и использовать их в пищу.

Многие гифомицеты - продуценты антибиотиков, ферментов и других

веществ - широко используются в микробиологической промышленности. Наиболее широко распространенная группа гифомицетов - представители рода пеницилл - *Penicillium*. Конидиеносцы у видов этого рода образуются на мицелии одиночно, а у некоторых видов объединяются в коремий. Они разветвлены на вершине в виде кисточки. Наиболее просто устроенные кисточки пенициллов состоят из мутовки фиалид, расположенных на вершине конидиеносца, однако чаще они сложены из веточек, на которых развиваются метулы, а на них - мутовки фиалид. У некоторых пенициллов есть сумчатые стадии, такие виды относятся к классу аскомицеты. Однако у большинства видов этого рода сумчатые стадии неизвестны.

Пенициллы широко распространены в почвах, они часто развиваются также в виде плесеней на различных субстратах преимущественно растительного происхождения. Среди них известны и немногочисленные паразиты невегетирующих частей растений - плодов, луковиц и др. Как пример можно привести виды пенициллов, поражающие плоды цитрусовых и вызывающие их гниение, - пеницилл пальчатый - *P. digitatum* и пеницилл итальянский - *P. italicum*. Развиваясь на апельсинах или других цитрусовых, эти грибы образуют на их поверхности хорошо заметную плесень - налет конидиеносцев зеленовато-оливкового или сине-зеленого цвета.

Большое значение имеют представители этого рода, синтезирующие биологически активные вещества - антибиотики. Первым антибиотиком, получившим широкое распространение в медицине, был пенициллин, продуцируемый пенициллом с золотистым пигментом - *P. chrysogenum* и др. *P. chrysogenum* встречается в почве и на различных органических остатках. В культуре на питательных средах он образует зеленые колонии, выделяющие в среду желтый пигмент. Этот вид используется как продуцент пенициллина в производстве. Пенициллин подавляет развитие многочисленных патогенных грамположительных бактерий - стафилококков и др. Сейчас получены полусинтетические производные этого антибиотика, действующие на еще более широкий круг болезнетворных бактерий.

Пенициллы используются и для производства другого антибиотика - гризеофульвина, применяемого в медицине для лечения дерматомикозов, вызываемых грибами-дерматофитами.

Представители другого широко распространенного рода гифомицетов - аспергилл - *Aspergillus* образуют конидиеносцы, верхняя часть которых имеет вздутие в виде пузыря. На нем развиваются фиалиды, а на них - базипетальные цепочки фиалоконидий. Как и у пенициллов, у некоторых аспергиллов известны сумчатые стадии, относящиеся к порядку эврициевые.

Аспергиллы обитают в почвах и на различных субстратах преимущественно растительного происхождения. Хорошо известный вид этого рода - аспергилл черный - *A. niger*. Он встречается в почвах всего земного шара, а также часто образует черную плесень на различных продуктах и материалах. В культуре этот гриб формирует характерные черные колонии. Он широко используется в микробиологической промышленности для получения органических кислот (например, лимонной) и ферментов - амилаз, протеиназ и

др.

Распространенный в почвах и особенно на продуктах растительного происхождения (зерно, земляные орехи и др.), аспергилл желтый (*A. flavus*) образует токсический продукт обмена - афлатоксин, обладающий канцерогенным действием.

Среди гифомицетов известны многочисленные паразиты растений, нередко вызывающие их серьезные заболевания, например гнили различных органов (серая гниль многих растений, вызываемая грибами из рода ботритис - *Botrytis*, корневые гнили злаков и др.), поражения проводящей системы, приводящие к увяданию (вилт хлопчатника и других растений, вызываемый грибами из родов вертициллиум - *Verticillium* и фузариум - *Fusarium*), некрозы тканей, проявляющиеся в виде пятнистостей различных органов (церкоспороз сахарной свеклы, вызываемый церкоспорой свекольной - *Cercospora beticola*), гельминтоспориозы многих растений, вызываемые грибами из рода гельминтоспориум - *Helminthosporium*, и многие другие. Некоторые из этих грибов вызывают большие потери урожая (например, пирикулярриоз риса, вилт хлопчатника и др.).

Примером грибов этой группы могут служить виды рода фузариум - *Fusarium*. У представителей этого рода образуются два типа конидий - макроконидии и микроконидии. Макроконидии имеют веретеновидную или серповидную форму, состоят из нескольких клеток (4-10) и имеют довольно крупные размеры. Они образуются на конидиеносцах, часто собранных в спородохии. Микроконидии - мелкие одноклеточные конидии, реже они имеют одну-две поперечные перегородки.

Грибы этого рода широко распространены в природе как сапротрофы в почве и на растительных остатках, но большинство из них - паразиты растений, вызывающие у них увядание, корневые гнили и другие заболевания. У некоторых видов этого рода известны сумчатые стадии, относящиеся к порядку гипокрейные.

Один из наиболее важных видов этого рода - фузариум остроспоровый - *F. Oxysporum* - возбудитель вилта (увядания) у многих культурных растений - хлопчатника, льна, овощных и декоративных культур. При поражении этим грибом у растений замедляется рост, они теряют тургор, желтеют, а затем полностью усыхают. Иногда растения гибнут в течение нескольких дней после заражения. Повреждение и гибель растений вызывает токсин гриба - фузариевая кислота, а также закупорка сосудов гифами гриба и продуктами разложения тканей растений. Многие виды фузариумов служат причиной корневых гнилей злаков и ряда других растений.

Большое значение имеет способность грибов этого рода образовывать токсины. Развиваясь на зерне или других растительных продуктах, многие фузариумы выделяют токсические вещества, вызывающие при употреблении такого зерна в пищу отравления у людей и животных. У этой группы известны несколько токсинов различной химической структуры, например сесквитерпеновые токсины - трихотецены и др.

Порядок меланкониевые - Melanconiales

К порядку относятся дейтеромицеты, у которых конидиеносцы собраны на сплетении гиф мицелия, образуя плотный слой. Такой тип спороношения называется ложем. Ложе обычно погружено в субстрат и сверху прикрыто эпидермисом, кутикулой или перидермой растения-хозяина.

Среди представителей этого порядка известны как сапротрофы на растительных остатках, так и паразиты растений. Паразиты вызывают у растений пятнистости и так называемый антракноз - пятнистость, сопровождающуюся изъязвлением тканей. Некоторые меланкониевые служат причиной опасных заболеваний культурных растений, например, виды рода глеоспориум – *Gloeosporium* - возбудители антракноза винограда, смородины и других растений, а виды рода коллетотрихум – *Colletotrichum* - антракноза цитрусовых и фасоли. У некоторых представителей этих родов известны сумчатые стадии.

Порядок сферопсидные - Sphaeropsidales

В порядке объединены несовершенные грибы, образующие конидии в споровместилищах - пикнидах. Пикниды имеют шаровидную или грушевидную форму, иногда приплюснуты и открываются отверстием на вершине. Конидии развиваются на конидиеносцах, расположенных в полости пикниды на внутренней поверхности ее стенки. Иногда хорошо выраженные конидиеносцы отсутствуют, а конидио-генные клетки формируют слой на внутренней поверхности полости пикниды. Конидии в пикнидах обычно погружены в слизь и выходят наружу при ее набухании.

Сферопсидные обитают как сапротрофы на растительных остатках, иногда встречаются в почве, могут вызывать повреждения различных материалов и промышленных изделий. Большое число видов этого порядка - паразиты. Многие из них развиваются на высших растениях, вызывая у них пятнистости, некрозы и другие поражения. Среди них известны также паразиты грибов (например, дарлюка нитчатая - *Darluca filum*, поражающая многие ржавчинные грибы) и насекомых (например, кониотириум – *Coniothyrium*)

Представители обширного рода септория - *Septoria* образуют в шаровидных или приплюснутых пикнидах веретеновидные или нитевидные конидии с поперечными перегородками. У некоторых видов известны сумчатые стадии. Все виды рода - паразиты растений, вызывающие у них пятнистости - септориозы. Известны возбудители септориозов злаков (например, септория злаковая - *S. graminis*), томатов и многих других растений. Виды другого широко известного рода сферопсидных – аскохита - *Ascochyta* образуют прямые или слегка изогнутые конидии с одной перегородкой. Они паразитируют на растениях, у которых вызывают пятнистости различных органов, называемые аскохитозами. Широко распространены такие виды этого рода, как аскохита гороха - *A. Pisi* - возбудитель аскохитоза гороха, аскохита огурца - *A. Cucumeris*— возбудитель аскохитоза огурцов и др.

Опасное заболевание цитрусовых - усыхание, или мальсекко, вызывает дейтерофому трахеифила - *Deuterophoma tracheiphila*. Развиваясь в ткани растения, гриб синтезирует токсины, вызывающие их гибель. Пикниды гриба образуются на отмерших тканях дерева и содержат массу мелких

одноклеточных конидий, выходящих из них в длинном слизистом шнуре.

Из сапротрофных сферопсидных можно назвать часто встречающийся на сухих стеблях растений и участвующий в их разложении вид из рода фомы – *Phoma* - фомы травяной - *Ph. herbarum*. Он образует массу темных пикнид, содержащих одноклеточные эллипсоидальные конидии. Хорошо выраженные конидиеносцы у этого гриба отсутствуют, и конидии развиваются, из конидиогенных клеток, располагающихся слоем на внутренней поверхности стенки пикниды.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Лабораторная работа № 1.

Отдел синезеленые водоросли (*Cyanophyta*)

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой и основными представителями отдела *Cyanophyta*

Материалы и оборудование. Слянки с водорослями, микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, слянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Беоциты _____

Водоросли _____

Газовые вакуоли _____

Гетероциста _____

Гетероцитный трихом _____

Гомоцитный трихом _____

Гонидии _____

Гормогонии _____

Индивид _____

Кокки _____

Коккоидный тип структуры таллома _____

Колониальные организмы _____

Муреин _____

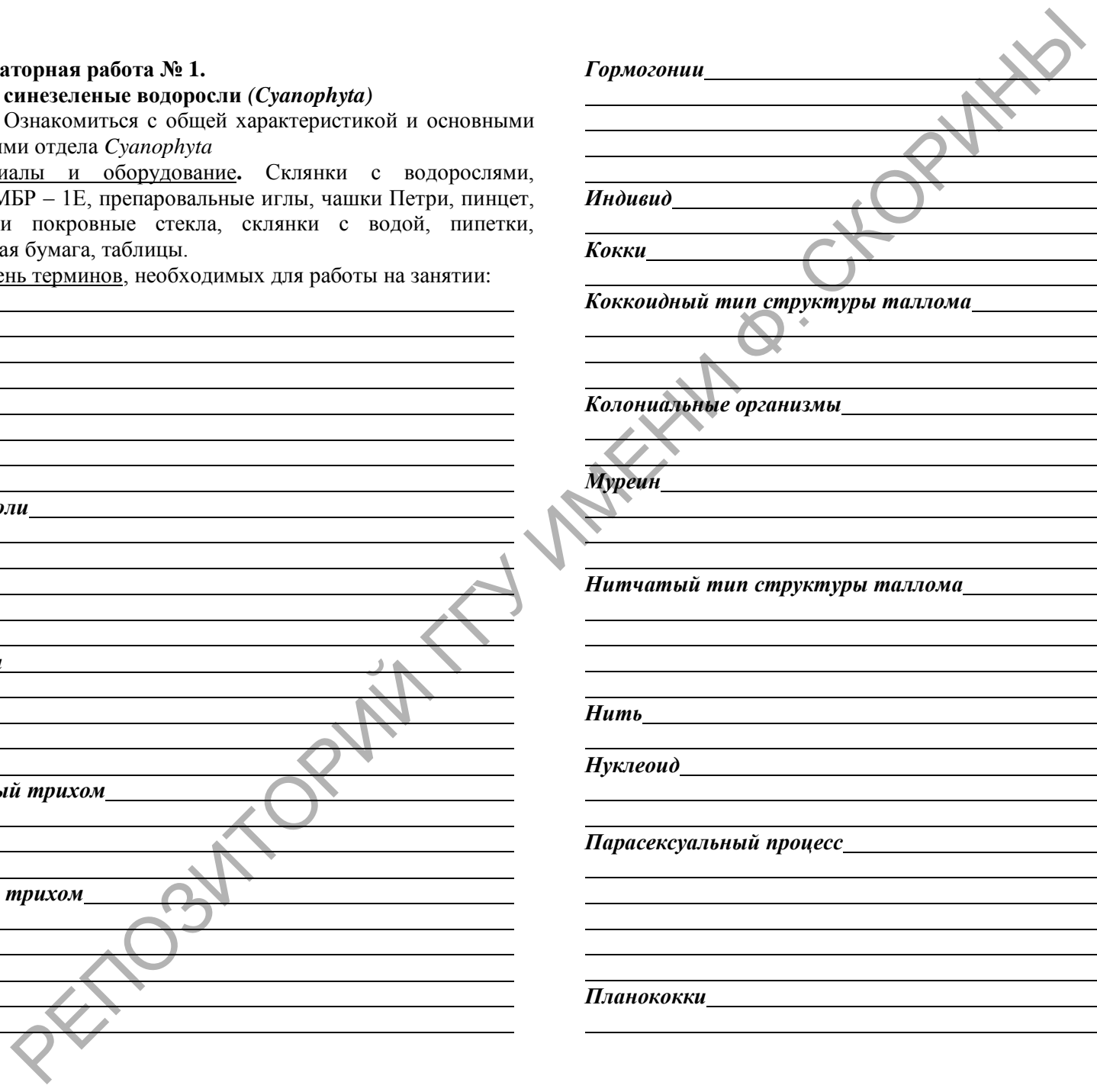
Нитчатый тип структуры таллома _____

Нить _____

Нуклеоид _____

Парасексуальный процесс _____

Планококки _____



Разнонитчатый тип структуры таллома _____

Таллом _____

Цианофитиновые гранулы _____

Экзоспоры _____

Эндоспоры _____

Задания

1 Ознакомьтесь с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2 Рассмотреть *общий вид колонии микроцистиса* и несколько *отдельных клеток с газовыми вакуолями*, сделать соответствующие подписи к рисунку 2.

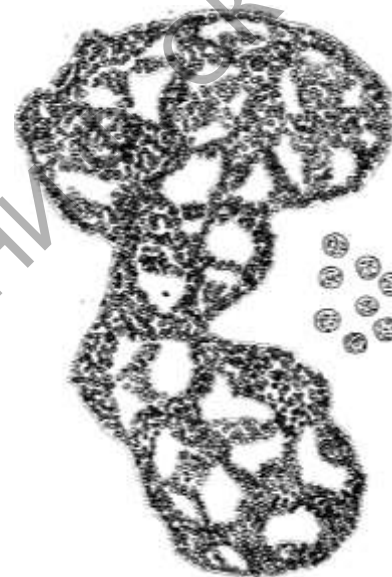


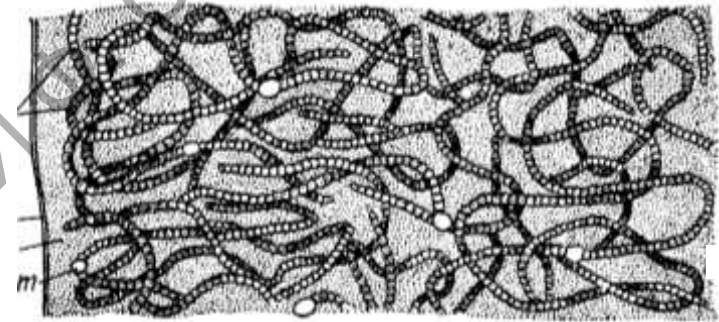
Рисунок 1 – Микроцистис (*Microcystis sp.*)

3 Нанести на предметное стекло каплю из склянки с осцилляторией, покрыть покровным стеклом и рассмотреть под микроскопом сначала при малом, затем при большом увеличении. *Зарисовать часть нити осциллятории* с гормогониями. Отметить цилиндрическую форму вегетативных клеток, закругленную форму верхушечных клеток, тонкую пектиновую оболочку, сильно окрашенный периферический слой цитоплазмы – хроматоплазму и более светлую центроплазму, зерна цианофидина.

5 Отделить с помощью препаровальной иглы кусочек слизи из периферической части колонии ностока, поместить его в каплю воды на предметное стекло и **рассмотреть под микроскопом колонию ностока** при малом увеличении и **отдельную нить** – при большом увеличении.

Сделать соответствующие подписи к рисункам.

А



Б



Рисунок 4 – Носток (*Nostoc sp.*): А – колония ностока, Б – отдельная нить

6 Рассмотреть **колонию глеотрихии**, сделав необходимые обозначения на рисунке. Затем разрушить колонию, взять кусочек слизи и поместить в каплю воды на предметное стекло, покрыть покровным

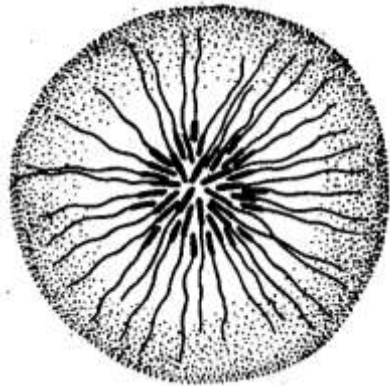
Рисунок 2 – Осциллятория (*Oscillatoria sp.*)

4 На предметное стекло нанести каплю из склянки с анабеной и рассмотреть под микроскопом при малом, а затем при большом увеличении. **Зарисовать часть нити анабены**, отметить вегетативные клетки с газовыми вакуолями, гетероцисты и акинеты.

Рисунок 3 – Анабена (*Anabaena sp.*)

стеклом и рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа **нить глеотрихии, зарисовать ее**. Отметить: гетероцисту, лежащую в основании нити; постепенно суживающиеся по мере удаления от гетероцисты вегетативные клетки и бесцветный волосок у основания нити.

А



Б

Рисунок 5 Глеотрихия (*Gloeotrichia sp.*): А – колония глеотрихии, Б – отдельная нить

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Какие растения относятся к водорослям, каковы их особенности?
- 2 Чем отличается строение клетки синезеленых водорослей от строения клетки других растений?
- 3 Какие формы организации таллома и размножения известны у представителей отдела *Cyanophyta*?
- 4 Назовите пигменты и запасные продукты, встречающиеся в клетках синезеленых водорослей.
- 5 Каковы особенности строения и функции гетероцист и акинет?
- 6 Каково значение синезеленых водорослей в природе и народном хозяйстве?

Лабораторная работа № 2.

Отдел желтозеленые водоросли (Xanthophyta).

Цель: Ознакомиться с представителями желтозеленых и диатомовых водорослей. Изучить особенности их жизненных циклов

Материалы и оборудование. Слянки с водорослями, микроскопы МБР – 1Е, постоянные препараты, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Акинета _____

Амебоидный тип структуры таллома _____

Анизогамия (гетерогамия) _____

Антеридий _____

Апланоспоры _____

Гамета _____

Гаметангий _____

Гаметофит _____

Гаплобионт _____

Гаплодиплобионт _____

Гемимонадный тип структуры таллома _____

Диплобионт _____

Диплогамбионт _____

Жизненный цикл _____

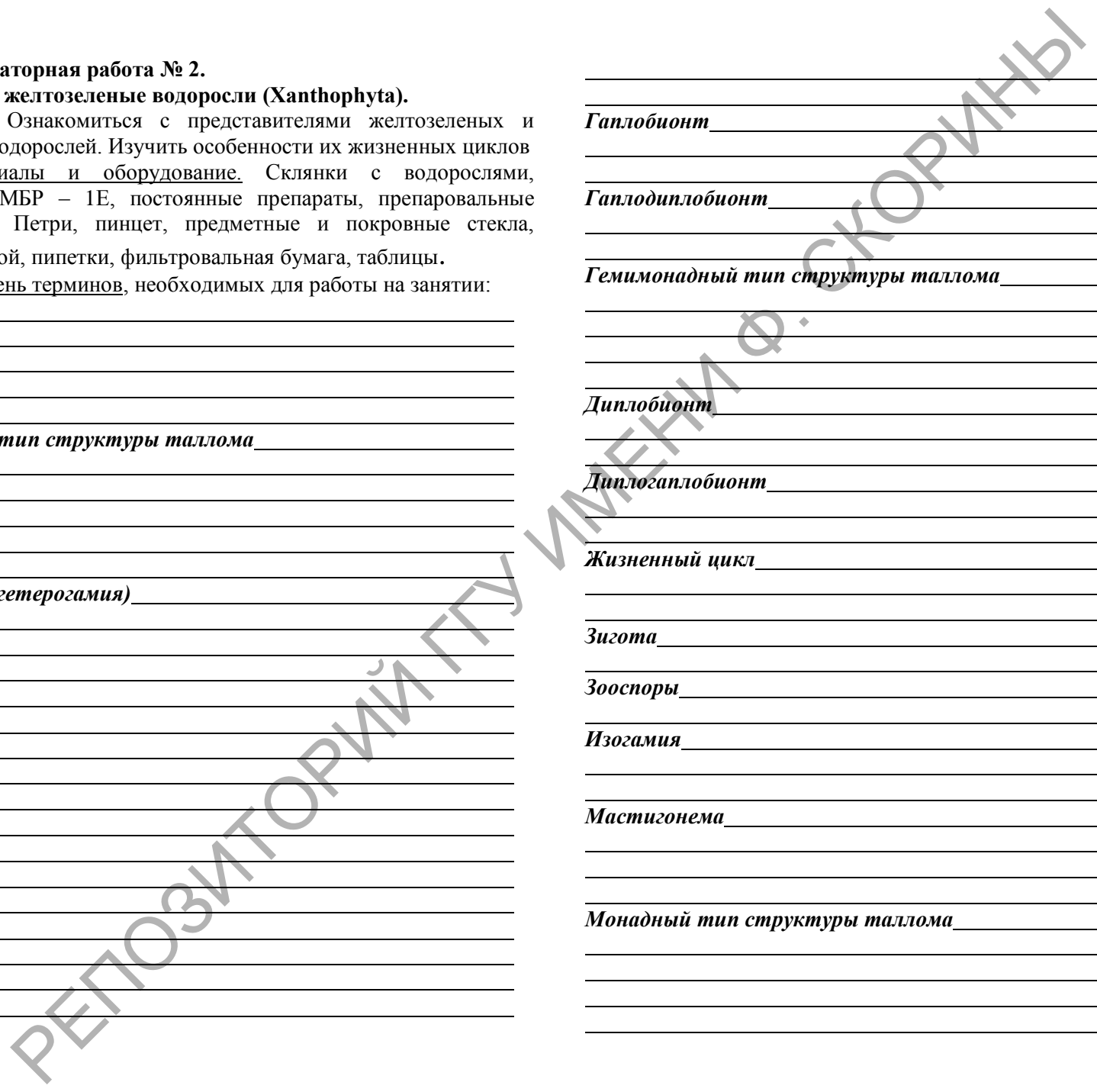
Зигота _____

Зооспоры _____

Изогамия _____

Мастигонема _____

Монадный тип структуры таллома _____



Оогамия _____

Оогоний _____

Перипласт _____

Пиреноид _____

Сарциноидный тип структуры таллома _____

Синзооспоры _____

Сифональный тип структуры таллома _____

Сперматозоид _____

Спорангий _____

Спорофит _____

Споры _____

Стигма _____

Циста _____

Яйцеклетка _____

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2 Приготовить препарат ботридиума и при малом увеличении изучить его строение. *Зарисовать внешний вид водоросли*, отметив при этом наземную пузырчатую часть, бесцветные ризоиды, ядра, хроматофоры, вакуоль.

4 Познакомиться с **жизненным циклом ботридиума**, обратив внимание на строение зооспор водоросли. Сделать соответствующие подписи к рисунку 8.

Рисунок 6 – Ботридиум (*Botrydium sp.*).

3 Рассмотреть под микроскопом и **зарисовать нить вошерии** (можно использовать постоянные препараты). Отметить наземную и ризоидальную часть таллома, ядра, хроматофоры, оболочку, вакуоль.

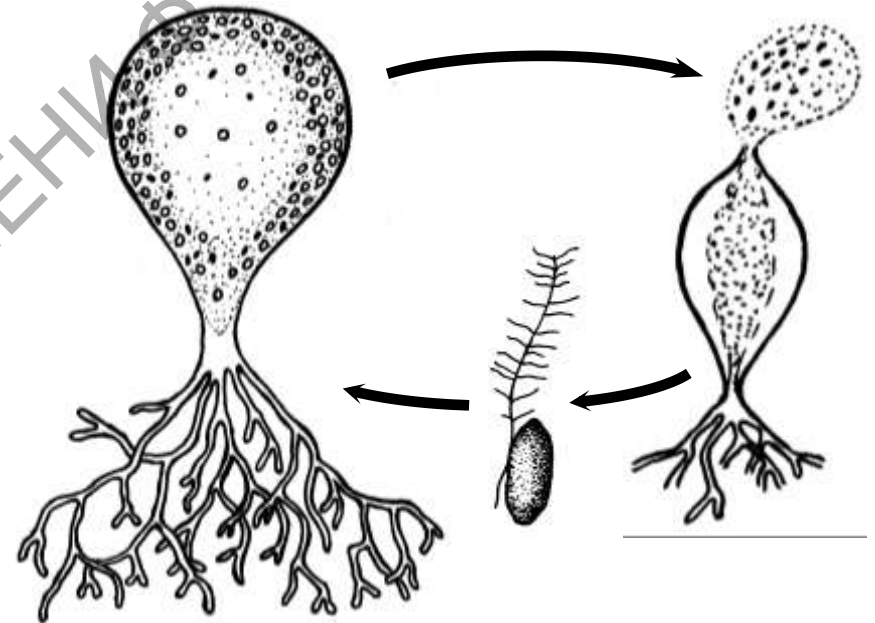


Рисунок 8 – Схема жизненного цикла представителей рода ботридиум (*Botrydium sp.*).

Рисунок 7 - Вошерия (*Vaucheria sp.*)

5 Познакомьтесь с **жизненным циклом вошерии**.
 Дорисовать недостающие этапы жизненного цикла, сделать соответствующие обозначения в схеме на рисунке 9, обратив внимание на особенности смены ядерных фаз.

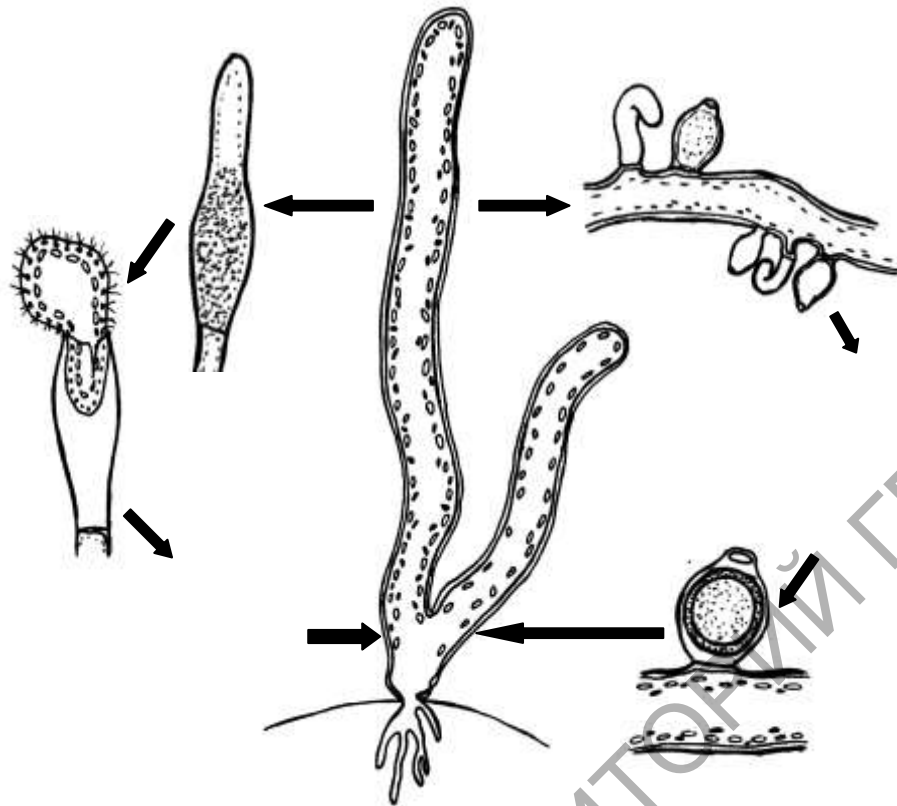


Рисунок 9 - Схема жизненного цикла представителей рода вошерия (*Vaucheria sp.*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Какие особенности характерны желтозеленым водорослям.
- 2 Приведите систематическое положение ботридиума, охарактеризуйте особенности их строения и размножения.
- 3 Опишите строение и жизненный цикл вошерии.
- 4 Каково значение и распространение желтозеленых водорослей?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Лабораторная работа № 3.

Отдел бурые водоросли (Phaeophyta)

Цель: Ознакомиться с разнообразием жизненных циклов
бурых водорослей на примере конкретных представителей

Материалы и оборудование. Склянки с водорослями,
микроскопы МБР – 1Е, постоянные препараты, препаровальные
иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла,
склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Антерозоид

Базальный диск

Гетероморфная смена форм развития

Изоморфная смена форм развития

Концептакулы (скафидии)

Паренхиматозный тип структуры таллома

Псевдопаренхиматозный тип структуры таллома

Рецептакулы

Ризоид

Хроматическая адаптация

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов
исследования. *Записать систематику:*

2 Рассмотреть на гербарном образце общий вид *эктокарпуса*, познакомиться с особенностями протекания его жизненного цикла, **дорисовать недостающие этапы жизненного цикла** и сделать соответствующие обозначения на рисунке 10.

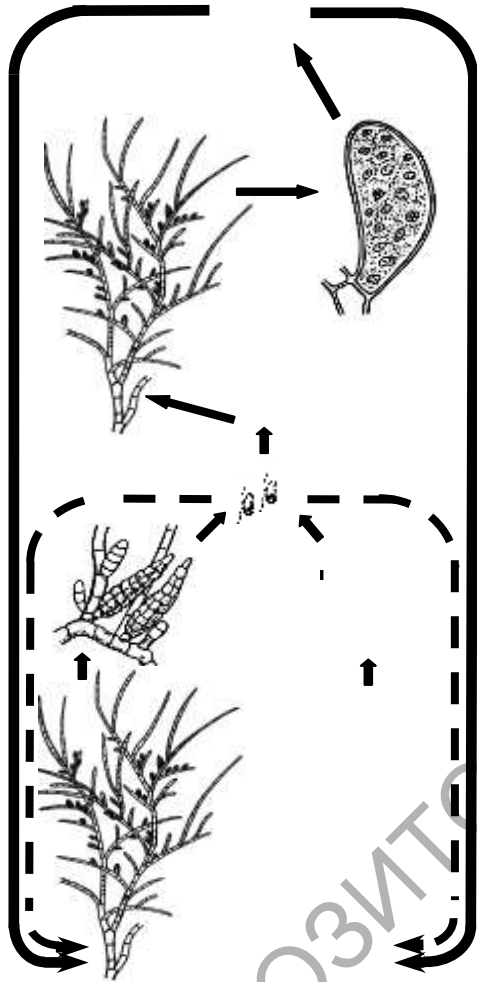


Рисунок 10 - Схема жизненного цикла представителей рода *эктокарпус* (*Ectocarpus*)

3 На гербарном образце рассмотреть общий вид диктиоты, познакомиться с ее **жизненным циклом**, выполнить недостающие рисунки и сделать соответствующие обозначения на ниже предложенной схеме.

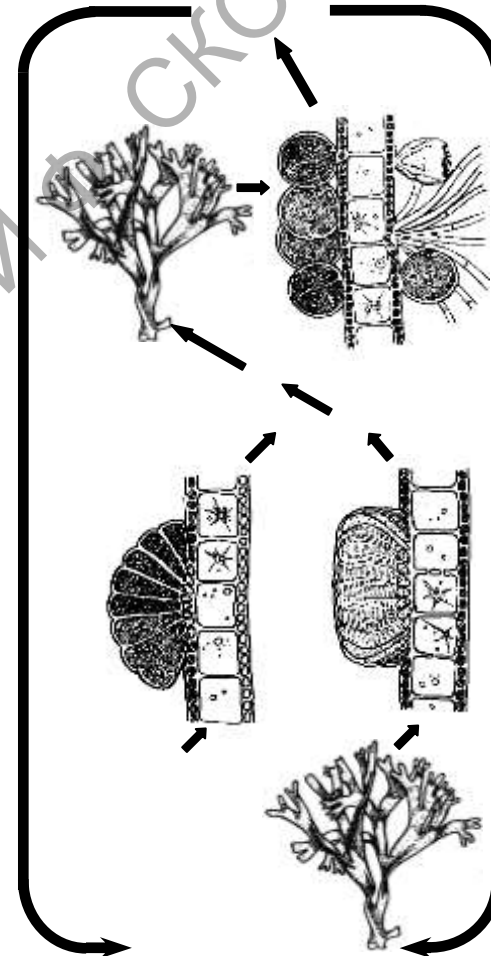


Рисунок 11 - Схема жизненного цикла представителей рода *диктиота* (*Dictyota*.)

4 Рассмотреть общий вид ламинарии. На готовых препаратах изучить продольный и поперечный срезы черешка. **Зарисовать продольный разрез слоевища**, отметив меристодерму, кору, промежуточный слой и сердцевину.

Рисунок 12 – Продольный разрез слоевища ламинарии

5 Познакомиться с особенностями жизненного цикла **ламинарии, зарисовать схему жизненного цикла**, выполнить соответствующие обозначения на рисунке. Сравнить схемы жизненных циклов эктокарпуса, диктиоты и ламинарии, обратить внимание на особенности чередования поколений.

Рисунок 13 - Схема жизненного цикла представителей рода ламинария (*Laminaria*)

6 Рассмотреть на гербарных образцах внешний вид фукуса, познакомиться с особенностями его строения и жизненного цикла.
Доработать предложенную схему жизненного цикла фукуса.

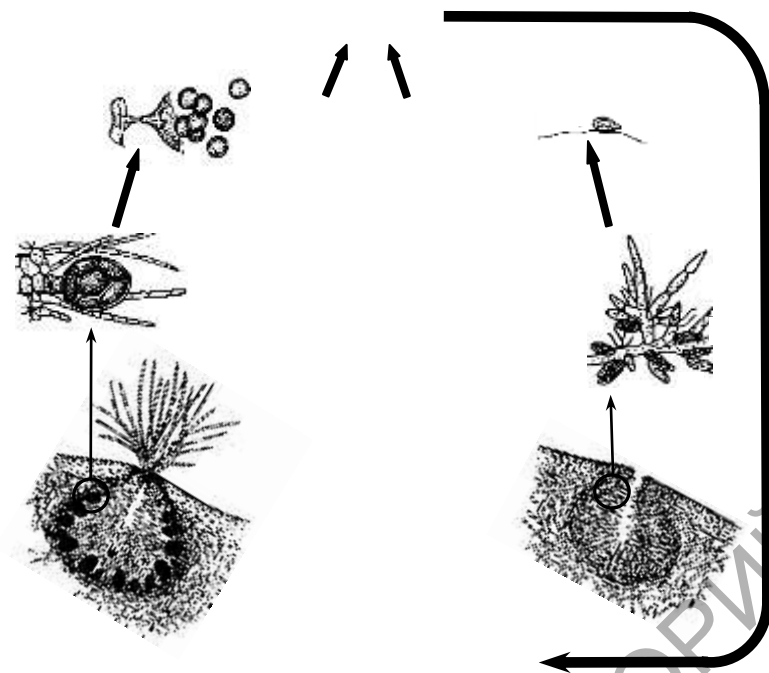


Рисунок 14 - Схема жизненного цикла представителей рода фукус (*Fucus*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Дайте общую характеристику бурых водорослей, укажите их отличия от других водорослей.
- 2 Какие принципы лежат в основе классификации отдела?
- 3 Для каких форм бурых водорослей характерно наибольшее анатомическое и морфологическое расчленение таллома?
- 4 Как осуществляется смена ядерных фаз и форм развития в различных классах бурых водорослей (на примере эктокарпуса, диктиоты, ламинарии и фукуса)?

Лабораторная работа № 4.

Отдел диатомовые водоросли (Bacillariophyta)

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой и представителями диатомовых водорослей. Изучить особенности жизненных циклов водорослей отдела Bacillariophyta.

Материалы и оборудование. Слянки с водорослями, микроскопы МБР – 1Е, постоянные препараты, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Автогамия _____

Ауксоспора _____

Гипотека _____

Гиповальва _____

Гипоцингулюм _____

Диатомиты _____

Тека _____

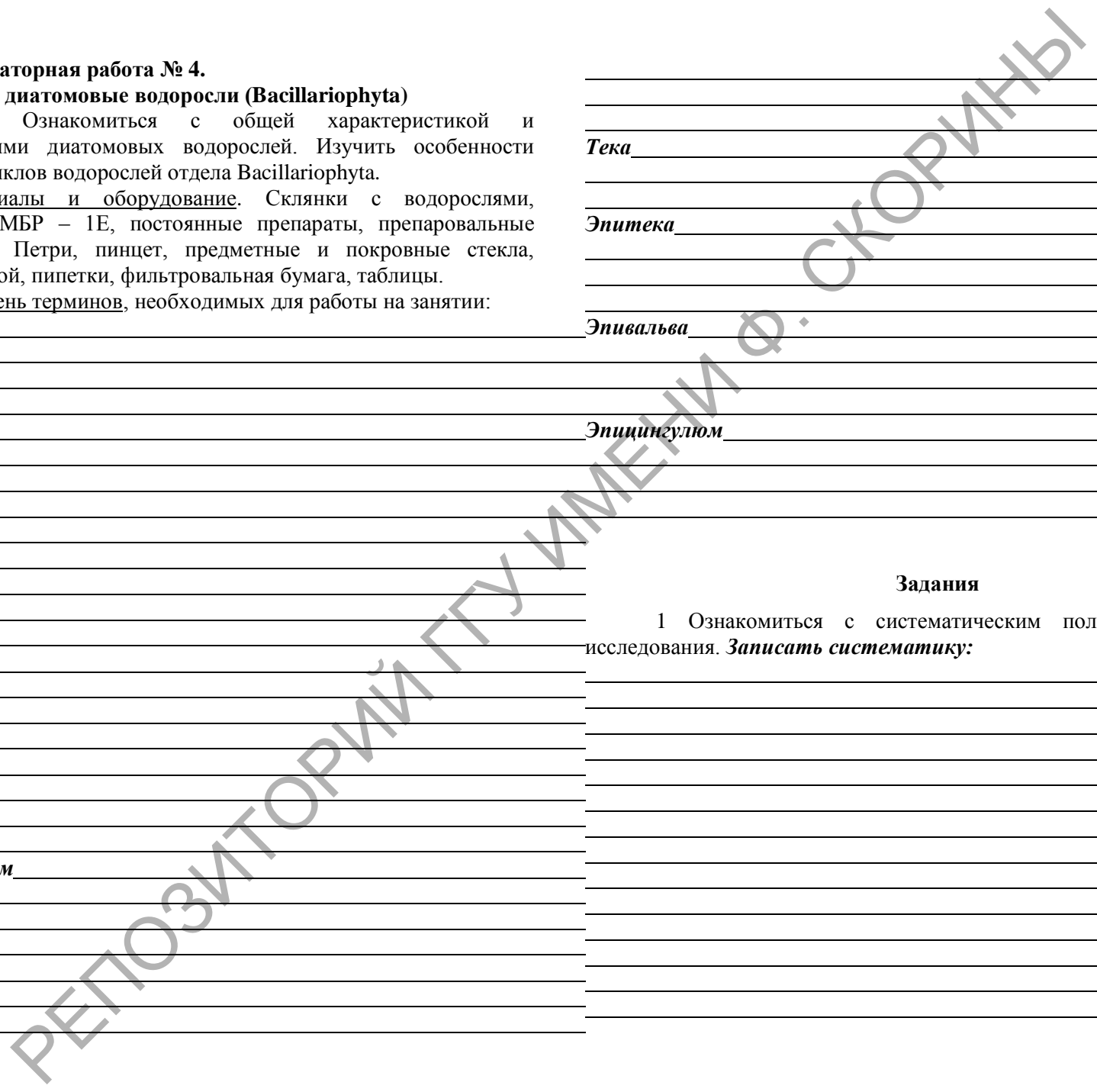
Эпитека _____

Эпивальва _____

Эпидингулюм _____

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*



2 На подготовленном обычным способом препарате при малом увеличении микроскопа рассмотреть нить мелозиры. Познакомиться с **жизненным циклом мелозиры**, выполнить недостающие рисунки и сделать соответствующие обозначения на ниже предложенной схеме.

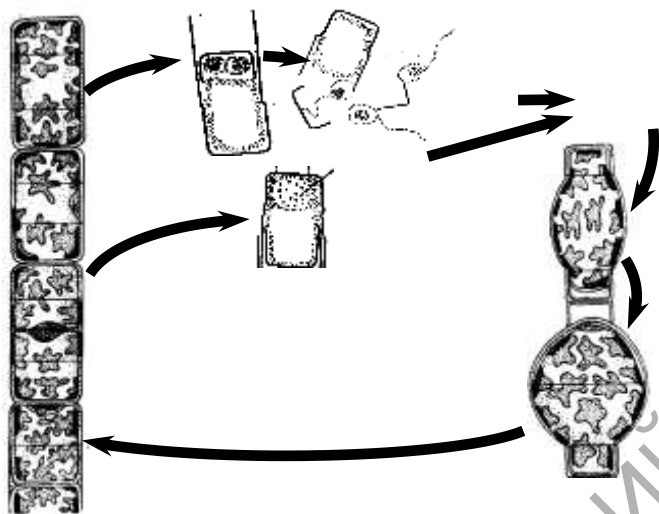


Рисунок 15 – Схема жизненного цикла представителей рода мелозира (*Melosira*.)

3 Рассмотреть и **зарисовать пиннулярию в двух положениях: со створки и с пояска**. На рисунке со стороны створки отметить S-образный шов, три узелка, ребра по краю створки; на рисунке со стороны пояска обозначить две створки – эпитеку и гипотеку.

А

Б

Рисунок 16 – Строение пиннулярии (*Pinnularia sp.*): А – вид со створки, Б – вид с пояска

4 Изучить и зарисовать **внутреннее строение** диатомовых водорослей на примере навикулы. Отметить на рисунке ядро, хроматофор, вакуоль, пектиновую оболочку.

Рисунок 17 – Внутреннее строение навикулы (*Navicula sp.*)

5 Познакомьтесь с жизненным циклом пиннулярии, сравните жизненные циклы пиннулярии и мелозиры. *Дорисовать недостающие этапы жизненного цикла и* сделать соответствующие обозначения на рисунке 18.

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Дайте характеристику отделу Bacillariophyta.
- 2 На какие классы делятся диатомовые водоросли и по какому признаку? Назовите основных представителей классов.
- 3 Опишите особенности внешнего и внутреннего строения диатомовых водорослей на примере пиннулярии.
- 4 Охарактеризуйте жизненные циклы мелозиры и пиннулярии.

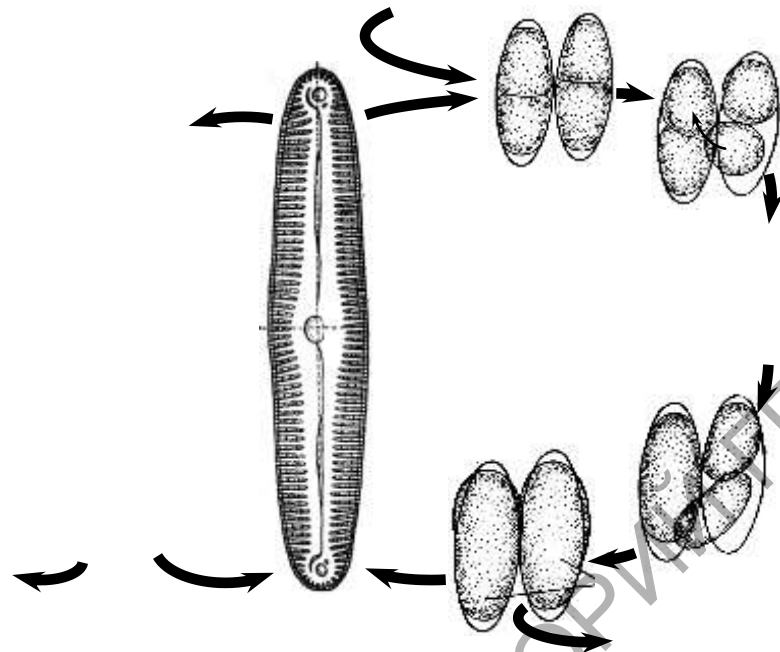


Рисунок 18 — Схема жизненного цикла пиннулярии (*Pinnularia*)

РЕПОЗИТОРИЙ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Лабораторная работа № 5.

Зеленые водоросли порядков вольвокальные (*Volvocales*), хлорококкальные (*Chlorococcales*), сценедесмотальные (*Scenedesmales*) и хлореллальные (*Chlorellales*)

Цель: Ознакомиться с представителями класса собственно зеленые водоросли. Изучить особенности протекания жизненных циклов наиболее типичных представителей порядков вольвокальные, хлорококкальные, сценедесмотальные и хлореллальные.

Материалы и оборудование. Слянки с водорослями, постоянные препараты изучаемых объектов, микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, слянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, двухпроцентный раствор метиленовой сини, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Автоспоры _____

Гологамия (хологамия) _____

Конъюгация _____

Кутикула _____

Пальмеллевидное состояние _____

Сифонокладальный тип структуры таллома _____

Ценобий _____

Фитонейстон _____

Фитобентос _____

Фитопланктон _____

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

2 Приготовить уже известным вам способом препарат хламидомонады, рассмотреть при большом и малом увеличении. **Зарисовать строение клетки хламидомонады**, отметить пектиновую оболочку, ядро, две пульсирующие вакуоли, светочувствительный глазок (стигму), чашевидный хроматофор, пиреноид, жгутики на переднем конце тела. Чтобы рассмотреть жгутики, необходимо окрасить препарат двухпроцентным раствором метиленовой сини или йодом в йодистом калии. Для этого по каплям наносят раствор с одного края покровного стекла, а с противоположной стороны оттягивают воду фильтровальной бумагой.

Рисунок 19 – Строение хламидомонады (*Chlamydomonas*)

3 Изучить особенности протекания жизненного цикла хламидомонады, **доработать схему жизненного цикла**, выполнить соответствующие обозначения на рисунке.

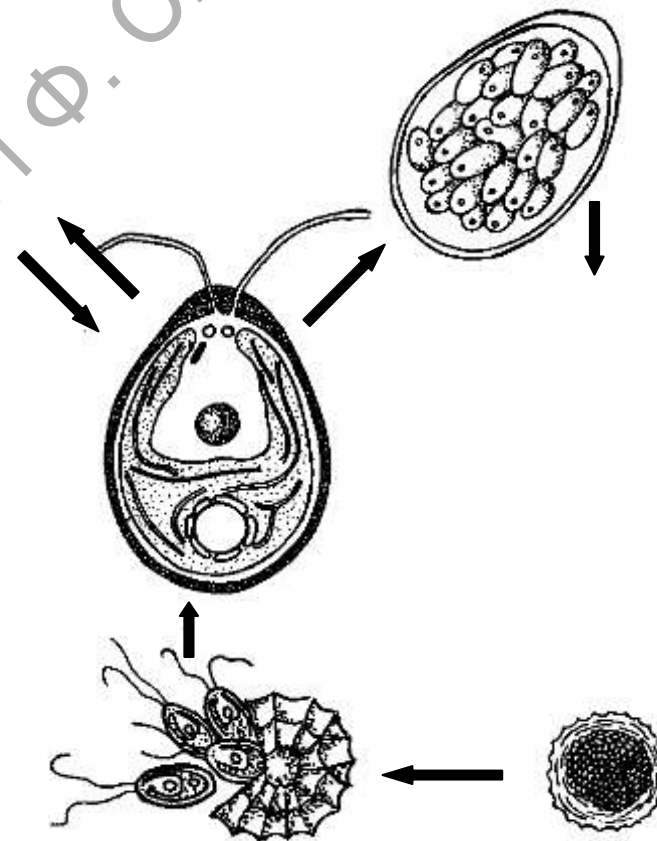


Рисунок 20 – Схема жизненного цикла представителей рода хламидомонада (*Chlamydomonas*)

3 Приготовить препарат колонии вольвокса, рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа (для сравнения можно использовать постоянные препараты). Познакомиться с **жизненным циклом вольвокса**, выполнить недостающие рисунки и сделать соответствующие обозначения на ниже представленной схеме.

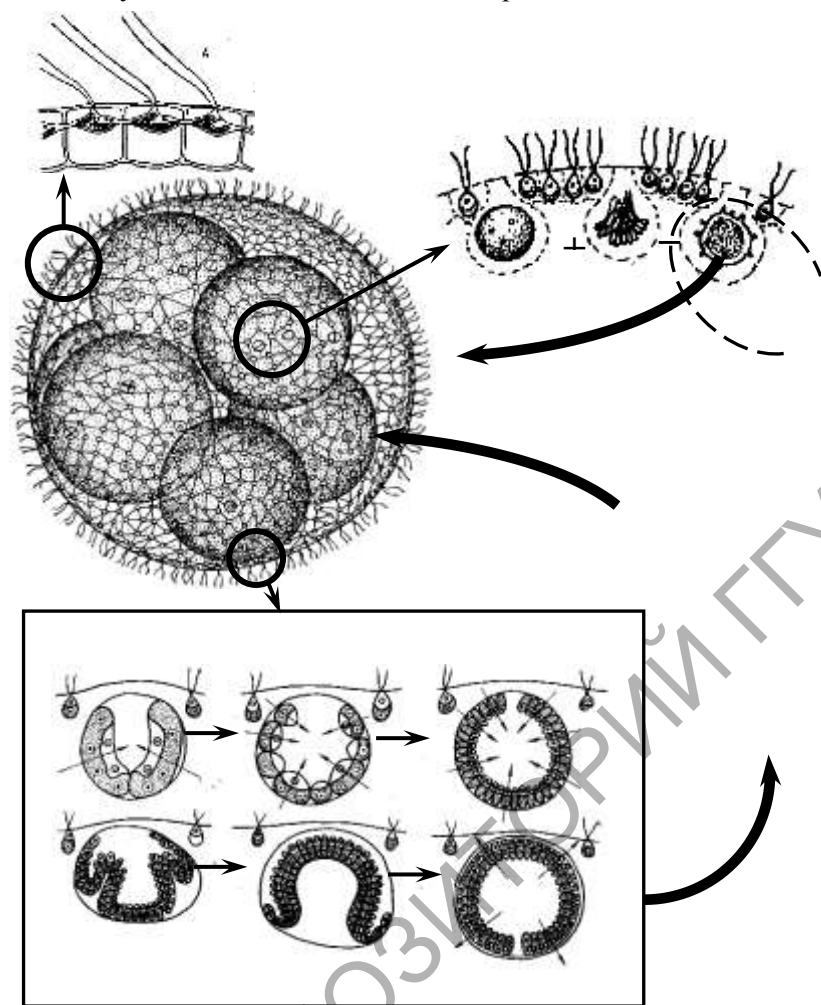


Рисунок 21 – Схема жизненного цикла представителей рода вольвокс (*Volvox*)

4 Для приготовления препарата хлорококкума можно использовать зеленый налет с коры деревьев, соскоблив его в каплю чистой воды на предметное стекло. Затем разбить комочки водорослей препаровальной иглой, накрыть покровным стеклом и рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа. Познакомиться с **жизненным циклом хлорококкума**, доработать схему, представленную на рисунке 20.

Рисунок 22 – Схема жизненного цикла представителей рода хлорококкум (*Chlorococcum*)

5 Для приготовления препарата гидродикциона (водяной сеточки) в каплю воды на предметное стекло поместить кусочек колонии, расправить препаровальной иглой, накрыть покровным стеклом. Рассмотреть и *зарисовать ячейку сети*, указав при этом в отдельной клетке оболочку, сетчатый хроматофор с пиреноидами, многочисленные ядра, постенное расположение цитоплазмы.

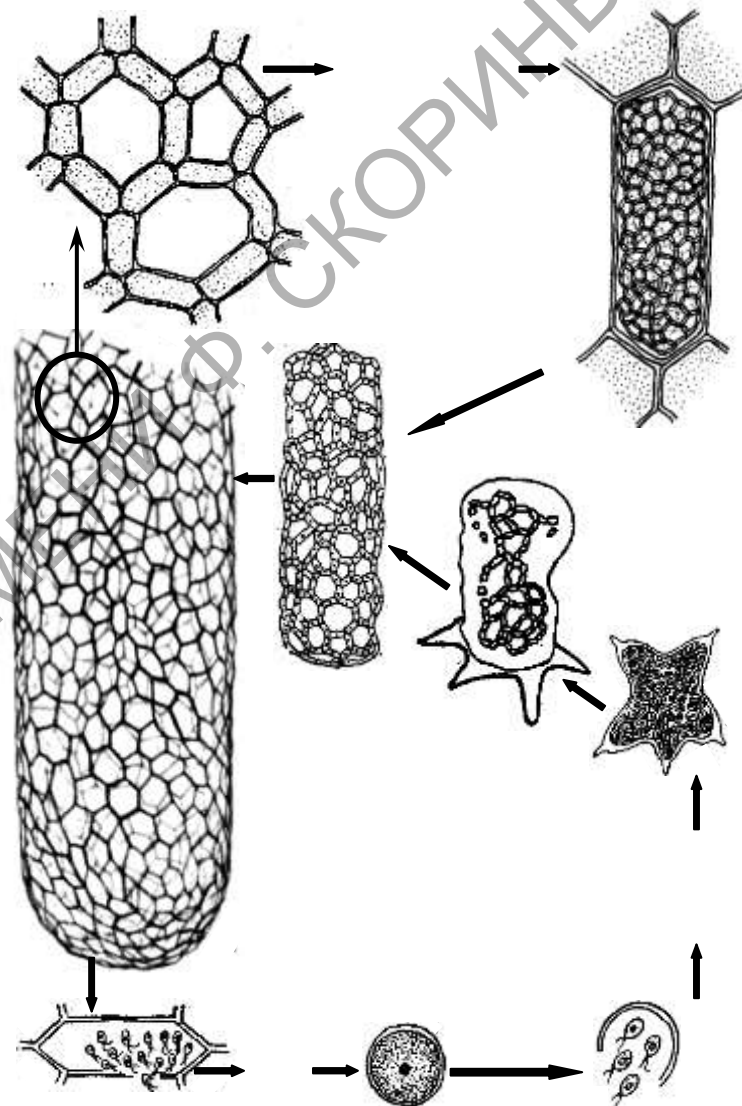


Рисунок 23 – Строение ячейки сети гидродикциона (*Hydrodictyon*)

6 Познакомиться с *жизненным циклом гидродикциона*, выполнить недостающие рисунки и сделать соответствующие обозначения на ниже предложенной схеме.

Рисунок 24 – Схема жизненного цикла представителей рода гидродиктион (*Hydrodictyon*) – «водяная сеточка»

3 Приготовить препарат хлореллы и рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа. Сравнить строение клеток хлореллы и хлорококкума. **Зарисовать схему жизненного цикла хлореллы**, выполнив соответствующие обозначения (рисунок 21).

порядка вольвоксовые. Перечислите известных представителей порядка.

3 Каково строение, распространение и образ жизни хлорококковых?

4 Каково чередование ядерных фаз у вольвоксовых и хлорококковых?

5 Приведите общую характеристику порядка сценедесмальные. Перечислите известных вам представителей порядка.

6 Каково строение, распространение и образ жизни хлореллальных?

7 Опишите жизненные циклы хлореллы и гидродиктиона?

8 Сопоставьте жизненные циклы вольвокса и гидродиктиона.

Рисунок 25 - Схема жизненного цикла представителей рода хлорелла (*Chlorella*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Дайте общую характеристику отделу зеленые водоросли.
- 2 Охарактеризуйте строение клетки наиболее типичное для

Лабораторная работа № 6.

Ульвофициевые (*Ulvophyceae*) и сифонофициевые (*Siphonophyceae*) зеленые водоросли

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой водорослей классов *Ulvophyceae* и *Siphonophyceae*. Рассмотреть особенности строения и жизненных циклов наиболее типичных представителей классов.

Материалы и оборудование. Слянки с водорослями, микроскопы МБР – 1Е, гербарные образцы улотрикса, ульвы и кладофоры, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, слянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Геликоид _____

Дермоид _____

Цирроид _____

Повторить термины, представленные в занятиях №1-5.

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

2 Приготовить препарат, поместив несколько нитей улотрикса на предметное стекло, накрыть покровным. Рассмотреть при малом увеличении микроскопа общий вид нити, при большом – форму и строение отдельной клетки, обратив внимание на хроматофор в виде широкого незамкнутого кольца. **Зарисовать строение нити улотрикса**, выполнив соответствующие обозначения на рисунке.

Рисунок 26 - Строение таллома улотрикса опоясанного (*Ulothrix zonata*)

3 Познакомиться с особенностями протекания жизненного цикла улотрикса. **Дорисовать недостающие этапы жизненного цикла, сделать соответствующие обозначения в схеме** на рисунке 23, обратить внимание на особенности смены ядерных фаз.

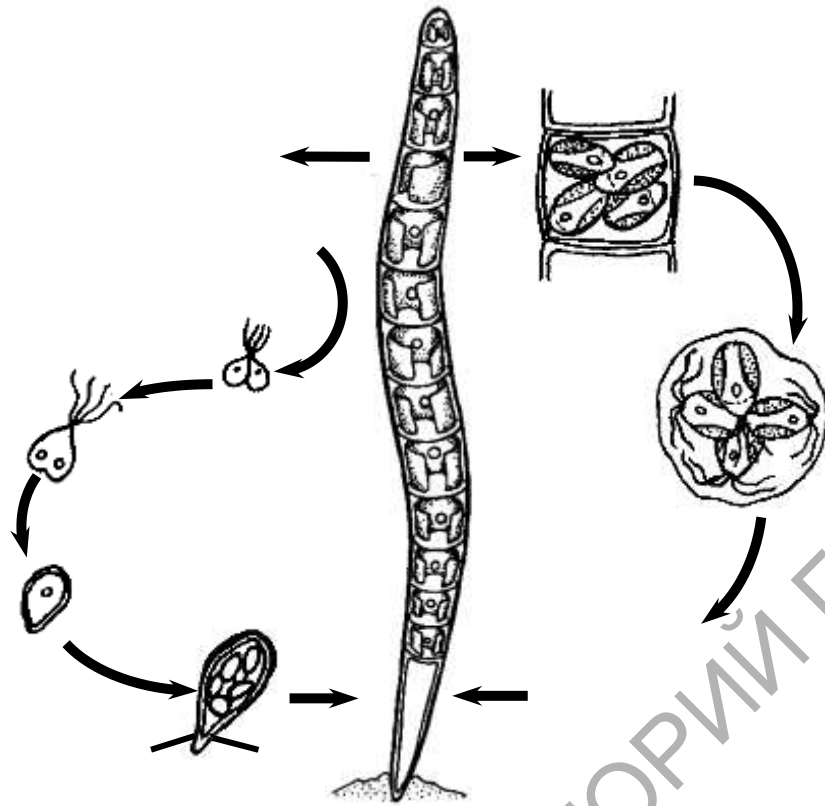


Рисунок 27 – Схема жизненного цикла улотрикса опоясанного (*Ulothrix zonata*)

4 Рассмотреть таллом ульвы на гербарных образцах, отметить его пластинчатость; изучить внутреннее строение таллома. **Доработать схему цикла развития ульвы**, указать особенности смены бесполого и полового поколений.

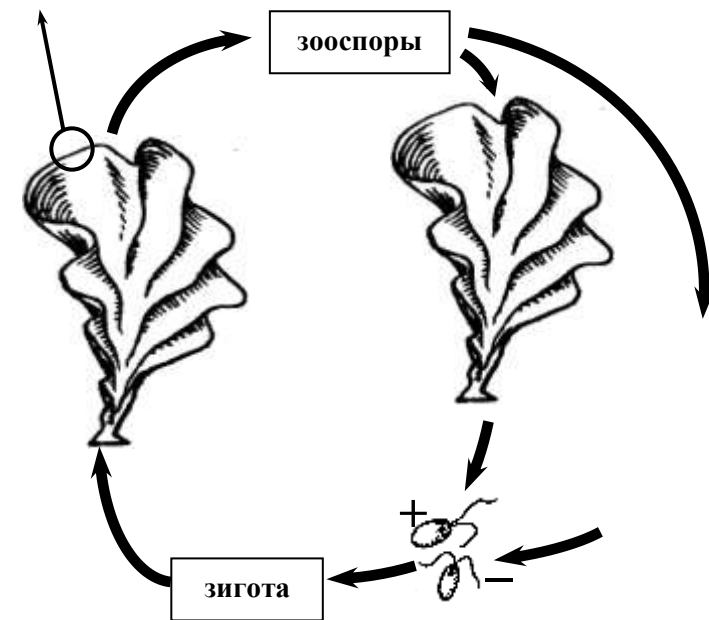


Рисунок 28 – Схема строения таллома и жизненного цикла ульвы (*Ulva*)

5 Познакомиться с внешним видом кладофоры, приготовить известным способом препарат. Рассмотреть при малом увеличении и **зарисовать часть ветвящегося таллома кладофоры**. Отметить дифференцировку тела на главную ось и боковые ветви, цилиндрическую форму клеток. Рассмотреть и **зарисовать отдельную клетку кладофоры** при большом увеличении микроскопа. Отметить оболочку, цитоплазму, хроматофор, пиреноиды, многоядерность.

А

Б

Рисунок 29 - Строение кладофоры скученной (*Cladophora glomerata*): А – таллом, Б – отдельная клетка

6 Познакомиться с особенностями протекания жизненного цикла **кладофоры**. **Доработать** ниже представленную **схему жизненного цикла**, обратить внимание на особенности смены ядерных фаз.

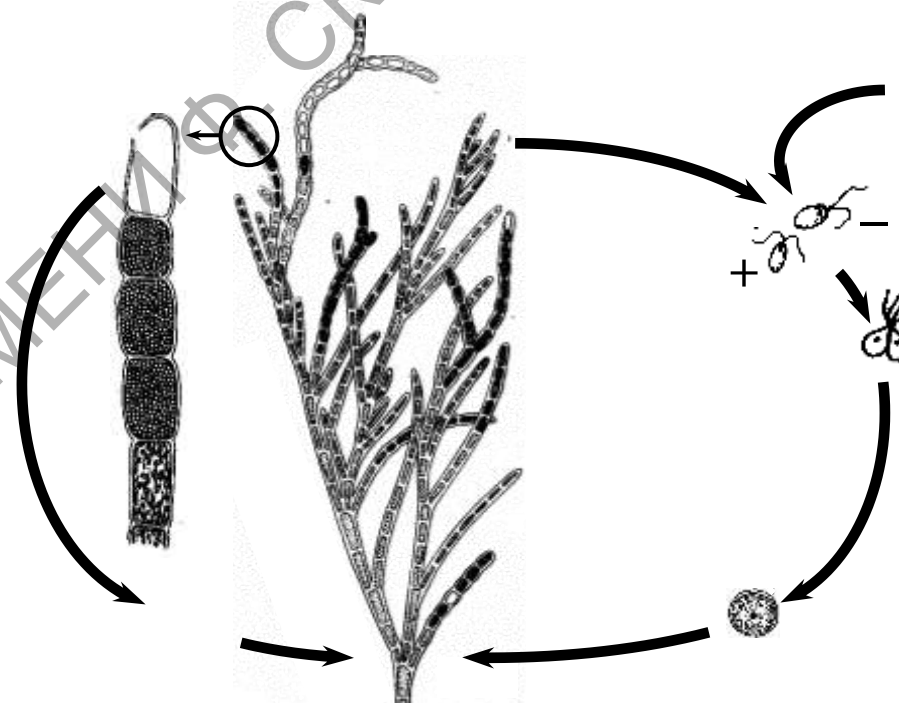


Рисунок 30 – Схема жизненного цикла кладофоры скученной (*Cladophora glomerata*)

5 Рассмотреть *слоевище каулерпы*, отметить стелющиеся трубковидные ризомы и вертикальные ассимиляционные побеги. Познакомиться с *жизненным циклом каулерпы*, *дорисовать недостающие этапы* и сделать соответствующие обозначения в схеме на рисунке 26, обратить внимание на особенности смены ядерных фаз.

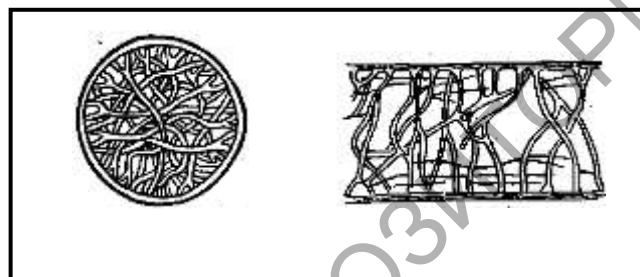
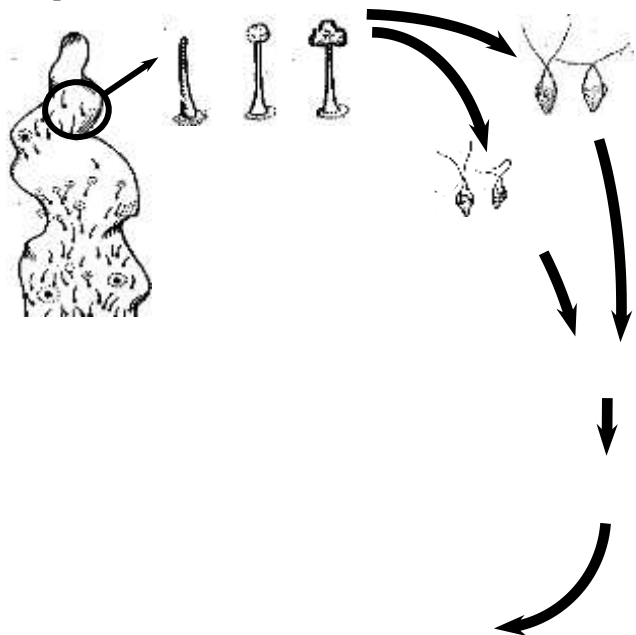


Рисунок 31 – Строение галлома и схема жизненного цикла каулерпы прорастающей (*Caulerpa prolifera*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Приведите характеристику класса ульвофициевые водоросли.
- 2 Охарактеризуйте особенности строения, размножения и протекания жизненных циклов улотрикса и ульвы.
- 3 Какие формы порядка улотриковых отклоняются от общей для зеленых водорослей схемы смены ядерных фаз?
- 4 Опишите строение клетки, размножение и особенности смены ядерных фаз у представителей порядка кладофоровые.
- 5 Дайте характеристику классу *Siphonophyceae*, назовите основных представителей класса.
- 6 Опишите строение и особенности цикла развития каулерпы.

Лабораторная работа № 7.

Харофициевые (*Charophyceae*) зеленые водоросли

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой класса *Charophyceae*, изучить особенности организации основных представителей класса и их жизненные циклы.

Материалы и оборудование. Скрепы с водорослями, микроскопы МБР – 1Е, постоянные препараты, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Повторить термины, представленные в занятиях №1-5.

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику*:

2 Приготовить препарат спиригиры, рассмотреть вначале нить, затем отдельную клетку водоросли, *зарисовать строение клетки*. Отметить оболочку, цитоплазму, ядро в цитоплазматическом мешочке, вакуоль, спирально закруженный хроматофор с пиреноидами.

На готовом препарате рассмотреть стадии лестничной конъюгации спиригиры: появление боковых выростов, образование копуляционного канала, переливание протопластов через канал,

формирование зиготы. *Доработать схему жизненного цикла спиригиры.*

А

Б

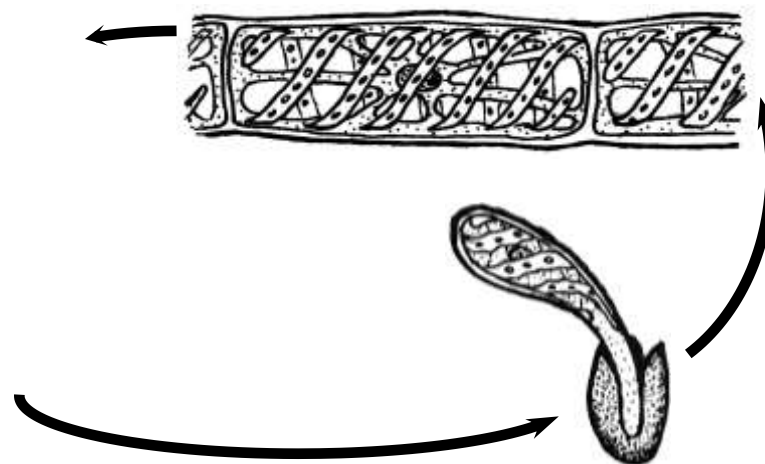


Рисунок 32 – Спиригира (*Spirogyra*): А – строение клетки, Б – схема жизненного цикла

3 Познакомиться на подготовленном препарате с внешним видом мужоции вначале при малом увеличении микроскопа, затем при большом. **Зарисовать отдельную клетку мужоции в двух положениях:** с хроматофором в плане и с хроматофором в профиль. Отметить оболочку, цитоплазму, ядро, пластинчатый хроматофор, пиреноиды.

А

Б

Рисунок 33 – Мужоция (*Moireotia*): А – с хроматофором в плане, Б – с хроматофором в профиль

4 Приготовить препарат и рассмотреть зигнему при малом и большом увеличении микроскопа. **Зарисовать отдельную клетку зигнемы.** Отметить оболочку, цитоплазму, ядро в цитоплазматическом мостике, два хроматофора звездчатой формы, в центре которых находится по пиреноиду.

Рисунок 34 – Зигнема (*Zygnema*)

5 Рассмотреть **таллом хары**. Обратить внимание на внешнее сходство хары с листостебельными растениями. Отметить стебель с узлами и междоузлиями и боковые ветви, расположенные мутовчато, а также ризоиды с клубеньками. При малом увеличении микроскопа рассмотреть строение узла с оогонием и антеридием (можно использовать постоянный препарат).

Познакомиться с **жизненным циклом каулерны**, **дорисовать недостающие этапы и сделать соответствующие обозначения в схеме** на рисунке 26, обратить внимание на особенности смены ядерных фаз.

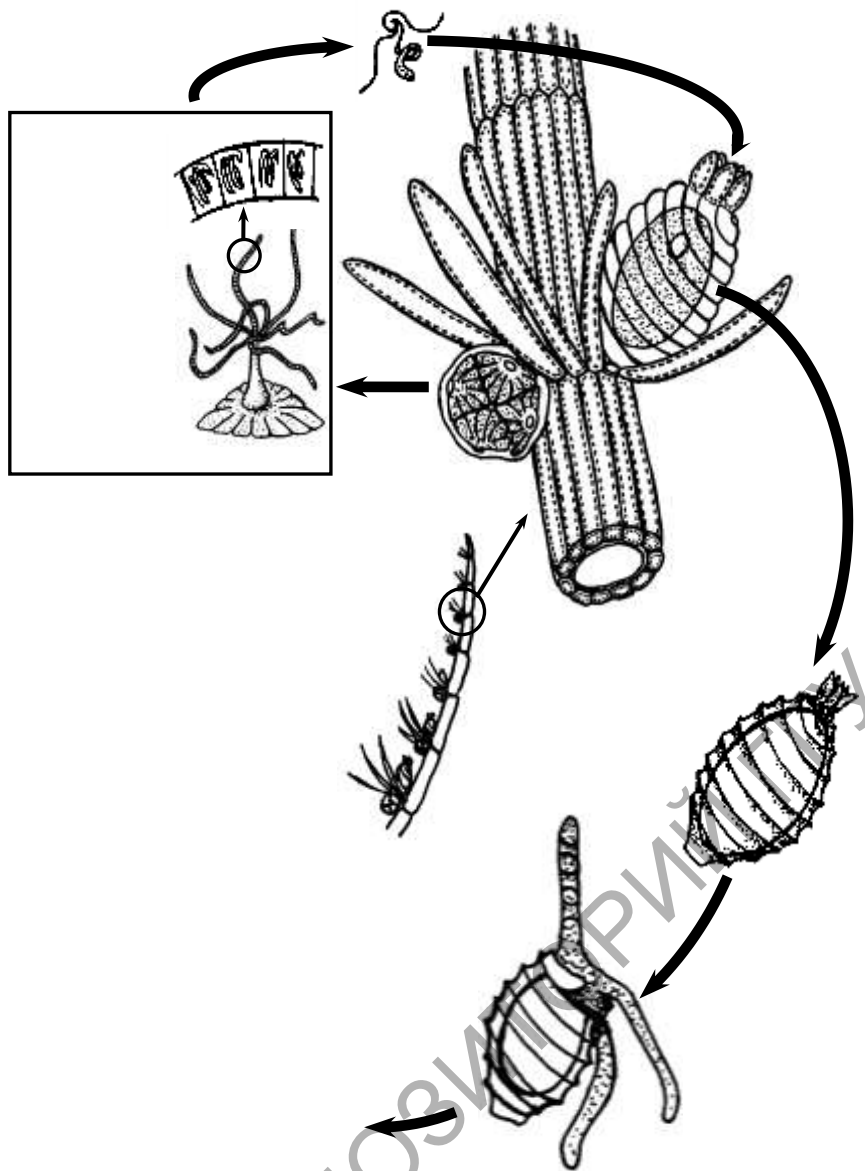


Рисунок 35 – Схема жизненного цикла представителей рода хара (*Chara*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Какие признаки легли в основу выделения класса конъюгаты, на какие порядки он делится?
- 2 Охарактеризуйте строение клетки зигнемовых на примере спирогиры.
- 3 Какова особенность полового размножения у представителей класса *Conjugatophyceae*? Сравните процессы лестничной и боковой конъюгаций.
- 4 Какие признаки в организации харовых позволяют говорить о них как о наиболее высокоорганизованных водорослях?
- 5 Охарактеризуйте строение таллома и органов полового размножения харовых водорослей.
- 6 Как осуществляется смена ядерных фаз у харовых водорослей?

Лабораторная работа № 8.

Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики.

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой псевдогрибов и слизевиков, изучить строение и жизненные циклы сапротелгии, фитофторы и плазмодиофоры капустной.

Материалы и оборудование. Чашки Петри с мертвыми мухами, на которых развивается сапротелгия; листья и клубни картофеля, пораженные фитофторой; фиксированный материал пораженных растений капусты (капустная кила, черная ножка) и клубней картофеля (рак). Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, бритвы, скальпель, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Гаустория _____

Дипланетизм _____

Капиллиций _____

Кариогамия _____

Конидии _____

Мицелий _____

Плазмогамия _____

Плазмодий _____

Плазмодиокарп _____

Псевдоплазмодий _____

Пролиферация _____

Слизевики _____

Сифоногамия _____

Спорокарп _____

Эталии _____

Повторить термины: антеридий, гамангий, гаметогамия, гамета, жизненный цикл, зигота, зооспоры, изогамия, оогоний, хологамия, экзоспоры, эндоспоры, яйцеклетка

Задания

1. Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2. Рассмотреть пораженных сапролегнией мертвых мух, обратить внимание на белый в виде пуха мицелий, пронизывающий тело насекомого и разрастающийся от него радиально во все стороны. Приготовить препарат и изучить строение мицелия, зооспорангиев. Для этого небольшое количество пушка помещают в каплю воды на предметное стекло, накрывают покровным и рассматривают при малом и при большом увеличении микроскопа. Познакомиться с жизненным циклом сапролегни, доработать схему, представленную на рисунке 36, выполнить соответствующие обозначения.

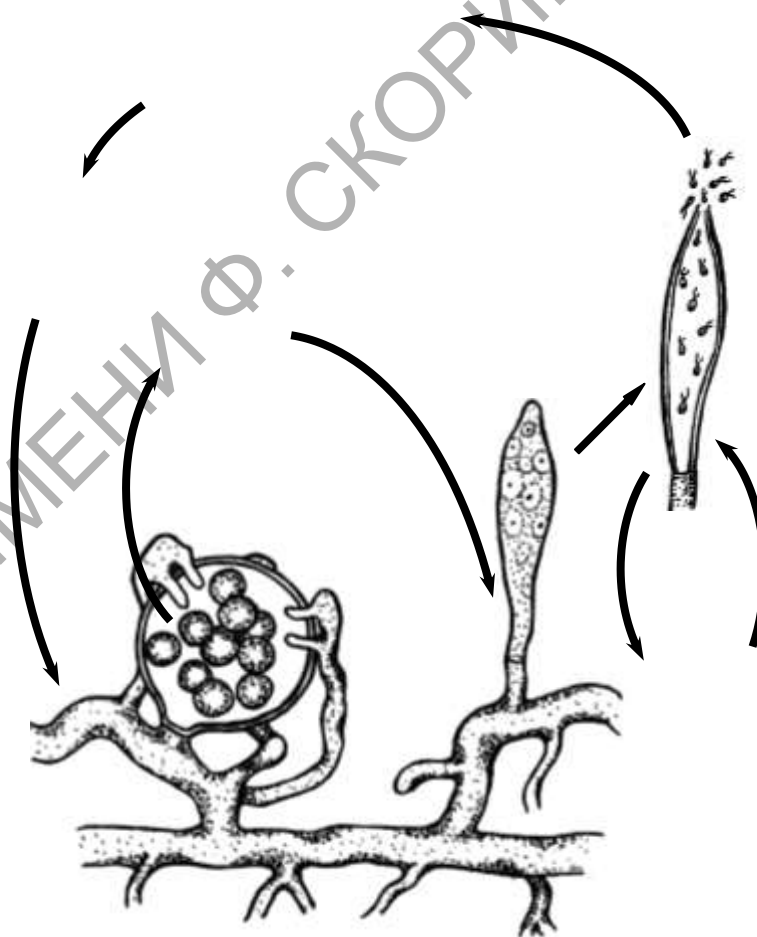


Рисунок 36 - Схема жизненного цикла представителей рода сапролегниа (*Saprolegnia*)

3. Изучить пораженные фитотфторой листья и клубни картофеля. Приготовить временный препарат, соскоблив немного налета с нижней стороны листа препаровальной иглой в каплю воды на предметное стекло, накрыть покровным и рассмотреть при большом увеличении микроскопа. доработать ниже представленную **схему жизненного цикла фиотфторы**.

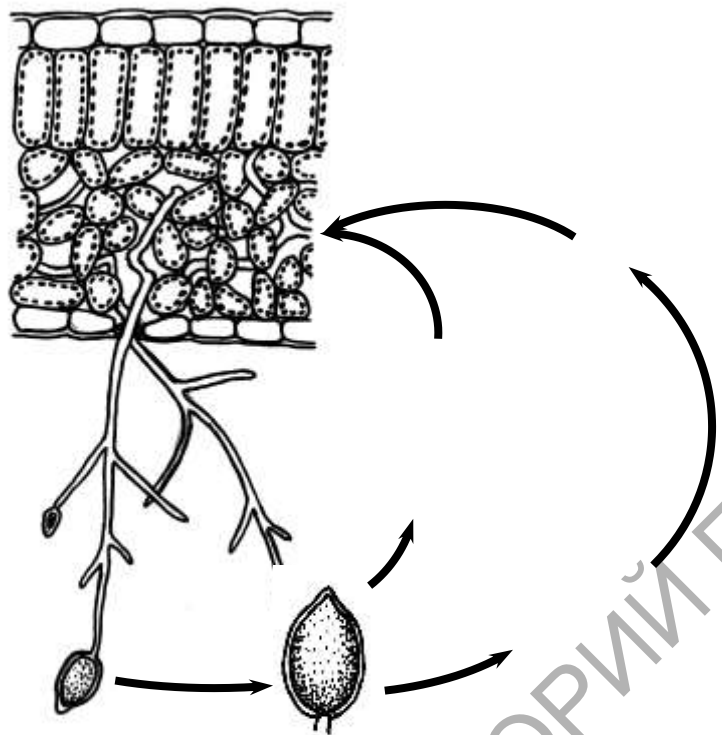


Рисунок 37 – Схема жизненного цикла фитотфторы инфекционной (*Phytophthora infestans*)

4 Рассмотреть на фиксированном *материале пораженные плазмодиофорой корни капусты*. Приготовить временный препарат, срезав небольшой кусочек пораженного корня капусты и поместив его в воду или КОН на предметное стекло. При малом и большом увеличении микроскопа рассмотреть клетки корневой паренхимы с

плазмодием и спорами паразита. **Познакомиться с жизненным циклом плазмодиофоры, дорисовать недостающие этапы** и сделать соответствующие обозначения в схеме на рисунке 38.

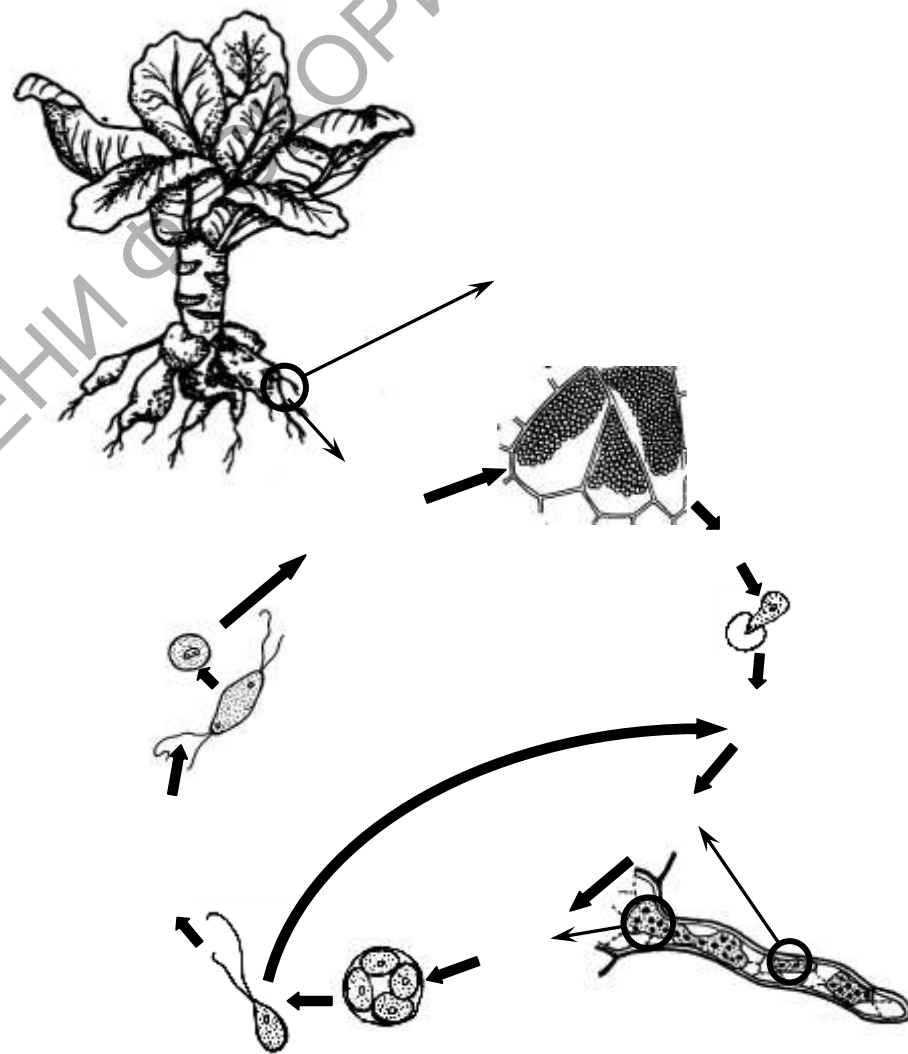


Рисунок 38 – Схема жизненного цикла плазмодиофоры капустной (*Plasmodiophora brassicae*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

1. Приведите общую характеристику псевдогрибов.
2. Опишите цикл развития представителей рода сапролегния.
3. Приведите жизненный цикл фитогторы инфекционной.
4. Перечислите признаки фитогтороза и назовите способы борьбы с ним.
5. Назовите основные признаки слизевиков.
6. Опишите цикл развития плазмодиофоры капустной, заболевание, которое она вызывает и меры борьбы с ним.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Лабораторная работа № 9.

Хиитридиомикотомые (*Chytridiomycota*) и зигомикотомые (*Zygomycota*) грибы.

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой отделов *Chytridiomycota* и *Zygomycota*, изучить строение и жизненные циклы ольпидиума капустного, синхитриума и мукора.

Материалы и оборудование. Фиксированный материал пораженных растений капусты (черная ножка) и клубней картофеля (рак), кристаллизатор с хлебом, на котором выращен мукор; постоянные препараты. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, бритвы, скальпель, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Азигоспора _____

Артроспоры (оидии) _____

Гаметангиогамия _____

Гетероталлизм _____

Гомоталлизм _____

Зигогамия _____

Зигоспора (зигоциста) _____

Почкование _____

Спорангиоспоры _____

Суспензоры _____

Трофоцисты _____

Хламидоспоры _____

Задания

1. Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2 На пораженных синхитриумом клубнях картофеля рассмотреть внешнее проявление рака картофеля. **Зарисовать общий вид пораженного клубня и цисту в клетке растения-хозяина.**

А

Б

Рисунок 39 – Синхитриум (*Synchytrium*): А – общий вид пораженного клубня, Б – циста в клетке растения-хозяина

2 Рассмотреть растение рассады капусты, пораженное ольпидиумом. Сделать поперечный срез через место поражения, рассмотреть под микроскопом возбудителя на разных стадиях (плазмодий в клетках хозяина, зооспорангии). **Доработать схему жизненного цикла ольпидиума**, представленную на рисунке 40.

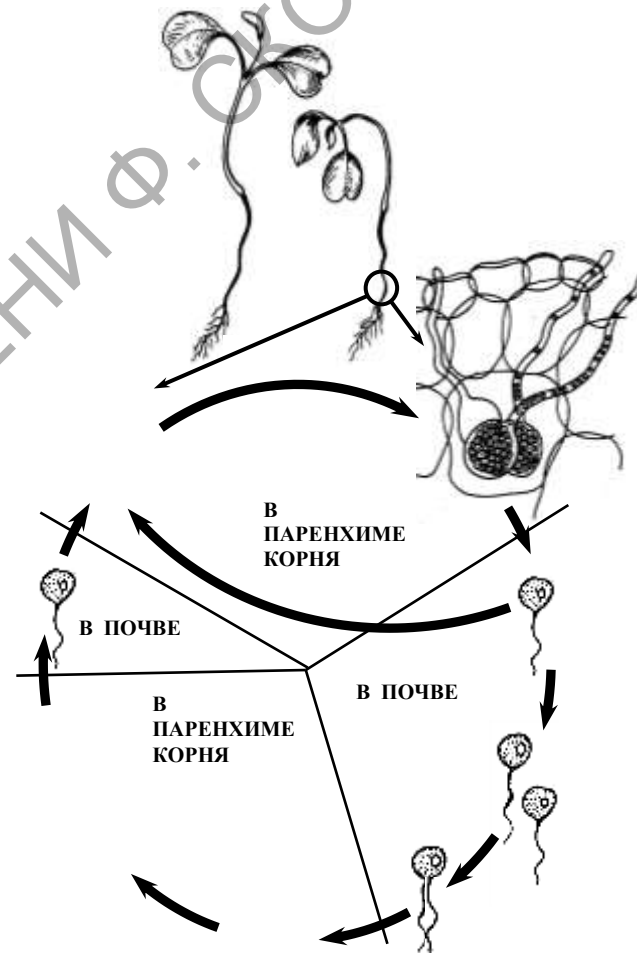


Рисунок 40 – Схема жизненного цикла ольпидиума капустного (*Olpidium brassicae*)

4. Рассмотреть невооруженным глазом и под лупой общий вид плесневого гриба – мукора. Приготовить временный препарат, поместив небольшое количество плесени пинцетом или препаровальной иглой в каплю воды и рассмотреть (без покровного стекла) при малом и при большом увеличении микроскопа. **Дорисовать недостающие этапы жизненного цикла и сделать соответствующие обозначения** на рисунке 41.

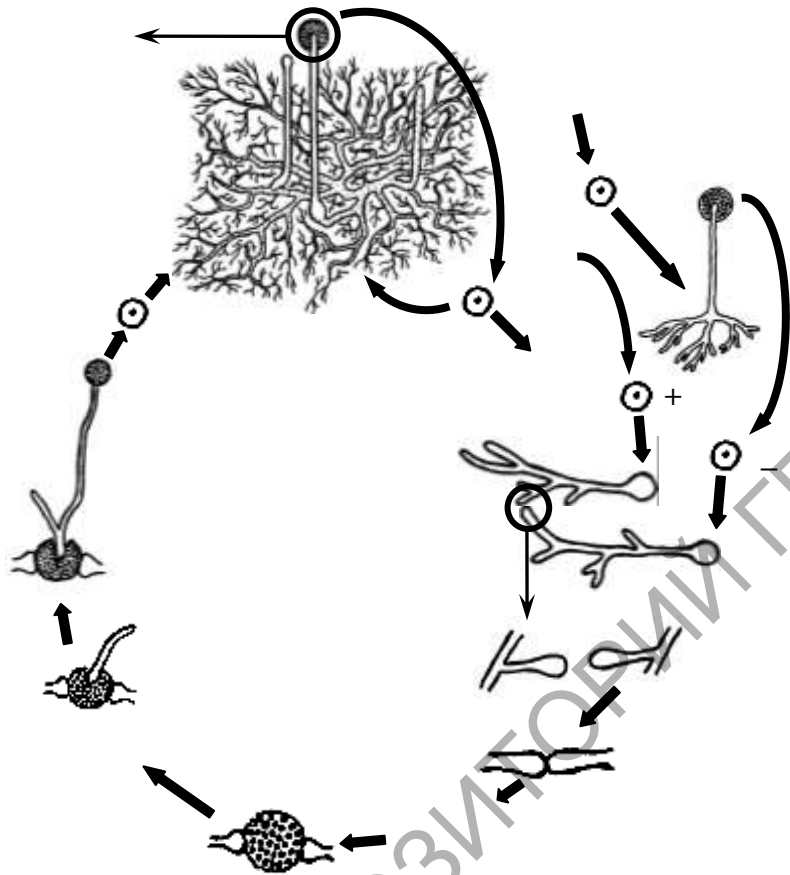


Рисунок 41 – Схема жизненного цикла представителей рода мукор (*Mucor*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Каковы образ жизни, особенности строения и размножения хитридиомикотических грибов?
- 2 Расскажите о цикле развития ольпидиума капустного и вызываемого им заболевания, назовите меры борьбы с ним.
- 3 Опишите цикл развития синхитриума, заболевание, которое он вызывает и меры борьбы с ним.
- 4 Дайте характеристику отдела *Zygomycota*, укажите признаки сходства и отличия данного отдела с отделом *Chytridiomycota*.
- 5 Каковы особенности полового процесса у зигомикотических грибов?
- 6 Охарактеризуйте строение и жизненный цикл мукора.

Лабораторная работа № 10.

Аскомикотовые грибы классов схизосахаромицеты (*Schizosaccharomycetes*), сахаромицеты (*Saccharomycetes*) и эвриомицеты (*Eurotiomycetes*).

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой отдела Аскомикотовые грибы, рассмотреть особенности строения и жизненных циклов представителей классов схизосахаромицеты, сахаромицеты и эвриомицеты.

Материалы и оборудование. Пекарские дрожжи, разведенные в теплой подсахаренной воде; культура аспергилла и пеницилла. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, ледяная уксусная кислота, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Апотеций _____

Аппрессорий _____

Архикарп _____

Аск _____

Аскогенные гифы _____

Аскоспоры _____

Аскострома _____

Битуникатные сумки _____

Гаустория _____

Гимений _____

Дикарион _____

Дикарионтический мицелий _____

Иноперкулятные сумки _____

Клейстотеций _____

Оперкулятные сумки _____

Парафизы _____

Перитеций _____

Перифизы _____

Плектенхима _____

Протуникатные сумки _____

Ризоморфы _____

Септы _____

Склероции _____

Спермаций _____

Унитуникатные сумки _____

Фиалиды _____

Фиалоспоры _____

Этуникатные сумки _____

Задания

1. Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2. Приготовить препарат, нанеся каплю жидкости, содержащей дрожжи, на предметное стекло и накрыв покровным. Рассмотреть

микропрепарат при большом увеличении микроскопа. Познакомьтесь с жизненными циклами схизосахаромицеса, пекарских дрожжей и сахаромикодеса, сравните их. Доработать схемы жизненных циклов, представленные на рисунках 42-44.

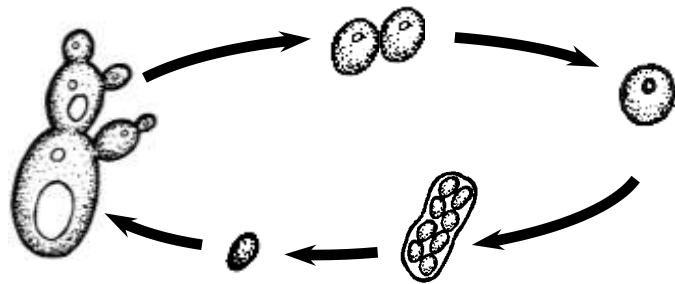


Рисунок 42 – Схема жизненного цикла представителей рода схизосахаромицес (*Schizosaccharomyces*)

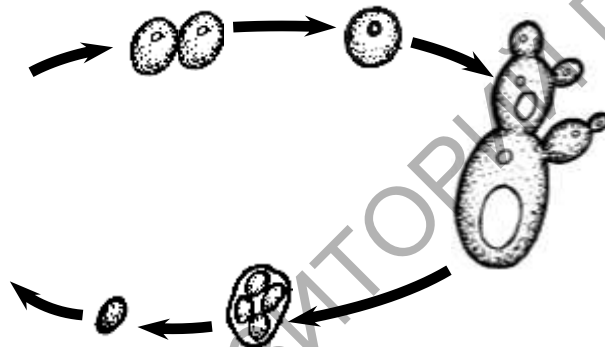


Рисунок 43 – Схема жизненного цикла пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*)

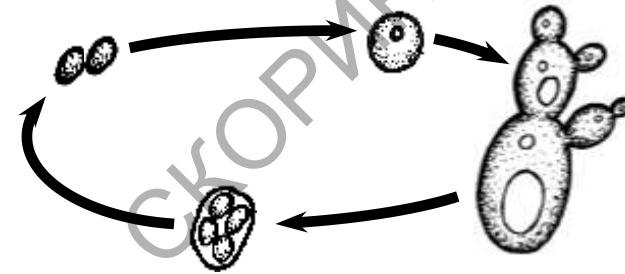


Рисунок 44 – Схема жизненного цикла вида сахаромикодес Людвига (*Sacharomyces ludwigii*)

3. Рассмотреть общий вид плесени (на хлебе, томатной пасте или другом субстрате), образованной пенициллом и аспергиллом. Приготовить временный препарат: взять небольшое количество плесени препаровальной иглой и осторожно опустить в каплю воды (или ледяной уксусной кислоты) на предметное стекло, накрыть покровным и рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа. Зарисовать: 1) конидиеносец аспергилла; 2) конидиеносец и клейстотеций пеницилла.

Рисунок 45 – Конидиеносец аспергилла (*Aspergillus*).

А

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

Б

1 Дайте общую характеристику отделу аскомикотовые грибы, какие классы он включает?

2 Назовите типы плодовых тел и разновидности сумок, характерные для представителей отдела.

3 Опишите особенности строения и циклов развития схизосахаромицеса, пекарских дрожжей и сахаромикодеса Людвига. Каково практическое значение дрожжей?

4 Расскажите об особенностях строения, размножения и роли пеницилла и аспергилла в природе и в жизни человека.

Рисунок 46 – Пеницилл (*Penicillium*): А – конидиеносец, Б -
клейстотеций

Лабораторная работа № 11.

Класс сордариомицеты (*Sordariomycetes*). Класс Леотиомицеты (*Leotiomycetes*), порядок Эризифальные (*Erysiphales*).

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой классов сордариомицеты и леотиомицеты, рассмотреть особенности строения и жизненных циклов основных представителей данных классов.

Материалы и оборудование. Фиксированные плоды крыжовника, пораженные сферотекой; гербарий листьев дуба, пораженных микросферой. Гербарий колосьев ржи со склероциями спорыньи, отдельно собранные склероции. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, ледяная уксусная кислота, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Повторить термины, представленные в занятиях № 8-10.

Задания

1. Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2 Рассмотреть особенности полового процесса и смены ядерных фаз у высокоорганизованных сумчатых грибов, проработать ниже представленную схему, выполнить соответствующие обозначения.

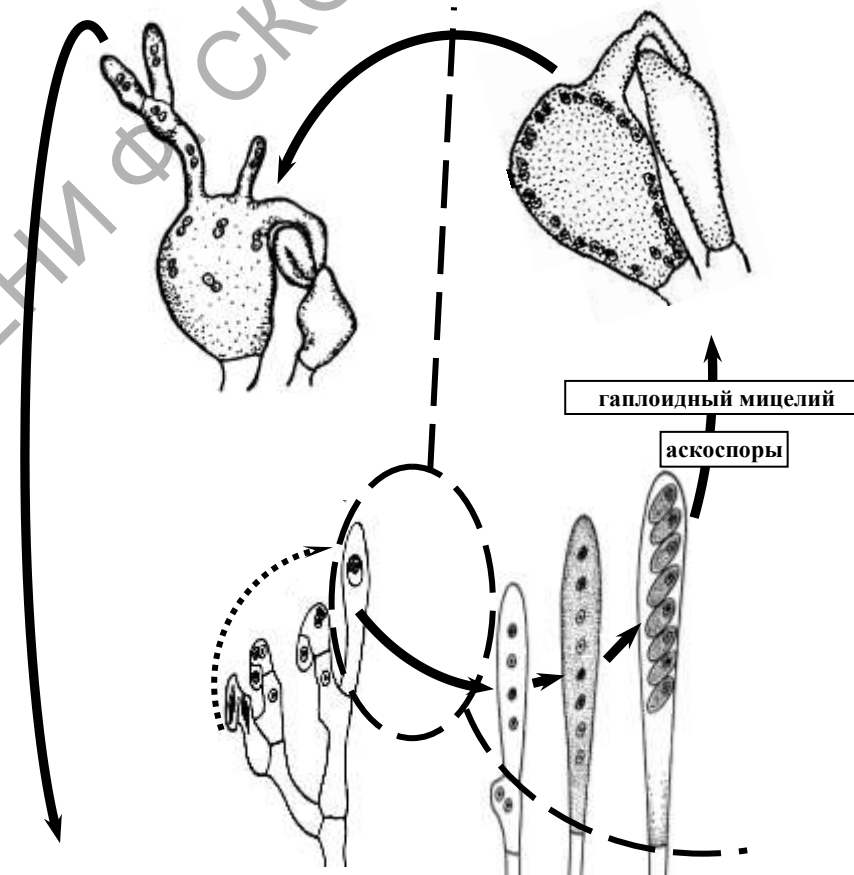


Рисунок 47 – Схема полового процесса и смены ядерных фаз у высокоорганизованных сумчатых грибов

3 Изучить внешний вид злаков, пораженных спорыньей, рассмотреть склероции. **Изобразить схему цикла развития спорыньи.**

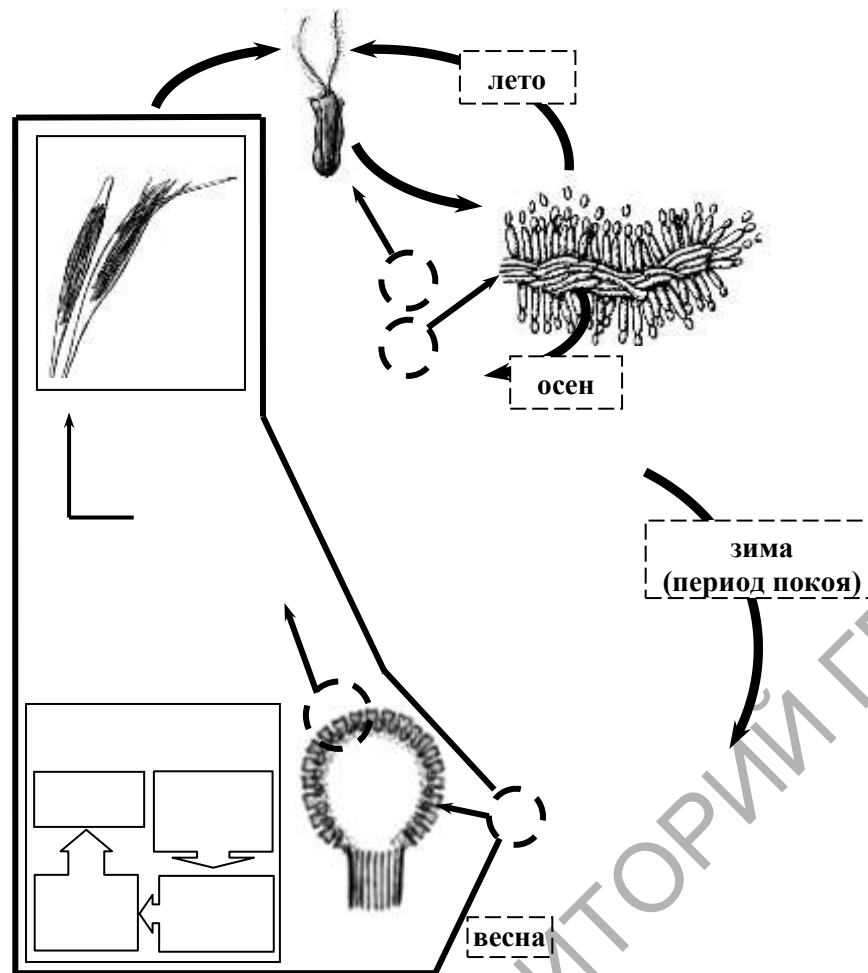


Рисунок 48 – Схема жизненного цикла спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*)

4 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид побегов и ягод крыжовника, пораженного сферотекой.** Приготовить препарат, сняв препаровальной иглой темный войлок с пораженного участка ягоды в каплю воды на предметное стекло и накрыв покровным. Изучить клеточный мицелий и клейстотеции сферотеки при малом и большом увеличении микроскопа. Рассматривая клейстотеций при малом увеличении, слегка надавить тупым концом иглы на покровное стекло и наблюдать, как лопнет оболочка плодового тела и выйдет сумка с аскоспорами. Изучить и **зарисовать** вскрывшийся **клеистотеций** при большом увеличении микроскопа.

А

Б

Рисунок 49 – Сферотека крыжовника (*Sphaerotheca mors-uvae*): А – побеги крыжовника, пораженные сферотекой, Б - клейстотеций

5. Рассмотреть пораженные мучнистой росой листья дуба. Приготовить препарат, соскоблив клейстотеции с верхней стороны листа в каплю воды. Рассмотреть и **зарисовать клейстотеции с вильчато-разветвленными бесцветными придатками.**

3 Опишите жизненный цикл и практическое значение спорыньи пурпурной.

4 Перечислите основные признаки класса леотимицеты.

5 Охарактеризуйте порядок *Erysiphales*, назовите его основных представителей и их особенности развития.

Рисунок 50 – Клейстотеции микросферы (*Microshaera sp.*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

1 Объясните особенности полового процесса и смены ядерных фаз у высокоорганизованных сумчатых грибов.

2 Дайте общую характеристику классу сордариомицеты.

Лабораторная работа № 12.

Класс **Леотиомицеты** (*Leotiomyces*), порядок **Гелоциальные** (*Helotiales*). Класс **Пециомицеты** (*Pezizomycetes*).

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой порядка гелоциальные (класс леотиомицеты) и класса пециомицеты, рассмотреть особенности строения и жизненных циклов основных представителей данных таксонов.

Материалы и оборудование. Сухие и фиксированные плоды яблок, пораженные монилиозом; корнеплоды моркови или свеклы, пораженные склеротинией. Сухие и фиксированные плодовые тела сморчка съедобного, строчка обыкновенного, пецицы. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Повторить термины, представленные в занятиях № 8-10.

Задания

1. Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2. Рассмотреть пораженные монилиозом плоды яблоки с желтовато-бурыми подушечками конидиального спороношения, расположенными concentрическими кругами. Снять бритвой конидиальную подушечку в каплю воды на предметное стекло, раздавить ее иглой, приготовить препарат. Рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа, *доработать схему жизненного цикла монилинии, представленную на рисунке 51, сделать соответствующие обозначения.*

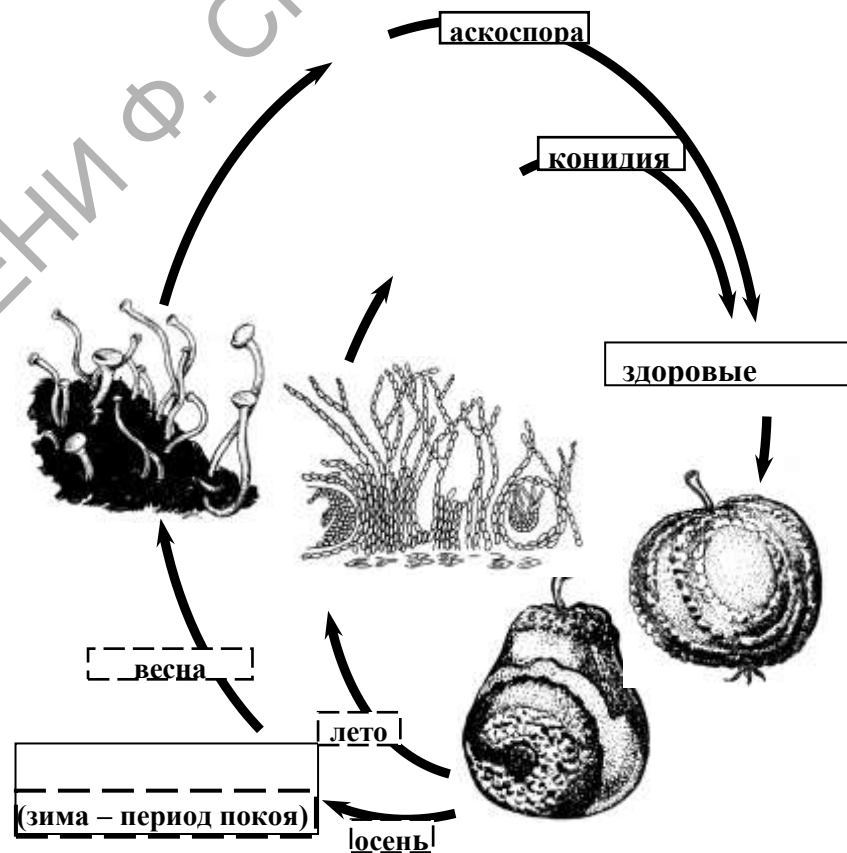


Рисунок 51 – Схема жизненного цикла монилинии плодовой (*Monilinia fructigena*)

3. Рассмотреть и **зарисовать корнеплод моркови или свеклы, пораженный склеротинией**. Отметить мицелий белого цвета и черные склероции. Приготовить препарат из мицелия гриба, рассмотреть, обратить внимание на **клеточное строение мицелия**, зарисовать его.

А

Б

Рисунок 52 – Склеротиния склероцидная (*Sclerotinia sclerotiorum*): А – корнеплод, пораженный белой гнилью, Б – строение мицелия

4. Рассмотреть и **зарисовать внешний вид апотеция пецицы**. Приготовить срез через апотеций, рассмотреть и **зарисовать строение гимения**, отметить сумки с аскоспорами и парафизы.

А

Б

Рисунок 53 – Пецица (*Peziza*): А – апотеций, Б – разрез через гимений.

5. Рассмотреть и **зарисовать внешний вид сморчка**. Отметить мицелий клеточного строения, плодовое тело, состоящее из ножки и шляпки, гимений, расположенный в ячейках шляпки. Приготовить препарат среза через гимениальный слой. Рассмотреть и **зарисовать часть гимения**, состоящего из сумок с 8 аскоспорами и парафиз, располагающихся между сумками.

А

Б

Рисунок 55 – Сморчок съедобный (*Morchella esculenta*): А – общий вид, Б – часть гимения

6. Рассмотреть и **зарисовать внешний вид строчка**. Отметить мицелий клеточного строения, плодовое тело, состоящее из ножки и шляпки, гимений, расположенный в ячейках шляпки. Приготовить препарат среза через гимениальный слой. Рассмотреть и **зарисовать сумку с аскоспорами и парафизу**.

А

Б

Рисунок 56 – Строчок обыкновенный (*Gyromitra esculenta*): А – общий вид, Б – часть гимения

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Приведите характеристику порядка Гелоциальные (класс Леотиомицеты).
- 2 Охарактеризуйте особенности строения основных представителей порядка.
- 3 Опишите цикл развития монилинии фруктовой.
- 4 Дайте общую характеристику классу Пецициомицеты.
- 5 Сравните строение плодовых тел пецицы, сморчка и строчка.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Лабораторная работа № 13.

Лишайники (Лишайник-образующие грибы).

Цель: Ознакомиться с основными представителями лишайников, рассмотреть особенности их строения, размножения и распространения.

Материалы и оборудование. Гербарий и коллекции лишайников. Микроскопы МБР – 1Е, лупа, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Аскомы _____

Гаптера _____

Гетеромерное слоевище _____

Гипотеций _____

Гомеомерное слоевище _____

Гомф _____

Изидии _____

Коровой слой _____

Лиреллиформные плодовые тела _____

Лихенология _____

Лишайники _____

Микобионт _____

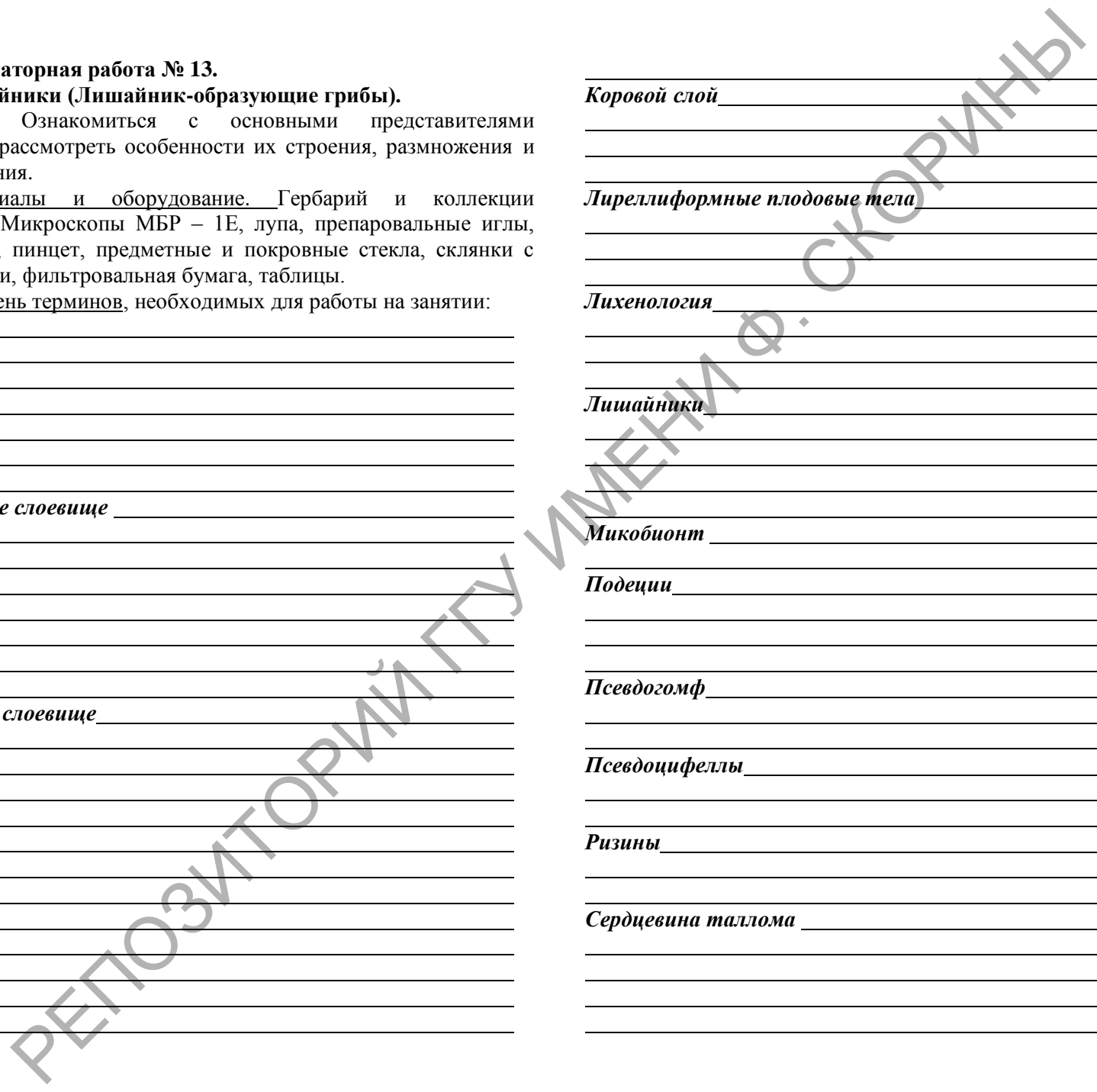
Подеции _____

Псевдогомф _____

Псевдоцифеллы _____

Ризины _____

Сердцевина таллома _____



Сорали _____

Соредии _____

Фотобионт _____

Цефалодии _____

Экципул _____

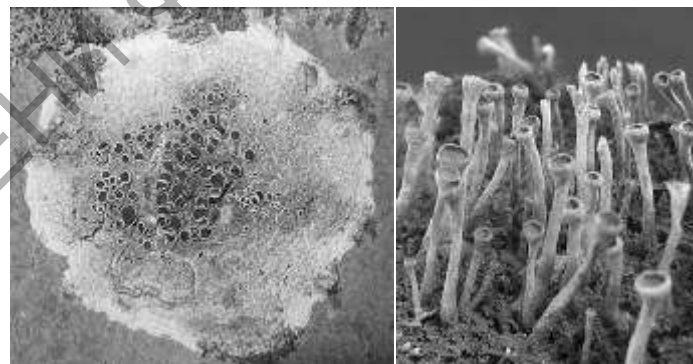
Повторить термины: *апотеций, водоросли, гимений, грибы, конидии, перитеций, слоевище.*

Задания

1 Ознакомьтесь с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2 Изучить на гербарных образцах *внешний вид накипных* (графис, леканора), *листоватых* (ксантория, гипогимния) и *кустистых* (кладония, цетрария) *лишайников, выполнить соответствующие обозначения на рисунке 57.*

А



Б



В

Рисунок 57 – Жизненные формы слоевищ лишайников

А –

Б –

В –

3 Изучить и зарисовать анатомическое строение гомеомерного и гетеромерного слоевищ лишайников.

А

4 Приготовить препарат соредий: снять соредиозный налет со слоевища лишайника и поместить его на предметное стекло, рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа. Зарисовать соредии лишайников.

Рисунок 59 – Изображение соредий: лишайников

5 Изучить строение апотециев лишайников. Выполнить соответствующие обозначения на рисунке 60.

Б

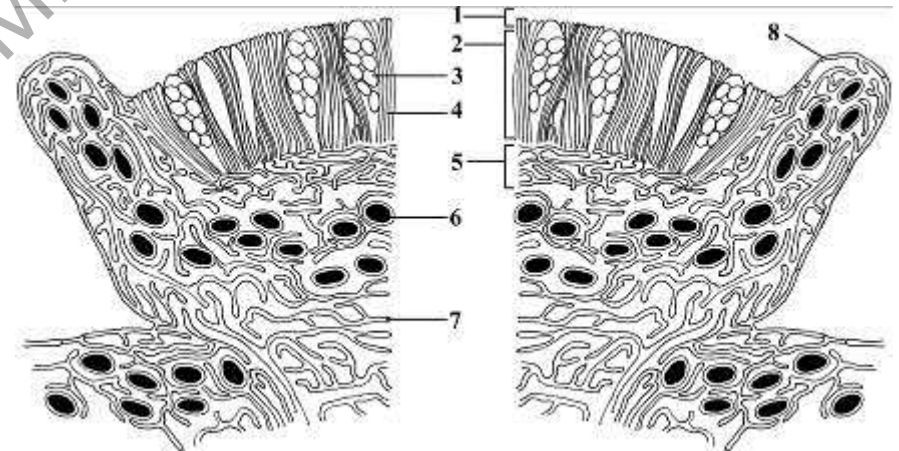


Рисунок 60 – Схематическое изображение апотеция:

- | | |
|-----|-----|
| 1 – | 5 – |
| 2 – | 6 – |
| 3 – | 7 – |
| 4 – | 8 – |

Рисунок 58 – Анатомическое строение слоевищ лишайников:
А. – гетеромерное слоевище, Б – гомеомерное слоевище

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Дайте определение лишайника.
- 2 Каково строение лишайникового слоевища? Назовите основные теории, объясняющие взаимоотношения фотобионта и микобионта в организме лишайника
- 3 Назовите известные Вам способы размножения лишайников. Дайте характеристику вегетативного размножения.
- 4 Охарактеризуйте бесполое и половое размножение лишайников.
- 5 Опишите строение апотециев и перитециев.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Лабораторная работа № 14.

Базидиомикотовые грибы классов Базидиомицеты (*Basidiomycetes*) и Телиомицеты (*Teliomycetes*)

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой отдела Базидиомикотовые грибы, рассмотреть особенности строения и жизненных циклов представителей классов Базидиомицеты и Телиомицеты.

Материалы и оборудование. Сухие и фиксированные плодовые тела трутовых грибов, белого гриба, красного мухомора, веселки и других представителей базидиомицетов. Гербарные образцы листьев барбариса, листьев и стеблей злаков, пораженных ржавчиной. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Базидиола _____

Базидиоспоры _____

Базидия _____

Гетеробазидия _____

Гименофор _____

Пикниды _____

Пикноспоры _____

Покрывала плодового тела _____

Соматогамия _____

Стеригмы _____

Телейтоспоры _____

Трама _____

Уредоспоры _____

Фрагмобазидия _____

Холобазидия _____

Цистиды _____

Эцидий _____

Эцидиоспоры _____

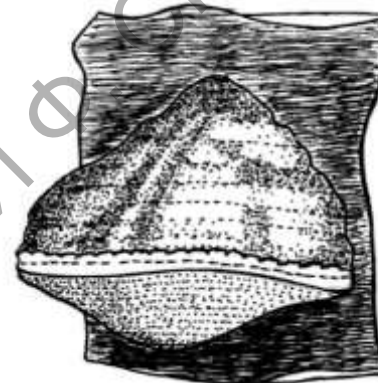
Повторить термины: *гомоталлизм, гетероталлизм, дикарион, дикарионтический мицелий, конидии, мицелий, парафизы.*

Задания

1. Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2 Рассмотреть *плодовое тело трутовика*, определить его возраст. Приготовить поперечный и продольный срезы гимения, рассмотреть их под микроскопом *зарисовать продольный разрез гимения гриба*, сделать соответствующие обозначения на рисунке.

А



Б

Рисунок 61 - Трутовик ложный (*Phellinus igniarius*): А – плодовое тело, Б – продольный разрез гимения

3 Рассмотреть **внешний вид шляпочного гриба мухомора**, обозначив на рисунке ножку, шляпку, гименофор, остатки общего и частного покрывала, грибницу. Сделать поперечный срез пластинчатого гименофора. Под микроскопом изучить и **зарисовать строение гимениального слоя**, обозначив на рисунке базидии и базидиоспоры, псевдопарафизы и цистиды, субгимениальный слой и траму.

А



Б

Рисунок 62 - Мухомор красный (*Amanita muscaria*): А – плодовое тело, Б – часть пластинчатого гименофора с гимением

4. Рассмотреть **внешний вид плодового тела белого гриба**, отметить на рисунке ножку, шляпку, гименофор, грибницу. Сделать бритвой тонкий поперечный срез трубчатого гимения, приготовить препарат и рассмотреть под микроскопом. **Зарисовать поперечный разрез трубчатого гимения.**

А

Б

Рисунок 63 - Белый гриб (*Boletus edulis*): А – плодовое тело, Б – поперечный разрез трубчатого гимения

4 Познакомиться с *жизненным циклом грибов порядка Агариковые*, доработать схему, представленную на рисунке 60.

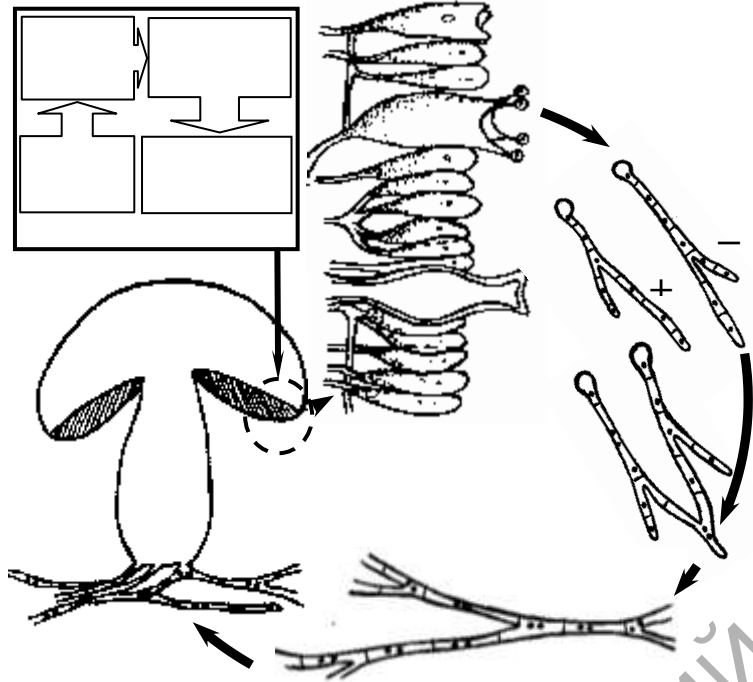


Рисунок 64 – Схема жизненного цикла представителей порядка Агариковые

5 Разобрать цикл развития и способы заражения растений ржавчинными грибами на примере возбудителя стеблевой ржавчины злаков. На гербарных образцах листьев барбариса, листьев и стеблей злаков рассмотреть в лупу спороношения гриба. Доработать *схему жизненного цикла пукции злаковой*, выполнить необходимые обозначение на ниже представленном рисунке.

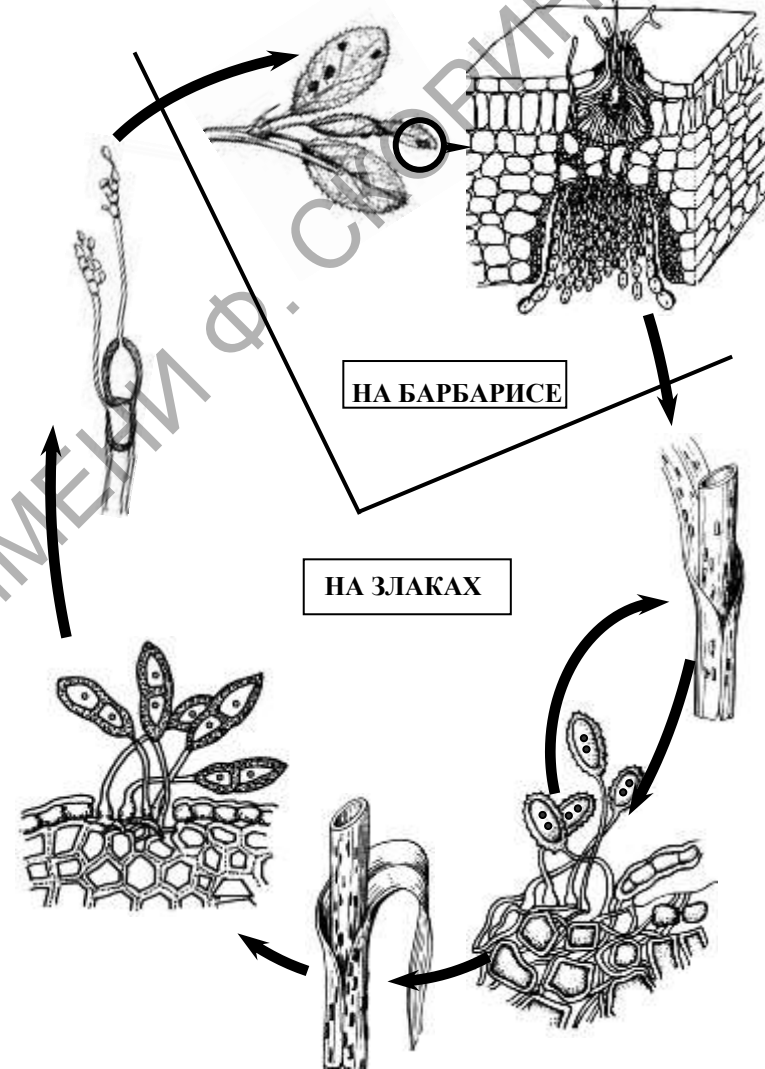


Рисунок 65 – Схема жизненного цикла пукции злаковой (*Puccinia graminis*)

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Дайте характеристику отделу Базидиомикотомые грибы.
- 2 Назовите отличия между Аскомикотомыми и Базидиомикотомыми грибами.
- 3 Каков принцип деления отдела Базидиомикотомые грибы на классы?
- 4 Охарактеризуйте класс Базидиомицеты, назовите основных представителей и опишите их строение и развитие.
- 5 Охарактеризуйте жизненный цикл агариковых грибов.
- 6 Приведите общую характеристику класса Телиомицеты.
- 7 Опишите цикл развития пукцинии злаковой, назовите способы борьбы со стеблевой ржавчиной злаков.

Лабораторная работа № 15.

Базидиомикотовые грибы класса Устомицеты (*Ustomycetes*)

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой класса Устомицеты и основными представителями класса. Рассмотреть жизненные циклы пыльной головни и твердой головни.

Материалы и оборудование. Гербарные образцы здоровых и пораженных головней колосьев пшеницы, ячменя, початка и стебля кукурузы. Микроскопы МБР – 1Е, лупа, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Перечень терминов, необходимых для работы на занятии:

Повторить термины, представленные в занятии 14.

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. *Записать систематику:*

2 Рассмотреть растения пшеницы, пораженные *Ustilago tritici* – возбудителем пыльной головни пшеницы, описать внешний вид пораженных растений и изменения пораженных органов. Разобрать **цикл развития *Ustilago tritici***, выполнить необходимые обозначения на рисунке бб.

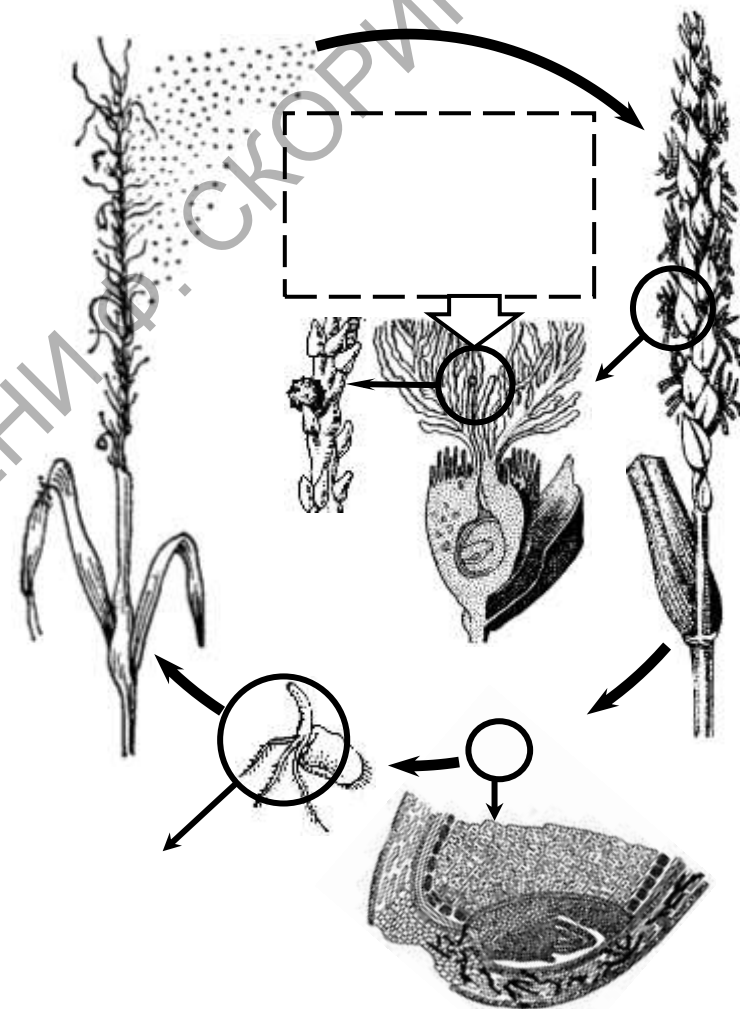


Рисунок бб – Схема жизненного цикла возбудителя пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*)

3 Рассмотреть растения пшеницы, пораженные *Tilletia caries* – возбудителем твердой (вонючей) головни пшеницы, обратить внимание на внешний вид пораженных растений и изменения пораженных органов. Познакомиться с **циклом развития *Tilletia caries***, доработать схему, представленную на рисунке 67.

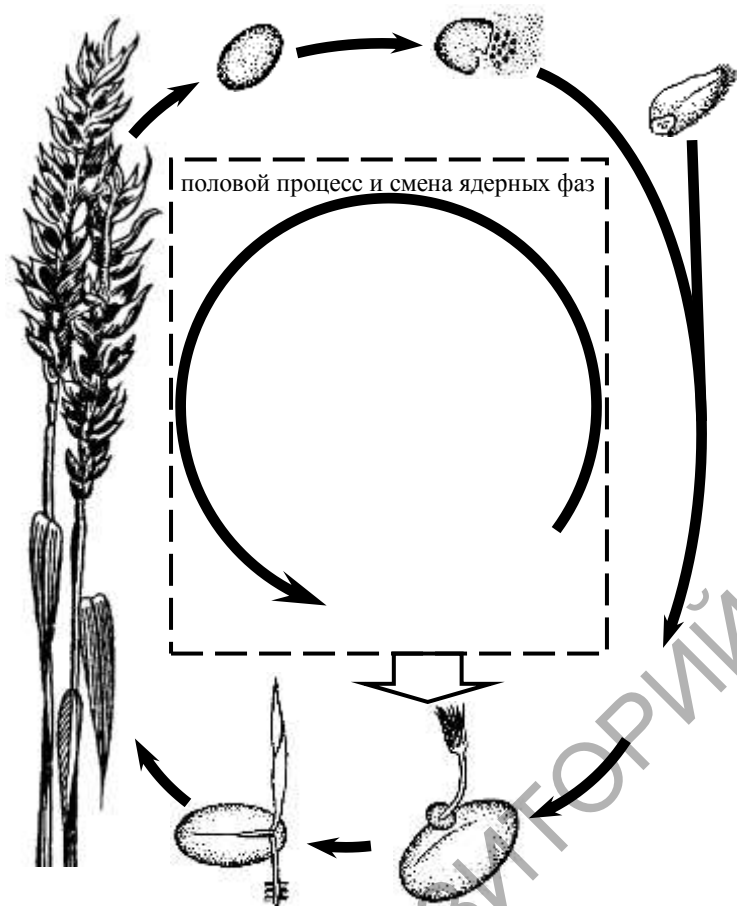


Рисунок 67 – Схема жизненного цикла возбудителя твердой головни пшеницы (*Tilletia caries*)

4 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид початков кукурузы, пораженных *Ustilago zeae*** – возбудителем пузырчатой головни кукурузы.

Рисунок 68 – Початки кукурузы, пораженные *Ustilago zeae*

Вывод: _____

Вопросы для самоконтроля

- 1 Назовите основные признаки класса Устимицеты.
- 2 Охарактеризуйте циклы развития пыльной головни пшеницы и твердой головни пшеницы.
- 3 Как осуществляется смена ядерных фаз у головневых грибов?
- 4 Каковы признаки заражения кукурузы пузырчатой головней?
5. Назовите меры борьбы с головневыми грибами.

Вопросы к экзамену по альгологии и микологии
Теоретический блок

ВОДОРОСЛИ

1. Строение клетки прокариотических водорослей.
2. Типы клеточных покровов (перипласт, тека, клеточная стенка) различных водорослей. Инкрустация клеточной стенки.
3. Строение клетки эукариотических водорослей. Первичный, вторичный, третичный эндосимбиоз хлоропластов.
4. Особенности строения жгутикового аппарата водорослей. Другие способы передвижения водорослей.
5. Морфологические типы таллома водорослей. Примеры.
6. Половое размножение водорослей. Типы половых процессов (гаметангиогамия, хологамия, изогамия, гетерогамия (анизогамия), оогамия, конъюгация). Примеры.
7. Способы вегетативного размножения водорослей (гормогонии, акинеты, выводковые почки, участки талломов). Примеры.
8. Формы бесполого размножения водорослей (апланоспоры, автоспоры, зооспоры, синзооспоры, ризоспоры, тетраспоры, моноспоры, карпоспоры).
9. Строение панциря диатомовых водорослей (химический состав, оси симметрии, створки, поясок, роль в жизни диатомовых).
10. Место мейоза в жизненном цикле водорослей. Зиготическая, спорическая, гаметическая редукция на примере представителей. Соматическая редукция.
11. Соотношение дипло- и гаплофазы в жизненном цикле водорослей. Примеры видов – диплобионтов, гаплобионтов, диплогаплобионтов.
12. Изоморфная и гетероморфная смена поколений в жизненном цикле водорослей.
13. Влияние абиотических и биотических факторов на рост и распространение водорослей. Экологические группировки водорослей
14. Водоросли Красной книги Республики Беларусь.

ГРИБЫ

1. Строение клетки грибов. Место грибов и грибоподобных грибов в системе органического мира
2. Строение вегетативного тела грибов и грибоподобных организмов (плазмодий, мицелий, псевдомицелий, одиночные клетки) и их видоизменения (плектенхима, мицелиальные тяжи, склероции, ризоморфы) на примере представителей.
3. Типы плодовых тел аскомицетов (клеистотеций, перитеций, апотеций). На примере представителей. Типы сумок аскомицетов по строению оболочки и способу их вскрытия. Примеры.
4. Разнообразие плодовых тел базидиомицетов (на примере афилофоровых, агариковых, дождевиковых и весёлковых).
5. Вегетативное размножение грибов (почкование, хламидоспоры, оидии, неспецифические участки мицелия).
6. Многообразие форм бесполого размножения грибов. Формы спороношения дейтеромицетовых грибов.
7. Многообразие форм спороношения базидиомицетов (базидиоспоры, телейтоспоры, пикнидоспоры, уредоспоры, телиоспоры, эцидоспоры).
8. Формы полового процесса грибов (хологамия, изогамия, оогамия, сифоногамия, зигогамия, гаметангиогамия, соматогамия), парасексуальный процесс.
9. Способы вегетативного размножения лишайников (участками талломов, изидии, соредии).
10. Типы талломов лишайников по морфологии и анатомическому строению.
11. Экология грибов и их значение в природе и хозяйственной жизни человека.
12. Фотобионт и микобионт в структуре лишайника. Их взаимоотношения.
13. Строение апотециев нелихенизированных грибов (на примере пецицы, сморчка, трюфеля) и лишайников.
14. Грибы и лишайники Красной книги Республики Беларусь.

Систематический блок

ВОДОРОСЛИ

1. Отдел синезеленые водоросли. Особенности организации, типы талломов, строение и размножение. Основные порядки: хроококкальные, осцилляториальные, ностокальные, стигонематальные
2. Отдел Эвгленовые водоросли. Строение таллома. Пигменты. Запасные вещества. Размножение. Представители.
3. Отдел Золотистые водоросли. Типы структуры тела. Размножение. Распространение. Выделение Диктиохофитовых и Гаптофитовых водорослей в самостоятельные отделы.
4. Отдел желтозеленые водоросли. Типы структуры тела. Строение клетки. Размножение. Представители. Выделение эустигматофитовых водорослей в самостоятельные отделы
5. Отдел бурые водоросли. Общая характеристика. (Морфологическое и анатомическое строение таллома. Размножение. Классификация).
6. Отдел диатомовые водоросли. Классы центрофициевые, фрагиляриевофициевые и бациляриофициевые водоросли. Характеристика представителей. Особенности строения и размножения.
7. Отдел динофитовые водоросли. Структура таллома. Пигменты. Продукты ассимиляции. Размножение. Распространение.
8. Отдел криптофитовые водоросли. Строение клетки. Пигменты. Размножение. Значение. Представители.

Выделение глаукоцистофитовых водорослей в самостоятельный отдел

9. Отдел красные водоросли. Строение таллома. Размножение. Смена ядерных фаз и форм развития у представителей разных классов.
10. Отдел зеленые водоросли. Общая характеристика, строение талломов, особенности строения клетки, принципы деления на классы.
11. Класс хлорофициевые, отличительные признаки. Порядки вольвокальные, хлорококкальные, сценедесматальные. Отличительные признаки и основные представители. Порядки эдогониальные, хетофоральные. Особенности строения и размножения. Представители.
12. Классы требуксиофициевые: характеристика основных представителей. Класс ульвофициевые: характеристика представителей порядков улотрихальные, ульвальные, кладофоральные и трентеполияльные.
13. Класс сифонофициевые. Строение таллома. Соотношение гапло- и диплофазы. Деление на порядки. Характеристика основных представителей.
14. Харофициевые водоросли. Современное понимание объема класса. Порядок харальные. Строение таллома. Размножение. Семейства нителловые и харовые.
15. Порядки десмидиальные, зигнематальные, клебсормидиальные и колеохетальные. Характеристика основных представителей.

ГРИБЫ

1. Слизевики. Особенности строения и деления на таксоны. Отдел плазмодиофоромицотовые слизевики: характеристика основных представителей.
2. Псевдогрибы. Место в системе органического мира. Отдел оомицотовые грибы характеристика отдела и основных представителей. Черты строения гифохитриомицотовых и лабиринтуломицотовых грибов.
3. Отдел хитридиомицотовые грибы. Строение вегетативного тела. Размножение. Порядки и представители.
4. Отдел зигомицотовые грибы. Особенности жизненных циклов в связи с наземным образом жизни.
5. Отдел аскомицотовые грибы. Общая характеристика. Принципы деления на подотделы и классы.
6. Классы тафриномицеты, схизосахаромицеты и сахаромицеты. Общая характеристика. Особенности протекания жизненных циклов, представители.
7. Классы эвриомицеты и сордариомицеты. Общая характеристика. Порядки сордариальные и гипокреальные. Характеристика представителей.
8. Класс леоциомцеты. Порядки эризифальные, гелоциальные, ритизмальные. Отличительные признаки. Характеристика представителей
9. Класс пецициомцеты. Порядки пецициальные и туберальные. Представители. Строение плодовых тел. Класс дотидеомцеты (локулоаскомицеты). Особенности строения псевдотецев. Строение сумок и сумкоспор. Основные представители.
10. Отдел базидиомицотовые грибы. Общая характеристика. Мицелий первичный и вторичный. Образование базидии. Типы базидий. Принципы деления на классы.
11. Афилофороидные и агарикоидные гименомицеты. Гастеромицеты. Основные порядки. Строение плодовых тел. Распространение и роль в природе.
12. Классы телиомицеты (ржавчинные грибы). Строение, биология, представители и значение. Одно- и разнохозяйные представители.
13. Классы Устомицеты (головневые грибы). Порядки устилягинальные, тиллециальные и экзобазидиальные. Строение, биология, представители и значение.
14. Формальный отдел дейтеромицотовые грибы (анаморфные грибы). Положение в системе грибов. Отличительные признаки. Гетерогенность группы.
15. Общая характеристика лишайников, типы строения таллома. Основные систематические группы.

Лабораторный блок

ВОДОРΟΣЛИ

1. Жизненный цикл Вошерии (*Vaucheria*)
2. Жизненный цикл Ботридиума (*Botrydium*)
3. Жизненный цикл Эктокарпуса (*Ectocarpus*)
4. Жизненный цикл Диктиоты (*Dictyota*)
5. Жизненный цикл Ламинарии (*Laminaria*)
6. Жизненный цикл Фукуса (*Fucus*)
7. Жизненный цикл Мелозиры (*Melosira*)
8. Жизненный цикл Пиннулярии (*Pinnularia*)
9. Жизненный цикл Хлорококка (*Chlorococum*)
10. Жизненный цикл Хламидомонады (*Chlamydomonas*)
11. Жизненный цикл Вольвокса (*Volvox*)
12. Жизненный цикл Гидродиктиона (*Hydrodictyon*)
13. Жизненный цикл Хлореллы (*Chlorella*)
14. Жизненный цикл Улотрикса (*Ulotrix*)
15. Жизненный цикл Ульвы (*Ulva*)
16. Жизненный цикл Спирогиры (*Spirogyra*)
17. Жизненный цикл Хары (*Chara*)

ГРИБЫ

1. Жизненный цикл Сапролегнии (*Saprolegnia*)
2. Жизненный цикл Фитофторы (*Phytophthora infestans*)
3. Жизненный цикл Плазмодиофоры (*Plasmodiophora brassicae*)
4. Жизненный цикл Ольпидиума (*Olpidium brassicae*)
5. Жизненный цикл Мукора (*Mucor mucedo*)
6. Жизненный цикл Схизосахаромицеса и Сахаромицетов
7. Жизненный цикл Спорыньи (*Claviceps purpurea*)
8. Жизненный цикл Монилинии (*Monilinia fructigena*)
9. Жизненный цикл базидиомицотовых на примере агариковых
10. Жизненный цикл Пыльной головни (*Ustilago tritici*)
11. Жизненный цикл Твёрдой головни (*Tilletia tritici*)
12. Жизненный цикл Пукцинии злаковой (*Puccinia graminis*)

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

УТВЕРЖДАЮ

Проректор по учебной работе
УО «ГГУ им. Ф. Скорины», профессор
_____ И.В. Семченко
«___» _____ 20 г.,
Регистрационный № УД _____/р.

АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ

Учебная программа для специальности
1 – 31 01 01 Биология (по направлениям)
(1 – 31 01 01-02 научно-педагогическая деятельность)

Факультет биологический
Кафедра ботаники и физиологии растений
Курс (курсы) 2
Семестр 1

Лекции 8 час.
(количество часов)

Практические (семинарские)
занятия _____ час.
(количество часов)

Лабораторные
занятия 8 час.
(количество часов)

Всего аудиторных часов
по дисциплине 16 час.
(количество часов)

Всего часов
по дисциплине 174 час.
(количество часов)

Экзамен 2
(семестр)

Зачет _____
(семестр)

Курсовой проект,
работа _____
(семестр)

Форма получения
высшего образования заочная

Составил В.А. Собченко к.б.н., доцент

Гомель 2010

Учебная программа составлена на основе типовой учебной программы для высших учебных заведений, утвержденной Министерством образования Республики Беларусь 16 июня 2008 г., регистрационный № ТД- G. 142/тип.

Рассмотрена и рекомендована к утверждению в качестве рабочего варианта на заседании кафедры ботаники и физиологии растений

(дата, номер протокола)

Заведующий кафедрой
доцент _____ Н. М. Дайнеко

Одобрена и рекомендована к утверждению методическим советом биологического факультета

(дата, номер протокола)

Председатель
доцент _____ В. А. Собченко

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Альгология и микология являются фундаментальными биологическими дисциплинами. Они знакомят студентов с многообразием фототрофных и гетеротрофных талломных организмов, ранее относимых к низшим растениям. Водоросли играют огромную роль в качестве основных образователей органического вещества в Мировом океане. Грибы являются основными организмами – редуцентами на суше. Многие виды грибов вызывают болезни растений, животных и человека. Грибы и водоросли известны как продуценты разнообразных биологически активных веществ: антибиотиков, ферментов и других ценных метаболитов.

В курсе излагаются вопросы биологии, экологии, систематики, филогении водорослей, миксомицетов, грибов и лишайников и рассматривается их значение в природе и жизни человека.

Учитывая очевидную полифилетичность происхождения водорослей, грибов и грибоподобных организмов, они рассматриваются в составе разных таксонов высшего порядка более или менее четко выделяемых в современных системах. При преподавании дисциплины «Альгология и микология» мы опираемся на систематику грибов и грибоподобных организмов, используемую в МГУ (Гарибова, Лекомцева, 2005) и водорослей, приведенную в справочнике “Водоросли” (Вассер и др., 1989). Кроме того, студенты подробно знакомятся с принципами систематики, изложенными в пособии Киевского национального университета (Ботаника. Водорості та гриби / І.Ю.Костиков [та інш.]. Київ: Арістей, 2006), а также с зарубежными системами отдельных крупных таксонов (Outline of ascomycota – 2007 [Electronic resource] / Ed. H.T. Lumbsch, S.M. Huhndorf – Myconet, vol. 13).

Целью дисциплины является овладение студентами основами знаний по строению и функционированию клеток и организмов водорослей, грибов и грибоподобных организмов, по их филогении и эволюции.

Задачами дисциплины являются :

- ознакомление студентов с особенностями строения организмов водорослей, грибов и грибоподобных организмов на макро- и микроскопическом уровнях,;
- усвоение студентами разделов альгологии и микологии;
- анализ закономерностей строения и размножения водорослей, грибов и грибоподобных организмов, особенностей протекания их жизненных циклов;

- овладение методами и методиками исследований, применяемых в альгологии и микологии;

- формирование научного взгляда на процессы становления и развития изучаемых организмов, с современными взглядами на приспособительный характер их эволюции, позволивший водорослям, грибам и грибоподобным организмам освоить различные экологические ниши.

В результате изучения дисциплины :

Студент должен знать :

– основные термины и понятия, особенности строения клеток и талломов водорослей, грибов и грибоподобных организмов;

– особенности размножения, циклы развития;

– характеристику основных таксономических групп, их представителей;

– роль водорослей, грибов и грибоподобных организмов как продуцентов, редуцентов; сапротрофов, паразитов, симбионтов; как источников биологически активных веществ.

Студент должен уметь :

– использовать альгологические и микологические знания в научно-педагогической и природоохранной деятельности;

– использовать основные методы альгологии и микологии в практической работе и экспериментальных исследованиях.

Учебный курс «Альгология и микология» является основой изучения таких курсов, как «Систематика высших растений», «Физиология растений», «Биохимия», «Генетика», «Микробиология», «Почвоведение».

Общее количество часов – 174; аудиторное количество часов – 16; из них: лекции – 8, лабораторные занятия – 8. Форма отчетности – экзамен.

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

Раздел I Альгология

Тема 1 Введение

Структура и задачи курса. Многообразие форм фототрофных и гетеротрофных талломных организмов. Их роль в круговороте веществ в природе и значение в хозяйственной деятельности человека. Методы исследования. Основные направления исследований. Водоросли и грибы в качестве объектов исследований. Охрана водорослей, грибов и лишайников.

Основные разделы курса (альгология, микология), их краткая характеристика. Общие представления о строении вегетативного тела (таллома). Прокариоты и эукариоты. Одноклеточные, колониальные и многоклеточные индивидуумы. Типы питания. Фототрофные, гетеротрофные (сапротрофы, паразиты) и симбиотические формы. Размножение. Вегетативное и бесполое размножение. Половое воспроизведение. Основные типы полового процесса (гаметогамия, гаметангиогамия, соматогамия) и жизненных циклов (гаплонтный, диплонтный, гаплодиплонтный, дикариотический, изоморфный, гетероморфный).

Связь альгологии и микологии с другими дисциплинами. Краткий очерк развития альгологии и микологии. Вклад ученых Республики Беларусь в изучение водорослей, грибов и лишайников.

Современная классификация живых организмов. Основные филогенетические системы. Общие сведения о дискокристатах, тубулокристатах и плитикристатах.

Водоросли, их общая характеристика. Водоросли как совокупность ряда самостоятельных отделов фотосинтезирующих талломных организмов. Организация таллома. Параллелизм в эволюции разных отделов водорослей. Строение клетки. Типы клеточных покровов (пелликула, перипласт, тека, клеточная стенка). Цитоплазма. Митохондрии. Аппарат Гольджи. Вакуоли (с клеточным соком, пульсирующие, газовые). Ядро. Понятие о мезокарионе, нуклеоиде. Хроматофоры (строение, эндосимбиотическое происхождение). Пиреноиды. Стигма. Пигменты и запасные вещества. Жгутики. Размножение водорослей. Жизненные циклы.

Экологические группы водорослей. Роль водорослей в природе и народном хозяйстве. Методы сбора и изучения водорослей.

Тема 2 Отдел Сине-зеленые водоросли

Общая характеристика прокариотических водорослей. Строение клетки. Пигменты. Запасные вещества. Гетероцисты. Акинеты. Поня-

тие о трихоме и нитях, ветвление. Способы образования колоний, их типы. Формы размножения. Способы питания. Распространение. Роль в природе и в хозяйственной деятельности человека. Геологическая древность цианей. Происхождение и эволюция.

Классификация сине-зеленых водорослей. Основные порядки (Хлорококкальные, Осциллаториальные, Ностокальные, Стигнематальные). Представители.

Прокариотические зеленые водоросли в системе прокариот.

Принципы классификации эукариотических водорослей. Анализ основных современных систем водорослей.

Тема 3 Отделы Эвгленовые, Золотистые и Желто-зеленые водоросли

Эвгленовые водоросли – организмы, стоящие на границе растительного и животного мира. Строение. Пигменты. Запасные вещества. Размножение. Происхождение, филогенетические связи. Распространение. Значение. Порядки Эвгленальные и Перанемальные. Представители.

Отдел Золотистые водоросли. Строение клетки. Пигменты. Типы структуры тела. Запасные вещества. Размножение. Происхождение. Родственные связи. Распространение. Значение. Систематика. Современный объем отдела. Вопросы выделения из золотистых водорослей отделов Диктиохофитовые и Гаптофитовые водоросли.

Класс Хризофициевые. Основные порядки. Представители.

Отдел Желто-зеленые (разножгутиковые) водоросли. Характерные признаки. Типы структуры тела. Строение клетки. Жгутиковый аппарат. Пигменты. Продукты ассимиляции. Размножение. Происхождение, филогенетические связи. Распространение. Значение. Систематика. Вопросы выделения отдела Эустигматофитовые водоросли.

Класс Ксантофициевые. Порядки: Миксококкальные, Трибонемальные, Ботридиальные, Вошеральные. Представители.

Тема 4 Отделы Бурые и Диатомовые водоросли

Общая характеристика Отдела Бурые водоросли. Морфологическое и анатомическое строение таллома, его эволюция. Строение клетки. Пигменты. Продукты ассимиляции. Размножение. Циклы развития. Происхождение. Филогенетические связи. Распространение. Значение. Искусственное выращивание бурых водорослей. Классификация.

Класс Феофициевые. Основные порядки: Эктокарпальные, Сфацелляральные, Кутлериальные, Диктиотальные, Ламинариальные, Фукальные. Строение и циклы развития эктокарпуса, кутлереи, диктиоты,

ламинарии, фукуса. Особенности строения и жизненного цикла. Другие представители.

Отдел Диатомовые водоросли: общая характеристика, отличительные признаки. Клеточный покров. Панцирь: химический состав, структура, форма. Протопласт. Пигменты. Продукты ассимиляции. Бесшовные и шовные формы. Образование колоний. Размножение. Циклы развития. Происхождение. Эволюция. Ископаемые формы. Распространение. Значение. Метод диатомового анализа, его значение.

Классификация диатомовых водорослей. Класс Косцинодискофициевые (Центрические). Особенности жизненного цикла. Представители. Класс Фрагилляриевофициевые (Бесшовные). Основные представители порядка Фрагилляриальные. Класс Бацилляриевофициевые (Шовные). Особенности жизненного цикла и протекания половых процессов. Порядки Ахнанталые, Цимбеляльные, Навикуляльные, Бацилляриальные, Суриреляльные. Представители.

Тема 5 Отделы Динофитовые, КRYPTOфитовые и Красные водоросли

Отдел Динофитовые водоросли (общая характеристика). Типы структуры таллома. Строение клетки. Пигменты. Продукты ассимиляции. Размножение. Происхождение, филогенетические связи. Распространение. Значение. Класс Динофициевые. Современный объем класса. Деление на порядки. Представители. Основные представители класса Ноктилюкофициевые.

Отличительные признаки отдела КRYPTOфитовые водоросли. Строение клетки. Пигменты. Запасные вещества. Размножение. Происхождение, филогенетические связи. Распространение. Значение. Класс КRYPTOфициевые. Порядок КRYPTOмонадалые. Представители. Вопросы выделения отдела Глаукоцистофитовые водоросли.

Отдел Красные водоросли. Отличительные признаки. Строение клетки. Пигменты. Запасные вещества. Морфологические структуры таллома. Размножение. Жизненные циклы. Смена ядерных фаз и форм развития. Происхождение. Эволюция. Родственные связи. Распространение. Распределение по глубинам. Теория хроматической адаптации Энгельмана. Значение красных водорослей.

Деление на классы. Класс Бангиофициевые. Отличительные признаки. Представители: их строение, размножение, практическое значение, искусственные культуры. Класс Флоридеофициевые. Характерные признаки. Строение клетки, таллома, размножение. Деление на порядки. Порядки Немалиональные, КRYPTOнемиальные, Церамииальные. Представители.

Тема 6 Отдел Зеленые водоросли

Отдел Зеленые водоросли. Общая характеристика. Таллом, типы морфологической дифференциации таллома, эволюция. Клетка: разнообразие клеточных покровов, протопласт. Пигменты. Запасные вещества. Размножение. Соотношение дипло- и гаплофазы в жизненных циклах. Происхождение, филогенетические связи. Распространение. Значение. Критерии выделения классов и порядков в различных системах зеленых водорослей.

Класс Празиофициевые. Черты строения, представители.

Класс Хлорофициевые. Отличительные признаки. Деление на порядки. Порядок Вольвокальные. Строение и циклы развития. Представители. Особенности жизненных циклов и протекания половых процессов дуналиеллы, хламидомонады, пандорины, вольвокса. Зиготическая редукция. Порядок Хлорококкальные. Строение клетки и жизненный цикл хлорококкума. Порядок Хетофоральные. Особенности строения гетеротрихального таллома. Основные представители. Порядок Сценедесмальные. Строения ценобиев (гидродиктион, сценедесмус, педиаструм). Жизненный цикл гидродиктиона. Порядок Эдогонияльные. Особенности строения талломов и протекания жизненных циклов. Однодомны и двудомные, идио- и гинандроморфные виды. Ноннандрии. Представители.

Класс Требуксиофициевые. Общая характеристика класса. Порядок требуксиальные. Аэрофитные представители, роль в формировании лишайников: требуксия и дермакокк. Порядок Хлореляльные. Строение таллома. Вторичная утеря полового процесса.

Класс Ульвофициевые. Морфологическая структура тела: нитчатая, гетеротрихальная, сифонокладальная. Спорическая редукция. Порядок Улотрихальные. Особенности строения и протекания жизненного цикла улотрикса. Порядок Ульвальные. Особенности жизненного цикла ульвы. Порядок Кладофоральные. Биология кладофоры и ризоклониума. Порядок Третеполиальные. Особенности биологии.

Класс Сифоофициевые. Отличительные признаки. Строение таллома. Типы жизненных циклов морских и пресноводных представителей. Соотношение гапло- и диплофазы. Гаметическая редукция. Деление на порядки (Бриопсидные, Галимедальные, Дазикладиальные,). Представители.

Класс Харофициевые. Современное понимание и объем класса. Особенности морфологии, цитологии, физиологии. Порядок Харальные: строение таллома, многоклеточность органов размножения, биология, основные представители, охрана. Порядок Зигнемальные. Нитчатый таллом (зигнема, мужоция, спирогира), конъюгация. Порядок

Десмидиальные. Особенности строения коккоидного таллома кластериума, космариума. Порядок Клебсормидиальные. Причины выделения из улотриковых. Биология клебсормидиума. Порядок колеохетальные: отличительные особенности и основные представители. Предки колеохетальных как возможные родоначальники высших растений.

Раздел II МИКОЛОГИЯ

Тема 7 Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики

Различные взгляды на происхождение грибов и грибоподобных организмов. Место грибоподобных организмов в современных системах и принципы их классификации. Современные взгляды на происхождение грибов и грибоподобных организмов.

Псевдогрибы: характерные признаки (морфологические, физиологические, биохимические), принципиальные отличия от грибов. Отделы Оомикотовые, Гифохитриомикотовые и Лабиринтуломикотовые

Отдел Оомикота. Переход из водной среды к сухопутному образу жизни, от сапротрофизма к паразитизму Классификация. Порядки: Сапролегниальные, Лептомитальные, Пероноспоральные, Питиальные. Основные представители.

Phytophthora infestans – опасный возбудитель болезни картофеля; жизненный цикл возбудителя. Значение работ академика Н.А. Дорожкина, З.И. Ремневой и др. в изучении фитофтороза пасленовых в Беларуси. Меры борьбы с заболеванием.

Слизевики. Общая характеристика и значение в природе. Отделы Акразиомикотовые, Миксомикотовые (в т.ч. Диктиостелиевые) и Плазмодиофоромикотовые слизевики. Особенности морфологии, цитологии, биохимии, размножения, происхождения. Основные представители. Место слизевиков в современной системе организмов. Различные взгляды на положение плазмодиофоромикотовых слизевиков.

Отдел плазмодиофоромикотовые. Отличительные признаки. Возбудитель килы крестоцветных. Жизненный цикл. Меры борьбы. Другие представители.

Тема 8 Общая характеристика грибов. Отделы Хитридиомикотовые и Зигомикотовые

Настоящие грибы, их отличительные признаки. Общая характеристика грибов. Роль грибов в эволюции и функционировании экосистем, в жизни человека. Образ жизни грибов в естественных условиях. Влия-

ние факторов окружающей среды на рост и развитие грибов. Экологические группы грибов. Пути и способы распространения грибов.

Характеристика вегетативного тела. Мицелий, его типы. Видоизменения мицелия: столоны, ризоиды, анастомозы, пряжки, аппрессории, гаустории, мицелиальные тяжи, склероции и др. Плектенхима.

Строение клетки. Строение и состав клеточной оболочки. Протопласт. Запасные вещества. Питание грибов. Кислородное дыхание. Брожение. Биологически активные вещества грибов. Микотоксины. Размножение. Вегетативное и бесполое размножение. Анаморфа. Плеоморфизм. Эволюция бесполой спороношения в связи с переходом грибов от водного к наземному образу жизни. Половое воспроизведение и его типы в разных группах грибов. Телеоморфа. Гомоталлизм и гетероталлизм. Гетерокариоз. Парасексуальный процесс.

Отдел Хитридиомикота: характерные признаки. Строение вегетативного тела. Размножение. Класс Хитридиомикоты. Деление на порядки. Порядки: Хитридиальные, Спизеломикотальные, Бластокладидальные, Моноблефаридальные. Строение и цикл развития представителей. Меры борьбы с заболеванием. Происхождение и эволюция хитридиомикот.

Отдел Зигомикота. Отличительные признаки. Класс Зигомикоты. Особенности жизненного цикла в связи с наземным образом жизни. Эволюция бесполого спороношения. Порядок Мукоральные. Строение и жизненные циклы представителей. Гетероталлизм. Порядок Энтомофторальные. Особенности строения и жизненных циклов в связи с паразитическим образом жизни. Порядки: Эндогональные и Зоопагальные.

Тема 9 Отдел Аскомикота

Общая характеристика отдела: современная классификация. Мицелий. Конидиальные спороношения. Половой процесс и развитие сумок. Типы сумок. Плодовые тела: клейстотетий, перитеций и апотетий. Строение аскостром. Различные типы онтогенеза плодовых тел. Аскогимениальные и асколокулярные сумчатые грибы.

Подотдел тафриномикотина: общая характеристика.

Класс Тафриномикоты. Особенности строения вегетативного тела. Псевдодикарионтичность мицелия. Образование сумок. Представители, характер их проявления на растениях.

Класс Схизосахаромикоты. Делящиеся дрожжи. Особенности жизненного цикла схизосахаромикоты.

Подотдел Сахаромикотина. Класс Сахаромикоты. Общая характеристика. Порядок Сахаромикотальные. Почкующиеся дрожжи. Типы

циклов развития и смена ядерных фаз. Роль в природе и хозяйственной жизни человека.

Подотдел Пецицомикотина. Общая характеристика. Особенности строения. Половой процесс и различные формы его редукции. Чередование трех ядерных фаз в цикле развития.

Класс Эвроциомицеты. Порядок Эвроциальные. Строение клейстотеция и наиболее типичных форм конидиального спороношения. Значение. Современное понимание объема таксона.

Класс Сордариомицеты. Особенности строения перитеция. Стромы. Иноперкулятные сумки. Основные порядки (Микроаскальные, Сордариальные, Ксилариальные, Гипокреальные). Главнейшие представители, их жизненный цикл. Голландская болезнь язвов. Порядок Гипокреальные. Фузариозы злаков. Жизненные циклы возбудителей; меры борьбы. Цикл развития возбудителя спорыньи.

Класс Леотиомицеты (Гелоциомицеты). Строение клейстотеция. Свободные микроскопически апотеции, микростромы. Порядок Эризифальные, или настоящие мучнисторосяные. Отличительные признаки. Главнейшие представители. Жизненные циклы. Значение. Порядок Леотии (Гелоциальные). Строение и жизненные циклы монилии и склеротинии. Порядок Ритизмольные. Главнейшие особенности. Представители.

Класс Лабульбениомицеты. Строение тела, размножение. Значение.

Класс Пецицомицеты Съедобные и токсичные формы. Порядок Пецициальные. Строение плодовых тел: типичные и нетипичные апотеции. Порядок Туберальные. Особенности строения плодовых тел в связи с подземным образом жизни. Представители.

Класс Дотидеомицеты Особенности строения «плодовых тел» (аскостром). Типы аскостром. Строение сумок и сумкоспор. Основные порядки Циклы развития возбудителей парши яблони и груши. Меры борьбы.

Тема 10 Отдел Базидиомикота

Отдел Базидиомикота. Общая характеристика отдела. Мицелий первичный и вторичный. Образование базидий. Типы базидий. Характеристика жизненных циклов. Критерии классификации.

Класс Базидиомицеты. Общая характеристика. Деление на порядки. Строение и эволюция плодовых тел. Гимений, гименофор. Эволюция гименофора. Афиллофороидные гименомицеты. Порядки Кантарелляльные и Полипоральные. Представители. Агарикоидные гименомицеты. Порядки Болетальные, Агарикальные и Руссулальные. Представи-

тели. Распространение и роль в природе. Экологические группы. Съедобные и ядовитые грибы.

Строение и эволюция плодовых тел Гастеромицетов. Деление на порядки. Порядки: Ликопердальные, Склеродерматальные, Нидуляриальные, Фалляльные. Представители.

Порядки Тремелляльные и Аурикуляриальные. Особенности строения плодового тела и базидии. Представители.

Класс Телиомицеты (Урединиомицеты). Характерные особенности. Порядок Уредиальные (Ржавчинные). Характер проявления на растениях. Типы спороношений. Одно- и разнохозяйность. Жизненные циклы. Специализация паразитов. Представители. Главнейшие болезни культурных растений. Меры борьбы со ржавчиной. Работы академика В.Ф. Купревича.

Класс Устомицеты (Устилягиномицеты). Характерные особенности. Порядки Устилягинальные (Головневые) и Тиллелиальные. Типы проявления на растениях. Жизненные циклы. Пути заражения хлебных злаков. Меры борьбы. Представители.

Порядок Экзобазидиальные. Общая характеристика. Представители.

Тема 11 Формальные отдел Дейтеромицетовые грибы

Анаморфные, несовершенные, или митоспоровые грибы (формальный отдел Дейтеромицетов). Положение в системе грибов. Отличительные признаки. Особенности конидиального спороношения. Типы конидиоспор.

Жизненные циклы. Гетерокариоз. Парасексуальный процесс. Гетерогенность группы. Происхождение. Направления эволюции. Деление на формальные таксоны.

Главнейшие представители, их значение.

Тема 12 Лишайники (Лишайниковообразующие грибы)

Общая характеристика лишайников. Эволюция взглядов на лишайники. Их отличие от других организмов. Компоненты тела лишайника.

Фотобионты: их систематика, особенности в сравнении со свободноживущими фототрофными организмами. Микобионты: систематическое положение, особенности в сравнении со свободноживущими грибами. Характер взаимоотношений компонентов.

Таллом, его морфология и анатомия. Гомеомерные и гетеромерные талломы. Прикрепление таллома к субстрату. Накипные, листоватые, кустистые и переходные формы.

Размножение лишайников. Вегетативное размножение: изидии, соредии. Половое и бесполое размножение компонентов лишайников. Перитеции, лиреллиоформные плодовые тела. Апотеции: леканоровые, лецидиевые, биаторовые. Пикнидии.

Экология лишайников. Отношение к свету, температуре, влажности, чистоте воздуха, субстрату. Скорость роста и продолжительность жизни. Экологические группы. Значение лишайников.

Полифилетическое происхождение лишайников. Основные направления эволюции. Систематика лишайников.

Сумчатые лишайники (Классы Леканоромицеты, Лихиномицеты, Артониомицеты, виды, входящие в классы Дотидеомицеты, Эвроциомицеты).

Базидиальные лишайники. Эволюционная молодость группы. Особенности онтогенеза и спороношения.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА

Номер раздела, темы, занятия	Название раздела, темы, занятия; перечень изучаемых вопросов	Всего часов	Количество аудиторных часов				Материальное обеспечение занятия (наглядные, методические пособия и др.)	Литература	Формы контроля знаний
			лекции	практические (семинарские) занятия	лабораторные занятия	СУРС			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	Альгология	8	4	-	4				
1	Введение 1 Многообразие форм фототрофных и гетеротрофных талломных организмов 2 Современная классификация живых организмов. 3 Водоросли как совокупность ряда самостоятельных отделов фотосинтезирующих талломных организмов.	Самостоятельное изучение							
2	Отдел Сине-зеленые водоросли 1 Общая характеристика прокариотических водорослей 2 Классификация сине-зеленых водорослей 3 Прокариотические зеленые водоросли в системе прокариот 4 Принципы классификации эукариотических водорослей	Самостоятельное изучение							
3	Отделы Эвгленовые, Золотистые и Желто-зеленые водоросли 1 Эвгленовые водоросли – организмы, стоящие на границе растительного и животного мира 2 Отдел Золотистые водоросли 3 Отдел желто-зеленые (разножгутиковые) водоросли.	Самостоятельное изучение							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

4	Отделы Бурые и Диатомовые водоросли 1 Общая характеристика отдела бурые водоросли 2 Строение и циклы развития эктокарпуса, кутлерии, диктиоты, ламинарии, фукуса 3 Отдел Диатомовые водоросли: общая характеристика, отличительные признаки 4 Классификация диатомовых водорослей	4	2	-	2	-	Цифровой проектор, компьютерная презентация, практическое руководство, живые культуры почвенных водорослей, гербарий	[1, 3-6, 10-16]	Защита отчета по лабораторной работе
5	Отделы Динофитовые, КRYPTOфитовые и Красные водоросли 1 Отдел Динофитовые водоросли (общая характеристика) 2 Отличительные признаки отдела КRYPTOфитовые водоросли 3 Отдел Красные водоросли 4 Теория хроматической адаптации Энгельмана	Самостоятельное изучение							
6	Отдел Зеленые водоросли 1 Клетка: разнообразие клеточных покровов, протопласт 2 Соотношение дипло- и гаплофазы в жизненных циклах. 3 Критерии выделения классов и порядков в различных системах зеленых водорослей	4	2	-	2	-	Цифровой проектор, компьютерная презентация, практическое руководство, живые культуры почвенных водорослей	[1, 3-6, 10-16]	Защита отчета по лабораторной работе,
II	Микология	8	4	-	4	-			
7	Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики 1 Псевдогрибы: характерные признаки (морфологические, физиологические, биохимические), принципиальные отличия от грибов 2 Отдел Оомикота 3 Место слизевиков в современной системе организмов 4 Различные взгляды на положение плазмодиофоромицетовых слизевиков	4	2	-	2		Цифровой проектор, компьютерная презентация, практическое руководство, живые культуры, мокрые препараты	[2-5, 8, 10, 13-15, 17-20, 22]	Защита отчета по лабораторной работе

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
---	---	---	---	---	---	---	---	---	----

8	Общая характеристика грибов. Отделы Хитридиомикотовые и Зигомикотовые Настоящие грибы, их отличительные признаки Отдел Хитридиомикота: характерные признаки Отдел Зигомикота	Самостоятельное изучение							
9	Отдел Аскомикота 1 Общая характеристика отдела: современная классификация 2 Подотдел тафриномикотина: общая характеристика 3 Подотдел Сахаромикотина 4 Подотдел Пецицомикотина	2	1	-	1		Цифровой проектор, компьютерная презентация, практическое руководство, мокрые препараты	[2-5, 8, 10, 13-15, 17-20, 22]	Защита отчета по лабораторной работе
10	Отдел Базидиомикота 1 Общая характеристика отдела 2 Класс Базидиомицеты 3 Класс Телиомицеты (Урединиомицеты) 4 Класс Устомицеты (Устилягиномицеты)	2	1	-	1		Цифровой проектор, компьютерная презентация, практическое руководство, мокрые препараты	[2-5, 8, 10, 13-15, 17-20, 22]	Защита отчета по лабораторной работе
11	Формальные отдел Дейтеромикотовые грибы 1 Анаморфные, несовершенные, или митоспоровые грибы (формальный отдел Дейтеромикота) 2 Особенности конидиального спороношения 3 Деление на формальные таксоны	Самостоятельное изучение							
12	Лишайники (Лишайниковообразующие грибы) 1 Общая характеристика лишайников 2 Компоненты тела лишайника 3 Таллом, его морфология и анатомия 4 Систематика лишайников	Самостоятельное изучение							
8		16	8		8				

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Перечень лабораторных работ

Лабораторная работа 1 Сине-зеленые водоросли

- 1 Носток
- 2 Анабена
- 3 Глеотрихия
- 4 Осциллятория

Лабораторная работа 2 Желто-зеленые водоросли

- 1 Строение таллома ботридия
- 2 Схема жизненного цикла ботридия
- 3 Строение таллома вошерии
- 4 Схема жизненного цикла вошерии

Лабораторная работа 3 Бурые водоросли

- 1 Жизненный цикл эктокарпуса
- 2 Жизненный цикл диктиоты
- 3 Жизненный цикл ламинарии
- 4 Жизненный цикл фукуса

Лабораторная работа 4 Диатомовые водоросли

- 1 Жизненный цикл мелозиры
- 2 Внутренне строение навикулы
- 3 Строение панцыря пиннулярии
- 4 Жизненный цикл пиннулярии

Лабораторная работа 5 Зеленые водоросли порядков Вольвокальные и Хлококкальные

- 1 Строение и жизненный цикл хламидомонады
- 2 Строение ценобия вольвокса
- 3 Жизненный цикл вольвокса
- 4 Жизненный цикл хлорококкума

Лабораторная работа 6 Зеленые водоросли порядков Сценедесмотальные и Хлорелляльные

- 1 Жизненный цикл хлореллы
- 2 Строение ценобия гидродиктиона
- 3 Жизненный цикл гидродиктиона

Лабораторная работа 7 Ульвофициевые и Сифонофициевые зеленые водоросли

- 1 Строение таллома и жизненный цикл улотрикса
- 2 Строение таллома и жизненный цикл ульвы
- 3 Строение таллома и жизненный цикл кладофоры

Лабораторная работа 8 Харофициевые зеленые водоросли

- 1 Строение таллома и жизненный цикл спирогиры
- 2 Строение таллома мужоции
- 3 Строение таллома зигнемы
- 4 Строение таллома и жизненный цикл хары

Лабораторная работа 9 Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики

- 1 Строение таллома и жизненный цикл сапролегнии
- 2 Строение таллома фитифторы
- 3 Строение таллома и жизненный цикл плзмодиофоры капустной

Лабораторная работа 10 Хитридиомикотовые и Зигомикотовые грибы

- 1 Строение вегетативного тела и жизненный цикл ольпидиума капустного
- 2 Строение вегетативного тела синхитриума
- 3 Строение мицелия и жизненный цикл мукора

Лабораторная работа 11 Аскомикотовые грибы классов Схизосахаромицеты, Сахаромицеты, и Эвроциомицеты

- 1 Сравнение жизненных циклов схизосахаромицеса, пекарских дрожжей и сахаромикодеса Людвига
- 2 Строение конидиеносца аспергилла
- 3 Строение клейстотеция и конидиеносца пеницилла

Лабораторная работа 12 Класс Сордариомицеты. Класс Леотиомицеты, порядок Эризифальные

- 1 Строение вегетативного тела и жизненный цикл спорыньи пурпурной
- 2 Строение клестотеция сферотеки крыжовника и микросферы

Лабораторная работа 13 Класс Леотиомицеты, порядок Гелоциальные. Класс Пециомицеты

- 1 Жизненный цикл склеротинии
- 2 Жизненный цикл монилинии
- 3 Сравнение строения плодовых тел пецицы, сморчка и трюфеля

Лабораторная работа 14 Базидиомикотовые грибы классов Базидиомицеты и Телиомицеты

- 1 Сравнение строения плодовых тел трутовика, мухомора, шампиньона и белого гриба
- 2 Жизненный цикл пукцинии злаковой

Лабораторная работа 15 Базидиомикотовые грибы класса Устомицеты

- 1 Жизненный цикл пыльной головни
- 2 Проявление пузарчатой головни
- 3 Жизненный цикл твердой головни

Лабораторная работа 16 Лишайники (Лишайниковообразующие грибы)

- 1 Внешний вид накипного, листоватого, кустистого и переходного слоевищ
- 2 Изидии и соредии
- 3 Леканоровый апотеций
- 4 Лецидиевый апотеций

Рекомендуемая литература

Основная

- 1 Водоросли. Справочник / С.П. Вассер [и др.]. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.
- 2 Гарибова, Л.В. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов / Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 220с.
- 3 Ботаніка. Водорості та гриби / І.Ю. Костиков [та інш.]. – Київ: Арістей, 2006. – 476 с.
- 4 Лемеза, Н.А. Малый практикум по низшим растениям / Н.А. Лемеза, А.С. Шуканов. – Мн.: Университетское, 1994. – 228 с.
- 5 Лемеза, Н.А. Альгология и микология. Практикум : учеб. пособие / Н.А. Лемеза. – Минск: Выш.школа, 2008. – 319 с.
- 6 Собченко, В.А. Альгология и микология: практическое руководство по изучению раздела «Водоросли» для студ. биологич. спец. вузов / В.А. Собченко, О.М. Храмченкова, Ю.М. Бачура. – Гомель: ГГУ им. Ф.Скорины, 2007. – 74 с.
- 7 Цуриков, А.Г. Альгология и микология: практическое руководство по изучению темы «Лишайники» для студ. биологич. спец. вузов / А.Г. Цуриков, В.А. Собченко, О.М. Храмченкова. – Гомель: ГГУ им. Ф.Скорины, 2006.–50с.
- 8 Альгология и микология: Грибы и грибоподобные организмы: практическое пособие для студ. спец. 1 – 31 01 01-02 – «Биология (научно-педагогическая деятельность)» / В.А. Собченко [и др.]. – Гомель: ГГУ, 2009. – 100 с.
- 9 Цуриков, А.Г. Листоватые и кустистые городские лишайники: атлас-определитель: учебное пособие для студентов биологических специальностей вузов / А.Г. Цуриков, О.М. Храмченкова. – Гомель: ГГУ, 2009. – 123 с.
- 10 Альгология и микология: Основные термины и принципы современной систематики: дидактические материалы для студентов специальности 1 – 31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» В.А. Собченко [и др.].– Гомель: ГГУ, 2010. – 120с.

Дополнительная

- 11 Мандрик, В.Ю. Основи альгології / В.Ю. Мандрик, О.Б. Колесник. – Київ: Фітосоціоцентр, 2006. – 350 с.
- 12 Горбунова, Н.П. Альгология / Н.П. Горбунова – М.: Высшая школа, 1991. – 256 с.
- 13 Курс низших растений / редкол.: М.В. Горленко [и др.]. – М.: Высшая школа, 1981. – 504 с.
- 14 Стрельская, О.Я. Низшие растения. Систематика. / О.Я. Стрельская; под ред. Н.А. Дорожкина. – Мн.: Вышэйшая школа, 1985. – 240 с.
- 15 Низшие растения / Л.В. Гарибова [и др.]. – М.: МГУ, 1975. – 152 с.
- 16 Жизнь растений: в 6 т. / редкол.: М.М. Голлербах (гл. ред.) [и др.]. – М.: Просвещение, 1977. – Т. 3: Водоросли. Лишайники. – 487 с.
- 17 Жизнь растений: в 6 т. / редкол.: М.В. Горленко (гл. ред.) [и др.]. – М.: Просвещение, 1976. – Т. 2: Грибы. – 479 с.
- 18 Мюллер, Э. Микология / Э. Мюллер, В. Леффлер. – М.: Мир, 1995. – 343 с.
- 19 Мир растений / редкол.: А.Л. Тахтаджян (гл. ред.) [и др.]. – М.: Просвещение, 1991. – Т. 2: Грибы. – 480 с.
- 20 Outline of ascomycota – 2007 [Electronic resource] / Ed. H.T. Lumbsch, S.M. Huhndorf – Myconet, vol. 13. – Mode of access: <http://www.fieldmuseum.org/myconet/outline.asp>. – Date of access: 18.08.2008
- 21 Горбач, Н.В. Лишайники Белоруссии / Н.В. Горбач. – Мн.: Наука и техника, 1973. – 336с.
- 22 Dictionary of the Fungi. Tenth Edition / P.M. Kirk [et al.] – Trownbridge: Cromwell Press, 2008. – 771 p.

**ПРОТОКОЛ СОГЛАСОВАНИЯ УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЫ
ПО ИЗУЧАЕМОЙ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ
С ДРУГИМИ ДИСЦИПЛИНАМИ СПЕЦИАЛЬНОСТИ**

Название дисциплины, с которой требуется согласование	Название кафедры	Предложения об изменениях в содержании учебной программы по изучаемой учебной дисциплине	Решение, принятое кафедрой, разработавшей учебную программу (с указанием даты и номера протокола)
Морфология и анатомия растений	Кафедра ботаники и физиологии растений		Рекомендовать к утверждению учебную программу в представленном варианте Протокол № ____ от ____ . ____ . 20 ____ г.
Систематика высших растений	Кафедра ботаники и физиологии растений		Рекомендовать к утверждению учебную программу в представленном варианте Протокол № ____ от ____ . ____ . 20 ____ г.
Цитология и гистология	Кафедра физиологии человека и животных		Рекомендовать к утверждению учебную программу в представленном варианте Протокол № ____ от ____ . ____ . 20 ____ г.

Рекомендуемая литература

Основная

- 1 Водоросли. Справочник / С.П. Вассер [и др.]. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.
- 2 Гарибова, Л.В. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов / Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 220с.
- 3 Ботаніка. Водорості та гриби / І.Ю. Костиков [та інш.]. – Київ: Арістей, 2006. – 476 с.
- 4 Лемеза, Н.А. Малый практикум по низшим растениям / Н.А. Лемеза, А.С. Шуканов. – Мн.: Университетское, 1994. – 228 с.
- 5 Лемеза, Н.А. Альгология и микология. Практикум : учеб. пособие / Н.А. Лемеза. – Минск: Выш.школа, 2008. – 319 с.
- 6 Собченко, В.А. Альгология и микология: практическое руководство по изучению раздела «Водоросли» для студ. биологич. спец. вузов / В.А. Собченко, О.М. Храмченкова, Ю.М. Вачура. – Гомель: ГГУ им. Ф.Скорины, 2007. – 74 с.
- 7 Цуриков, А.Г. Альгология и микология: практическое руководство по изучению темы «Лишайники» для студ. биологич. спец. вузов / А.Г. Цуриков, В.А. Собченко, О.М. Храмченкова. – Гомель: ГГУ им. Ф.Скорины, 2006. – 50с.
- 8 Альгология и микология: Грибы и грибоподобные организмы: практическое пособие для студ. спец. 1 – 31 01 01-02 – «Биология (научно-педагогическая деятельность)» / В.А. Собченко [и др.]. – Гомель: ГГУ, 2009. – 100 с.
- 9 Цуриков, А.Г. Листоватые и кустистые городские лишайники: атлас-определитель: учебное пособие для студентов биологических специальностей вузов / А.Г. Цуриков, О.М. Храмченкова. – Гомель: ГГУ, 2009. – 123 с.
- 10 Альгология и микология: Основные термины и принципы современной систематики: дидактические материалы для студентов специальности 1 – 31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» В.А. Собченко [и др.]. – Гомель: ГГУ, 2010. – 120с.

Дополнительная

- 11 Мандрик, В.Ю. Основы альгології / В.Ю. Мандрик, О.Б. Колесник. – Київ: Фітосоціоцентр, 2006. – 350 с.
- 12 Горбунова, Н.П. Альгология / Н.П. Горбунова – М.: Высшая школа, 1991. – 256 с.
- 13 Курс низших растений / редкол.: М.В. Горленко [и др.]. – М.: Высшая школа, 1981. – 504 с.
- 14 Стрельская, О.Я. Низшие растения. Систематика. / О.Я. Стрельская; под ред. Н.А. Дорожкина. – Мн.: Высшэйшая школа, 1985. – 240 с.
- 15 Низшие растения / Л.В. Гарибова [и др.]. – М.: МГУ, 1975. – 152 с.
- 16 Жизнь растений: в 6 т. / редкол.: М.М. Голлербах (гл. ред.) [и др.]. – М.: Просвещение, 1977. – Т. 3: Водоросли. Лишайники. – 487 с.
- 17 Жизнь растений: в 6 т. / редкол.: М.В. Горленко (гл. ред.) [и др.]. – М.: Просвещение, 1976. – Т. 2: Грибы. – 479 с.
- 18 Мюллер, Э. Микология / Э. Мюллер, В. Леффлер. – М.: Мир, 1995. – 343 с.
- 19 Мир растений / редкол.: А.Л. Тахтаджян (гл. ред.) [и др.]. – М.: Просвещение, 1991. – Т. 2: Грибы. – 480 с.
- 20 Outline of ascomycota – 2007 [Electronic resource] / Ed. Н.Т. Lumbsch, S.M. Huhndorf – Myconet, vol. 13. – Mode of access: <http://www.fieldmuseum.org/myconet/outline.asp>. – Date of access: 18.08.2008
- 21 Горбач, Н.В. Лишайники Белоруссии / Н.В. Горбач. – Мн.: Наука и техника, 1973. – 336с.
- 22 Dictionary of the Fungi. Tenth Edition / P.M. Kirk [et al.] – Trownbridge: Cromwell Press, 2008. – 771 p.