

ТЕМА 6 БАКТЕРИИ, ВОДОРОСЛИ, ГРИБЫ И ЛИШАЙНИКИ

1 Бактерии: особенности строения, размножения, распространение и значение

Предъядерные, **прокариоты**, – организмы, клетки которых не имеют ограниченного мембраной ядра. Насчитывается около 3000 видов прокариот. Это одноклеточные, колониальные и нитчатые организмы. В отличие от эукариот среди прокариот нет истинно многоклеточных организмов. Нитчатые структуры, как и колонии, образуются в результате неполного разделения клеточных стенок после деления. Нити и колонии часто окружены общей слизистой капсулой.

Прокариотические клетки мельче эукариотических, их размеры варьируют в пределах 0,5-5 мкм.

В цитоплазме прокариот нет оформленных органелл: хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, эндоплазматической сети и центриолей, имеющих у эукариот.

Рибосомы располагаются в цитоплазме свободно, они мельче, чем у эукариот, и отличаются по числу белков.

Цитоплазма ограничена наружной цитоплазматической мембраной, складчатое впячивание которой (**мезосома**) выполняет функции митохондрии. Мембрана образует ряд складок внутри цитоплазмы, они увеличивают поверхность прикрепления ферментов и пространственно разделяют ферментативные реакции. С мембраной связаны также биосинтез клеточной стенки и слизистой капсулы, выделение экзоферментов, деление и спорообразование.

У фототрофных прокариот фотосинтетический аппарат образован мембранными структурами – тилакоидами, трубочками, пузырьками, которые находятся в цитоплазме. На них сосредоточены пигменты: бактериохлорофиллы и каротиноиды, по составу отличные от пигментов растений.

Аналог ядра, или **нуклеоид**, – структура, состоящая из одной гигантской кольцевой молекулы ДНК, белков и РНК. Молекула ДНК закреплена на цитоплазматической мембране с помощью специфических белков и соответствует примитивной хромосоме.

Клеточная стенка жесткая, эластичная, может изгибаться. Основным компонентом гликопептид – **муреин**.

Клетки многих прокариот имеют жгутики, с помощью которых они передвигаются (скользят).

Митоз и мейоз у прокариотических организмов отсутствуют. Половой процесс неизвестен. Размножаются они делением клеток надвое в результате образования поперечной перегородки. Этому предшествует удвоение (репликация) ДНК.

Прокариоты отличаются от эукариот и физиологически. Окислительные процессы ограничены у многих брожением. Некоторые обладают способностью фиксировать атмосферный азот.

Считают, что прокариоты, по-видимому, первые организмы, появившиеся на Земле. Их древнейшие остатки обнаружены в докембрийских отложениях (протерозой), возраст которых более 3 млрд лет. Прокариоты играли огромную роль в создании биосфер древнейших геологических эпох. С их активностью свя-

зано накопление карбонатов, железных руд, сульфидов, фосфоритов, бокситов, возможно, горючих ископаемых. Изменение состава атмосферы и появление в ней значительных количеств свободного кислорода зависят и от фотосинтетической активности цианобактерий.

В составе прокариот выделяют одно царство эубактерии (Eubacteria). Характеристика эубактерий совпадает с таковой прокариот. Царство эубактерии включает три отдела: архебактерии, настоящие бактерии и цианобактерии.

Отдел архебактерии (Archeobacteria). Древнейшими среди прокариот являются архебактерии. Их клетки имеют форму кокков, палочек и спиралей, а также пирамид, шестилучевой звезды, квадрата и т. д. В клеточной стенке архебактерий вместо муреина содержатся кислые полисахариды. Архебактерии не образуют эндоспор, многие подвижны.

Включают более 40 видов с разным типом обмена веществ, физиологией и экологией. Архебактерии способны жить в экстремальных условиях – при температуре выше 100 °С или высоких концентрациях солей.

Наиболее важны метанообразующие архебактерии. Это подвижные или неподвижные палочки и кокки, существующие в бескислородной среде. Энергию получают восстановлением CO_2 до метана с использованием молекулярного водорода или сбраживанием уксусной кислоты и метилового спирта с образованием метана и CO_2 . Большая часть запасов природного газа на Земле биогенного происхождения и образуется только этими архебактериями. Они обитают в болотах, в затопляемых поймах, или на дне водоемов, очистных сооружениях, рубце жвачных животных. Возможно их применение для получения биогаза из различных органических отходов. Образование месторождений серы связано с деятельностью серовосстанавливающих и сероокисляющих архебактерий, распространенных в гидротермальных водах.

Отдел настоящие бактерии (Bacteria). Очень древние организмы, появившиеся свыше 3 млрд лет назад. Встречаются повсеместно в воздухе, воде, почве, глубинах земной коры, организмах растений и животных. Бактерии были открыты А. Левенгуком в 1675 г.

По форме и особенностям объединения клеток различают несколько **морфологических групп бактерий**:

1 *шаровидные* бактерии, или *кокки*. Одиночные (монококки) или расположенные по две (диплококки), четыре (тетракокки) клетки, цепочками (стрептококки), гроздьями (стафилококки), пакетами (сарцины);

2 *палочковидные* бактерии подразделяются на истинные бактерии – палочки, не образующие спор, и бациллы – палочки, образующие споры.

3 *извитые* – подразделяются на *вибрионы*, имеющие вид запятой, с двумя-тремя завитками – *спириллы*, тонкие, длинные, с большим количеством завитков – *спирохеты*.

Размеры бактерий колеблются от нескольких десятков до нескольких сотен микрометров – 0,2-10 мкм.

Строение клеток типичное для прокариот. У большинства бактерий поверхность клеточной стенки имеет слизистую защитную капсулу. Наружная цитоплазматическая мембрана образует мезосому. В цитоплазме находятся рибосомы и вклю-

чения – запасные питательные вещества (волютин, содержащий фосфор, полисахарид гликоген, жир). У фотосинтезирующих бактерий в мешковидных, трубчатых и пластинчатых впячиваниях наружной мембраны содержатся бактериохлорофиллы (фотосинтетические пигменты). Сходные структуры участвуют и в фиксации азота.

Передвижение бактерии осуществляют несколькими способами: скользящие – в результате волнообразных сокращений клеток, плавающие – с помощью жгутиков (одного-многих) или фимбрий. Фимбрии – длинные тонкие прямые нити, короче и тоньше жгутиков.

В благоприятных условиях бактерии растут очень быстро и, достигнув определенных размеров, переходят к **размножению** путем бинарного деления, т.е. делятся на две дочерние клетки. Митоз при этом не наблюдается. Некоторые бактерии размножаются почкованием. Для бактерий характерен высокий темп размножения. Клетки делятся очень быстро – через каждые 20-30 мин.

При неблагоприятных условиях жизни палочковидные бактерии способны образовывать споры. **Спорообразование** не является способом размножения, так как каждая клетка образует одну спору и число особей при этом не возрастает. Спора образуется внутри клетки бактерии (эндоспора). При этом протопласт сжимается и покрывается очень плотной оболочкой. Споры способны сохранять жизнеспособность в течение многих (десятков, сотен и даже тысяч) лет. В благоприятных условиях споры прорастают – набухают, оболочка разрывается, и молодая сформировавшаяся клетка выходит наружу.

Питание бактерий происходит путем поглощения питательных веществ всей поверхностью клетки. Большинство бактерий являются гетеротрофными организмами, т. е. они извлекают необходимый им углерод в процессе разложения готового органического вещества. Среди них есть бактерии сапротрофы, питающиеся за счет органических веществ мертвых организмов, и бактерии паразиты, которые используют вещества живых растений, животных и человека. Существует и небольшая группа автотрофных бактерий – для синтеза органических веществ они используют углерод CO_2 или карбонатов.

Значение бактерий в природе и деятельности человека огромно. Практически все природные соединения разлагаются бактериями. Они участвуют в циклах всех биологически важных элементов и обеспечивают круговорот веществ в биосфере. Их роль в процессах деструкции – определяющая. Сапротрофные бактерии участвуют в улучшении плодородия почвы, обеспечивая образование гумуса. В сельском хозяйстве большое значение имеют бактерии, обогащающие почву солями аммония, азотной и азотистых кислот, доступными для высших растений. Это аммонифицирующие, нитрифицирующие бактерии и бактерии, фиксирующие свободный азот воздуха (*Azotobacter*). Способность бактерий расщеплять органические вещества используют при очистке сточных вод. Без участия бактерий, вызывающих различные типы брожения, невозможно производство многих пищевых и технических продуктов. Молочнокислородное брожение – анаэробное окисление сахара молока и других углеводов в молочную кислоту – вызывает большая группа молочнокислых бактерий, которые широко используют для изготовления простокваши (*молочнокислый стрептококк*, *болгарская палочка* – и др.), кефира, ку-

мыса, сметаны, кисло-сливочного масла, сыров (*сырная палочка*). Используют бактерии и в генной инженерии.

Отрицательная роль бактерий также очень велика. В процессе гниения портятся пищевые продукты, приобретают неприятные вкус и запах, утрачивают вкусовые качества. Паразитные бактерии могут быть безразличными для организма, в котором или на котором они обитают (многие кишечные бактерии), а могут выделять ядовитые вещества и тогда становятся болезнетворными. К ним относятся возбудители большинства заразных болезней человека и животных (дизентерии, холеры, туберкулеза, сибирской язвы, сифилиса и др.), а также сальмонеллы, вызывающие пищевые отравления. Поражают они и растения, вызывая так называемые бактериозы (увядание, пятнистость, гниение стеблей и др.).

Цианобактерии (Cyanobacteria) – самая древняя по возрасту группа **автотрофных** организмов; насчитывает около 2000 представителей. Цианобактерии обычно имеют сине-зеленый цвет; могут быть почти зеленой, оливковой, желтовато-зеленой или черной окраски. Окраска обусловлена сочетанием таких **пигментов** как хлорофилл «а», каротиноиды и фикобилиновые пигменты.

Цианобактерии – типичные прокариоты, т. е. организмы, лишенные оформленного ядра, митохондрий, хлоропластов, эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, лизосом. У них также отсутствуют структуры, состоящие из микротрубочек – жгутики, микротубулярные элементы цитоскелета, центриоли, веретено деления. Они не способны к митозу, мейозу и типичному для эукариот половому процессу.

Клетки цианей имеют хорошо развитую жесткую оболочку, основным компонентом которой является муреин. Ядерный аппарат у них представлен нуклеоидом. Фотосинтетический аппарат представлен тилакоидами, представляющими собой впячивания плазмолеммы. Тилакоиды в основном расположены по периферии клетки. На поверхности тилакоидов находятся особые структуры – фикобилисомы, состоящие из фикобилиновых пигментов. Рибосомы цианобактерий имеют вид электронно-плотных гранул и относятся к 70 S-частицам. Включения представлены мелкими гранулами крахмала цианобактерий, крупными цианофитиновыми и полифосфатными гранулами. В клетках некоторых цианей есть газовые вакуоли. При благоприятных условиях они заполняются газом и снижают удельный вес водорослей. При неблагоприятных условиях газ диффундирует, газовые вакуоли уменьшаются в объеме и слипаются, удельный вес клетки увеличивается, водоросль оседает на дно, где «дожидается» улучшения условий для фотосинтеза.

Среди цианей встречаются как одноклеточные, так и многоклеточные представители; одиночные или колониальные. Основные типы структуры таллома водорослей: коккоидный (неподвижные клетки), нитчатый и разноритчатый.

Нить цианобактерий может состоять только из вегетативных клеток, а может включать и особые клетки – **гетероцисты** и **акинеты**.

Гетероцисты и акинеты возникают из вегетативных клеток. При образовании гетероцист содержимое вегетативной клетки становится гомогенным, более бледным или желтоватым, оболочка исходной для них клетки утолщается, становится двухконтурной. Гетероцисты принимают участие в вегетативном размно-

жении и в процессе фиксации атмосферного азота. Акинеты (покоящиеся споры) – 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.

У цианобактерий различают полное и неполное деление. При полном делении клетки полностью отделяются друг от друга (у одноклеточных цианей). При неполном делении поперечная перегородка не полностью разделяет клетки, и они остаются соединенными, образуя многоклеточные организмы. Колониальные цианеи способны размножаться путем фрагментации колоний или нитей.

Распространены цианобактерии повсеместно. Они первыми заселяют вновь образующиеся поверхности Земли, участвуя в образовании органического вещества и фиксации атмосферного азота. В последние годы некоторые из цианей используются для индустриального производства органического вещества. Ряд представителей отдела может вызывать «цветение» воды; некоторые токсичны.

Согласно современным представлениям отдел включает один класс – цианофициевые (Cyanophyceae), который подразделяется на 4 порядка: хроококкальные (Chroococcales), осцилляториальные (Oscillatoriales), ностокальные (Nostocales), стигонематальные (Stigonematales).

Порядок хроококкальные (Chroococcales). Одноклеточные, чаще колониальные индивиды. Клетки шаровидные, эллипсоидные, цилиндрические, прямые или разнообразно изогнутые. Размножаются делением колоний или отдельных клеток.

Род *микроцистис* имеет объемные сферические или неправильной формы слизистые колонии из шаровидных клеток, делящимися по всем направлениям. Колониальная слизь мягкая. Распространен в пресноводном планктоне, может вызывать «цветение воды», является отличным кормом для микрофауны

Порядок осцилляториальные (Oscillatoriales) объединяет виды с однорядными, неразветвленными талломами из одинаковых клеток, за исключением верхушечной. Гетероцисты и акинеты отсутствуют. Вегетативное размножение – фрагментация таллома.

Род *осциллятория* представлен нитями из цилиндрических клеток. Нити способны к колебательному движению. Часто образует сине-зеленые пленки, покрывающие влажную землю, подводные предметы, или плавает на поверхности стоячих водоемов.

Порядок ностокальные (Nostocales) объединяет водоросли с неразветвленными талломами, состоящими из вегетативных клеток, акинет и гетероцист. Вегетативное размножение – фрагментация таллома. Распространены в морях, пресноводных водоемах, почвах; способны к фиксации атмосферного азота.

Род *анабена* представлен одиночными или собранными в неправильные скопления нитями из округлых или бочонкообразных вегетативных клеток с гетероцистами. Нити прямые или изогнутые. Встречается как в бентосе (придонные), так и в планктоне.

Род *носток* характеризуется слизистыми или студенистыми колониями разных размеров и формы: от микроскопически мелких до крупных, достигающих величины сливы; от сферических или эллипсоидальных до неправильно распростертых и нитевидных. Слизь содержит массу извитых нитей, похожих на нити

анабены. Сферические ностоки нередко размножаются почкованием колоний. Наиболее крупными колониями обладает носток сливовидный (*Nostoc pruniforme*), занесенный в Красную книгу Республики Беларусь.

2 Группа отделов водоросли: общая характеристика и значение

Водоросли – разнородная по происхождению группа фотоавтотрофных слоевищных бессосудистых организмов

Размеры водорослей изменяются от микроскопических (микрометры) до гигантских (десятки метров). Среди них встречаются одноклеточные, многоклеточные и колониальные организмы. Тело водорослей не дифференцировано на органы и ткани и называется **слоевищем**, или **талломом**. (существует 11 типов таллома, например – коккоидный, нитчатый, разноразветвленный, монадный, тканевой). Проводящая система у них отсутствует. Многие водоросли способны к движению с помощью жгутиков, другие – с помощью ложноножек или псевдоподий, движение третьих обусловлено токами воды, создаваемыми цитоплазмой. По способу питания водоросли являются автотрофами. В хлоропластах водорослей содержатся пигменты, участвующие в фотосинтезе и обуславливающие окраску водорослей.

Размножаются водоросли вегетативно (делением клетки надвое, участками таллома, делением колоний), собственно бесполом путем (зооспорами – подвижные споры и апланоспорами – неподвижные споры) и половым путем (изо-, гетеро-, оо-, хологамия и конъюгация).

У примитивных водорослей и споры, и гаметы даёт одна и та же особь; у более высокоразвитых функции полового и бесполого размножения выполняют разные особи – спорофиты (бесполое поколение) и гаметофиты (половое поколение).

Водоросли встречаются повсюду: в морях и океанах, в пресных водоёмах, на влажной почве и на коре деревьев.

Водоросли – главный источник органики на Земле (более 80 % от общей биомассы, создающейся в год); они выделяют в атмосферу более половины всего количества кислорода, освобождаемого растениями в год. Водоросли – основная пища для многих морских животных; некоторые употребляются в пищу человеком. В прибрежных районах водоросли идут на удобрения и корм скоту.

Выделяют порядка 10 отделов водорослей (зеленые, желтозеленые, диатомовые, золотистые, красные, бурые и др. В Беларуси наиболее распространены представители отдела зеленые водоросли.

Зеленые водоросли (Chlorophyta). Отдел насчитывает 20000-25000 видов, в Беларуси встречаются представители около 800 видов.

Среди зеленых водорослей встречаются одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы, ведущие свободный или прикрепленный образ жизни. У водорослей отдела Chlorophyta представлены практически все типы таллома.

Большинство водорослей данного отдела вследствие преобладания хлорофиллов имеют зеленую окраску, обусловленную наличием пигментов: хлорофиллы а и b, α -, β -, γ - и ϵ -каротины, ксантофиллы лютеинового ряда. Основной продукт ассимиляции – крахмал, дополнительные – масло и лейкозин.

Клетки имеют типичное эукариотическое строение, т.е. им присущи все органоиды. Оболочка у большинства представителей целлюлозно-пектиновая. Встречаются водоросли, у которых клетки голые и лишены клеточной стенки. Ядро обычно одно может быть несколько. Хлоропласты покрыты двумя мембранами, как у высших растений, различной формы. У подвижных зеленых водорослей в хлоропласте расположен глазок или стигма. Жгутиков чаще всего два, но может быть больше. Жгутики одинаковые по длине и строению. Вакуолярный аппарат представлен вакуолями с клеточным соком. В клетках многих подвижных представителей имеются сократительные вакуоли.

Зеленые водоросли размножаются бесполом и половым путем. Вегетативное размножение может осуществляться делением клетки пополам, фрагментами таллома или специальными ризоидальными и стеблевыми клубеньками. Бесполое размножение происходит с помощью подвижных спор (зооспоры) или неподвижных спор (апланоспоры). Половой процесс представлен различными формами: хологамия, конъюгация, изогамия, гетерогамия, оогамия.

Распространены повсеместно. Их можно встретить в пресных, солоноватоводных и морских водоемах, в почве, на коре деревьев, скалах, различных постройках, на поверхности почв и в толще воздуха. Массовое развитие микроскопических зеленых водорослей вызывает «цветение» воды, почвы, снега, коры деревьев и т.д. Зеленые водоросли, вступая входят в состав лишайников (около 85 % лишайников содержат одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли в качестве фотобионта). В качестве эндосимбионтов они существуют в клетках простейших, гидр, губок и др. Ряд зеленых водорослей имеют хозяйственное значение. Их используют в качестве индикаторов в системе мониторинга экосистем, для очистки и доочистки загрязненных вод, а также как корм в рыбохозяйственных водоемах. Некоторые виды используются населением ряда стран в пищу.

До сих пор отсутствует единая устоявшаяся система зеленых водорослей, особенно в отношении группировки порядков в различные предлагаемые классы. В соответствии с учебником И.Ю. Костикова с соавт. отдел зеленые водоросли включает 6 классов (Prasinophyceae, Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvophyceae, Siphonophyceae и Charophyceae).

Класс хлорофициевые (Chlorophyceae) включает водоросли с одно- или многоклеточным, реже неклеточным строением, обитающие преимущественно в пресных водоемах. Клетки покрыты оболочками. Класс подразделяется на 8 порядков, ниже представлена характеристика некоторых из них.

Порядок вольвокальные (Volvocales) объединяет одноклеточные и колониальные водоросли со жгутиками. *Вольвокс* представляет собой шаровидную колонию с постоянным количеством клеток. Размножается вегетативно и половым путем (оогамия), обитает в водоемах. *Хламидоманода* имеет эллиптические или шаровидные клетки со жгутиками, в которой хорошо заметны хлоропласт чашевидной формы, 2 сократительные вакуоли и стигма. Размножается зооспорами и половым путем (изо-, гетеро- и оогамия). Обитает в водоемах и в почве.

Порядок хлорококкальные (Chlorococcales) включает одиночные или собранные в тетрады неподвижные водоросли, чаще шаровидной формы. Например, *хлорококкум* с чашевидным хлоропластом. Размножается зооспорами и половым

путем (изогамия). Обитает в водоемах, в почве, на коре деревьев.

Класс требуксиофициевые (Trebouxiophyceae) – это коккоидные, нитчатые и разноритчатые водоросли, обитающие преимущественно в почве, в аэрофитоне, входящих в состав лишайников. Клетки покрыты целлюлозно-пектиновой оболочкой.

Порядок хлорелляльные (Chlorellales) объединяет шаровидные, эллиптические или нитчатые водоросли, не способные к образованию зооспор и половому размножению. Род *Хлорелла* характеризуется клетками шаровидной формы, хлоропласт чаше- или гантелевидный. Размножается апланоспорами. Обитает в водоемах, в почве, на коре деревьев.

Класс ульвофициевые (Ulvothamniales) включает преимущественно морские бентосные и перифитонные водоросли. Практически все представители порядка имеют многоклеточные талломы. Клетки покрыты целлюлозно-пектиновой или целлюлозной оболочкой. Класс насчитывает около 1000 видов, входящих в состав 6 порядков.

Порядок улотрихальные (Ulotrichales) объединяет морские или пресноводные водоросли с нитчатым или разноритчатым талломом. Род *улотрикс* имеет нитевидный таллом из квадратных или цилиндрических клеток с хлоропластом в виде пластинки с несомкнутыми краями. Размножается зооспорами и половым путем (изогамия). Обитает в водоемах и в почве.

Класс харофициевые (Charophyceae) – это одно- и многоклеточные пресноводные, солоноватоводные и наземные водоросли с коккоидным, нитчатым и разноритчатым талломом. По строению таллома, наличию жгутиковых стадий, типу полового процесса и некоторым другим признакам класс подразделяют на 7-10 порядков.

Порядок харальные (Charales) включает водоросли с разноритчатым талломом, имеющим членисто-кольцевое строение. Жгутиковые стадии представлены сперматозоидами, половой процесс оогамный, женские половые органы многоклеточные. Обитают в бентосе озер, в лиманах. Водоросли рода *хара* по внешнему виду напоминают хвощи: от серовато-зелёного центрального «стебля» высотой 2,5-10 см (иногда до 1 м) отходят боковые отростки – «листья». В субстрате хара закрепляются ризоидами. Клеточные стенки нередко содержат карбонат кальция. Размножение половое (оогамия) либо вегетативное. Около 300 видов в пресных водоёмах

Порядок зигнематальные (Zygnematales) объединяет водоросли с коккоидным и нитчатыми талломами, у которых жгутиковые стадии отсутствуют, половой процесс – конъюгация (слияние содержимого двух вегетативных клеток, выполняющих функции гамет). Типичным представителем является *спирогира*, которая имеет нитчатый таллом. В клетке четко различимы: спирально закрученный хлоропласт, ядро, подвешенное на цитоплазматических тяжах, вакуоли. Размножается вегетативно (фрагментация таллома) и половым путем (конъюгация). Обитает в водоемах.

Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) включает представителей, имеющих огромное практическое значение, и насчитывает около 2000 видов.

Талломы бурых водорослей могут быть микроскопическими (длина – не-

сколько десятков мкм) и гигантскими (длина 30-50 м, 60-100 м). Форма талломов разнообразна: нитевидная, корковидная, мешковидная, пластичная (либо цельная, либо с разрывами) и кустистая. Талломы разнонитчатые, тканевые или ложнотканевые. У высокоорганизованных бурых водорослей талломы дифференцированы и напоминают высшие растения (*Laminaria*, *Sargassum*). У них имеются корневидные, стеблевидные и листовидные части, у некоторых наблюдается специализация клеток с образованием тканей.

В хлоропластах бурых водорослей обнаружены хлорофиллы а и с, β- и ε-каротины и ксантофиллы, из которых количественно преобладает фукоксантин. Различное соотношение пигментов и дает разную окраску бурым водорослям (от оливкового-желтоватого до темно-бурого и почти черного цвета). Запасные вещества – ламинарин, реже обнаруживаются масла и многоатомные спирты (например, маннит).

Клетки водорослей отдела Phaeophyta имеют эукариотическое строение. Оболочка клеток двухслойная, внутренний слой целлюлозный (альгулезный). Внешний слой оболочки пектиновый. Благодаря этому оболочка водорослей может сильно набухать, превращаясь в слизистую массу. Ядро в клетке одно. Пластиды покрыты четырьмя мембранами, большей частью многочисленные, мелкие, дисковидные. 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. Вегетативное размножение путем фрагментации таллома нельзя считать безусловным – оторвавшиеся участки талломов продолжают вегетацию только при попадании в наиболее благоприятные условия. Бесполое размножение с помощью зооспор или апланоспор. Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. Для большинства бурых водорослей характерно чередование поколений (изоморфное или гетероморфное).

При изоморфном чередовании поколений спорофит и гаметофит одинаковы по внешнему виду и отличаются только кариологически; при гетероморфном – различны и внешне и кариологически.

Распространены в соленых водах морей и океанов, в холодных водах северных и южных широт. Являются основным поставщиком органического вещества в прибрежных экосистемах морей и океанов, макроскопические представители способны формировать подводные леса и плантации. Бурые водоросли и продукты их переработки 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).

Отдел включает один класс феофициевые (Phaeophyceae) и восемь порядков. Рассмотрим наиболее характерные порядки отдела на примере типичных представителей.

Типичным представителем *порядка эктокарпальные (Ectocarpales)* является

род *эктокарпус*. Водоросль характеризуется талломом в виде желтовато-бурых кустиков, достигающих в длину нескольких сантиметров (иногда до 30 см и более). Прикрепляется таллом ризоидами. Размножаются бесполом (зооспоры) и половым путем (изогамия). Половое и бесполое поколения эктокарпуса одинаковы по внешнему виду (изоморфное чередование поколений). Произрастает водоросль на скалах, на других водорослях в морях.

Среди водорослей *порядка ламинариальные (Laminariales)* наиболее известен род *ламинария* (морская капуста), водоросли которого имеют тканевой таллом. В жизненном цикле наблюдается гетероморфное чередование поколений. Спорофит представляет собой листовидное слоевище с плотным стеблевидным черешком, прикрепленное к субстрату мощными когтевидными ризоидами. Листовая часть ежегодно сбрасывается. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, которые при прорастании образуют мелкие нитевидные мужской и женский гаметофиты. Половой процесс оогамный.

3 Грибы: особенности строения и размножения

Грибы (в широком смысле) – особая группа эукариотических гетеротрофных организмов с осмотрофной стратегией питания, совмещающих признаки растений и животных. Появилась эта древняя группа 450-500 млн лет тому назад. В настоящее время среди них принято выделять *настоящие грибы, псевдогрибы и слизевики*. Последние две группы часто называют обобщающим термином «грибopodobные организмы». Лишайники в настоящее время также рассматривают в составе грибов.

Существует около 100 000 видов грибов, среди них есть микроскопически малые и гигантские организмы (дрожжи, трутовики). Продолжительность жизни грибов – от нескольких дней до десятков лет. Грибы распространены во всех географических зонах Земли; в лесах и на полях, в почве и в воде, на стенах домов и в организме растений и животных.

Как уже было отмечено, грибы – гетеротрофы, т. е. им нужны органические источники углерода. Переваривание внеклеточное, осуществляется с помощью выделяемых вовне ферментов, что обеспечивает поглощение питательных веществ всей поверхностью тела путем осмоса. Грибы по способу питания подразделяются на сапротрофы, поселяющиеся на мертвых остатках растений и животных, паразиты, питающихся за счет живых организмов, и симбионты (микориза, лишайники). Грибы – аэробы, лишь некоторые из них, например, дрожжи могут получать энергию в процессе брожения.

Тело большинства грибов представляет собой мицелий (грибницу) – разветвленную сеть тонких нитей – гиф. Толщина гиф не превышает 5-6 мкм. Если гифы разделены перегородками (септами) на отдельные клетки, то они образуют клеточный (септированный) мицелий, если представляют собой как бы одну разветвленную клетку – неклеточный мицелий.

Также вегетативное тело грибов может быть представлено одиночными клетками (дрожжи), плазмодием (голой плазменной массой – слизевики). Для некоторых грибов характерны видоизменения мицелия: склероции, плектенхима и др. Плектенхима – ложная ткань, которая образуется при плотном переплетении

гиф и формирующая объемные структуры (например, плодовые тела). Склероции – плотные переплетения мицелия, служащие для перенесения неблагоприятных условий.

Клетки грибов имеют признаки и растений, и животных, а также ряд примитивных черт. Клеточные стенки выражены (толщиной около 0,2 мкм), состоят из аморфного пектинового матрикса и фибриллярного компонента (хитин – у большинства грибов, реже – целлюлоза, хитозан, маннаны). В цитоплазме клеток грибов хорошо различимы плазмалемма и тонопласт, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть и ядро (ядра) с двумембранной оболочкой. Между клеточной стенкой и плазмалеммой располагаются ламеллы – мембранные структуры, имеющие вид пузырьков. Аппарат Гольджи у грибов не является обязательной структурой цитоплазмы. Митохондрии у большинства грибов с пластинчатыми кристами, как у животных, у оомицетов кристы трубчатые, у слизевиков – трубчатые, пластинчатые и дисковидные. В качестве запасных питательных веществ откладываются гранулы гликогена, капли липидов, в вакуолях – гранулы белков и волютина.

Грибы размножаются вегетативным, бесполом и половым путем.

Вегетативное размножение грибов может происходить частями мицелия, почкованием, оидиями и хламидоспорами. Оидии – это тонкостенные клетки, на которые могут распадаться гифы некоторых грибов (например, мукооровых). Каждая клетка прорастает затем в новую особь. Хламидоспорами в отличие от оидий называются толстостенные клетки, на которые распадаются гифы (головневые грибы).

Собственно бесполое размножение у грибов происходит зооспорами (подвижные, сапролегни) и спорангиоспорами (неподвижные, мукор), конидиями (экзогенные споры, пеницилл).

Половое размножение происходит путем:

- 1 слияния гамет – гаметогамия (изо-, гетеро-, оогония, у низших грибов);
- 2 слияние содержимого двух многоядерных специализированных половых органов (гаметангиев), не дифференцированных на гаметы, различают зиготамию (гаметангии одинаковы у низших грибов или более сложного строения у высших грибов);
- 3 слияние соматических клеток – соматогамия (базидиальные грибы);
- 4 слияние двух особей – хологамия (у низших грибов).

Псевдогрибы – это гетеротрофные организмы, питающиеся осмотрофным путем, для которых характерно наличие как минимум одного жгутика. Наиболее распространены представители **отдела оомицетовые грибы (Oomycota)**.

Оомицетовые грибы включают большую группу водных грибов, обитающих на растительных остатках, трупах животных или паразитов водорослей, других водных грибов, беспозвоночных животных, амфибий, рыб. Некоторые живут в почве. Зооспоры этих грибов характеризуются двумя жгутиками примерно равной длины, один перистый, другой – гладкий. Состав клеточной стенки: ее основу составляют целлюлоза и глюканы, хитин отсутствует.

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

Вегетативное размножение – частями мицелия, бесполое – зооспорами, у немногих – конидиями. Половой процесс оогамный, но содержимое антеридия не дифференцировано на гаметы.

Типичные представители отдела сапролегния и фитофтора.

У видов рода *Saprolegnia* вегетативное тело представлено хорошо развитым несептированным мицелием, состоящим из субстратного мицелия, пронизывающего субстраты и воздушного мицелия, несущего органы размножения. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, половой процесс оогамный. Паразитируют на икре рыб, мальках и взрослых ослабленных или пораненных рыбах, вызывая их гибель, могут развиваться и сапротрофно.

Представители рода *фитофтора* (*Phytophthora*) характеризуются более развитым и толстым мицелием и ветвящимися спорангиеносцами. Бесполое размножение при избыточной влажности осуществляется зооспорами, при недостатке влаги – конидиями. Паразитирует на растениях семейства пасленовые, вызывая фитофтороз (завезен в Европу из Южной Америки в 30-х годах позапрошлого столетия).

Под общим названием **слизевики** объединяется свыше 450 видов бесхлорофильных 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.

Вегетативное тело слизевиков может быть представлено одноядерной или многоядерной амебоидной клеткой, плазмодием (крупное многоядерное цитоплазменное образование) псевдоплазмодием (скопление амеб, которые не теряют своей индивидуальности, однако при этом ведут себя как единое целое).

Вегетативное размножение происходит делением клеток, плазмодия или псевдоплазмодия. Собственно бесполое размножение осуществляется спорами. У слизевиков с псевдоплазмодиями полового процесса нет, у остальных половой процесс может осуществляться путем слияния зооспор, выполняющих роль гамет.

Представителем слизевиков является *плазмодиофора капустная* (*Plasmodiophora brassicae*) – возбудитель болезни капустных, называемой «кила». Заболевание выражается в уродливых разрастаниях корней в виде наростов и вздутий. При этом нарушается проводимость корней, зараженные растения капусты не образуют кочанов, недоразвиты или погибают. Размножается зооспорами, неблагоприятные условия переживает в виде неподвижных спор.

Грибы подразделяются на *низшие и высшие*. Низшие грибы (хитридиомикотовые и зигомикотовые) имеют неклочный мицелий или их мицелий развит слабо. Бесполое размножение происходит с помощью зооспор или спор. Половой процесс – гаметогамия, зигогамия или хологамия. Высшие грибы (аскомикотовые и базидиомикотовые) имеют клеточный мицелий, бесполое размножение с помощью конидий. Половой процесс – гаметангиогамия, соматогамия. Половой процесс двухстадийный: слияние цитоплазмы – плазмогамия – предшествует слиянию ядер – кариогамия. В результате плазмогамии образуются двуядерные клетки.

Отдел зигомикотовые грибы (Zygomycota) содержит более 500 видов.

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. В клеточных стенках мицелия содержатся хитин и хитозан. Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорами: эндогенными спорангиоспорами или экзогенными конидиями. Основная особенность зигомикотозов заключается в своеобразном половом процессе – зигогамии, при котором сливается содержимое двух клеток (отделяющихся при этом перегородками от гиф), не дифференцированных на гаметы.

Порядок мукоральные (Mucorales) – это самый большой порядок по числу видов (около 400) среди зигомикотозов. Мукоровые грибы живут сапротрофно в почве, на растительных остатках, на навозе травоядных животных, некоторые паразитируют на растениях, на других грибах, на животных и человеке. Часто они образуют плесневые налеты на пищевых продуктах растительного происхождения.

Типичным представителем порядка является мукор (*Mucor*), вегетативное тело которого представлено несептированным мицелием белого или серого цвета, пронизывающим субстрат и распростертым по его поверхности. Бесполое размножение мукора осуществляется делением мицелия и спорангиоспорами, половой процесс – зигогамия.

Отдел аскомикотозы, или сумчатые грибы, (Ascomycota) включает более 50 000 видов. Основным признаком аскомикотозов – формирование в результате полового процесса сумок, или асков – замкнутых одноклеточных структур, содержащих аскоспоры. Аскоспоры образуются на мицелии или в специальныхместилищах – плодовых телах. Вегетативное тело большинства аскомикотозов – разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из одноядерных или многоядерных клеток; у некоторых – одиночные почкующиеся клетки (дрожжи). Подвижные стадии отсутствуют. Основные компоненты клеточной стенки – хитин и глюканы, у дрожжей – маннаны. Размножение сумчатых грибов осуществляется вегетативно (делением мицелия, почкованием), собственно бесполом путем (конидиями) и половым путем (гаметангиогамией – слияние двух специализированных клеток мицелия, не дифференцированных на гаметы). В жизненном цикле аскомикотозов чередуются гаплоидная, диплоидная и дикарионтическая ядерная фазы. Среди сумчатых встречаются сапротрофы и паразиты. Отдел включает несколько порядка 20 классов, рассмотрим основные из них на примере типичных представителей.

Класс сахаромицеты (Saccharomycetes). К данному классу относятся дрожжи (например, пекарские, кормовые, винные) – грибы, для которых характерен одноклеточный таллом, делящийся или почкующийся, а также способность к осуществлению спиртового брожения. В природных условиях они обитают на поверхности плодов, в нектарниках и других сахаросодержащих субстратах. В жизни человека дрожжи используются в хлебопекарной, пивоваренной, винодельческой, медицинской отраслях промышленного производства.

Класс эвроциомицеты (Eurotiomycetes) включает грибы с замкнутыми плодовыми телами, внутри которых сумки расположены беспорядочно. Представителем класса является плесневый гриб пеницилл, вегетативное тело которого

состоит из разветвленных нитей мицелия, на которых расположены конидееносцы, заканчивающиеся «ветвящимися кисточками» с конидиями. Пеницилл является плесневым грибом, развивается на продуктах питания; некоторые виды данного рода используются для получения антибиотика.

Класс леотиомицеты (Leotiomycetes) включает грибы, у которых плодовые тела представлены микроскопическими открытыми или закрытыми плодовыми телами, сумки в которых расположены упорядоченно. *Ритизма кленовая (Rhytisma acerinum)*, вызывает черную пятнистость листьев различных видов клена. На листьях клена образуются черные блестящие пятна, представляющие покоящиеся стадии гриба, которые весной прорастают и заражают новые растения. Широко распространена *микросфера альфитоидес (Microsphaera 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 замкнутые плодовые тела. Также в состав класса входит ряд представителей, вызывающих гнили (монилия – плодовая гниль яблок и груш, склеротиния – белая гниль растений, ботриотиния – серая гниль растений).

Класс пециомицеты (Pezizomycetes) включает представителей с макроскопическими открытыми плодовыми телами. Весной на почве в лесах можно встретить типичных представителей этого класса – сморчки и строчки. У видов рода *сморчок (Morchella)* плодовые тела открытые крупные, не менее 6–10 см высотой, мясистые, разграничены на ножку и коническую или яйцевидную шляпку. Сморчки съедобны. Для рода *строчок (Gyromitra)* характерны крупные открытые плодовые тела неправильных очертаний. Строчки считают условно съедобными грибами. У них обнаружен токсин гиромитрин, не удаляющийся из них даже длительным кипячением.

К данному классу относят и трюфельные грибы, которые являются микоризообразователями. Наиболее ценный представитель этого порядка – *черный французский трюфель (Tuber melanosporum)* формирует микоризу с дубом, буком и грабом (Франция). 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 борадавками черновато-бурого цвета.

Отдел базидиомикотомые грибы (Basidiomycota) насчитывает более 30 000 видов, которые характеризуются наличием вегетативного тела в виде многоклеточного мицелия (гаплоидного первичного и дикарионтичного вторичного) и полового спороношения в виде базидиоспор. Подвижные стадии отсутствуют. Основные компоненты многослойной клеточной стенки – хитин и глюканы.

Вегетативное размножение осуществляется с помощью участков мицелия либо особых спор. Собственно бесполое размножение встречается редко. Половой процесс осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор (соматогамия), у примитивных представителей упрощен. В цикле развития базидиальных грибов наблюдается чередование гаплоидной, дикарионтичной и диплоидной ядерных фаз. Плодовые тела базидиальных грибов различны по форме и консистенции. Они бывают распростер-

тые по субстрату, прямостоячие, копытообразные или состоящие из шляпки и ножки.

Большинство базидиальных грибов являются сапротрофами, микоризообразователями. Виды, ведущие паразитический образ жизни встречаются реже. Отдел по наличию плодовых тел, строению и образованию базидии принято делить на три класса.

Класс базидиомицеты (Basidiomycetes) характеризуется наличием плодовых тел, базидии одноклеточные или септированные, половой процесс – соматогамия.

Порядок полипоральные (Polyporales). Плодовые тела представителей данного порядка разнообразные: тонкокожистые, ресупинатные или деревянистые, палочковидные, почковидные, коралловидные, шляповидные и копытообразные. Полипоральные грибы – сапротрофы на мертвой древесине и паразиты на живых деревьях, например, *домовой гриб (Serpula lacrymans)*, *березовая губка (Piptoporus betulinis)*, *Трутовик настоящий (Fomes fomentarius)*, культивируемый гриб – *шитаке (Lenzites edodes)*. Древесину заражают базидиоспоры, развивающие мицелий, который распространяется внутри субстрата. Плодовые тела трутовиков всегда образуются на его поверхности.

Порядок лисичковые (Cantharellales) характеризуются трубковидными или шляповидными мясистыми, но незагнивающими плодовыми телами. На их внешней стороне располагается морщинистый, складчатый, желобчатый или почти гладкий спороносный слой. Род лисичка (*Cantharellus*) характеризуется мясистыми плодовыми телами с лопастными шляпками на ножке. Наиболее распространена в нашей республике *лисичка желтая (C. cibarius)* – съедобный гриб, микоризообразователь. В нашей Республике встречается и охраняемый вид из данного порядка – *лисичка серая (Craterellus cinereus)*.

Порядок болетальные (Boletales). Плодовые тела однолетние из шляпки и ножки, загнивающие с трубчатой или пластинчатой поверхностью нижней стороны шляпки, на которой расположен спороносный слой. Подавляющее большинство – сапротрофы на почве, опаде и древесине, микоризообразователи. К порядку болетальные относятся: *белый гриб (Boletus edulis)*, *подосиновик (Leccinum aurantiacum)*, *подберезовик (L. scabrum)*, *виды родов масленок (Suillus)*, *моховик (Xerocomus)*.

Порядок агарикальные (Agaricales). Плодовые тела с пластинчатым гименофором; имеют два типа истинного покрывала: общее и частное. Общее покрывало одевает все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой. По мере роста плодового тела ножка вытягивается, вынося вверх шляпку, общее покрывало при этом разрывается и остается в виде влагалища у основания ножки и хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки. Частное покрывало соединяет края шляпки с ножкой, прикрывая формирующийся спороносный. При созревании края шляпки разворачиваются, частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке. Плодовые тела могут иметь только частное покрывало (*шампиньон*), только общее покрывало (род *Amanitopsis*), одновременно и общее, и частное покрывала (*мухомор*).

Порядок дождевиковые (Lycoperdales). Плодовые тела напочвенные, шаро-

видные, грушевидные, булавовидные или звездообразные, сидячие или со стерильным основанием, часто вытянутым в ножку, при растрескивании покровов плодового тела происходит распространение спор, находящихся внутри них. Типичный представитель – *дождевик (Lycoperdon)*, 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 спороспороносный слой. Виды данного порядка обладают резким неприятным запахом, который привлекает насекомых – переносчиков спор. На территории Беларуси наиболее часто встречается *веселка обыкновенная (Phallus impudicus)*, растущая преимущественно в лиственных лесах. Веселку обыкновенную 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), или ржавчинные грибы (Uredinomycetes). Плодовые тела отсутствуют, базидии многоклеточные, половой процесс упрощен вследствие паразитического образа жизни. Ржавчинные грибы – паразиты высших растений, в том числе и культурных. Грибы отличаются обилием и многообразием следующих друг за другом спороношений. На пораженных растениях заметны пятна оранжевого цвета (содержат масло, окрашенное каротиноподобным пигментом). Циклы развития ржавчинных грибов очень сложные. Например, у возбудителя стеблевой, линейной, или черной ржавчины (*Puccinia graminis*), паразитирующей на барбарисе и на многих злаках пять типов спороношений последовательно сменяют друг друга. Известны также ржавчина малины, ржавчина рябины и ветреницы, ржавчина льна, ржавчина сосны.

Класс устомицеты (Ustomycetes) или головневые грибы (Ustilaginomycetes). Плодовые тела отсутствуют, базидии одноклеточные или разделены перегородками, половой процесс упрощен вследствие паразитического образа жизни. Поражают в основном цветки и семена злаков, разрушая их и образуя темную массу спор. Внешне поврежденные органы похожи на обгоревшую головешку – отсюда и название «головневые». Представители: *Ustilago, tritici* (возбудитель пыльной головки пшеницы), *U. zaeae* (возбудитель пузырчатой головки кукурузы), *Tilletia caries* (возбудитель твердой головки пшеницы).

4 Лишайники: особенности строения и размножения

Лишайники – стабильная ассоциация микобионта (гетеротрофного компонента) и фотобионта (фотосинтезирующего автотрофного компонента), способная к саморегуляции. В настоящее время наиболее правильным термином является лишайниково-образующие грибы.

Двойственная природа лишайников открыта в 60-х годах XIX в. С. Шведенером. Насчитывают около 25 000 видов лишайников. Микобионт обеспечивает защиту автотрофных компонентов от высыхания и действия крайних температур, снабжает их водой и минеральными солями, а также использует углеводы, синтезируемые фотобионтами. Взаимоотношения гриба и водоросли неоднозначны и

сложны.

Лишайники могут существовать в самых неблагоприятных условиях; они первыми поселяются на голых скалах и бесплодных почвах. Наиболее широко распространены лишайники в арктической и высокогорной тундре, где занимают огромные площади. В тайге также много лишайников; в сосновых борах они часто серым ковром устилают почву, растут на стволах деревьев, свисают с ветвей. Есть лишайники на лугах и в степях, встречаются и в пустынях, и в Антарктике.

В составе лишайников встречается около 20 000 грибов, преимущественно сумчатых, реже в образовании лишайников участвуют базидиальные грибы. Гифы гриба, переплетаясь, образуют плектенхиму, составляющую основу талломов лишайников. Фотосинтезирующие организмы представляют собой одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли и цианобактерии. До 90 % лишайников содержат зеленые водоросли родов *Trebouxia* (одноклеточные), *Trentepohlia* (нитчатые) и нитчатые цианобактерии рода *носток*.

Тело лишайника представляет собой таллом, или слоевище. Различают три основные **формы таллома лишайников**:

1 *накипные*, или корковые, – тело в виде корочек или накипи, тесно связанное с субстратом всей поверхностью и практически неотделимое от него; к накипным лишайникам принадлежит около 80 % видов (графис);

2 *листоватые* – тело в виде листовидных пластинок, прикрепленных к субстрату пучками гиф (ксантория);

3 *кустистые* – таллом в виде более или менее разветвленного кустика длиной до 15 см, поднимающегося с земли или свисающего с ветвей (кладония).

Внутреннее строение лишайников примитивно. У листоватых и кустистых лишайников с верхней и нижней сторон имеются плотные сплетения гиф, образующие коровые слои. У некоторых лишайников коровый слой наблюдается только с верхней стороны. Между коровыми слоями гифы переплетены более рыхло, образуя сердцевинный слой. У структурно более примитивных лишайников фотобионты равномерно распределены по всему сердцевинному слою (*гомеомерные талломы*). У большинства же лишайников водорослевый слой располагается под верхней корой, затем следует грибной слой (*гетеромерные талломы*).

Характерная особенность лишайников – образование специфических органических соединений, называемых лишайниковыми кислотами. Они откладываются на поверхности гиф в виде кристаллов, палочек, зернышек и т.д. В прошлом их широко использовали для окраски тканей и пряжи, некоторые из них обладают антибиотическим действием. В качестве запасных питательных веществ в лишайниках накапливаются полисахариды лихенин и изолихенин; белков и жиров мало. Некоторые лишайники синтезируют ценное эфирное масло.

Размножаются лишайники только вегетативно, чаще всего просто обломками таллома (фрагментация), но могут формироваться и специальные образования – изидии и соредии, состоящие из гиф гриба, оплетающих несколько клеток водорослей. Соредии формируются внутри слоевища, изидии – на его поверхности. Попадая в благоприятные условия, изидии и соредии развиваются в новые особи лишайника.

Грибы и водоросли, входящие в состав лишайника, способны размножаться самостоятельно: водоросли – делением клеток и образованием неподвижных спор, грибы – спорами, возникающими вегетативным, бесполом и половым путем. Водоросли, развившиеся из спор, могут жить самостоятельно. Споры грибов, прорастая, дают начало мицелию, который, не встретив соответствующей водоросли, развивается плохо.

Среди лишайников есть представители, развивающиеся на земле (эпигеи), на растениях (эпифиты), на каменистых субстратах (эпилиты), на гниющей древесине (эпиксилы) и т.д.

Воду лишайники способны поглощать как из субстрата, так и всем талломом из воздуха. Поэтому наиболее успешно лишайники развиваются в туманных высокогорных и приполярных областях. Они способны сохранять жизнь при полном высыхании, набухая и оживая после первого дождя. Их влажность может составлять лишь 2-10 % сухой массы, и тогда фотосинтез прекращается. Лишайники светолюбивы. К субстрату нетребовательны, так как способны поглощать минеральные вещества из осадков и атмосферной пыли. Лишайники очень чувствительны к загрязнению воздуха и могут служить индикатором его чистоты.

Слабый фотосинтез и скудное минеральное питание определяют медленный рост лишайников. Накипные лишайники за год увеличиваются в диаметре на 1-8 мм, а листоватые и кустистые вырастают на 1-35мм. Живут лишайники очень долго. Если, исходя из размеров, рассчитать возраст некоторых экземпляров, то он составит более 4500 лет.

Наиболее известны несколько родов лишайников. Род *кладония* (*Cladonia*) насчитывает более 200 видов. Некоторые его виды (*C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. agbuscula* и др.), известные под названием оленьего мха, или ягеля, покрывают огромные пространства почвы в тундрах и в сосновых борах. На севере эти виды играют большую практическую роль, так как зимой являются почти единственной пищей северных оленей. Широко распространена *ксантория постенная* (*Xanthoria parietina*), имеющая вид желто-оранжевых листовых розеток на стволах деревьев (на осинах и тополях). Некоторые виды *алектории* (*Alectoria*) и *уснеи* (*Usnea*) растут в виде длинных сероватых или черно-бурых косм (бородатые лишайники) на ветвях и стволах деревьев. Очень обычны представители родов *пармелия* (*Parmelia*) (около 700 видов) и *цетрария* (*Cetraria*) (свыше 45 видов).